

Les loups, les cerfs de Virginie et les castors : les conséquences du changement saisonnier de proies sur le déclin du caribou des bois



Ecography 36: 1276–1290, 2013

doi: 10.1111/j.1600-0587.2013.00035.x

© 2013 The Authors. Ecography © 2013 Nordic Society Oikos

Subject Editor: Jean-Michel Gaillard. Accepted 23 April 2013

Wolves, white-tailed deer, and beaver: implications of seasonal prey switching for woodland caribou declines

A. David M. Latham, M. Cecilia Latham, Kyle H. Knopff, Mark Hebblewhite and Stan Boutin

A. D. M. Latham (lathamd@landcareresearch.co.nz), M. C. Latham and S. Boutin, Dept of Biological Sciences, Univ. of Alberta, Edmonton, AB T6G 2E9, Canada. ADML and MCL also at: Landcare Research, PO Box 69040, Lincoln 7640, Canterbury, New Zealand. – K. H. Knopff, Golder Associates Ltd., Calgary, AB T2A 7W5, Canada. – M. Hebblewhite, Wildlife Biology Program, Dept of Ecosystem and Conservation Sciences, College of Forestry and Conservation, Univ. of Montana, Missoula, MT 58812, USA.

Résumé

L'augmentation des populations de **proies principales** peut avoir un impact négatif sur les populations de **proies secondaires** par le biais des réactions démographiques et comportementales d'un prédateur commun, via une concurrence apparente. Les variations saisonnières dans les schémas de sélection des proies par les prédateurs peuvent également affecter les proies secondaires et accidentelles en réduisant la séparation spatiale. Le réchauffement climatique et les modifications du paysage dans les sables bitumineux de l'Alberta ont entraîné un enrichissement en proies, ce qui modifie le système prédateur-proie des grands mammifères et provoque un déclin des populations de caribous des bois (*Rangifer tarandus caribou*). Nous avons évalué les **schémas saisonniers** d'utilisation des proies et de sélection spatiale chez les loups (*Canis lupus*) dans deux aires de répartition du caribou des bois du nord-est de l'Alberta, au Canada, qui ont connu un **enrichissement** des proies à la suite de la récente invasion du cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*). Nous avons cherché à déterminer si le risque de prédation pour le caribou (proie accessoire) et la proportion de mortalité des caribous causée par les loups variaient selon la saison. Nous avons constaté que les loups présentaient une variation saisonnière dans l'utilisation de leurs proies principales, le cerf et le castor (*Castor canadensis*) constituant respectivement les proies les plus courantes dans le régime alimentaire des loups en hiver et en été. Ces schémas alimentaires saisonniers se reflétaient dans la sélection spatiale des ressources par les loups au fil des saisons et entraînaient des relations spatiales contrastées entre les loups et les caribous. **En hiver**, le choix par les loups des zones fréquentées par les cerfs a maintenu une forte séparation spatiale entre les loups et les caribous, tandis que le choix par les loups des zones fréquentées par les castors en **été** a accru le chevauchement avec les caribous. L'évolution des schémas de sélection des ressources par les loups s'est reflétée dans les schémas de mortalité des caribous, 76,2% des 42 décès de femelles adultes survenant en **été**. Il est essentiel de comprendre les schémas saisonniers de prédation à la suite d'un enrichissement des proies dans un **système à proies multiples** pour évaluer l'effet de la prédation sur une espèce de proie accessoire. Nos résultats corroborent la conclusion selon laquelle les loups sont les

principaux responsables du déclin des populations de caribous des bois sur une grande partie de leur aire de répartition.

INTRODUCTION

Les effets écologiques des **prédateurs généralistes** dans les **systèmes à proies multiples** sont complexes. La prédation partagée peut permettre la coexistence d'espèces incompatibles sur le plan concurrentiel (Roughgarden et Feldman 1975, Gleeson et Wilson 1986), faciliter la répartition des habitats entre les proies dans des environnements spatialement hétérogènes (Holt 1984), ou générer des interactions indirectes qui imitent la concurrence entre des proies qui, autrement, n'interagiraient pas, un phénomène connu sous le nom de concurrence apparente (Holt 1977, DeCesare et al. 2010). Lorsqu'il y a partitionnement spatial entre les types de proies et qu'un prédateur cible l'habitat occupé par une proie primaire, la **proie secondaire** ne peut être rencontrée que de manière fortuite (Schmidt 2004). **Cependant**, la prédation fortuite peut avoir des effets néfastes sur les populations de **proies secondaires**, même si elle n'affecte que faiblement les populations de prédateurs ou de proies primaires (Chaneton et Bonsall 2000, DeCesare et al. 2010).

L'enrichissement en proies se produit lorsque les populations d'espèces indigènes augmentent ou lorsqu'une espèce introduite ou envahissante pénètre dans un système (Müller et Godfray 1997, Roemer et al. 2002). **Les prédateurs présentent généralement une réponse numérique positive à l'enrichissement en proies, soit par une croissance démographique (réponse démographique ; Holt et al. 1994), soit par une agrégation des prédateurs dans une zone particulière au sein d'un environnement hétérogène (réponse comportementale ; Holt et Kotler 1987, Schmitt 1987), soit les deux.** Une augmentation du nombre de prédateurs dans l'habitat occupé par les proies primaires peut maintenir un fort débordement de prédateurs en dispersion vers les habitats occupés par des proies secondaires ou accidentelles, ou entraîner une augmentation proportionnelle de la recherche de nourriture transfrontalière par les prédateurs dans ces habitats (Holt 1984, Müller et Godfray 1997, DeCesare et al. 2010). **Par conséquent, l'enrichissement en proies peut avoir un impact négatif sur les populations de proies secondaires et accessoires via les réponses démographiques et comportementales d'un prédateur commun, par le biais du processus de compétition apparente.** **La compétition apparente** conduit alors les deux espèces de proies à subir une prédation inégale par le prédateur commun, entraînant une corrélation négative entre l'abondance des deux espèces de proies ainsi qu'entre leurs trajectoires de croissance démographique (DeCesare et al. 2010). **Ainsi**, l'enrichissement en proies tel que décrit ci-dessus peut déclencher une compétition apparente, susceptible d'entraîner l'exclusion des proies secondaires ou accessoires d'un habitat par ailleurs approprié (Holt 1977, 1984) et/ou une augmentation de la prédation accessoire sur les proies secondaires pouvant finalement provoquer un déclin des populations (Wittmer et al. 2005).

Les populations de caribous et de rennes sauvages *Rangifer tarandus* sont en déclin dans de nombreuses régions d'Amérique du Nord et d'Eurasie (Vors et Boyce 2009). Le caribou des bois (*R. t. caribou*) est une espèce menacée de la forêt boréale qui s'éloigne géographiquement des autres ongulés afin de minimiser le risque de prédation par les loups (*Canis lupus*), son principal prédateur (Bergerud 1974, Seip 1992, James et al. 2004). Dans une grande partie de la forêt boréale d'Amérique du Nord, les loups chassaient l'original (*Alces alces*), leur proie principale historique, dans les forêts de haute altitude, et ne rencontraient et ne tuaient des

caribous que de manière fortuite dans les forêts anciennes de conifères ou les tourbières où la densité des autres proies était faible (Fuller et Keith 1980, Bergerud 1985, James et al. 2004, McLoughlin et al. 2005, Wittmer et al. 2005). Bien que la prédation accidentelle par les loups ait été responsable de la plupart des mortalités chez les caribous (McLoughlin et al. 2003), la séparation spatiale a facilité la coexistence des caribous et des orignaux (James et al. 2004). **Cependant**, les changements dans le paysage et les hivers plus doux récents ont entraîné une augmentation des populations de proies et de prédateurs, ce qui modifie le système prédateur-proie des grands mammifères et serait à l'origine du déclin des populations de caribous des bois sur l'ensemble de leur aire de répartition (Boisjoly et al. 2010, Festa-Bianchet et al. 2011, Latham et al. 2011a, Pinard et al. 2012).

Les activités d'exploitation forestière et de développement énergétique ont **transformé** de vastes étendues de forêt situées à l'intérieur ou à proximité des aires de répartition du caribou en forêts au stade de succession précoce, qui attirent l'orignal, le cerf wapiti (*Cervus elaphus*) et le chevreuil (*Odocoileus* spp.) (Cumming 1992, Serrouya et al. 2011). On estime également que les hivers plus doux de ces dernières années ont contribué à l'extension de l'aire de répartition et à l'augmentation des populations de cerfs de Virginie (*Odocoileus virginianus*) (ci-après dénommés « cerfs ») dans la forêt boréale à travers le Canada (Côte et al. 2004, Dawe 2011). Dans le nord-est de l'Alberta, au Canada, la population de cerfs a été multipliée par 17,5 depuis le milieu des années 1990, et le cerf a remplacé l'orignal comme proie principale des loups (Latham et al. 2011a). **Les loups ont montré une forte réponse démographique à l'enrichissement des proies, et leur densité a presque doublé depuis le milieu des années 1970 pour atteindre environ 11 individus par 1 000 km²** (Fuller et Keith 1980, Latham et al. 2011a). Des données récentes montrent que la part du caribou dans le régime alimentaire annuel des loups a été multipliée par dix depuis le milieu des années 1990 et à la suite de l'invasion des cerfs (James et al. 2004, Latham et al. 2011a).

Bien que les preuves d'une réponse démographique des loups à l'enrichissement des proies soient claires (Latham et al. 2011a), les réponses comportementales potentielles sont moins bien comprises. Le chevauchement spatial entre les loups et les caribous s'est accru parallèlement à l'augmentation de la part des cerfs et des castors (*Castor canadensis*) dans le régime alimentaire des loups (Latham et al. 2011a), mais les mécanismes à l'origine de l'utilisation accrue de l'habitat du caribou par les loups sont mal compris. La saison, en particulier, pourrait jouer un rôle important, car il a été démontré que la plupart des mortalités de caribous des bois adultes dues à la prédation par les loups dans l'ouest du Canada se produisent en été et au début de l'automne (c'est-à-dire d'avril à octobre ; McLoughlin et al. 2003 : 78,8%, $n = 112$; Whittington et al. 2011 : 83,3%, $n = 12$), et en Finlande, pratiquement aucun renne sauvage n'a été tué par des loups au milieu de l'hiver (Kojola et al. 2004).

L'importance de la **variation saisonnière** des schémas de prédation pour la compréhension de la dynamique prédateur-proie chez les grands mammifères a récemment été mise en évidence (Sand et al. 2008, Knopff et al. 2010, Metz et al. 2012), et la saison peut également jouer un rôle important dans la compétition apparente et la prédation accidentelle si elle affecte les relations spatiales entre un prédateur généraliste et ses proies (Holt et Kotler 1987, Schmitt 1987, Latham et al. 2011b). **Par conséquent, il est essentiel de comprendre les relations entre les loups, les espèces de proies courantes (orignaux, cerfs et castors) et les**

caribous à la suite de l'enrichissement en proies, tant en hiver qu'en été, pour assurer une gestion efficace de ce système (Boutin et al. 2012, Wittmer et al. 2013).

Les objectifs de cette étude étaient d'évaluer les schémas saisonniers d'utilisation des proies et de sélection spatiale par les loups dans deux aires de répartition du caribou des bois du nord-est de l'Alberta qui ont connu un enrichissement des proies à la suite d'une récente invasion de cerfs (Latham et al. 2011a), et de déterminer si les variations saisonnières entraînent des changements dans le risque de prédation pour le caribou et dans la proportion de mortalité des caribous adultes causée par les loups au cours de chaque saison. Nous avons utilisé une approche multi-modèle pour tester trois hypothèses concurrentes (proie principale historique, proie alternative courante et biomasse totale des proies). Premièrement, nous avons émis l'hypothèse que, quelle que soit la saison, les loups sélectionnent des zones préférées par leur proie principale historique, l'orignal, ce qui entraîne un faible chevauchement spatial entre les loups et les caribous, et une part minimale de caribous dans le régime alimentaire des loups (comme l'ont constaté James et al. 2004).

Nous définissons l'orignal comme la proie principale historique en nous appuyant sur les études de Fuller et Keith (1980) et de James et al. (2004), ainsi que sur les connaissances environnementales traditionnelles de Schramm (2005). Notre deuxième hypothèse est que les loups choisissent les zones préférées par les deux espèces de proies alternatives les plus courantes, le cerf et le castor. Quelle que soit la saison, les cerfs étaient les plus abondants dans les forêts de haute terre (Latham et al. 2011a), tandis que les caribous étaient plus abondants dans les tourbières ; nous prévoyons donc que si les loups choisissent les cerfs, le chevauchement spatial entre les loups et les caribous sera faible au cours des deux saisons. Les castors étaient abondants dans les hautes terres et les tourbières (Latham 2009), mais étaient largement absents en hiver (Mech 1966). Ainsi, si les loups se tournent vers les castors lorsqu'ils deviennent disponibles, nous prévoyons un chevauchement spatial plus important entre les loups et les caribous, une plus grande proportion de caribous dans le régime alimentaire des loups et une mortalité plus élevée des caribous causée par les loups pendant l'été. La troisième hypothèse que nous testons est que les loups choisissent les zones présentant la biomasse totale de proies la plus élevée, quelle que soit la saison. La biomasse de proies étant la plus élevée dans les forêts de haute altitude, nous prévoyons que le choix des loups en fonction de la biomasse totale de proies entraînera un faible chevauchement spatial entre les loups et les caribous, et une présence minimale de caribous dans le régime alimentaire des loups à tout moment de l'année.

METHODES

Site d'étude

La zone d'étude comprenait la partie ouest de la rivière Athabasca (WSAR) et la partie Algar de la partie est de la rivière Athabasca (ESAR) au nord-est de l'Alberta, au Canada (Fig. 1). Cette zone couvrait 21 000 km² de plaines boréales occidentales près de la ville de Wabasca-Desmarais (55°57'N, 113°49'O). Le relief topographique était minime au sein des deux aires de répartition des caribous (l'altitude variait de 500 à 700 m). La végétation se composait d'une mosaïque naturellement fragmentée de tourbières (environ 60% de la zone d'étude) et de forêts mixtes de haute terre (Fig. 1). Les tourbières se composaient de tourbières d'épinette noire (*Picea mariana*) (environ 60%) et de fagnes d'épinette noire et de mélèze laricin (*Larix laricina*) (environ 30%), entrecoupées de nombreux marais et marécages. Les saules

(*Salix* spp.) étaient abondants le long des cours d'eau. En été, les tourbières se caractérisaient par des eaux de surface peu profondes (Vitt 1994). Les forêts mixtes de haute terre se composaient principalement de peupliers faux-trembles (*Populus tremuloides*), d'épinettes blanches (*Picea glauca*), de sapins baumiers (*Abies balsamea*) et de pins gris (*Pinus banksiana*) (voir Latham et al. 2011a pour plus de détails sur la topographie et la végétation).

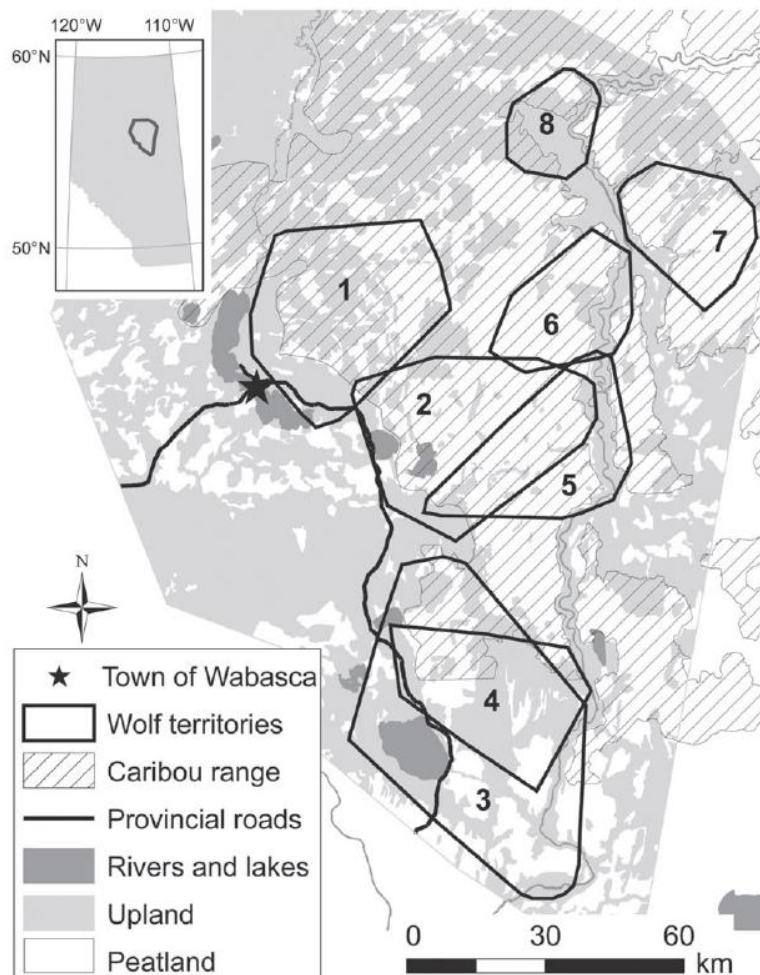


Figure 1. Côté ouest de la rivière Athabasca et partie occidentale du côté est des aires de répartition du caribou dans le nord-est de l'Alberta, au Canada (la ville de Wabasca est située à 55°957'N, 113°49'O). Les polygones numérotés à lignes pleines représentent les territoires des meutes de loups (polygones convexes à 100 % minimum) générés à partir des données du système de positionnement global (GPS) recueillies entre 2006 et 2008. Les noms des meutes sont : (1) GoCan, (2) Pelican Lake, (3) Rock Island, (4) Calling, (5) Pelican River, (6) Joli, (7) Algar et (8) Livock. Rock Island et Calling occupaient la même zone sud, mais à des années différentes

Les **proies potentielles** des loups comprenaient l'orignal, le caribou des bois, le cerf, le castor et le lièvre d'Amérique (*Lepus americanus*). Les orignaux étaient les plus abondants dans les hautes terres en hiver (James et al. 2004), et dans les hautes terres ainsi qu'à proximité des milieux riverains et des prairies humides au printemps et en été (Osko et al. 2004, Latham 2009) ; les caribous des bois se trouvaient presque exclusivement dans les tourbières (Stuart-Smith et al. 1997) ; les cerfs étaient abondants dans les hautes terres tout au long de l'année ; et les castors étaient abondants autour des lacs, des rivières et des ruisseaux, tant dans les tourbières que dans les hautes terres (Latham 2009). Le wapiti *Cervus elaphus* et le cerf mulet *O. hemionus* étaient présents en faible densité dans de petites portions de la zone d'étude. Des ours noirs (*Ursus americanus*), des lynx du Canada (*Lynx canadensis*), des renards roux (*Vulpes vulpes*) et des coyotes (*Canis latrans*) étaient également présents dans la zone. Des loups ont été piégés en petit nombre dans la zone d'étude depuis le début des années 1900 (James et

al. 2004) ; aucune autre forme de gestion intensive des loups n'a été mise en œuvre dans la zone.

Les estimations de la densité des orignaux varient spatialement dans le nord-est de l'Alberta (fourchette : 13-35/100 km² ; Alberta Environmental Protection 1998, 2003). **Cependant**, Latham et al. (2011a) ont constaté peu de variation temporelle dans le nombre d'orignaux observés lors des relevés aériens menés dans notre zone d'étude entre 2005 et 2007 (fourchette pour l'ensemble des relevés = 3,0 à 4,8 orignaux observés par 100 km de trajectoire de vol). Les estimations provinciales de la densité de cerfs pour la frange boréale-agricole située directement au sud de la zone d'étude étaient de 164/100 km² ($\pm 23,8\%$) en 2002 et de 174/100 km² ($\pm 19,1\%$) en 2003 ; tandis que Latham (2009) a rapporté une estimation inférieure de 76,5/100 km² pour la zone d'étude en 2005-2007 sur la base d'un estimateur de ratio. **De plus**, Latham et al. (2011a) ont montré une tendance à la hausse du nombre de cerfs observés lors des relevés aériens entre 2005 et 2007 (respectivement $1,8 \pm 0,8$ (moyenne \pm ET) et $5,2 \pm 0,8$ cerfs observés par 100 km de trajectoire de vol). Les estimations de la densité de caribous pour notre zone d'étude varient entre 4,1 et 7,7/100 km² (Stuart-Smith et al. 1997), et Latham (2009) n'a constaté que peu de variation temporelle dans le nombre de caribous observés lors des relevés aériens menés entre 2005 et 2007 (fourchette pour l'ensemble des relevés = 0,9-2,3 caribous observés par 100 km de trajectoire de vol). La densité de castors dans notre zone d'étude a été estimée à 154/100 km² (Latham 2009).

La zone d'étude est située dans les gisements de sables bitumineux d'Athabasca et comprend principalement des terres publiques ; **cependant**, la majeure partie de la région a été affectée à des accords de gestion forestière et à des concessions d'extraction de pétrole et de gaz. L'activité industrielle a considérablement augmenté entre le milieu et la fin des années 1990 (Tracz et al. 2010) et a eu un impact sur environ 7% de la zone d'étude. L'activité industrielle a donné lieu à une moyenne de 1,8 km/km² d'aménagements linéaires par unité d'étude de 100 km² (Schneider 2002). Les lignes d'exploration sismique conventionnelles constituent l'aménagement linéaire le plus répandu, tandis que les routes et sentiers permanents et saisonniers, les emprises de pipelines et les lignes de transport d'électricité sont présents à des densités plus faibles (Schneider 2002).

Données de télémétrie sur les loups

Nous avons évalué la sélection des ressources et l'utilisation des proies pour huit meutes de loups : Algar, Calling, GoCan, Livock, Pelican Lake, Pelican River et Rock Island (Fig. 1), de janvier 2006 à janvier 2008. Nous avons capturé des loups en hiver à l'aide d'un filet lancé par hélicoptère et en été à l'aide de pièges à mâchoires modifiés (protocole de soins et d'utilisation des animaux de l'Université de l'Alberta n° 471503). Conformément aux méthodes décrites dans Latham et al. (2011a), nous avons tenté de capturer et d'équiper d'un collier émetteur au moins un individu dans toutes les meutes de loups présentes dans la zone d'étude ou à sa périphérie. Nous avons équipé 12 des 32 animaux capturés de colliers GPS (GPS4400, LOTEK, Aurora, ON, Canada) programmés avec un intervalle de relocalisation de 2 heures : la période de fin avril à mi-juin 2006 (c'est-à-dire la saison de mise bas des loups) a constitué une exception et nous avons programmé les colliers avec un intervalle de relocalisation de 45 minutes. Nous avons corrigé les positions GPS de manière différentielle afin de réduire l'erreur de mesure (Dussault et al. 2001). Des essais antérieurs menés en

Alberta à l'aide de colliers GPS Lotek (dotés d'un grand nombre de canaux) ont démontré un biais minimal induit par l'habitat, suggérant que des corrections supplémentaires n'étaient pas nécessaires (Hebblewhite et al. 2007). Nous avons défini deux saisons, **l'hiver** (c'est-à-dire les mois où le sol est recouvert de neige, d'octobre à mars) et **l'été** (c'est-à-dire les mois sans neige permanente au sol, d'avril à septembre), en nous basant sur les différences saisonnières dans la cohésion des meutes de loups (Fuller 1989, Latham 2009), sur un fort biais saisonnier de mortalité chez les caribous (McLoughlin et al. 2003), et afin de garantir des tailles d'échantillon appropriées pour chaque saison.

Covariables liées aux proies

Nous avons évalué la sélection spatiale saisonnière des ressources par les loups en estimant des fonctions de sélection des ressources (RSF) (Manly et al. 2002, Johnson et al. 2006) sur la base de couches de distribution saisonnière des proies ; c'est-à-dire que nos modèles ont pris en compte les ressources qui contribuent directement à la survie et au succès reproductif des loups (Mitchell et Hebblewhite 2012). Parallèlement au programme de baguage des loups, nous avons mené cinq relevés aériens à bord d'avions à voilure fixe pour recenser les ongulés durant les hivers 2004-2007 (Latham et al. 2011*a*) et 176 transects de 1 km sur 2 m portant sur des groupes de crottes d'ongulés entre le milieu et la fin de l'été 2005-2007 (Latham 2009, McPhee et al. 2012).

Les relevés aériens ont permis d'évaluer la répartition relative des espèces d'ongulés visibles et consistaient en des transects est-ouest survolés à des intervalles de 1 (environ 1 860 m) ou 2 minutes de latitude au sein d'une portion de 7 000 km² de la zone d'étude couvrant la majeure partie de l'aire de répartition du WAR, la vallée de la rivière Athabasca et les hautes terres adjacentes. Les transects du groupe des bouses ont été placés de manière **aléatoire** dans des types de forêts de hautes terres et de tourbières sur l'ensemble de la zone d'étude. L'orientation du transect à partir du point de départ aléatoire dépendait du type de couverture dans lequel ce point avait été généré ; par exemple, si le point aléatoire se trouvait dans une tourbière à épicéas noirs, nous orientons le transect de manière à ce qu'il traverse, dans la mesure du possible, exclusivement ce type de couverture. Sur les 176 transects, 15% ont été réalisés en forêt de feuillus, 10% en forêt de conifères de haute terre, 7% en forêt mixte, 5 % dans des parcelles coupées, 43% en tourbière, 16% en fagne et 5% dans des zones brûlées.

Nous avons utilisé une simplification de la méthode de Lehmkuhl et al. (1994) pour classer les groupes de crottes en trois catégories d'âge : fraîches (texture humide ou huileuse), anciennes (sèches, légèrement croûtées) ou vieilles (en décomposition). Comme nous ne nous intéressions qu'aux groupes de crottes déposés au printemps et en été, les groupes de crottes vieilles ont été supposés avoir été déposés en hiver et ont donc été exclus des analyses. Nous avons modélisé les observations d'ongulés issues des relevés aériens hivernaux à l'aide d'une régression logistique (Hosmer et Lemeshow 2000) afin d'estimer séparément les RSF hivernales pour l'orignal, le cerf et le caribou. Nous avons modélisé les observations de groupes de bouses d'ongulés à l'aide d'une régression logistique afin d'estimer séparément les RSF estivales pour l'orignal, le cerf et le caribou. Le critère d'information d'Akaike corrigé pour les petits échantillons (AIC_c) a été utilisé pour choisir parmi quatre modèles candidats a priori (Burnham et Anderson 2002) pour chaque espèce et chaque saison (matériel supplémentaire, Annexe 1, Tableaux A1 et A2). Nous avons construit chaque modèle candidat de manière à refléter les préférences hypothétiques en matière de ressources de

chaque espèce tout en évitant le surajustement des paramètres (tel que décrit par Harrell 2001).

Les **variables explicatives** incluses dans les modèles pour les ongulés étaient les suivantes : proportion du type de couverture végétale dans une zone tampon circulaire de 500 m (tourbière, zones brûlées, forêt de feuillus, fagne, forêt mixte, forêt de conifères de haute terre, anciennes parcelles exploitées (> 30 ans), parcelles exploitées d'âge moyen (6-30 ans), jeunes parcelles exploitées (< 6 ans) et plans d'eau), la distance à la route praticable toute l'année la plus proche (m), la distance à la rivière Athabasca (m), la distance au ruisseau le plus proche (m), la distance à la limite de la zone de haute terre la plus proche (m), l'altitude (m) et la densité des éléments linéaires dans une zone tampon de 500 m (km/km²). Nous avons choisi une zone **tampon circulaire** de 500 m pour contextualiser les variables explicatives, car cette taille de zone tampon a déjà été utilisée dans des études sur la sélection des ressources par les grands mammifères en Alberta (Webb et al. 2008, McPhee et al. 2012). **De plus**, nous avons inclus des couches interpolées d'abondance de cerfs et d'orignaux comme variables explicatives dans nos RS saisonniers pour ces espèces, afin de refléter les tendances à grande échelle de l'abondance de ces deux espèces. Les comptages aériens d'orignaux et de cerfs ainsi que les comptages de bouses ont été interpolés en pixels de 25 × 25 m sur l'ensemble de la zone d'étude à l'aide d'une pondération par distance inverse (1/d²) (comme décrit par McPhee et al. 2012). Nous avons évalué la capacité prédictive des meilleures surfaces de sélection des ressources (RSF) pour chaque espèce d'ongulé et chaque saison à l'aide d'une validation croisée k-fold (Boyce et al. 2002). Les meilleurs modèles RSF pour chaque espèce de proie ont été utilisés pour générer des surfaces de sélection des ressources saisonnières à l'aide d'ArcGIS ver. 9.3 (ESRI 2008).

La **surface de sélection des ressources** pour le **castor** a été estimée à partir de données collectées lors d'un relevé aérien par avion à voilure fixe des huttes de castors actives, en octobre 2007 (Latham 2009). Bien que la disponibilité des castors pour les loups puisse varier selon les saisons (Mech 1966), nous avons supposé que leur distribution restait stationnaire d'une saison à l'autre, ce qui est corroboré par leur fidélité à un élément fixe du paysage tel qu'une hutte ou un terrier en bord de rivière (Lancia et Hodgdon 1984). Nous avons modélisé les observations de huttes de castors à l'aide d'une régression logistique afin d'estimer une surface de sélection des ressources (RSF) pour la présence de huttes de castors en fonction du type de couverture végétale dans une zone tampon de 500 m (tourbière, forêt de feuillus, marais, forêt mixte et eau), de l'altitude (m) et de la distance au cours d'eau le plus proche (m). L'AIC a été utilisé pour choisir parmi quatre modèles candidats a priori (matériel supplémentaire, Annexe 1, Tableau A3) et une validation croisée k-fold a été utilisée pour évaluer la capacité prédictive du meilleur modèle de surface de sélection des ressources.

Les **surfaces de sélection des ressources** spécifiques à **chaque espèce** ont été combinées pour créer des surfaces de biomasse totale des proies pour l'hiver et l'été séparément. Pour ce faire, nous avons d'abord converti les surfaces de sélection des ressources des proies en surfaces de densité relative en utilisant des estimations de densité obtenues à partir de relevés aériens menés dans la zone d'étude (Stuart-Smith et al. 1997 pour le caribou : 4,1/100 km², Alberta Environmental Protection 1998, 2003 pour l'orignal : 17/100 km², Latham 2009 pour le cerf et le castor : 76,5/100 km² et 154,2/100 km², respectivement). Les estimations de densité ont été utilisées pour calculer le nombre d'animaux de chaque espèce présent dans

notre zone, que nous avons ensuite répartis spatialement sur la zone d'étude en fonction du score RSF de chaque pixel. Les surfaces de densité relative pour chaque espèce ont ensuite été additionnées, pondérées par leurs contributions relatives à la biomasse, à savoir l'orignal (6), le cerf (1), le castor (0,25) et le caribou (2) (Keith 1983, Fuller 1989 ; la valeur du castor est supposée être un quart de celle d'un cerf de 80 kg, Lancia et Hodgdon 1984), afin de générer une surface de biomasse totale des proies en hiver et en été séparément. Dans ce cas, la biomasse totale saisonnière des proies disponibles pour les loups est exprimée en proies de la taille d'un cerf par pixel de 625 m².

Sélection des ressources par les meutes de loups

Nous avons évalué la sélection des zones utilisées par les proies à l'échelle du domaine vital pour chaque meute de loups en été et en hiver (c'est-à-dire la sélection de troisième ordre, sensu Johnson 1980) en comparant les valeurs de sélection des ressources en proies aux emplacements GPS des loups (utilisés) et à des **emplacements aléatoires** (disponibles) à l'aide de la RSE. Les emplacements aléatoires ont été échantillonnés à une densité de 1 km² du territoire des loups (Hebblewhite et Merrill 2008). **Les territoires des loups ont été estimés comme des polygones convexes minimaux (MCP) à 100%, délimités annuellement pour chaque meute de loups à l'aide d'une moyenne de 1 872 emplacements GPS (fourchette : 772-3 816) par meute.** Bien que la compétition entre meutes résultant de la défense du territoire puisse influencer l'utilisation des limites du territoire par les loups (Mech et Boitani 2003), nous avons supposé que toute la zone comprise dans un MCP à 100% était également accessible aux loups d'une même meute.

Comme de nombreuses interactions entre les loups et les caribous se produisent dans la partie distale des territoires de loups dans les zones WAR et ESAR, nous avons estimé que des informations importantes concernant les incursions des loups dans l'aire de répartition des caribous pourraient être négligées si nous utilisons un MCP à 95% ou un estimateur de densité par noyau.

De plus, comme nous souhaitons évaluer la sélection par les loups des zones fréquentées par leurs proies, c'est-à-dire leur comportement de chasse, nous avons exclu les positions GPS associées à des sites connus de tanières et de rassemblements de loups (tels que déterminés par des enquêtes sur le terrain ; voir Latham 2009 pour les méthodes détaillées). **Nous avons évalué la sélection des ressources par les meutes de loups individuellement, car les analyses au niveau de la population décrivent généralement le schéma moyen de sélection au sein d'une population et omettent souvent des interactions importantes entre les individus et les caractéristiques de leur environnement** (Boyce et al. 2003, Forester et al. 2009). Comme nous ne disposons que d'un seul loup équipé d'un collier GPS par meute (dans tous les cas, des adultes reproducteurs), nous n'avons pas eu besoin de tenir compte de la non-indépendance entre les loups au sein des meutes, comme décrit dans Hebblewhite et Merrill (2008).

De plus, nous avons évalué la sélection des ressources par chaque meute à l'aide d'une régression logistique à effets fixes plutôt que d'un modèle mixte à effets aléatoires multiples plus complexe (comme préconisé par Murtaugh 2007 pour les analyses écologiques). Nous avons élaboré un ensemble de trois modèles candidats a priori basés sur nos **trois hypothèses** : 1) le modèle de proie principale historique, incluant uniquement l'orignal ; 2)

le modèle de proie alternative courante, incluant le cerf et le castor ; et **3**) le modèle de biomasse totale des proies. Nous avons utilisé l'AIC pour sélectionner le meilleur modèle pour chaque meute et chaque saison. Nous avons été contraints d'utiliser cette approche multi-modèle plutôt que de construire un modèle unique incluant toutes les variables de proies pour chaque meute de loups, car les surfaces de sélection des ressources de certaines espèces de proies étaient fortement corrélées entre elles (corrélations de Pearson > 0,7).

De plus, nous n'avons pas inclus de modèle de caribou parmi les modèles candidats, car il a été démontré que les loups évitent les zones fréquentées par les caribous au niveau de la population (James et al. 2004, Latham 2009) ; **cependant**, pour étayer cette affirmation, nous rapportons également les coefficients de sélection d'un modèle de caribou. Pour représenter les **réponses individuelles** des meutes et les réponses moyennes des meutes de loups, nous avons représenté graphiquement la probabilité relative d'utilisation par les loups en fonction des variations de la probabilité relative d'utilisation par chaque espèce de proie en hiver et en été. Les **réponses individuelles** des meutes ont été prédites directement à l'aide de chacun des modèles testés. Les réponses moyennes des meutes de loups ont été prédites à l'aide de modèles construits en calculant la moyenne des coefficients pour chaque espèce de proie sur l'ensemble des meutes, c'est-à-dire l'approche de modélisation en deux étapes décrite par Fieberg et al. (2010) et Northrup et al. (2012). Les erreurs-types autour des réponses moyennes prévues des meutes de loups ont été estimées à l'aide de la méthode du bootstrapping.

Régime alimentaire des loups

Nous avons évalué l'utilisation saisonnière des proies par les loups via l'analyse de 397 excréments collectés auprès de sept meutes entre début 2006 et début 2008 ; nous n'avons pas pu collecter d'excréments auprès de la meute de Livock en raison de son emplacement isolé (Fig. 1). Les excréments ont été collectés à des grappes de positions GPS (définies comme ≥ 5 positions consécutives dans un rayon de 100 m, Anderson et Lindzey 2003) représentant des sites de chasse et de repos des loups. Cette méthode de définition des sites de chasse pouvant sous-estimer les petites espèces de proies, nous avons également collecté des excréments sur les sites de tanières et de rendez-vous. Comme nous avons pu attribuer des dates approximatives à chaque excrément, ceux-ci ont été regroupés en échantillons d'hiver ($n = 113$) et d'été ($n = 284$).

La taille des échantillons de crottes saisonniers était supérieure au minimum de 94 échantillons recommandé par Trites et Joy (2005) comme étant nécessaire pour comparer les régimes alimentaires au fil du temps ou entre les zones. Le ciblage des groupes de coordonnées GPS a réduit le risque de confondre les crottes de loup avec celles d'espèces de canidés sympatriques (chiens sauvages et renards roux). **Cependant**, en l'absence de traces claires associées à un excrément permettant de vérifier l'espèce, et si l'excrément mesurait moins de 25 mm de diamètre (Reed et al. 2004), nous l'avons exclu de l'analyse. Les sites de tanières et de rassemblement des loups constituaient une exception et nous avons supposé que les excréments de moins de 25 mm trouvés à ces endroits provenaient de louveteaux.

Nous avons sélectionné au hasard 20 poils par excrément et les avons identifiés jusqu'à l'espèce selon la méthode de Kennedy et Carbyn (1981). Les poils d'ongulés trouvés dans les excréments estivaux ont été classés en adultes ou juvéniles (Kennedy et Carbyn 1981). **De**

plus, nous avons créé un ensemble de référence à partir d'échantillons de poils prélevés sur des sites de proies tuées par des loups, ainsi que sur des animaux tués par des chasseurs ou sur la route.

Cet ensemble de référence a été utilisé pour faciliter l'identification des espèces et pour évaluer la fiabilité des observateurs. **Nous n'avons pas pu faire la distinction entre le cerf de Virginie et le cerf mulet** ; **cependant**, en raison de la rareté du cerf mulet dans notre zone d'étude, nous avons supposé que tous les restes de cerfs, provenaient de cerfs de Virginie. La méthode de régression de Weaver (1993) a été utilisée pour convertir le pourcentage d'occurrence dans les excréments en pourcentage de la biomasse totale fournie par l'orignal, le cerf, le castor et le caribou. Pour ce faire, nous avons utilisé les poids moyens spécifiques au nord-est de l'Alberta suivants : 400 kg pour un orignal adulte ; 75 kg pour un orignal nouveau-né ; 80 kg pour un cerf adulte ; 25 kg pour un faon ; 20 kg pour un castor ; et 140 kg pour un caribou (Lancia et Hodgdon 1984, Renecker et Hudson 1993, Bubenik 1998). Les erreurs-types (ET) relatives au pourcentage de présence et au pourcentage de biomasse de chaque espèce de proie dans le régime alimentaire du loup ont été estimées à l'aide de l'estimateur de confiance binomial (Sokal et Rolf 1995).

Risque de prédation pour le caribou

Nous avons évalué les variations saisonnières du risque de prédation pour le caribou en quantifiant l'utilisation par les loups des zones présentant une probabilité relative modérée à élevée d'utilisation par le caribou (voir ci-dessous) pendant l'hiver et l'été. Nous avons d'abord estimé les quantiles selon lesquels les pixels composant les surfaces de sélection de l'habitat du caribou en hiver et en été (voir la section « Covariables des proies ») ont été répartis en cinq sous-ensembles de taille égale. Nous avons ensuite reclassé ces deux surfaces en fonction de ces quantiles, établissant cinq rangs de probabilité relative d'utilisation : les pixels de rang 1 représentent les zones rarement utilisées par le caribou, tandis que ceux de rang 5 représentent les zones les plus fréquemment utilisées par le caribou.

Nous avons calculé le pourcentage de positions GPS par meute de loups qui chevauchaient des zones d'utilisation modérée à élevée par les caribous (pixels ayant des rangs de probabilité relative d'utilisation de 3, 4 et 5) en hiver et en été, et avons comparé ces valeurs à l'aide d'un test t apparié (Zar 1996). Enfin, nous avons examiné la saisonnalité des 42 cas de mortalité de caribous femelles adultes équipées d'un collier émetteur survenus dans notre zone d'étude entre 2004 et 2008.

Nous avons déterminé la saison au cours de laquelle les caribous équipés d'un collier émetteur sont morts grâce à des vols de télémétrie aérienne effectués trois à quatre fois par saison. **Dans la plupart des cas**, aucune enquête au sol n'a été menée sur les animaux morts. **Cependant**, nous avons supposé que tous les cas de mortalité de caribous présentant des signes de blessures infligées par des prédateurs ou des squelettes désarticulés étaient dus aux loups (six cas confirmés et 36 cas présumés), car les autres prédateurs nord-Américains qui s'attaquent couramment aux caribous adultes ne sont pas présents dans notre zone d'étude. Nous avons également fondé cette hypothèse sur les travaux de McLoughlin et al. (2003), qui ont constaté qu'environ 75% des mortalités de caribous adultes dans le nord-est de l'Alberta pouvaient être attribuées à la prédation par les loups, tandis que les mortalités causées par les ours noirs, les coyotes ou les humains étaient peu fréquentes ou rares.

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées dans R ver. 2.13.1 pour Windows (R Development Core Team).

RESULTATS

Sélection des ressources par les meutes de loups

Nous avons recueilli 14 018 positions GPS provenant des huit meutes de loups, dont 5 114 en hiver et 8 904 en été. Lors des relevés aériens hivernaux, les observations de cerfs étaient plus fréquentes dans les hautes terres ($72\% \pm 1\%$; moyenne \pm ET), tandis que celles d'orignaux étaient plus fréquentes dans les hautes terres ($57\% \pm 1\%$) que dans les tourbières ($43\% \pm 1\%$). **En été**, les cerfs étaient plus fréquents dans les hautes terres ($71\% \pm 4\%$) ; **cependant**, les observations d'orignaux dans les tourbières ont augmenté de manière marquée ($67\% \pm 4\%$). Les huttes de castors étaient plus fréquentes dans l'aire de répartition du caribou (59%) que dans les zones de hautes terres adjacentes à cette aire (41%). Les observations de caribous étaient plus nombreuses dans les tourbières, tant en hiver ($80\% \pm 9\%$) qu'en été ($84\% \pm 10\%$).

Les données des relevés sur les ongulés et les castors ont été utilisées pour élaborer des modèles décrivant la sélection des ressources en hiver et en été pour chaque espèce d'ongulé et la sélection annuelle des ressources pour le castor (matériel supplémentaire, Annexe 1, Tableaux A1, A2 et A3). Les meilleurs modèles ont donné de bons résultats sur la base d'une validation croisée en 5 parties (corrélation de rang de Spearman (r_s) pour l'original : $r_{s \text{ hiver}} = 0,83$, $r_{s \text{ été}} = 0,80$; cerf : $r_{s \text{ hiver}} = 0,95$, $r_{s \text{ été}} = 0,99$; caribou : $r_{s \text{ hiver}} = 0,97$, $r_{s \text{ été}} = 0,90$; castor : $r_{s \text{ annuel}} = 0,99$; tous $p < 0,001$), justifiant ainsi leur inclusion en tant que variables explicatives dans les RSFs saisonniers des loups.

Les espèces proies qui ont influencé la sélection spatiale des ressources par les loups en hiver variaient d'une meute à l'autre (Tableau 1). Le modèle de proies alternatives communes était le modèle le plus performant pour cinq meutes, tandis que le modèle de proies primaires historiques était le modèle le plus performant pour les trois meutes restantes. Nous n'avons trouvé aucune preuve venant étayer le modèle de biomasse totale des proies pour aucune des meutes, ce qui suggère que les loups ne sélectionnaient pas les ressources uniquement en fonction de la biomasse des proies. **La probabilité d'utilisation par les loups était influencée positivement par les zones sélectionnées par les orignaux et les cerfs pour toutes les meutes de loups en hiver** (Tableau 2, Fig. 2a). La sélection de zones présentant une forte probabilité d'utilisation par les castors était plus variable, seules cinq meutes montrant une sélection positive statistiquement significative pour cette variable (Tableau 2, Fig. 3).

En été, le modèle des **proies alternatives** courantes était le modèle le plus probable pour six meutes (Tableau 1). **Seule la meute de Livock a montré un soutien plus important pour le modèle de proie principale historique**, ce qui suggère que l'original continue de déterminer la sélection des ressources pour certaines meutes. Le modèle de biomasse totale des proies était le modèle le plus performant pour la meute de GoCan. La sélection des ressources **estivales** par les loups était influencée positivement par le castor pour sept meutes (Tableau 2, Fig. 2b). Six meutes ont sélectionné des zones utilisées par les cerfs, alors que ces zones étaient évitées par les deux meutes restantes (Tableau 2, Fig. 4). La sélection en faveur de l'original était positive pour cinq meutes (Tableau 2, Fig. 4). **Cependant**, l'influence de

l'original et du cerf sur la sélection des ressources par les loups n'était pas aussi forte qu'en hiver (Fig. 2a, b).

Tableau 1. Poids d'Akaike (w_i) indiquant le soutien relatif apporté à chacun des trois modèles de régression logistique utilisés pour évaluer la sélection saisonnière des ressources par les loups. Les modèles ont été ajustés aux données du système de positionnement global (GPS) recueillies auprès de huit meutes de loups pendant l'hiver (octobre-mars) et l'été (avril-septembre) dans les zones de répartition du caribou situées à l'ouest et à l'est de la rivière Athabasca, dans le nord-est de l'Alberta, au Canada, entre 2006 et 2008

Model ^a	Pack							
	Algar	Calling	GoCan	Joli	Livock	Pelican Lake	Pelican River	Rock Island
Winter								
1. Historic primary prey	0	0.95	1	0	0	0	0	0.85
2. Common alternative prey	1	0	0	1	1	1	1	0
3. Total prey biomass	0	0.05	0	0	0	0	0	0.15
Summer								
1. Historic primary prey	0	0	0	0	1	0	0	0
2. Common alternative prey	1	1	0.01	1	0	1	1	1
3. Total prey biomass	0	0	0.99	0	0	0	0	0

^aHistoric primary prey model = moose; common alternative prey model = white-tailed deer + beaver; total prey biomass model = total prey biomass combining moose, white-tailed deer, beaver, and caribou.

Tableau 2. Coefficients de sélection normalisés (β) et erreurs-types (ET) pour les trois modèles (Tableau 1) utilisés pour évaluer la sélection saisonnière des ressources par les loups. Les coefficients d'un modèle basé uniquement sur le caribou sont également présentés. Les modèles ont été ajustés à partir de données GPS recueillies auprès de huit meutes de loups pendant l'hiver (octobre-mars) et l'été (avril-septembre) dans les zones de répartition des caribous situées à l'ouest et à l'est de la rivière Athabasca, dans le nord-est de l'Alberta, au Canada, entre 2006 et 2008. Les valeurs en gras indiquent une sélection (valeurs positives) ou un évitement (valeurs négatives) statistiquement significative, telle que déterminée par les tests de Wald

Model ^a	Pack								
	Algar	Calling	GoCan	Joli	Livock	Pelican Lake	Pelican River	Rock Island	Average
Winter									
1. Historic primary prey									
Moose									
β	0.773	0.223	0.522	0.713	0.353	0.713	0.469	0.255	0.503
SE	0.053	0.053	0.038	0.052	0.055	0.053	0.054	0.038	0.049
2. Common alternative prey									
Deer ^b									
β	0.668	0.057	0.292	1.077	0.728	0.519	0.493	0.053	0.486
SE	0.067	0.046	0.037	0.060	0.058	0.051	0.064	0.053	0.055
Beaver									
β	0.443	0.070	-0.020	0.416	-0.332	0.638	0.153	0.212	0.198
SE	0.068	0.059	0.041	0.076	0.070	0.061	0.064	0.047	0.061
3. Total prey biomass									
β	0.851	0.172	0.410	1.058	0.494	0.848	0.509	0.259	0.575
SE	0.053	0.049	0.035	0.056	0.053	0.053	0.057	0.041	0.050
4. Caribou									
β	-0.479	-0.005	-0.249	-0.951	-0.659	-0.340	-0.780	0.150	-0.414
SE	0.057	0.065	0.037	0.056	0.064	0.044	0.065	0.050	0.055
Summer									
1. Historic Primary Prey									
Moose									
β	-0.076	0.454	0.585	-0.161	-0.548	0.147	0.121	1.082	0.200
SE	0.042	0.048	0.050	0.040	0.076	0.036	0.036	0.036	0.046
2. Common alternative prey									
Deer ^b									
β	0.379	-0.290	0.399	0.699	0.549	0.167	0.419	-1.173	0.144
SE	0.057	0.048	0.033	0.055	0.082	0.042	0.041	0.040	0.050
Beaver									
β	0.485	0.590	0.488	0.504	-0.145	0.269	0.405	0.252	0.356
SE	0.063	0.048	0.036	0.057	0.075	0.047	0.046	0.032	0.050
3. Total prey biomass									
β	0.341	0.348	0.821	0.504	-0.140	0.205	0.393	0.789	0.408
SE	0.047	0.045	0.050	0.047	0.050	0.036	0.038	0.036	0.044
4. Caribou									
β	-0.672	0.004	-0.451	-0.831	-0.513	-0.384	-0.426	0.743	-0.316
SE	0.048	0.040	0.029	0.051	0.083	0.047	0.042	0.034	0.047

^aHistoric primary prey model = moose; common alternative prey model = white-tailed deer + beaver; total prey biomass model = total prey biomass combining moose, white-tailed deer, beaver, and caribou; caribou model = caribou.

^bDeer = white-tailed deer.

La plupart des meutes analysées évitaient les zones à forte fréquentation de caribous, tant en hiver qu'en été (Tableau 2, Fig. 2a, b). La meute de Rock Island a constitué une exception, montrant une sélection statistiquement significative des zones à forte fréquentation de caribous au cours des deux saisons (Fig. 3, 4).

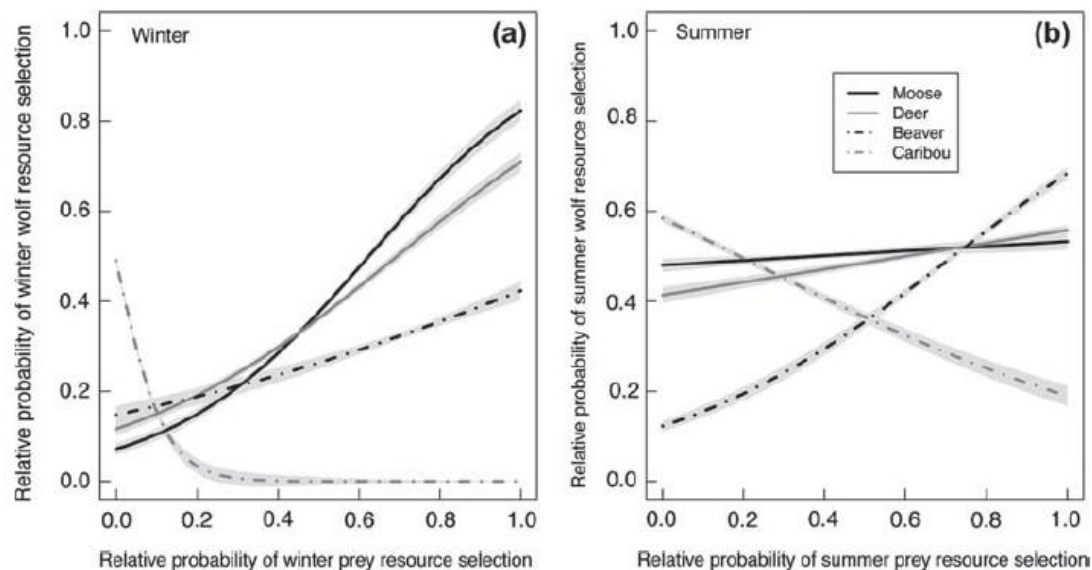


Figure 2. Probabilité relative de sélection des ressources par les loups en (a) hiver (octobre – mars) et (b) en été (avril – septembre) dans les zones de répartition du caribou situées à l'ouest et à l'est de la rivière Athabasca, dans le nord-est de l'Alberta, au Canada, entre 2006 et 2008. Les probabilités de sélection ont été calculées à l'aide des modèles moyens présentés dans le tableau 2, dernière colonne. Pour chaque espèce de proie, les erreurs-types (enveloppes grises) des prévisions sont indiquées. Les loups ont montré une forte préférence pour le cerf de Virginie (cerf) et l'orignal, ainsi qu'une tendance à éviter le caribou en hiver, et une forte préférence pour le castor en été

Régime alimentaire des loups

En hiver, des cerfs ont été trouvés dans 61,1% ($\pm 4,6\%$) des excréments et ont fourni 42,6% ($\pm 4,7\%$) de la biomasse du régime alimentaire des loups (Fig. 5a, b). Bien que les orignaux aient été présents dans un pourcentage relativement faible de crottes ($17,7 \pm 3,6\%$), ils représentaient une part importante de la biomasse ($41,7 \pm 4,6\%$). Des castors ont été trouvés dans 22,1% ($\pm 3,9\%$) des crottes hivernales, représentant un faible pourcentage de la biomasse hivernale ($8,5 \pm 2,6\%$).

Reflétant les changements dans la sélection des zones occupées par différentes proies, le régime alimentaire des loups a considérablement varié d'une saison à l'autre. La consommation de castors a augmenté en **été**, où ils ont été trouvés dans 58,1% ($\pm 2,9\%$) des excréments et constituaient 29,8% ($\pm 2,7\%$) de la biomasse du régime alimentaire des loups (Fig. 5a, b). La consommation de cerfs de Virginie par les loups a diminué tant en fréquence ($32,8 \pm 2,8\%$) qu'en biomasse ($24,0 \pm 2,5\%$). Les excréments contenaient des cerfs adultes (16,3%) et des faons (16,5%). La contribution estimée de l'orignal au régime alimentaire des loups en été est restée stable, mais comprenait à la fois des orignaux adultes (10,5%) et des petits (8,5%).

Les **caribous** étaient **rarement** présents dans les excréments de loups, que ce soit en hiver ($7,1 \pm 2,4\%$) ou en été ($4,2 \pm 1,2\%$) (Fig. 5a). **De même**, les caribous ne représentaient qu'une faible part de la biomasse du régime alimentaire des loups en hiver ($7,1 \pm 2,4\%$) et en été ($5,6 \pm 1,4\%$, Fig. 5b). Un seul excrément contenait des poils de faon de caribou. Nous avons constaté que 60% des excréments de loups contenant du caribou ($n = 20$) provenaient de l'été (avril-septembre) ou 90% selon la définition de l'été utilisée par McLoughlin et al. (2003) (avril-octobre).

Afin de nous assurer que les meutes couramment échantillonnées n'influencent pas nos résultats sur le régime alimentaire, nous avons sélectionné au hasard 10 et 20 excréments par meute de loups et par saison pour analyser la présence de proies dans le régime alimentaire des loups. Ces résultats étaient similaires à ceux rapportés ci-dessus (matériel supplémentaire, Annexe 1, Fig. A1).

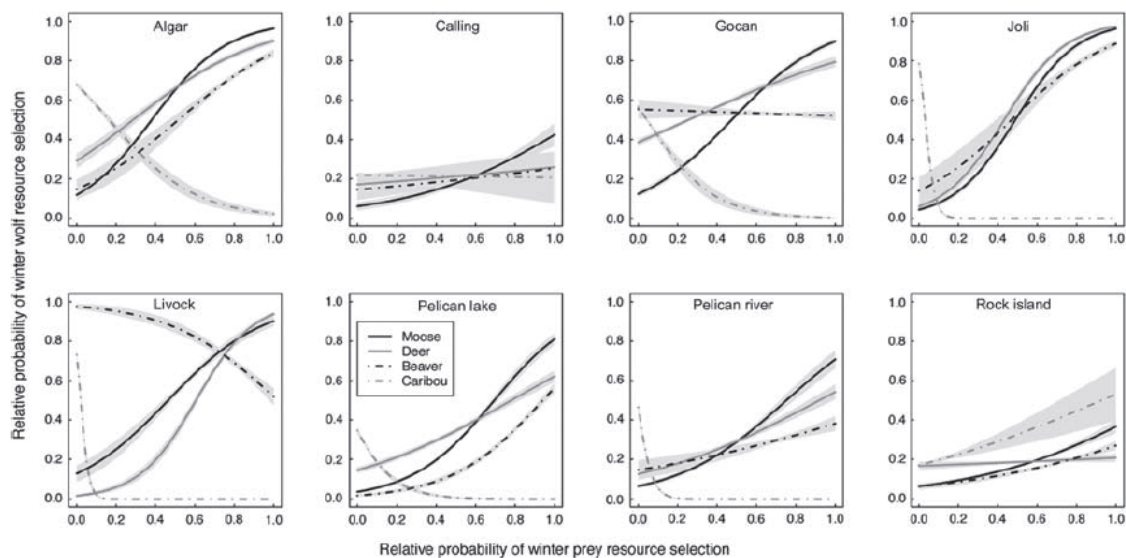


Figure 3. Probabilité relative de sélection des ressources par huit meutes de loups pendant l'hiver (octobre-mars) dans les zones de répartition du caribou situées à l'ouest et à l'est de la rivière Athabasca, dans le nord-est de l'Alberta, au Canada, entre 2006 et 2008. Les probabilités de sélection ont été calculées à l'aide des modèles de sélection des ressources par meute présentés dans le Tableau 2. Pour chaque espèce de proie, les erreurs-types (enveloppes grises) des prévisions sont indiquées. Cerf = cerf de Virginie

Risque de prédation pour le caribou

Le pourcentage moyen de localisations GPS de loups enregistrées dans des zones présentant une probabilité relative modérée à élevée de fréquentation par le caribou (rangs 3, 4 et 5) était plus élevé en été ($38,1\% \pm 6,0\%$) qu'en hiver ($24,8\% \pm 5,1\%$; $t_7 = -3,559$; $p = 0,0046$). De plus, le pourcentage moyen de localisations de loups dans les zones à faible probabilité d'utilisation par les caribous (rang 1) a diminué, passant de $61,5\%$ ($\pm 7,8\%$) en hiver à $44,3\%$ ($\pm 7,4\%$) en été (Fig. 6). Le pourcentage moyen de localisations de loups dans les zones à forte probabilité d'utilisation par les caribous (rang 5) était faible tant en hiver ($7,5\% \pm 3\%$) qu'en été ($8\% \pm 2,8\%$), ce qui suggère que, quelle que soit la saison, les zones centrales de tourbières choisies par les caribous n'étaient pas régulièrement fréquentées par les loups.

Les changements observés dans les schémas de sélection des ressources et le régime alimentaire des loups se reflétaient dans les schémas de mortalité des caribous. Sur les 42 décès de caribous femelles adultes enregistrés dans notre zone d'étude entre 2004 et 2008, 23,8% se sont produits en hiver (octobre-mars), tandis que 76,2% se sont produits en été (avril-septembre).

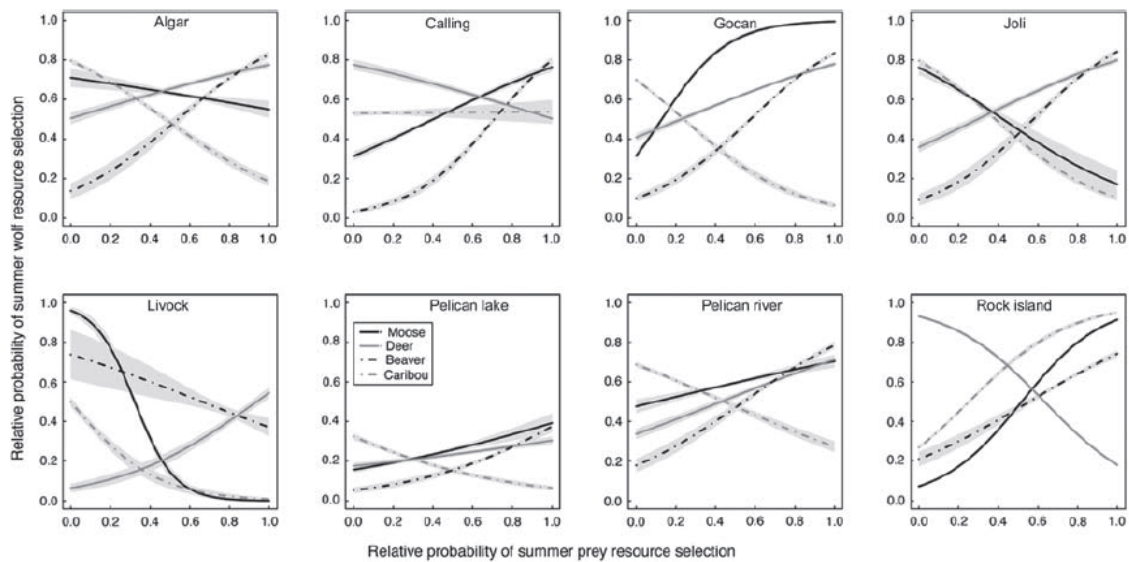


Figure 4. Probabilité relative de sélection des ressources par huit meutes de loups pendant l'été (avril-septembre) dans les zones de répartition du caribou situées à l'ouest et à l'est de la rivière Athabasca, dans le nord-est de l'Alberta, au Canada, entre 2006 et 2008. Les probabilités de sélection ont été calculées à l'aide des modèles de sélection des ressources par meute présentés dans le Tableau 2. Pour chaque espèce de proie, les erreurs-types (enveloppes grises) des prévisions sont indiquées. Cerf = cerf de Virginie

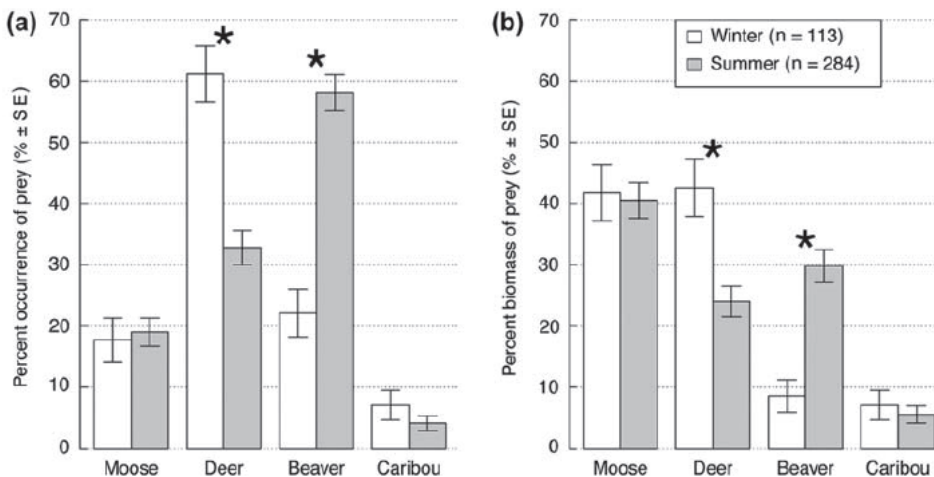


Figure 5. Différences dans le régime alimentaire (déterminé à partir des restes de proies présents dans les excréments) des loups entre l'hiver (octobre-mars) et l'été (avril-septembre) dans les zones de répartition du caribou situées à l'ouest et à l'est de la rivière Athabasca, dans le nord-est de l'Alberta, au Canada, en 2006-2007. Les valeurs ont été calculées comme (a) pourcentage d'occurrence et (b) pourcentage de biomasse dans les excréments de loups (d'après Weaver 1993). Les erreurs-types autour du pourcentage d'occurrence et du pourcentage de biomasse ont été estimées à l'aide de l'estimateur de confiance binomial (Sokal et Rolf 1995). Un astérisque indique des différences statistiquement significatives (c'est-à-dire des intervalles de confiance à 95% qui ne se chevauchent pas) entre les estimations hivernales et estivales pour l'espèce. Remarque : les contributions de l'orignal et du cerf de Virginie (cerf) à la biomasse en été incluent une correction tenant compte du poids des petits d'orignal et des faons

DISCUSSION

Nous avons constaté que l'importance de chaque espèce de proie dans le régime alimentaire des loups variait selon les saisons, tout comme la sélection par les loups des zones fréquentées par chaque proie. Les variations saisonnières dans l'utilisation et la sélection des proies par les loups ont donné lieu à des relations spatiales contrastées entre les loups et les caribous. En hiver, les cerfs constituaient la part la plus importante du régime alimentaire des loups et ceux-ci privilégiaient les zones fréquentées par les cerfs, tandis qu'en été, les castors étaient l'espèce de proie la plus fréquemment consommée et la sélection par les loups des zones fréquentées par les castors augmentait considérablement. Les changements dans la sélection des ressources et le régime alimentaire des loups, qui se sont tournés vers les castors

abondants à mesure qu'ils devenaient disponibles en été, correspondent à **un changement de proie** (Murdoch 1969). Les orignaux ont été consommés de manière constante tout au long de l'année et, bien qu'ils aient été rarement retrouvés dans les excréments de loups, leur grande taille signifiait qu'ils restaient importants pour les loups, représentant 40% de la biomasse consommée par les loups à chaque saison. D'après nos définitions saisonnières, nous avons constaté des quantités comparables de caribous dans le régime alimentaire des loups en hiver et en été. **Cependant**, si l'on inclut le mois charnière d'octobre dans l'été, nous avons constaté que 90% des excréments de loups contenant du caribou provenaient de ce que l'on appelle communément les mois sans neige (McLoughlin et al. 2003). Les différences saisonnières dans l'utilisation des proies par les loups ont entraîné des contrastes saisonniers dans leur utilisation des habitats préférés des caribous, **le chevauchement** entre les loups et les caribous étant le plus élevé en été, lorsque les loups chassaient le castor. Comme nous avons également constaté que la plupart des mortalités de caribous se produisaient en été, il semble plausible que la **réponse comportementale** des loups ait entraîné une pression de prédation accrue sur les caribous par le biais du processus de concurrence apparente.

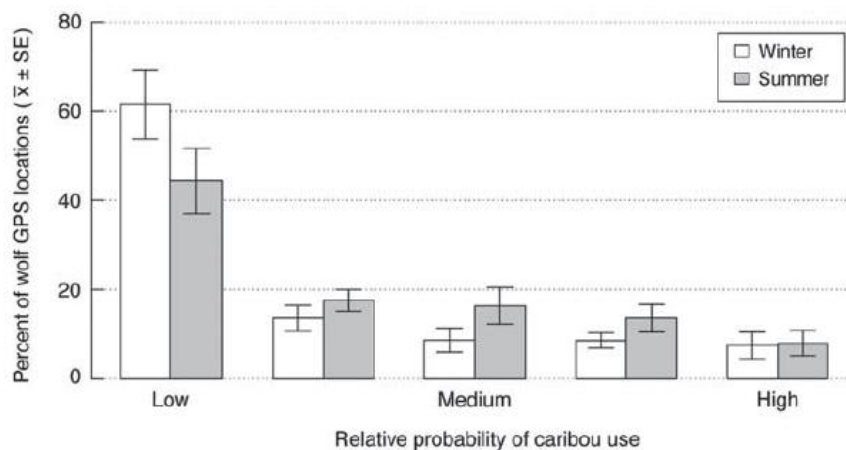


Figure 6. Pourcentage des positions GPS des loups qui chevauchaient des zones présentant une probabilité relative faible, moyenne et élevée d'utilisation par les caribous pendant l'hiver (octobre-mars) et l'été (avril-septembre) dans les parties ouest et est des aires de répartition des caribous de la rivière Athabasca, dans le nord-est de l'Alberta, au Canada, entre 2006 et 2008. Les niveaux d'utilisation par les caribous ont été définis en reclassant les surfaces de sélection saisonnière des ressources par les caribous en cinq rangs de probabilité relative d'utilisation (1 = faible, 5 = élevée)

Bien que l'orignal reste important en termes de biomasse dans le régime alimentaire des loups, il n'est plus la proie ongulée la plus courante consommée par les loups dans le nord-est de l'Alberta, ayant **récemment été remplacé** par le cerf (Latham et al. 2011a, Wasser et al. 2011). Lorsque l'orignal était la proie la plus courante, la préférence des loups pour cette espèce les éloignait des habitats de choix du caribou (Bergerud et al. 1984, James et al. 2004), et ce schéma aidait à expliquer comment le caribou coexistait avec d'autres proies et les loups dans la forêt boréale, c'est-à-dire par une **séparation spatiale** (Bergerud et al. 1984, Seip 1992). Wasser et al. (2011) ont étudié la sélection des ressources et le régime alimentaire des loups en hiver (mi-décembre à mi-mars) dans une petite partie de l'aire de répartition du caribou de l'ESAR et ont conclu que la préférence des loups pour les cerfs continue de les éloigner des habitats privilégiés du caribou, réduisant ainsi le potentiel d'impact des loups sur le caribou par la prédation. **Bien que nos résultats s'appuient sur un échantillon plus restreint de crottes**, nous avons également constaté une **préférence** des loups pour les cerfs en hiver. Ces résultats confirment que les loups continuent de concentrer leurs efforts de prédation et

de chasse en dehors de l'habitat principal du caribou et que le caribou ne constitue pas une composante importante du régime alimentaire global du loup. **Ainsi, une certaine séparation spatiale entre les caribous et les loups persiste dans le nord-est de l'Alberta et, comme dans d'autres systèmes (Wittmer et al. 2005), la prédation des caribous par les loups reste accessoire.**

Cependant, les changements récents au niveau du paysage, du climat et de la communauté de proies semblent affecter cette séparation spatiale, augmentant la prédation accidentelle des caribous par les loups. Bien que les caribous restent une composante **insignifiante** du régime alimentaire global des loups, leur proportion dans ce régime a néanmoins augmenté de manière substantielle dans le nord-est de l'Alberta au cours de la dernière décennie. Les estimations provenant de zones d'étude qui se chevauchent vont d'une multiplication par 10 (Latham et al. 2011*a*) à une multiplication par 22 (Wasser et al. 2011) par rapport à la très faible proportion de caribous dans le régime alimentaire des loups rapportée par James et al. (2004) au milieu des années 1990 (<1%). **L'effet proportionnel de la prédation accidentelle sur une population de proies peut être inversement dépendant de la densité** ; c'est-à-dire que la mortalité augmente proportionnellement à la diminution du nombre de proies (Messier 1994). **De plus**, comme la **réponse numérique** du prédateur est le mécanisme par lequel la concurrence apparente affecte les espèces proies (Holt et al. 1994), l'augmentation du nombre de loups due à l'enrichissement des proies (Latham et al. 2011*a*) peut entraîner une augmentation des rencontres fortuites et des événements de prédation des caribous par les loups (McCutchen 2007). **Ainsi**, même si le caribou ne représente qu'une petite partie du régime alimentaire des loups et que la préférence des loups pour leurs proies principales les éloigne en moyenne des habitats de prédilection du caribou, la prédation accidentelle par les loups pourrait tout de même entraîner un déclin des populations de caribous (McLoughlin et al. 2003, Wittmer et al. 2005, Latham et al. 2011*a*).

Nos résultats contribuent à la reconnaissance croissante de l'importance des études menées tout au long de l'année pour comprendre les systèmes prédateur-proie chez les grands mammifères (Sand et al. 2008, Knopff et al. 2010, Metz et al. 2012). Nous avons constaté que les différences saisonnières dans l'utilisation des proies et l'intensité de la sélection spatiale entraînaient des relations spatio-temporelles complexes entre les loups et les caribous. **Plus particulièrement**, nos résultats montrent une utilisation accrue par les loups des habitats préférés des caribous en été, lorsque les loups passent du cerf au castor, ce qui suggère le mécanisme potentiel (à savoir le changement saisonnier de proie) expliquant pourquoi la plupart des caribous du nord-est de l'Alberta (McLoughlin et al. 2003) et d'ailleurs en Amérique du Nord occidentale et en Europe du Nord (Seip 1992, Kojola et al. 2004, Whittington et al. 2011) **sont tués par les loups pendant l'été et au début de l'automne.** Bien que nous n'ayons pas pu confirmer que les loups étaient responsables de toutes les mortalités de caribous adultes que nous avons enregistrées, nous avons néanmoins constaté des schémas de mortalité saisonnière des caribous correspondant à ceux de McLoughlin et al. (2003), **ce qui suggère que les loups restent le facteur de mortalité le plus important.** **L'orignal** est également couramment associé aux prairies humides des tourbières en été (Osisko et al. 2004), et l'association positive avec l'orignal que nous avons identifiée pour certaines meutes pourrait contribuer à accroître le **chevauchement** entre les loups et les caribous en été. Si la séparation spatiale, considérée sur une base annuelle, persiste, elle est atténuée par l'exploitation et la sélection saisonnières des proies.

Outre la réduction de la distance géographique entre les loups et les caribous en été, les changements observés dans le comportement de chasse des loups à cette période de l'année peuvent accroître la fréquence des rencontres avec les caribous. **Au printemps et en été, les meutes de loups ont moins tendance à chasser en groupes cohésifs** (Fuller 1989, Latham 2009), ce qui augmente le nombre de groupes de loups chasseurs présents sur le territoire. **Ignorer l'effet de la saison sur la dynamique loup-caribou pourrait conduire à des conclusions erronées et à de mauvaises décisions.** Les études menées uniquement en été peuvent surestimer l'effet des loups sur les caribous, tandis que celles menées uniquement en plein hiver (Wasser et al. 2011) sont susceptibles de le sous-estimer.

Le castor a été un facteur important des changements saisonniers dans la sélection des ressources par les loups et a réduit la séparation spatiale avec les caribous pendant l'été (c'est-à-dire la réponse comportementale du prédateur), et le castor pourrait également contribuer à l'enrichissement global des proies et à la réponse démographique des loups dans notre région. Les castors constituent une proie importante pour les loups dans de nombreuses régions d'Amérique du Nord (Mech 1966, Messier et Crête 1985), mais la consommation de castors par les loups dans le nord-est de l'Alberta n'a pas été élevée depuis leur extinction locale et leur réintroduction au milieu du XX^{ème} siècle (Martell et al. 2006). **Nous avons constaté des taux de consommation de castors bien plus élevés que ceux rapportés précédemment** (Fuller et Keith 1980, James et al. 2004). Les raisons de ce phénomène ne sont pas claires. Une explication plausible est que les populations de castors ont augmenté depuis leur réintroduction. Quelle que soit la cause du changement observé, nos résultats soulignent l'importance d'une proie non ongulée, petite mais abondante, pour la prédation accidentelle et la concurrence apparente au sein d'une grande communauté prédateurs-proies de mammifères.

Bien que la plupart des consommations de castors par les loups aient eu lieu pendant l'été, nous avons également trouvé des restes de castors dans des excréments hivernaux. **Cependant**, plus de la moitié de ces excréments provenaient du printemps (36%) et de l'automne (24%), c'est-à-dire des mois de transition, par opposition à l'hiver (décembre-février). **De même**, nous avons constaté que de nombreux excréments contenant du caribou avaient été collectés en octobre (un mois d'hiver selon notre définition saisonnière). Ces deux résultats suggèrent que les **mois de transition** entre nos définitions de l'hiver et de l'été sont également importants en termes d'utilisation des tourbières par les loups et de chevauchement spatial avec les caribous. **En outre**, cela met en évidence la difficulté d'identifier des saisons écologiquement significatives dans les **systèmes à proies multiples**, lorsque différentes espèces de proies peuvent présenter une vulnérabilité saisonnière différente face à la prédation. Par exemple, Basille et al. (2012) ont montré qu'il existait des différences importantes entre la vulnérabilité saisonnière à la prédation et le chevauchement entre le caribou et l'orignal, ce qui ne ferait que compliquer davantage la situation dans notre système comportant quatre espèces de proies. La compréhension de la saisonnalité de la **vulnérabilité** à la prédation dans les systèmes à proies multiples reste une question importante pour les espèces de caribous en déclin dans les systèmes affectés par une concurrence apparente.

Nous **n'avons** trouvé aucun élément venant étayer l'hypothèse de la biomasse totale, c'est-à-dire que les loups affichent des schémas de chasse généralistes en sélectionnant les zones présentant la plus grande biomasse totale de proies disponibles, quelle que soit l'espèce. **Toutefois**, ce résultat doit être interprété avec prudence compte tenu de certaines difficultés liées à l'estimation de la disponibilité des proies sur de vastes étendues. Nous avons utilisé des relevés aériens en hiver et des transects de bouses en été pour estimer la répartition saisonnière des proies. **Ces deux méthodes de relevé souffrent de biais de détection** et, dans le cas des bouses, de taux de décomposition potentiellement variables entre les types d'habitats (Lehmkühl et al. 1994, Vander Wal et al. 2011). Malgré ces biais, nous restons convaincus que nos conclusions sont correctes. **Premièrement**, les relevés aériens hivernaux sont susceptibles de sous-estimer la présence de cerfs dans les hautes terres en raison de la canopée dense des peuplements forestiers ; bien que nous n'ayons pas corrigé ce biais de détection, nous avons tout de même constaté que les loups privilégiaient les cerfs des hautes terres en hiver. **Deuxièmement**, les crottes peuvent se décomposer plus rapidement dans les tourbières car la nappe phréatique se trouve à la surface ou près de celle-ci dans cet habitat (Lehmkühl et al. 1994, mais voir Webb 2009 qui n'a constaté aucune différence dans les taux de détection des crottes entre des types d'habitats similaires à ceux de notre zone d'étude), ce qui pourrait entraîner une surestimation des proies ongulées dans les hautes terres par rapport aux tourbières en été. **Malgré ces biais**, les loups ont tout de même privilégié les zones fréquentées par les espèces proies dans les tourbières en été, ce qui s'est traduit par une utilisation accrue des habitats préférés des caribous. Une autre limite potentielle réside dans l'approche approximative que nous avons utilisée pour calculer la biomasse totale des proies, c'est-à-dire que nous n'avons pas tenu compte de la proportion de faons, de jeunes d'un an et d'adultes dans la population de chaque espèce proie.

En supposant une valeur pondérée favorisant les adultes pour la contribution de chaque espèce de proie, nous avons probablement surestimé la biomasse totale des proies disponibles pour les loups. Malgré cela, nous n'avons trouvé aucun élément venant étayer l'hypothèse de la biomasse totale des proies, ce qui suggère que nous aurions trouvé encore moins d'éléments en faveur de cette hypothèse si nous avions corrigé les données pour tenir compte des animaux plus jeunes. **Enfin**, comme nous n'avons utilisé qu'une seule échelle spatiale (c'est-à-dire dans une zone tampon de 500 m) pour contextualiser les variables d'habitat, nous avons peut-être négligé des attributs importants qui influencent le comportement de sélection des ressources à l'échelle locale ou à des échelles de paysage plus larges (Leblond et al. 2011, Lesmerises et al. 2012). **Cependant**, même si nous n'avons pas évalué la sélection des ressources de manière hiérarchique, nos modèles de proies saisonnières ont donné de bons résultats sur la base d'une validation croisée en 5 fois (tous $r_s > 0,8$), ce qui confirme leur robustesse dans la prédiction du comportement et de la distribution des proies.

Nos résultats soulignent également le **risque** que les analyses au niveau de la population masquent d'autres caractéristiques importantes d'un système prédateur-proie. Lorsqu'on fait la moyenne sur l'ensemble d'une population, les études sur la sélection des ressources et le chevauchement spatial indiquent souvent que les prédateurs choisissent des habitats différents de ceux de leurs proies accidentelles, comme le caribou (James et al. 2004). **En conséquence**, elles risquent de passer à côté d'interactions importantes entre les prédateurs individuels et les caractéristiques de leur domaine vital (Boyce et al. 2003, Forester et al.

2009), telles que les différences individuelles dans les relations spatio-temporelles avec les proies (Latham et al. 2011*c*) ou dans les schémas de sélection des proies (Knopff 2010).

Par exemple, nous avons constaté que la plupart des meutes de loups montraient une forte préférence pour le castor en été, **mais que certaines meutes** continuaient à fréquenter les zones utilisées par les cerfs. Ces différences peuvent avoir des implications importantes pour le caribou, car la préférence des loups pour une proie, le castor, a entraîné un **chevauchement** spatial accru entre les loups et les caribous. **De plus**, nos analyses au niveau individuel ont montré que, bien que la plupart des meutes de loups évitaient les caribous, une meute (Rock Island) fréquentait les zones utilisées par les caribous. Les limites spatiales ou temporelles de la collecte de données pourraient empêcher de détecter les différences de spécialisation entre les meutes de loups et, par conséquent, l'impact des loups sur les populations de caribous.

Nos résultats ne remettent pas en cause l'importance d'autres facteurs tels que la dégradation et la perte d'habitat ou les activités anthropiques qui ont été impliquées dans le déclin des populations de caribous (Schneider et al. 2010, Festa-Bianchet et al. 2011). **En effet, l'activité industrielle récente a une influence importante sur les relations prédateur-proie spatio-temporelles dans la région.** Par exemple, Latham et al. (2011*b*) ont rapporté un effet saisonnier selon lequel l'utilisation par les loups d'infrastructures industrielles linéaires comme corridors de déplacement vers les tourbières augmentait en été et entraînait une **chasse plus fréquente des loups dans les habitats préférés des caribous** (voir également James et Stuart-Smith 2000).

De plus, l'augmentation des populations de prédateurs alternatifs a également été identifiée comme un facteur important du déclin des populations de caribous, par exemple le faible taux de survie des petits dû à la prédation par l'ours noir dans certaines régions de l'est du Canada (Pinard et al. 2012), ou le risque accru de prédation pour les caribous en raison des variations individuelles dans la sélection par l'ours noir des habitats préférés des caribous (Latham et al. 2011*c*). **Nous soutenons donc qu'une combinaison complexe de facteurs biotiques et abiotiques a entraîné des changements dans les relations spatiales entre les proies alternatives, les caribous et leur prédateur commun, les loups.**

Ces changements ont eu pour conséquence, dans notre système, une augmentation de la prédation accidentelle des caribous par les loups, en particulier en été. Les changements saisonniers dans l'utilisation des ressources et les schémas de prédation des loups que nous rapportons ici coïncident avec les schémas de mortalité des caribous adultes, ce qui corrobore la conclusion selon laquelle les loups ont un impact négatif sur les populations de caribous des bois et de rennes sauvages dans une grande partie de leur aire de répartition en Amérique du Nord occidentale et en Europe (Bergerud 1974, Seip 1992, Kojola et al. 2004, Wittmer et al. 2005, Gustine et al. 2006, Festa-Bianchet et al. 2011, Latham et al. 2011a, Serrouya et al. 2011). Bien que cela représente un défi politique, nous recommandons que, si l'on souhaite préserver le caribou dans des écosystèmes ayant subi un enrichissement en proies et des modifications du paysage, la gestion des loups (et éventuellement d'autres prédateurs) ainsi que celle des **proies alternatives** soit incluse dans l'approche en trois volets de la conservation du caribou proposée par Schneider et al. (2010) et Wittmer et al. (2013).

References

- Alberta Environmental Protection 1998. Northern moose management program progress report. – Report for Alberta Environmental Protection, Edmonton, AB, Canada.
- Alberta Environmental Protection 2003. Moose survey in WMU 511 February 11–17, 2003. – Report for Alberta Environmental Protection, Edmonton, AB, Canada.
- Anderson, C. R. and Lindzey, F. G. 2003. Estimating cougar predation rates from GPS location clusters. – *J. Wildl. Manage.* 67: 307–316.
- Basille, M. et al. 2012. Ecologically based definition of seasons clarifies predator–prey interactions. – *Ecography*. doi: 10.1111/j.1600-0587.2011.07367.x
- Bergerud, A. T. 1974. Decline of caribou in North America following settlement. – *J. Wildl. Manage.* 38: 757–770.
- Bergerud, A. T. 1985. Antipredator strategies of caribou: dispersion along shorelines. – *Can. J. Zool.* 63: 1324–1329.
- Bergerud, A. T. et al. 1984. Antipredator tactics of calving caribou: dispersion in mountains. – *Can. J. Zool.* 62: 1566–1575.
- Boisjoly, D. et al. 2010. Coyote habitat selection and management implications for the Gaspésie caribou. – *J. Wildl. Manage.* 74: 3–11.
- Boutin, S. et al. 2012. Why are caribou declining in the oil sands? – *Front. Ecol. Environ.* 10: 65–67.
- Boyce, M. S. et al. 2002. Evaluating resource selection functions. – *Ecol. Model.* 157: 281–300.
- Boyce, M. S. et al. 2003. Scale and heterogeneity in habitat selection by elk in Yellowstone National Park. – *Ecoscience* 10: 421–431.
- Bubenik, A. B. 1998. Evolution, taxonomy and morphophysiology. – In: Franzmann, A. W. and Schwartz, C. C. (eds), *Ecology and management of the North American moose*. A Wildlife Management Institute Book, pp. 77–123.
- Burnham, K. P. and Anderson, D. R. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. – Springer.
- Chañeton, E. J. and Bonsall, M. B. 2000. Enemy-mediated apparent competition: empirical patterns and the evidence. – *Oikos* 88: 380–394.
- Côte, S. D. et al. 2004. Ecological impacts of deer overabundance. – *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35: 113–147.
- Cumming, H. G. 1992. Woodland caribou: facts for forest managers. – *For. Chron.* 68: 481–491.
- Dawe, K. L. 2011. Factors driving range expansion of white-tailed deer, *Odocoileus virginianus*, in the boreal forest of northern Alberta, Canada. – PhD thesis, Dept of Biol. Sci., Univ. of Alberta, Edmonton, AB, Canada.
- DeCesare, N. J. et al. 2010. Endangered, apparently: the role of apparent competition in endangered species conservation. – *Anim. Conserv.* 13: 353–362.
- Dussault, C. et al. 2001. Influence of satellite geometry and differential correction on GPS location accuracy. – *Wildl. Soc. Bull.* 29: 171–179.
- ESRI 2008. ArcGIS: release 9.3 edition [computer program]. – Environmental Systems Research Inst. (ESRI), Redlands, California.
- Festa-Bianchet, M. et al. 2011. Conservation of caribou (*Rangifer tarandus*) in Canada: an uncertain future. – *Can. J. Zool.* 89: 419–434.
- Fieberg, J. et al. 2010. Correlation and studies of habitat selection: problem, red herring or opportunity. – *Phil. Trans. R. Soc. B* 365: 2233–2244.
- Forester, J. D. et al. 2009. Accounting for animal movement in estimation of resource selection functions: sampling and data analysis. – *Ecology* 90: 3554–3565.
- Fuller, T. K. 1989. Population dynamics of wolves in north-central Minnesota. – *Wildl. Monogr.* 105: 1–41.
- Fuller, T. K. and Keith, L. B. 1980. Wolf population dynamics and prey relationships in northeastern Alberta. – *J. Wildl. Manage.* 44: 583–602.
- Gleeson, S. K. and Wilson, D. S. 1986. Equilibrium diet: optimal foraging and prey coexistence. – *Oikos* 46: 139–144.
- Gustine, D. D. et al. 2006. Calf survival of woodland caribou in a multi-predator ecosystem. – *Wildl. Monogr.* 165: 1–32.
- Harrell, F. E. Jr 2001. Regression modelling strategies: with applications to linear models, logistic regression, and survival analysis. – Springer.
- Hebblewhite, M. and Merrill, E. 2008. Modelling wildlife–human relationships for social species with mixed-effects resource selection models. – *J. Appl. Ecol.* 45: 834–844.
- Hebblewhite, M. et al. 2007. Are all global positioning system collars created equal? Correcting habitat-induced bias using three brands in the central Canadian Rockies. – *J. Wildl. Manage.* 71: 2026–2033.
- Holt, R. D. 1977. Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. – *Theor. Popul. Biol.* 12: 197–229.
- Holt, R. D. 1984. Spatial heterogeneity, indirect interactions, and the coexistence of prey species. – *Am. Nat.* 124: 377–406.
- Holt, R. D. and Kotler, B. P. 1987. Short-term apparent competition. – *Am. Nat.* 130: 412–430.
- Holt, R. D. et al. 1994. Simple rules for interspecific dominance in systems with exploitative and apparent competition. – *Am. Nat.* 144: 741–771.
- Hosmer, D. W. and Lemeshow, S. 2000. Applied logistic regression. – Wiley.
- James, A. R. C. and Stuart-Smith, A. K. 2000. Distribution of caribou and wolves in relation to linear corridors. – *J. Wildl. Manage.* 64: 154–159.
- James, A. R. C. et al. 2004. Spatial separation of caribou from moose and its relation to predation by wolves. – *J. Wildl. Manage.* 68: 799–809.
- Johnson, C. J. et al. 2006. Resource selection functions based on use-availability data: theoretical motivation and evaluation methods. – *J. Wildl. Manage.* 70: 347–357.
- Johnson, D. H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. – *Ecology* 61: 65–71.
- Keith, L. B. 1983. Population dynamics of wolves. – In: Carbyn, L. N. (ed.), *Wolves in Canada and Alaska: their status, biology, and management*. Report Series no. 45, Canadian Wildlife Service, pp. 66–77.
- Kennedy, A. J. and Carbyn, L. N. 1981. Identification of wolf prey using hair and feather remains with special reference to western Canadian national parks. – Canadian Wildlife Service, Edmonton, AB, Canada.
- Knopff, K. H. 2010. Cougar predation in a multi-prey system in west-central Alberta. – PhD thesis, Dept of Biol. Sci., Univ. of Alberta, Edmonton, AB, Canada.
- Knopff, K. H. et al. 2010. Cougar kill rate and composition in a multiprey system. – *J. Wildl. Manage.* 74: 1435–1447.
- Kojola, I. et al. 2004. Predation on European wild forest reindeer (*Rangifer tarandus*) by wolves (*Canis lupus*) in Finland. – *J. Zool.* 263: 229–235.
- Lancia, R. A. and Hodgdon, H. E. 1984. Beavers. – In: Macdonald, D. (ed.), *The encyclopedia of mammals*. Equinox, pp. 606–609.
- Latham, A. D. M. 2009. Wolf ecology and caribou–primary prey–wolf spatial relationships in low productivity peatland complexes in northeastern Alberta. – PhD thesis, Dept of Biol. Sci., Univ. of Alberta, Edmonton, AB, Canada.
- Latham, A. D. M. et al. 2011a. Invading white-tailed deer change wolf–caribou dynamics in northeastern Alberta. – *J. Wildl. Manage.* 75: 204–212.

- Latham, A. D. M. et al. 2011b. Movement responses by wolves to industrial linear features and their effect on woodland caribou in northeastern Alberta. – *Ecol. Appl.* 21: 2854–2865.
- Latham, A. D. M. et al. 2011c. Habitat selection and spatial relationships of black bears (*Ursus americanus*) with woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) in northeastern Alberta. – *Can. J. Zool.* 89: 267–277.
- Leblond, M. et al. 2011. Assessing the influence of resource covariates at multiple spatial scales: an application to forest-dwelling caribou faced with intensive human activity. – *Landscape Ecol.* 26: 1433–1446.
- Lehmkuhl, J. F. et al. 1994. Elk pellet-group decomposition and detectability in coastal forests of Washington. – *J. Wildl. Manage.* 58: 664–669.
- Lesmerises, F. et al. 2012. Wolf habitat selection is shaped by human activities in a highly managed boreal forest. – *For. Ecol. Manage.* 276: 125–131.
- Manly, B. F. J. et al. 2002. Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies. – Kluwer.
- Martell, K. A. et al. 2006. Riparian disturbance due to beavers (*Castor canadensis*) in Alberta's boreal mixedwood forests: implications for forest management. – *Ecoscience* 13: 164–171.
- McCutchen, N. A. 2007. Factors affecting caribou survival in northern Alberta: the role of wolves, moose, and linear features. – PhD thesis, Dept of Biol. Sci., Univ. of Alberta, Edmonton, AB, Canada.
- McLoughlin, P. D. et al. 2003. Declines in populations of woodland caribou. – *J. Wildl. Manage.* 67: 755–761.
- McLoughlin, P. D. et al. 2005. Relating predation mortality to broad-scale habitat selection. – *J. Anim. Ecol.* 74: 701–707.
- McPhee, H. M. et al. 2012. Time-to-kill: measuring attack rates in a heterogeneous landscape with multiple prey types. – *Oikos* 121: 711–720.
- Mech, L. D. 1966. The wolves of Isle Royale, U.S. – National Park Service Fauna Series no. 7, U.S. Government Printing Office, Washington DC.
- Mech, L. D. and Boitani, L. 2003. Wolf social ecology. – In: Mech, L. D. and Boitani, L. (eds), *Wolves: behavior, ecology, and conservation*. Univ. of Chicago Press, pp. 1–34.
- Messier, F. 1994. Ungulate population models with predation: a case study with the North American moose. – *Ecology* 75: 478–488.
- Messier, F. and Crête, M. 1985. Moose–wolf dynamics and the natural regulation of moose populations. – *Oecologia* 65: 503–512.
- Metz, M. C. et al. 2012. Seasonal patterns of predation for gray wolves in the multi-prey system of Yellowstone National Park. – *J. Anim. Ecol.* 81: 553–563.
- Mitchell, M. S. and Hebblewhite, M. 2012. Carnivore habitat ecology: integrating theory and application for conservation. – In: Powell, R. A. and Boitani, L. (eds), *Carnivore ecology and conservation: a handbook of techniques*. Oxford Univ. Press, pp. 218–255.
- Müller, C. B. and Godfray, H. C. J. 1997. Apparent competition between two aphid species. – *J. Anim. Ecol.* 66: 57–64.
- Murdoch, W. W. 1969. Switching in general predators: experiments on predator specificity and stability of prey populations. – *Ecol. Monogr.* 39: 335–354.
- Murtaugh, P. A. 2007. Simplicity and complexity in ecological data analysis. – *Ecology* 88: 56–62.
- Northrup, J. M. et al. 2012. Vehicle traffic shapes grizzly bear behaviour on a multiple-use landscape. – *J. Anim. Ecol.* 49: 1159–1167.
- Osko, T. J. et al. 2004. Moose habitat preferences in response to changing availability. – *J. Wildl. Manage.* 68: 576–584.
- Webb, N. F. et al. 2008. Statistical methods for identifying wolf kill sites using global positioning system locations. – *J. Wildl. Manage.* 72: 798–807.
- Whittington, J. et al. 2011. Caribou encounters with wolves increase near roads and trails: a time-to-event approach. – *J. Appl. Ecol.* 48: 1535–1542.
- Pinard, V. et al. 2012. Calving rate, calf survival rate, and habitat selection of forest-dwelling caribou in a highly managed landscape. – *J. Wildl. Manage.* 76: 189–199.
- Reed, J. E. et al. 2004. Differentiating Mexican gray wolf and coyote scats using DNA analysis. – *Wildl. Soc. Bull.* 32: 685–692.
- Renecker, L. A. and Hudson, R. J. 1993. Morphology, bioenergetics and resource use: patterns and processes. – In: Stelfox, J. B. (ed.), *Hoofed mammals of Alberta*. Lone Pine Publishing, pp. 141–163.
- Roemer, G. W. et al. 2002. Golden eagles, feral pigs, and insular carnivores: how exotic species turn native predators into prey. – *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 99: 791–796.
- Roughgarden, J. and Feldman, M. 1975. Species packing and predation pressure. – *Ecology* 56: 459–492.
- Sand, H. et al. 2008. Summer kill rates and predation pattern in a wolf–moose system: can we rely on winter estimates? – *Oecologia* 156: 53–64.
- Schmidt, K. A. 2004. Incidental predation, enemy-free space and the coexistence of incidental prey. – *Oikos* 106: 335–343.
- Schmitt, R. J. 1987. Indirect interactions between prey: apparent competition, predator aggregation, and habitat segregation. – *Ecology* 68: 1887–1897.
- Schneider, R. R. 2002. Alternative futures: Alberta's boreal forest at the crossroads. – The Federation of Alberta Naturalists and The Alberta Centre for Boreal Research.
- Schneider, R. R. et al. 2010. Triage for conserving populations of threatened species: the case of woodland caribou in Alberta. – *Biol. Conserv.* 143: 1603–1611.
- Schramm, T. 2005. Woodland cree traditional environmental knowledge of critical ungulate habitat in the caribou mountains. – PhD thesis, Dept of Renewable Resources, Univ. of Alberta, Edmonton, AB, Canada.
- Seip, D. R. 1992. Factors limiting woodland caribou populations and their interrelationships with wolves and moose in southeastern British Columbia. – *Can. J. Zool.* 70: 1494–1503.
- Serrouya, R. et al. 2011. Developing a population target for an overabundant ungulate for ecosystem restoration. – *J. Appl. Ecol.* 48: 935–942.
- Sokal, R. R. and Rohlf, F. J. 1995. *Biometry*. – W. H. Freeman.
- Stuart-Smith, A. K. et al. 1997. Woodland caribou relative to landscape patterns in northeastern Alberta. – *J. Wildl. Manage.* 61: 622–633.
- Tracz, B. V. et al. 2010. Annual and monthly range fidelity of female boreal woodland caribou in response to petroleum development. – *Rangifer* 30: 31–44.
- Trites, A. W. and Joy, R. 2005. Dietary analysis from fecal samples: how many scats are enough? – *J. Mammal.* 86: 704–712.
- Vander Wal, E. et al. 2011. Spatial and temporal factors influencing sightability of elk. – *J. Wildl. Manage.* 75: 1521–1526.
- Vitt, D. H. 1994. An overview of factors that influence the development of Canadian peatlands. – *Mem. Entomol. Soc. Can.* 169: 7–20.
- Vors, L. S. and Boyce, M. S. 2009. Global declines of caribou and reindeer. – *Global Change Biol.* 15: 2626–2633.
- Wasser, S. K. et al. 2011. The influences of wolf predation, habitat loss, and human activity on caribou and moose in the Alberta oil sands. – *Front. Ecol. Environ.* 9: 546–551.
- Weaver, J. L. 1993. Refining the equation for interpreting prey occurrence in gray wolf scats. – *J. Wildl. Manage.* 57: 534–538.
- Webb, N. F. 2009. Density, demography, and functional response of a harvested wolf population in west-central Alberta, Canada. – PhD thesis, Dept of Biol. Sci., Univ. of Alberta, Edmonton, AB, Canada.
- Wittmer, H. U. et al. 2005. The role of predation in the decline and extirpation of woodland caribou. – *Oecologia* 144: 257–267.
- Wittmer, H. U. et al. 2013. Conservation strategies for species affected by apparent competition. – *Conserv. Biol.* doi: 10.1111/cobi.12005
- Zar, J. H. 1996. *Biostatistical analysis*, 3rd ed. – Prentice-Hall.

Supplementary material (Appendix ECOG-00035 at <www.oikosoffice.lu.se/appendix>). Appendix 1.