

Réactions des loups face aux infrastructures linéaires industrielles et leur impact sur le caribou des bois dans le nord-est de l'Alberta

Ecological Applications, 21(8), 2011, pp. 2854–2865
© 2011 by the Ecological Society of America

Movement responses by wolves to industrial linear features and their effect on woodland caribou in northeastern Alberta

A. DAVID M. LATHAM,¹ M. CECILIA LATHAM, MARK S. BOYCE, AND STAN BOUTIN

Department of Biological Sciences, University of Alberta, Edmonton, Alberta T6G 2E9 Canada

Résumé

Les populations de caribous des bois (*Rangifer tarandus caribou*) sont en déclin dans la majeure partie de leur aire de répartition. La prédation par les loups (*Canis lupus*) est considérée comme la principale cause immédiate de ce déclin. **Cependant**, une hypothèse avance que les activités récentes des secteurs forestier et énergétique dans l'aire de répartition du caribou pourraient, en fin de compte, avoir provoqué ce déclin en modifiant les relations entre les loups et les caribous. Nous avons testé l'hypothèse selon laquelle les éléments linéaires industriels influencent les déplacements des loups dans l'aire de répartition du caribou des bois dans le nord-est de l'Alberta, entraînant une augmentation de la mortalité des caribous causée par les loups à proximité de ces éléments. À l'aide de fonctions de sélection de pas (SSF) et en comparant les trajectoires de déplacement des loups observées à celles simulées, nous avons constaté que les déplacements des loups étaient influencés par des éléments linéaires naturels (rivières et ruisseaux) tout au long de l'année, peut-être parce qu'ils facilitent les déplacements et offrent une abondance de proies. Les déplacements des loups étaient également influencés par les éléments linéaires industriels, mais l'utilisation de ces éléments variait selon le type de ligne et la saison. **Les loups ont montré une forte préférence pour les étapes situées plus près des lignes sismiques conventionnelles pendant la saison sans neige.** **De même**, les trajectoires de déplacement observées des loups suivaient plus étroitement les lignes sismiques conventionnelles que les trajectoires simulées pendant les mois sans neige. L'utilisation des lignes sismiques comme corridors de déplacement **pourrait** amener les loups à chasser dans les habitats préférés des caribous (tourbières et marais) plus fréquemment qu'auparavant, en particulier pendant la saison sans neige, lorsque la plupart des mortalités de caribous se produisent. **Cependant**, nous n'avons trouvé aucune preuve que les caribous morts se trouvaient plus près des éléments linéaires industriels que les caribous vivants. Nous concluons que l'utilisation des lignes sismiques par les loups augmente le risque de prédation pour les caribous à proximité de ces infrastructures, ce qui conduit les caribous à éviter les aménagements linéaires et entraîne ainsi une perte fonctionnelle d'habitats qui seraient autrement adaptés aux caribous.

Mots-clés : Alberta, Canada ; *Canis lupus* ; perte fonctionnelle d'habitat ; analyse des déplacements ; prédation ; *Rangifer tarandus caribou* ; lignes sismiques ; stratégie de séparation spatiale ; fonctions de sélection de pas ; loup ; caribou des bois.

INTRODUCTION

L'activité humaine et le développement peuvent avoir des conséquences négatives sur les populations et les communautés animales (Caughley 1994, Fahrig 2003, Sinclair et Byrom 2006). Les menaces pour la conservation sont souvent définies en termes de mortalité directe causée par l'homme ou de causes indirectes telles que la dégradation ou la perte d'habitat et le fait d'éviter l'activité humaine (Caughley 1994, Dyer et al. 2001, Kerr et Deguise 2004). **Cependant**, les menaces indirectes liées à l'homme pesant sur la faune sauvage peuvent également entraîner des dynamiques écosystémiques complexes (Sinclair et Byrom 2006). **Par exemple**, l'intervention humaine sur un prédateur apical peut modifier l'abondance d'une ou plusieurs espèces proies, entraînant une cascade trophique (Fortin et al. 2005, Hebblewhite et al. 2005b) ; l'introduction par l'homme d'une espèce de proie exotique peut entraîner une augmentation des niveaux de prédation sur les espèces indigènes (Roemer et al. 2002, Pope et al. 2008) ; et l'empreinte associée à l'activité humaine peut modifier la dynamique prédateur-proie (Sinclair et Fryxell 1985, James et Stuart-Smith 2000).

Les routes et autres aménagements linéaires tels que les sentiers et les voies ferrées n'occupent qu'une petite partie de la superficie terrestre, mais peuvent avoir des effets disproportionnés sur les processus écologiques (Trombulak et Frissell 2000, Whittington et al. 2005). Dans la forêt boréale du nord de l'Alberta, au Canada, les aménagements linéaires sont principalement associés à l'exploitation forestière et à l'exploration et l'extraction des ressources dans le secteur énergétique (Schneider 2002). Le développement industriel dans le nord de l'Alberta a connu une forte augmentation au milieu des années 1990, ce qui s'est traduit par une moyenne de 1,8 km/km² de routes praticables en toutes saisons, d'emprises de pipelines et de lignes d'exploration sismique par canton (unités de cadastre de 10 x 10 km ; Schneider 2002). Les éléments linéaires les plus répandus dans la région sont les lignes d'exploration sismique conventionnelles de 6 à 8 m de large, qui sont généralement espacées de 300 à 500 m et largement réparties dans le paysage. Les éléments linéaires représentent moins de 1,5% de la superficie totale, mais on estime qu'ils ont des répercussions importantes sur la dynamique du loup (*Canis lupus*) et du caribou des bois (*Rangifer tarandus caribou*), une espèce menacée, dans la région (James et Stuart-Smith 2000, COSEPAC 2002, Environnement Canada 2008).

Les loups sont les principaux prédateurs du caribou des bois dans la majeure partie de l'Amérique du Nord, y compris en Alberta (Bergerud 1974, Seip 1992, McLoughlin et al. 2003). Historiquement, le caribou des bois trouvait un refuge partiel contre la prédation des loups en occupant des forêts de conifères anciennes ou des tourbières, considérées comme des habitats de moindre qualité pour l'orignal (*Alces alces*), une espèce proie plus courante pour les loups (Bergerud et al. 1984). James et al. (2004) ont montré que dans le nord-est de l'Alberta, les orignaux étaient les plus abondants dans les hautes terres dominées par le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*) et l'épinette blanche (*Picea glauca*) adjacentes aux aires de répartition du caribou, tandis que les caribous étaient confinés presque exclusivement aux tourbières d'épinette noire (*Picea mariana*) et aux tourbières d'épinette noire et de mélèze laricin (*Larix laricina*) (c'est-à-dire les tourbières). La faible densité d'orignaux et de loups dans les tourbières a entraîné de faibles taux de mortalité des caribous causés par les loups. **Cependant**, les populations de caribous en Alberta ont récemment diminué en raison d'une prédation accrue par les loups (Latham et al. 2011). Étant donné que les caribous coexistent

avec les loups dans la forêt boréale depuis des milliers d'années et qu'ils n'ont été confrontés à l'extinction locale que récemment dans une grande partie de leur aire de répartition (McLoughlin et al. 2003), il a été suggéré que l'activité industrielle intensive récente pourrait avoir affecté la stratégie de séparation spatiale utilisée par les caribous (Bergerud 1974, Cumming 1992, James et al. 2004).

James (1999) et James et Stuart-Smith (2000) ont émis l'hypothèse que les éléments linéaires d'origine industrielle pourraient avoir accru l'efficacité de la chasse des loups dans les aires de répartition du caribou. Par exemple, les éléments linéaires pourraient augmenter les rencontres visuelles avec les caribous en améliorant la ligne de mire des loups, accroître les rencontres olfactives des loups avec des pistes de caribous fraîches, augmenter la vitesse de déplacement des loups à travers les tourbières, ou modifier l'orientation des mouvements des loups pour inclure une plus grande proportion de l'habitat du caribou dans leurs expéditions de chasse (Latham 2009). Les loups des régions montagneuses utilisent souvent ces éléments linéaires, en particulier dans les zones à faible activité humaine (Thurber et al. 1994, Whittington et al. 2005, Hebblewhite et Merrill 2008), et il a été démontré qu'ils se déplacent plus rapidement sur ces éléments que dans l'habitat forestier adjacent (Musiani et al. 1998, James 1999). Malgré ces résultats, il existe peu de preuves étayant des implications négatives pour les populations de caribous. James et Stuart-Smith (2000) ont toutefois signalé que les caribous morts causés par les loups dans le nord-est de l'Alberta au milieu des années 1990 se trouvaient nettement plus près des éléments linéaires que les caribous vivants, bien que l'échantillon ait été de petite taille ($n = 5$ décès).

Depuis le postulat de l'hypothèse des éléments linéaires industriels, le secteur de l'énergie a déployé des efforts considérables pour atténuer les effets négatifs que les lignes d'exploration sismique et autres aménagements linéaires pourraient avoir sur la dynamique loup-caribou. Par exemple, des tentatives ont été faites pour empêcher les loups d'emprunter les lignes sismiques à l'aide d'arbres abattus et de fladry (rubans flottants suspendus le long des corridors linéaires pour dissuader les loups ; Neufeld 2006). **De même**, les lignes sismiques à faible impact (LIS ; lignes d'exploration de 2 à 3 m de large) ont été largement mises en œuvre, en partie parce qu'on estime qu'elles réduisent la ligne de visée des loups et constituent des corridors de déplacement moins propices pour les loups que les lignes sismiques conventionnelles (Weclaw et Hudson 2004). **À ce jour**, cependant, aucune évaluation saisonnière à petite échelle de l'influence des aménagements linéaires sur les déplacements des loups dans l'aire de répartition du caribou des bois n'a été réalisée, et l'efficacité des stratégies d'atténuation telles que les LIS n'a pas été évaluée.

Dans cette étude, nous avons examiné l'utilisation par les loups des éléments linéaires industriels ainsi que des rivières et des ruisseaux (c'est-à-dire des éléments linéaires naturels) pendant les saisons enneigées et sans neige, et évalué son effet sur le caribou des bois. Nous avons utilisé deux méthodes pour évaluer le comportement de déplacement des loups par rapport aux aménagements linéaires. **Tout d'abord**, nous avons utilisé des fonctions de sélection de pas (SSF ; Fortin et al. 2005) pour évaluer les déplacements des loups à petite échelle par rapport aux aménagements linéaires industriels, c'est-à-dire les routes toutes saisons, les emprises de pipelines, les lignes sismiques conventionnelles et les LIS. Nous avons émis l'hypothèse que si les éléments linéaires industriels constituaient des voies de déplacement importantes pour les loups, ceux-ci seraient plus susceptibles de se déplacer à

proximité de ces éléments que ne le laisserait supposer le hasard. **Deuxièmement**, nous avons utilisé les positions GPS des loups pour créer des trajectoires de déplacement observées et avons évalué si celles-ci suivaient les infrastructures linéaires industrielles de plus près qu'un modèle de référence simulant des trajectoires de loups. **Nous avons émis l'hypothèse** que si ces infrastructures servaient de **corridors** de déplacement aux loups, les trajectoires observées présenteraient moins d'écarts par rapport aux infrastructures linéaires industrielles que les trajectoires simulées. **Enfin**, nous avons utilisé les données sur la mortalité des caribous pour évaluer où les caribous avaient été tués par rapport aux infrastructures linéaires industrielles et naturelles.

METHODES

Zone d'étude

Nous avons évalué l'influence des structures linéaires industrielles et naturelles sur les déplacements des loups dans la partie ouest de l'aire de répartition du caribou de la rivière Athabasca (WSAR) et dans la partie Algar de la partie est de cette même aire (ESAR), situées dans le nord-est de l'Alberta, au Canada (Fig. 1a). Cette zone couvre environ 21 000 km² de plaines boréales occidentales près de la ville de Wabasca-Desmarais (55°57'N, 113°49'O) et se situe dans le coin sud-ouest des gisements de sables bitumineux d'Athabasca.

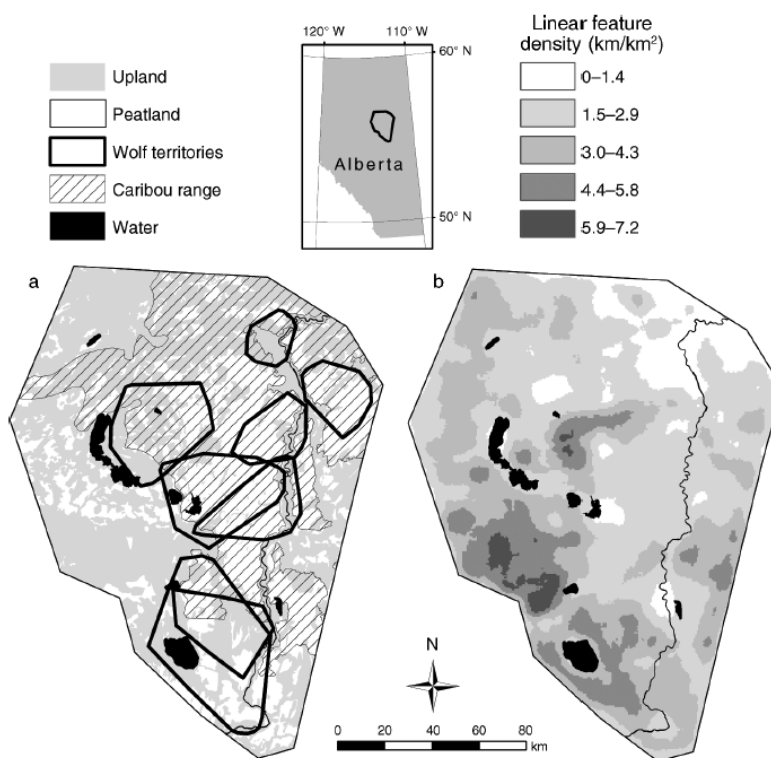


FIG. 1. (a) La zone d'étude recouvre la partie ouest de l'aire de répartition des caribous de la rivière Athabasca (WSAR) et la partie Algar de la partie est de cette même aire (ESAR), dans le nord-est de l'Alberta, au Canada. Au sein de cette zone, nous avons équipé de colliers GPS 11 loups issus de huit meutes dont les territoires chevauchaient l'aire de répartition des caribous et l'habitat de montagne adjacent. Les deux polygones chevauchants les plus au sud correspondent à deux meutes différentes qui occupaient le même espace, mais à des moments différents au cours de notre étude. (b) La zone d'étude est traversée par un grand nombre d'infrastructures linéaires industrielles. Les lignes d'exploration sismique conventionnelles et les rivières/ruisseaux mineurs sont omniprésents dans toute la zone, tandis que les routes praticables toute l'année, les pipelines et les grandes rivières se trouvent généralement dans les parties est et ouest et sont typiquement associés à l'habitat des hautes terres

Les activités liées à la prospection et à l'extraction des réserves de pétrole et de gaz ont constitué la principale perturbation humaine au cours de notre étude. L'activité industrielle a

connu une forte augmentation entre le milieu et la fin des années 1990 (Schneider 2002) et le nombre cumulé de puits (un bon indicateur de l'ensemble des perturbations du secteur énergétique ; Tracz 2005) est passé de <1 000 avant 1993 à >2 600 en 2000. Nous avons calculé qu'environ 3% de la zone d'étude avait été perturbée par le secteur énergétique en 2007. Cette estimation incluait une largeur supposée de 5 m pour les lignes sismiques conventionnelles, de 30 m pour les pipelines, de 30 m pour les routes, de 2 m pour les LIS, de 1 ha pour les puits de pétrole et de gaz, ainsi que la superficie associée à d'autres installations du secteur énergétique telles que les stations de compression, les camps et les gravières.

L'exploitation forestière a également augmenté au cours de cette période (Schneider 2002) ; **cependant**, en raison de la rareté du bois commercialisable dans les tourbières (c'est-à-dire l'aire de répartition du caribou), l'exploitation forestière s'est limitée aux forêts de haute terre adjacentes aux aires de répartition du caribou. Environ 4% de la zone d'étude a été exploitée. Les activités du secteur énergétique et de la foresterie ont entraîné en moyenne 1,8 km/km² d'aménagements linéaires combinés par canton (Fig. 1b ; voir Schneider 2002). Les lignes d'exploration sismique conventionnelles constituent l'aménagement linéaire le plus répandu (Schneider 2002), tandis que les routes toutes saisons, les routes saisonnières et les sentiers, les emprises de pipelines, les lignes de transport d'électricité et les LIS sont présents à des densités plus faibles. Les routes toutes saisons et les pipelines étaient concentrés à proximité des établissements humains et des zones d'extraction intensive de pétrole et n'étaient donc pas aussi largement répartis dans le paysage que les lignes sismiques conventionnelles.

Le relief topographique était minime au sein des deux aires de répartition du caribou (l'altitude variait de 500 m à 700 m).

Les montagnes Pelican (hautes terres adjacentes) au sud-ouest abritaient le point culminant, à environ 950 m. La rivière Athabasca, qui coule du sud vers le nord entre WAR et ESAR, constituait le point le plus bas, à environ 400 m.

De nombreuses autres rivières et ruisseaux de plus petite taille étaient présents dans le reste de la zone d'étude. La végétation de la zone d'étude consistait en une mosaïque naturellement fragmentée de tourbières (~60% de la zone d'étude) et de forêts mixtes de haute terre (Fig. 1a ; voir Latham 2009), entrecoupées de nombreux marais et marécages. Les tourbières se composaient de tourbières à épinette noire (~60% des tourbières) et de fagnes à épinette noire et à mélèze laricin (~30% des tourbières). Le couvert végétal était principalement constitué de thé du Labrador (*Ledum groenlandicum*), de bouleau des marais (*Betula pumila*), de carex (*Carex* spp.), de sphaigne (*Sphagnum* spp.) et d'une variété de lichens (par exemple, *Cladonia* spp. et *Peltigera* spp.). Les saules (*Salix* spp.) étaient abondants le long des cours d'eau. Pendant la saison sans neige, les tourbières se caractérisaient par des eaux de surface peu profondes : le niveau d'eau dans les tourbières était généralement de 40 à 60 cm sous la surface, tandis que dans les fens, il se situait à la surface ou près de celle-ci (Vitt 1994). Les forêts mixtes de haute terre se composaient principalement de peupliers faux-trembles, d'épinettes blanches, de sapins baumiers (*Abies balsamea*) et de pins gris (*Pinus banksiana*).

Les principales espèces proies disponibles pour les loups au cours de cette étude étaient l'orignal, le caribou des bois, le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*), le castor (*Castor canadensis*) et le lièvre d'Amérique (*Lepus americanus*) (Latham 2009). Les caribous des bois se

trouvaient presque exclusivement dans les tourbières ; les castors étaient abondants autour des lacs, des rivières et des ruisseaux, tant dans les tourbières que dans les hautes terres ; les lièvres d'Amérique étaient communs dans les tourbières et les hautes terres ; et les orignaux étaient les plus abondants dans les hautes terres en hiver et dans les hautes terres ainsi qu'à proximité des zones riveraines et des prairies humides au printemps et en été. Le nombre de cerfs de Virginie a considérablement augmenté dans la région (en particulier dans les hautes terres) au cours de la dernière décennie, ce qui a entraîné une réaction numérique correspondante chez les loups (Latham et al. 2011). Le cerf 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 d'étude. Des loups ont été piégés en petit nombre dans la région depuis le début des années 1900 (Wetherell et Kmet 2000, James et al. 2004, Robichaud et Boyce 2010).

Données de télémétrie sur les loups

Nous avons piégé des loups en été à l'aide de pièges à mâchoires modifiés et nous en avons capturé en hiver à l'aide d'un filet lancé depuis un hélicoptère (protocole de soins aux animaux n° 471503 de l'Université de l'Alberta). Nous avons équipé 31 loups issus de 11 meutes d'un collier émetteur à très haute fréquence (VHF ; $n = 20$) ou d'un collier GPS téléchargeable à distance (GPS ; $n = 11$) (Lotek Wireless, Aurora, Ontario, Canada) entre janvier 2006 et mars 2007 (Latham 2009).

Les loups équipés d'un collier GPS appartenaient à huit meutes (Fig. 1a) ; **cependant**, comme nous n'avions qu'un seul loup équipé d'un collier GPS par meute à tout moment, nous avons considéré que les animaux constituaient des unités d'échantillonnage indépendantes dans toutes les analyses (c'est-à-dire $n = 11$). Nous avons programmé les colliers GPS pour obtenir une localisation toutes les 2 heures et avons surveillé les colliers radio toutes les deux semaines à l'aide d'un avion. Des essais antérieurs menés en Alberta avec des colliers GPS Lotek (dotés d'un grand nombre de canaux) ont démontré un biais GPS minime, suggérant que des corrections ne sont pas nécessaires (Hebblewhite et al. 2007). Nous avons défini deux saisons, la saison des neiges (octobre à mars) et la saison sans neige (avril à septembre), en nous basant sur les différences saisonnières dans la cohésion des meutes de loups (Fuller 1989, Latham 2009) et sur un fort biais saisonnier de mortalité chez les caribous (McLoughlin et al. 2003).

Comme nous nous intéressions aux facteurs biophysiques influençant les déplacements des loups, nous avons exclu les positions GPS associées à des sites connus de tanières et de rassemblements de loups (tels que déterminés par des enquêtes au sol) ; voir Latham (2009) pour les méthodes détaillées.

Analyse statistique...

Sélection des pas de loup...

Trajectoires de déplacement simulées vs observées des loups...

Risque de prédation des caribous...

RESULTATS

Sélection des déplacements des loups

Nous avons obtenu 15 202 positions grâce à 11 colliers GPS déployés sur huit meutes de loups entre janvier 2006 et mars 2008. Nous avons écarté 1 184 positions associées à des tanières et à des sites de rendez-vous. Parmi les positions restantes, nous avons identifié 1 752 et 1 090 pas de déplacement, effectués par 11 et 9 loups respectivement pendant les saisons enneigées et sans neige. Le nombre moyen de pas de déplacement par loup était de 159 (fourchette : 34-270, $n = 11$) et de 121 (fourchette : 58-224, $n = 9$) pendant les périodes enneigées et sans neige, respectivement.

Nos résultats ont montré que les déplacements des loups étaient influencés par plusieurs types d'éléments linéaires (Tableau 1). Les éléments sismiques conventionnels ont eu des effets significatifs sur les déplacements des loups, bien que cela varie selon la saison. Pendant la saison des neiges, les loups en déplacement ne montraient ni préférence ni évitement pour les pas les rapprochant d'une ligne sismique conventionnelle. L'inverse a été observé pendant la saison sans neige, lorsque les loups en déplacement ont choisi des pas les rapprochant d'une ligne sismique conventionnelle (Tableau 1). Nous n'avons trouvé aucune preuve que la distance par rapport au LIS influençait le choix des pas des loups, quelle que soit la saison. Les pipelines avaient des effets non linéaires significatifs sur les déplacements des loups. Pendant la saison enneigée, les loups en déplacement étaient plus enclins à choisir des pas les rapprochant d'un pipeline si celui-ci se trouvait à <6 km, mais plus enclins à choisir des pas les éloignant d'un pipeline si celui-ci se trouvait >6 km (Fig. 3a). Les pas effectués par les loups en déplacement pendant la saison sans neige n'étaient pas influencés par leur distance par rapport à un pipeline. La distance moyenne des pas de déplacement jusqu'au pipeline le plus proche était de 2,20 km (fourchette : 0-11,53 km) et de 1,76 km (fourchette : 0-10,07 km) respectivement pendant les saisons avec et sans neige. La distance moyenne des pas aléatoires jusqu'au pipeline le plus proche était de 2,24 km et de 1,80 km pendant les saisons enneigées et sans neige, respectivement.

TABLEAU 1. Coefficients, erreurs-types et niveaux de signification pour le modèle de fonction de sélection des étapes (SSF) appliqué aux loups en déplacement pendant les saisons enneigées et sans neige dans la partie ouest des aires de répartition de la rivière Athabasca et des caribous d'Algar, dans le nord-est de l'Alberta, au Canada, 2006-2008

| Variable | Snow | | | Snow-free | | |
|--------------------------|---------|-------|----------|-----------|-------|----------|
| | β | SE | P | β | SE | P |
| Seismic | 0.130 | 0.089 | 0.143 | -0.271 | 0.130 | 0.037 |
| Pipeline | -0.157 | 0.053 | 0.003 | -0.038 | 0.033 | 0.250 |
| Pipeline ² | 0.013 | 0.007 | 0.042 | | | |
| LIS | -0.008 | 0.024 | 0.756 | 0.043 | 0.027 | 0.115 |
| Road | -0.024 | 0.019 | 0.211 | 0.143 | 0.032 | <0.001 |
| Road ² | | | | -0.003 | 0.001 | <0.001 |
| Minor river | -0.134 | 0.057 | 0.019 | -0.579 | 0.080 | <0.001 |
| Major river | -0.147 | 0.037 | <0.001 | 0.015 | 0.020 | 0.452 |
| Major river ² | 0.007 | 0.002 | <0.001 | | | |

Note: Random and observed steps for this analysis were characterized based on the minimum distance at the end of the step to each type of linear feature.

La distance par rapport à une route n'a pas influencé le choix des pas des loups en déplacement pendant la saison des neiges. À l'inverse, les routes ont eu un effet non linéaire significatif pendant la saison sans neige : les loups en déplacement étaient moins susceptibles de se diriger vers la route la plus proche, plutôt que de la longer ou de s'en éloigner, lorsque cette route se trouvait <20 km, mais plus susceptibles de le faire lorsque la route était >20 km (Fig. 3b).

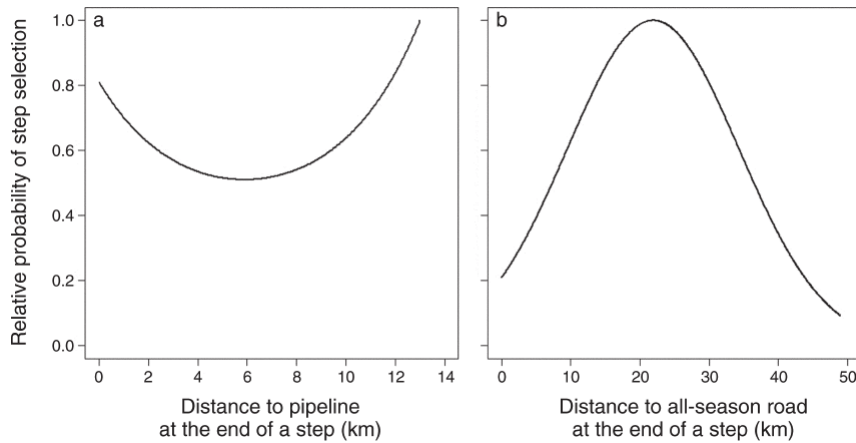


FIG. 3. Probabilité relative qu'un passage soit choisi par les loups en déplacement, en fonction (a) de leur distance par rapport au pipeline le plus proche pendant la saison neigeuse et (b) de leur distance par rapport à la route praticable toute l'année la plus proche pendant la saison sans neige, telle que calculée à partir des modèles de fonction de sélection de passage (SSF) présentés dans le Tableau 1.

Pendant la saison **neigeuse**, la distance moyenne des pas de déplacement des loups jusqu'à la route la plus proche était de 12,04 km (intervalle : 0-43,23 km), tandis que pendant la saison sans neige, elle était de 11,41 km (intervalle : 0-43,90 km). La distance parcourue par les loups jusqu'à la route la plus proche était significativement plus élevée pendant la journée que pendant la nuit, tant pendant la saison des neiges ($\bar{x}_{\text{jour}} = 12,84$, $\bar{x}_{\text{nuit}} = 11,09$; $t_{1750} = 3,550$, $P < 0,001$) que pendant la saison sans neige ($\bar{x}_{\text{jour}} = 12,23$, $\bar{x}_{\text{nuit}} = 10,82$; $t_{1088} = 2,105$, $P = 0,036$).

Quelle que soit la saison, les loups avaient davantage tendance à effectuer des pas les rapprochant d'une petite rivière ou d'un ruisseau. La distance par rapport aux grandes rivières avait des effets non linéaires significatifs sur les déplacements des loups pendant la saison des neiges, lorsque les loups en déplacement avaient davantage tendance à effectuer un pas les rapprochant d'une grande rivière si celle-ci se trouvait <10 km. Si une rivière se trouvait >10 km, les loups choisissaient des pas qui les éloignaient davantage de la grande rivière.

Trajectoires de déplacement des loups simulées vs. observées

Nous avons identifié 912 trajectoires de déplacement comportant ≥ 2 pas pour les huit meutes de loups analysées, dont 528 trajectoires se produisant pendant la saison des neiges et 384 pendant la saison sans neige. Le nombre de trajectoires de loups par meute variait de 59 à 227, tandis que le nombre moyen de pas par trajectoire de déplacement était de 2,64 et 3,31 respectivement pendant les saisons enneigées et sans neige, avec une moyenne annuelle de 3 pas (fourchette : 1 à 16 pas). La longueur moyenne des sentiers de loups était de 5,37 km pendant la saison des neiges et de 6,74 km pendant la saison sans neige. Le plus long parcours de loup identifié était de 38,96 km (13 pas individuels successifs) et a été enregistré pendant la saison sans neige, tandis que le plus long pas individuel de loup enregistré (c'est-à-dire un déplacement en ligne droite de 2 heures) était de 12,30 km et s'est produit pendant la saison de neige.

Pendant la saison neigeuse, l'écart des parcours de loups observés par rapport aux lignes sismiques conventionnelles et aux pipelines n'était pas significativement différent de celui des parcours simulés (Tableau 2). À l'inverse, les parcours de loups présentaient moins d'écart

par rapport aux LIS et aux rivières et ruisseaux mineurs (c'est-à-dire qu'ils les suivaient de plus près) que les parcours simulés. En moyenne, les itinéraires observés des loups traversaient les rivières et ruisseaux mineurs plus fréquemment que les itinéraires simulés (Tableau 3). Les itinéraires observés présentaient un écart plus important par rapport aux routes praticables toute l'année que les itinéraires simulés, ce qui indique que les loups étaient moins susceptibles de suivre les routes lors de leurs déplacements pendant la saison des neiges.

TABLEAU 2. Écart moyen entre les trajectoires de déplacement des loups observées et simulées par rapport aux structures linéaires naturelles et industrielles, pendant les saisons enneigées et sans neige, dans la partie ouest des aires de répartition du caribou de l'Athabasca et de l'Algar, au nord-est de l'Alberta, au Canada, 2006-2008

| Variable | Observed | | Simulated | | P |
|-------------------------|------------------------|--------|------------------------|--------|--------|
| | Average deviation (km) | SD | Average deviation (km) | SD | |
| Snow season | | | | | |
| Seismic | 0.379 | 0.399 | 0.353 | 0.418 | 0.196 |
| Pipeline | 2.081 | 2.220 | 2.116 | 2.039 | 0.543 |
| LIS | 3.925 | 4.414 | 4.951 | 5.322 | <0.001 |
| Road | 11.802 | 10.350 | 11.548 | 10.020 | 0.051 |
| Minor river | 0.650 | 0.680 | 0.753 | 0.665 | 0.001 |
| Snow-free season | | | | | |
| Seismic | 0.276 | 0.265 | 0.337 | 0.344 | 0.002 |
| Pipeline | 1.761 | 1.767 | 2.033 | 1.953 | 0.139 |
| LIS | 3.011 | 3.718 | 4.817 | 5.286 | <0.001 |
| Road | 11.686 | 10.836 | 11.443 | 10.221 | 0.020 |
| Minor river | 0.508 | 0.405 | 0.686 | 0.598 | 0.001 |

Notes: Average deviation was calculated as the average over all paths of the line weighted mean (LWM) distance (km) along a path to each linear-feature type. P values are from a two-sample Kolmogorov-Smirnov test comparing the distribution of deviations from linear features of observed and simulated wolf movement paths. LIS stands for low-impact seismic lines.

Pendant la saison sans neige, la même tendance a été observée pour la plupart des types d'éléments linéaires que pendant la saison des neiges, à l'exception des lignes sismiques conventionnelles. Au cours de cette saison, les chemins de loups observés présentaient un écart significativement moindre par rapport aux lignes sismiques conventionnelles que les chemins simulés (Tableau 2), ce qui indique que les loups suivaient les lignes sismiques conventionnelles lors de leurs déplacements.

Ce constat a été corroboré par le nombre moyen plus élevé de traversées de lignes sismiques conventionnelles pour les trajectoires de loups observées (Tableau 3). Une tendance similaire a été observée pour les LIS. Nous avons également constaté une diminution de l'écart moyen par rapport aux rivières et ruisseaux mineurs pendant la saison sans neige, y compris une diminution de l'écart-type pour cette variable (Tableau 2). Cela suggère qu'en moyenne, les loups en déplacement suivaient ces éléments de plus près (avec moins d'écart) et qu'un plus grand nombre de leurs trajectoires de déplacement suivaient ces éléments linéaires naturels pendant les mois sans neige par rapport aux mois enneigés.

Risque de prédation des caribous

Nous n'avons constaté aucune différence significative dans la distance par rapport à la ligne sismique conventionnelle, au pipeline, au LIS, à la rivière ou au ruisseau mineur, ou à la rivière majeure les plus proches entre les emplacements de mortalité et les emplacements de caribous femelles adultes vivants (Tableau 4). **Cependant**, les emplacements de caribous vivants étaient plus proches des routes praticables toute l'année que les emplacements de mortalité des caribous (Tableau 4).

Nous n'avons constaté aucune différence significative dans la distance par rapport à l'une de ces caractéristiques à l'échelle du domaine vital (c'est-à-dire dans une zone tampon de 7 km) entre les lieux de mortalité des caribous femelles adultes et des emplacements aléatoires (Tableau 4).

TABLEAU 3. Nombre moyen de passages sur des éléments linéaires naturels et artificiels pour les itinéraires de déplacement des loups observés et simulés pendant les saisons enneigées et sans neige dans la partie ouest des aires de répartition du caribou de l'Athabasca et de l'Algar, au nord-est de l'Alberta, au Canada, 2006-2008

| Variable | Average number of crossings | |
|-------------------------|-----------------------------|-----------|
| | Observed | Simulated |
| Snow season | | |
| Seismic | 1.544 | 1.523 |
| Pipeline | 0.443 | 0.456 |
| LIS | 0.126 | 0.121 |
| Road | 0.041 | 0.054 |
| Minor river | 0.713 | 0.475 |
| Snow-free season | | |
| Seismic | 2.436 | 1.872 |
| Pipeline | 0.602 | 0.489 |
| LIS | 0.249 | 0.119 |
| Road | 0.060 | 0.075 |
| Minor river | 1.144 | 0.657 |

TABLEAU 4. Distance moyenne par rapport à l'élément linéaire naturel ou industriel le plus proche pour les cas de mortalité chez les femelles adultes de caribou des bois, ainsi que pour les positions obtenues par radio-télémetrie chez les caribous vivants et pour des emplacements choisis au hasard dans la partie ouest des aires de répartition du caribou de l'Athabasca et de l'Algar, dans le nord-est de l'Alberta, 2004-2008

| Variable | Distance to linear feature (km) | | | | |
|-------------------------------|---------------------------------|------------------------|----------------|-------|--------|
| | Caribou mortality | Live caribou or random | β or t | SE | P |
| Live caribou locations | | | | | |
| Seismic | 0.279 | 0.275 | -0.027 | 0.790 | 0.973 |
| Pipeline | 2.065 | 2.041 | -0.011 | 0.087 | 0.896 |
| LIS | 4.624 | 4.598 | -0.047 | 0.050 | 0.351 |
| Road | 12.337 | 6.232 | 0.106 | 0.023 | <0.001 |
| Minor river | 0.716 | 0.829 | -0.258 | 0.287 | 0.368 |
| Major river | 7.675 | 7.836 | 0.011 | 0.036 | 0.767 |
| Random locations | | | | | |
| Seismic | 0.279 | 0.262 | 0.497 | | 0.622 |
| Pipeline | 2.065 | 2.328 | -0.805 | | 0.425 |
| LIS | 4.624 | 4.144 | 1.208 | | 0.234 |
| Road | 12.337 | 12.050 | 0.556 | | 0.581 |
| Minor river | 0.716 | 0.576 | 0.956 | | 0.345 |
| Major river | 7.675 | 7.892 | -0.517 | | 0.608 |

Notes: Sample sizes were 42 locations for adult female woodland caribou mortalities, 301 radio telemetry locations from live caribou, and one random location per 7-km buffer around each mortality location. The β coefficients are for "Live caribou locations"; t statistics are for "Random locations." Caribou mortality locations were compared to live caribou locations using logistic regression. Caribou mortality locations were compared to random locations using paired t tests.

DISCUSSION

Nous avons évalué les déplacements des loups par rapport aux éléments linéaires industriels et naturels pendant les saisons enneigées et sans neige à l'aide de deux approches analytiques. **Quelle que soit la saison, nous avons constaté que les loups se dirigeaient vers des éléments linéaires naturels tels que les rivières et les ruisseaux, et que leurs trajectoires s'écartaient moins de ces éléments que ne le faisaient des trajectoires aléatoires.** Des études antérieures ont également rapporté que les rivières et les ruisseaux constituent des éléments importants pour les loups, probablement parce que les rivières gelées pendant les mois enneigés et les berges pendant les mois sans neige facilitent les déplacements, et parce que ce sont des zones où vivent les proies et, par conséquent, des zones où les loups maximisent leurs efforts de chasse (Mech et Boitani 2003). Bien que les loups aient sans aucun doute utilisé les rivières et les ruisseaux comme corridors de déplacement dans notre étude, ils ont également choisi

des habitats riverains pendant les mois sans neige en raison de la forte présence de castors dans ces habitats (Latham 2009). L'utilisation accrue des rivières et des ruisseaux dans les tourbières par les loups chassant le castor a entraîné une augmentation du chevauchement spatial entre les territoires des meutes de loups et l'aire de répartition du caribou pendant les mois sans neige (Latham et al. 2011). Parallèlement à cette augmentation saisonnière de chevauchement spatial, la plupart des mortalités de caribous causées par les loups dans le nord-est de l'Alberta se sont produites pendant les mois sans neige (McLoughlin et al. 2003). La forte fréquentation des rivières et des ruisseaux par les loups chassant le castor dans l'aire de répartition du caribou pourrait avoir contribué à la mortalité élevée des caribous à cette période de l'année. Nous émettons l'hypothèse que si les loups avaient accédé aux aires de répartition du caribou avant l'avènement des aménagements linéaires industriels, leurs incursions auraient pu être principalement associées aux habitats riverains.

Depuis le milieu jusqu'à la fin des années 1990, les aménagements linéaires liés aux secteurs forestier et énergétique se sont multipliés dans les aires de répartition du caribou en Alberta. **Cependant**, on comprend encore mal s'ils constituent un facteur important influençant le comportement de déplacement des loups, tout comme leur rôle dans la dynamique loup-caribou (mais voir James et Stuart-Smith 2000). Les aménagements linéaires ont-ils accru le risque de prédation des caribous par les loups ? En général, nos résultats soutiennent l'hypothèse selon laquelle le comportement de déplacement des loups dans les aires de répartition du caribou et les hautes terres adjacentes est affecté par les éléments linéaires industriels. **Cependant**, l'utilisation par les loups de ces éléments linéaires industriels comme corridors de déplacement variait selon le type de ligne et la saison.

Les lignes sismiques conventionnelles n'avaient pas d'importance pour les loups en déplacement pendant la saison des neiges, et les trajectoires de déplacement observées ne suivaient pas les lignes sismiques conventionnelles de plus près que les trajectoires simulées à cette période de l'année. Nous proposons deux explications possibles (qui ne s'excluent pas mutuellement) pour ce résultat. **Premièrement**, les loups de notre zone d'étude chassaient principalement en hiver le cerf de Virginie et l'orignal, deux espèces très répandues dans les hautes terres à cette période de l'année (James et al. 2004, Latham 2009). **Par conséquent**, les loups n'auraient pas utilisé les lignes sismiques conventionnelles comme voies de passage pour parcourir de longues distances à travers leurs territoires, mais auraient plutôt concentré leurs efforts de chasse sur les crêtes des hautes terres, les vallées fluviales, les terrasses et les zones d'hivernage des cerfs et des orignaux (voir également James et Stuart-Smith 2000). Les cerfs peuvent être particulièrement vulnérables à la prédation des loups en hiver car ils ont du mal à se déplacer dans une neige profonde, dense ou fortement croûtée (Kelsall 1969). Une **deuxième** explication concerne la mécanique et la dépense énergétique associées au déplacement sur des lignes recouvertes de neige. L'épaisseur de la neige peut dépasser 0,5 m sur les lignes sismiques dans la WSAR (Latham et Boutin 2008) et, **par conséquent**, les loups pourraient ne tirer que peu ou pas d'avantage à se déplacer sur ces structures à cette période de l'année. **Cependant**, des données suggèrent que lorsque les lignes sismiques ont été déneigées pour faciliter l'accès des humains ou ont été compactées par l'utilisation de motoneiges, les loups utilisent ces infrastructures comme corridors de déplacement en hiver (James 1999 ; A. D. M. Latham, données non publiées).

Contrairement à la saison des neiges, les loups en déplacement ont montré une forte préférence pour les lignes sismiques conventionnelles et les trajectoires de déplacement observées suivaient ces structures de plus près que les trajectoires simulées pendant les mois sans neige. Les **incursions** de loups depuis les hautes terres adjacentes vers l'aire de répartition du caribou étaient les plus fréquentes à cette période de l'année (Latham 2009), et il est probable que les loups utilisaient les lignes sismiques conventionnelles, ainsi que les rivières et les ruisseaux, lorsqu'ils chassaient et se déplaçaient dans cette zone. **Le castor était la proie la plus courante dans le régime alimentaire des loups (présent dans environ 60% des excréments) pendant la saison sans neige, et les loups ont montré une forte préférence pour les zones à forte densité de castors à cette période de l'année** (Latham 2009). **Par conséquent**, les loups pourraient utiliser les lignes sismiques conventionnelles pour se déplacer entre les lacs, les rivières et les ruisseaux présentant une forte densité de castors (la préférence des loups pour les habitats riverains pourrait également avoir été influencée par la préférence des orignaux pour les milieux riverains et les prairies humides pendant les mois sans neige ; Hauge et Keith 1981, Osko et al. 2004). Ce résultat suggère que les lignes sismiques conventionnelles pourraient être un facteur contribuant à l'augmentation du chevauchement spatial entre les territoires de loups et l'aire de répartition du caribou pendant la saison sans neige, comme l'ont rapporté Latham et al. (2011). Dans ce cas précis, **cependant**, l'utilisation de lignes sismiques conventionnelles comme corridors de déplacement pourrait amener les loups à chasser dans les habitats préférés des caribous (tourbières et marais) plutôt que principalement dans les habitats riverains. Cela pourrait être un facteur contribuant à l'augmentation de la prédation accidentelle des caribous par les loups et, en fin de compte, au déclin observé des populations de caribous des bois dans le nord-est de l'Alberta (Latham et al. 2011).

L'une des raisons pour lesquelles le secteur de l'énergie a mis en place des LIS (lignes sismiques à faible impact) pour l'exploration sismique était qu'on estimait qu'elles constituaient des corridors de déplacement **moins attractifs** (en raison de leur largeur plus étroite et de la réduction de la ligne de visée) pour les prédateurs tels que les loups (Weclaw et Hudson 2004). **Nous n'avons trouvé aucune preuve que les loups se soient dirigés vers ou se soient éloignés des LIS au cours de l'une ou l'autre saison, ce qui suggère que les LIS pourraient constituer des couloirs de déplacement moins favorables que les lignes sismiques conventionnelles. Cependant**, cette conclusion est contredite par notre analyse des trajectoires des loups, qui a montré que les loups suivaient les LIS au cours des deux saisons s'ils les rencontraient dans le paysage. Cette divergence pourrait résulter du fait que les LIS étaient **rares** dans notre zone d'étude, et bien qu'ils soient suivis lorsqu'ils sont rencontrés, les LIS pourraient simplement être redondants dans le paysage en raison de la surabondance de lignes sismiques conventionnelles. Une évaluation de l'utilisation des LIS par les loups dans une zone où ces derniers sont plus omniprésents dans le paysage permettrait de mieux comprendre l'efficacité de la mise en place de ce type d'aménagements pour dissuader les déplacements des loups.

L'utilisation des routes praticables toute l'année par les loups dans notre zone d'étude était courante. Cependant, nous avons constaté que les trajectoires simulées des loups s'écartaient moins des routes que les trajectoires observées, bien que cette différence soit faible (environ 200 m en moyenne). **De plus**, nous avons constaté une relation non linéaire entre la probabilité de sélection d'un passage et la présence de routes pendant la saison sans

neige, c'est-à-dire que les loups choisissaient des passages situés à des distances intermédiaires des routes. Fortin et al. (2005) ont rapporté une relation similaire entre les wapitis et les routes dans le parc national de Yellowstone et ont suggéré que cette relation était due à la répartition des loups et à l'activité humaine. Nous proposons des explications biologiques similaires pour la relation que nous avons observée dans notre zone d'étude. **Premièrement**, les espèces proies des loups n'étaient peut-être pas abondantes à proximité des routes praticables toute l'année. Par exemple, il a été démontré que les routes ont un impact négatif sur les populations d'originaux (la proie principale historique des loups) en raison d'un accès accru des chasseurs (Timmermann et Buss 2007), tandis que les castors sont courants dans les habitats riverains (c'est-à-dire les zones généralement évitées par les ingénieurs pour la construction de routes dans les tourbières). **Par conséquent**, bien que les loups aient été observés sur les routes, ils pourraient passer la majeure partie de leur temps à chasser dans des zones à forte densité de proies, loin des routes. **Cependant**, le cerf de Virginie (proie principale émergente pour les loups) était présent en forte densité dans les zones où les routes traversaient les hautes terres, en particulier pendant la saison sans neige (Latham 2009), ce qui suggère que les loups auraient dû privilégier ces caractéristiques. L'utilisation par les loups des routes praticables toute l'année a pu être influencée davantage par les dangers liés à la forte circulation routière (Thurber et al. 1994, Theuerkauf et al. 2003, Whittington et al. 2005). **Comme nous avons constaté que les loups en déplacement se trouvaient plus près des routes la nuit, période durant laquelle l'activité humaine dans notre zone d'étude était la moins intense, l'évitement spatio-temporel des routes pourrait être le résultat de la persécution humaine.** **Par conséquent**, nos résultats corroborent ceux de Hebblewhite et Merrill (2008), qui ont constaté que les loups réagissaient davantage au niveau d'activité humaine sur les routes qu'à l'abondance des routes en soi.

Bien que nous ayons constaté que les déplacements des loups étaient influencés par certains types d'infrastructures linéaires industrielles, en particulier les lignes sismiques conventionnelles pendant les mois sans neige, nous n'avons pas observé que les caribous étaient tués plus près de ces infrastructures que ne le laisserait supposer le hasard ou que ne l'indiquaient les emplacements des caribous vivants. James et Stuart-Smith (2000) ont toutefois signalé que les mortalités de caribous causées par les loups dans la même région au milieu des années 1990 étaient significativement plus proches des lignes sismiques conventionnelles que ne l'étaient les emplacements des caribous vivants. **Bien que nous n'ayons pas pu confirmer que toutes les mortalités de caribous dans cette étude étaient dues à la prédation par les loups, ces derniers étaient les prédateurs les plus probables** (Dzus 2001, James et al. 2004, Latham 2009). **Par conséquent**, la disparité entre ces études pourrait simplement être due à la faible taille de l'échantillon ($n = 5$) dans l'étude de James et Stuart-Smith (2000). **De plus**, Hebblewhite et al. (2005a) ont montré que les effets des caractéristiques du paysage peuvent varier entre les phases de rencontre et d'attaque de la prédation, ce qui suggère que l'emplacement des décès de caribous ne fournit que peu d'informations sur les lieux où les rencontres entre loups et caribous ont eu lieu.

Ainsi, bien que l'emplacement des décès de caribous ne soit pas significativement plus proche d'une infrastructure linéaire que des emplacements aléatoires ou des lieux de présence, l'emplacement de la rencontre l'était peut-être. Une autre explication, plus parcimonieuse, est que les données sur la mortalité reflètent les préférences des caribous vivants en matière d'habitat, c'est-à-dire que les caribous évitent les éléments linéaires

industriels (comme l'ont montré Dyer et al. 2001) afin de minimiser les risques associés à la présence de loups utilisant ces éléments lors de leur recherche de nourriture et de leurs déplacements (comme nous l'avons montré ici).

Notre étude fournit la première évaluation détaillée de l'utilisation saisonnière à petite échelle par les loups des éléments linéaires industriels dans l'aire de répartition du caribou des bois. Nous avons constaté que les éléments les plus répandus, les lignes sismiques conventionnelles, constituaient d'importants corridors de déplacement pour les loups pendant la saison sans neige. Ceci est important car c'est la période de l'année où les meutes de loups sont **les moins cohésives** et constituent le plus grand nombre d'unités de chasse, où les loups effectuent le plus grand nombre d'incursions dans l'aire de répartition du caribou depuis les hautes terres adjacentes, et où la plupart des mortalités de caribous se produisent (McLoughlin et al. 2003, Latham 2009, Latham et al. 2011). Alors que nos résultats ont montré que les loups choisissaient les lignes sismiques conventionnelles, Dyer et al. (2001) ont montré que les caribous évitaient ces éléments. Nous fournissons des preuves suggérant que le mécanisme à l'origine de cet évitement est le risque accru de prédation par les loups utilisant ces éléments. **Par conséquent**, la création de lignes sismiques conventionnelles dans l'aire de répartition des caribous réduit la capacité des caribous à se séparer spatialement des loups et entraîne une **perte fonctionnelle** d'un habitat qui serait autrement approprié.

LITERATURE CITED

- Bergerud, A. T. 1974. Decline of caribou in North America following settlement. *Journal of Wildlife Management* 38:757–770.
- Bergerud, A. T., H. E. Butler, and D. R. Miller. 1984. Antipredator tactics of calving caribou: dispersion in mountains. *Canadian Journal of Zoology* 62:1566–1575.
- Beyer, H. L. 2004. Hawth's analysis tools for ArcGIS. (<http://www.spatialecology.com/htools>)
- Caughley, G. 1994. Directions in conservation biology. *Journal of Animal Ecology* 63:215–244.
- COSEWIC [Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada]. 2002. COSEWIC assessment and update status report on the woodland caribou, *Rangifer tarandus caribou*. Canada Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada. Environment Canada, Ottawa, Ontario, Canada.
- Cumming, H. G. 1992. Woodland caribou: facts for forest managers. *Forestry Chronicle* 68:481–491.
- Dyer, S. J., J. P. O'Neill, S. M. Wasel, and S. Boutin. 2001. Avoidance of industrial development by woodland caribou. *Journal of Wildlife Management* 65:531–542.
- Dzus, E. 2001. Status of the woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) in Alberta. Alberta Environment, Fisheries and Wildlife Management Division, and Alberta Conservation Association. Wildlife Status Report 30, Edmonton, Alberta, Canada.
- Environment Canada. 2008. Scientific review for the identification of critical habitat for woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*), boreal population, in Canada. Environment Canada, Ottawa, Ontario, Canada.
- ESRI [Environmental Systems Research Institute]. 2008. ArcGIS: release 9.3 edition. Environmental Systems Research Institute, Redlands, California, USA.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34:487–515.
- Forester, J. D., H. Kyung Im, and P. J. Rathouz. 2009. Accounting for animal movement in estimation of resource selection functions: sampling and data analysis. *Ecology* 90:3554–3565.
- Fortin, D., H. L. Beyer, M. S. Boyce, D. W. Smith, T. Duchesne, and J. S. Mao. 2005. Wolves influence elk movements: behavior shapes a trophic cascade in Yellowstone National Park. *Ecology* 86:1320–1330.
- Fuller, T. K. 1989. Population dynamics of wolves in north-central Minnesota. *Wildlife Monographs* 105.
- Hauge, T. M., and L. B. Keith. 1981. Dynamics of moose populations in northeastern Alberta. *Journal of Wildlife Management* 45:573–597.
- Hebblewhite, M., and E. Merrill. 2008. Modelling wildlife-human relationships for social species with mixed-effects resource selection models. *Journal of Applied Ecology* 45:834–844.
- Hebblewhite, M., E. H. Merrill, and T. L. McDonald. 2005a. Spatial decomposition of predation risk using resource selection functions: an example in a wolf-elk predator-prey system. *Oikos* 111:1101–1111.
- Hebblewhite, M., M. Percy, and E. H. Merrill. 2007. Are all global positioning system collars created equal? Correcting habitat-induced bias using three brands in central Canadian Rockies. *Journal of Wildlife Management* 71:2026–2033.
- Hebblewhite, M., C. A. White, C. G. Nietvelt, J. A. McKenzie, T. E. Hurd, J. M. Fryxell, S. E. Bayley, and P. C. Paquet. 2005b. Human activity mediates a trophic cascade caused by wolves. *Ecology* 86:2135–2144.

- James, A. R. C. 1999. Effects of industrial development on the predator-prey relationship between wolves and caribou in northeastern Alberta. Dissertation. University of Alberta, Edmonton, Alberta, Canada.
- James, A. R. C., S. Boutin, D. M. Hebert, and A. B. Rippin. 2004. Spatial separation of caribou from moose and its relation to predation by wolves. *Journal of Wildlife Management* 68:799–809.
- James, A. R. C., and A. K. Stuart-Smith. 2000. Distribution of caribou and wolves in relation to linear corridors. *Journal of Wildlife Management* 64:154–159.
- Jerde, C. L., and D. R. Visscher. 2005. GPS measurement error influences on movement model parameterization. *Ecological Applications* 15:806–810.
- Kelsall, J. P. 1969. Structural adaptations of moose and deer for snow. *Journal of Mammalogy* 50:302–310.
- Kerr, J. T., and I. Deguise. 2004. Habitat loss and the limits to endangered species recovery. *Ecology Letters* 7:1163–1169.
- Latham, A. D. M. 2009. Wolf ecology and caribou-primary prey-wolf spatial relationships in low productivity peatland complexes in northeastern Alberta. Dissertation. University of Alberta, Edmonton, Alberta, Canada.
- Latham, A. D. M., and S. Boutin. 2008. Evidence of arboreal lichen use in peatlands by White-tailed Deer, *Odocoileus virginianus*, in northeastern Alberta. *Canadian Field-Naturalist* 122:230–233.
- Latham, A. D. M., M. C. Latham, N. A. McCutchen, and S. Boutin. 2011. Invading white-tailed deer change wolf-caribou dynamics in northeastern Alberta. *Journal of Wildlife Management* 75:204–212.
- McLoughlin, P. D., E. Dzus, B. Wynes, and S. Boutin. 2003. Declines in populations of woodland caribou. *Journal of Wildlife Management* 67:755–761.
- Mech, L. D., and L. Boitani. 2003. Wolf social ecology. Pages 1–34 in L. D. Mech and L. Boitani, editors. *Wolves: behavior, ecology, and conservation*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Musiani, M., H. Okarma, and W. Jedrzejewski. 1998. Speed and actual distances travelled by radiocollared wolves in Bialowieza Primeval Forest (Poland). *Acta Theriologica* 43:409–416.
- Neufeld, L. M. 2006. Spatial dynamics of wolves and woodland caribou in an industrial forest landscape in west-central Alberta. Thesis. University of Alberta, Edmonton, Alberta, Canada.
- Osko, T. J., M. N. Hiltz, R. J. Hudson, and S. M. Wasel. 2004. Moose habitat preferences in response to changing availability. *Journal of Wildlife Management* 68:576–584.
- Pope, K. L., J. M. Garwood, H. H. Welsh, Jr., and S. P. Lawler. 2008. Evidence of indirect impacts of introduced trout on native amphibians via facilitation of a shared predator. *Biological Conservation* 141:1321–1331.
- R Development Core Team. 2009. R software version 2.10.1. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. (<http://www.R-project.org>)
- Robichaud, C. B., and M. S. Boyce. 2010. Spatial and temporal patterns of wolf harvest on registered traplines in Alberta, Canada. *Journal of Wildlife Management* 74:635–643.
- Roemer, G. W., C. J. Donlan, and F. Courchamp. 2002. Golden eagles, feral pigs, and insular carnivores: how exotic species turn native predators into prey. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 99:791–796.
- Schneider, R. R. 2002. Alternative futures: Alberta's boreal forest at the crossroads. Federation of Alberta Naturalists, Edmonton, Alberta, Canada.
- Seip, D. R. 1992. Factors limiting woodland caribou populations and their interrelationships with wolves and moose in southeastern British Columbia. *Canadian Journal of Zoology* 70:1494–1503.
- Sinclair, A. R. E., and A. E. Byrom. 2006. Understanding ecosystem dynamics for conservation of biota. *Journal of Animal Ecology* 75:64–79.
- Sinclair, A. R. E., and J. M. Fryxell. 1985. The Sahel of Africa: ecology of a disaster. *Canadian Journal of Zoology* 63:987–994.
- Theuerkauf, J., W. Jedrzejewski, K. Schmidt, and R. Gula. 2003. Spatiotemporal segregation of wolves from humans in the Bialowieza Forest (Poland). *Journal of Wildlife Management* 67:706–716.
- Thurber, J. M., R. O. Peterson, T. D. Drummer, and S. A. Thomasma. 1994. Gray wolf response to refuge boundaries and roads in Alaska. *Wildlife Society Bulletin* 22:61–68.
- Timmermann, H. R., and M. E. Buss. 2007. Population and harvest management. Pages 559–615 in A. W. Franzmann and C. C. Schwartz, editors. *Ecology and management of the North American moose*. Wildlife Management Institute, University Press of Colorado, Boulder, Colorado, USA.
- Tracz, B. V. 2005. Woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) home range and habitat-use relationships to industrial activity in northeastern Alberta. Thesis. University of Alberta, Edmonton, Alberta, Canada.
- Trombulak, S. C., and C. A. Frissell. 2000. Review of ecological effects of roads on terrestrial and aquatic communities. *Conservation Biology* 14:18–30.
- Turchin, P. 1998. *Quantitative analysis of movement*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.
- Vitt, D. H. 1994. An overview of factors that influence the development of Canadian peatlands. *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 169:7–20.
- Węclaw, P., and R. J. Hudson. 2004. Simulation of conservation and management of woodland caribou. *Ecological Modelling* 177:75–94.
- Wetherell, D. G., and I. R. A. Kmet. 2000. Alberta's north: a history, 1890–1950. Canadian Circumpolar Institute Press, University of Alberta, Edmonton, Alberta, Canada.
- Whittington, J., C. C. St. Clair, and G. Mercer. 2005. Spatial responses of wolves to roads and trails in mountain valleys. *Ecological Applications* 15:543–553.
- Zar, J. H. 1996. *Biostatistical analysis*. Third edition. Prentice-Hall, Upper Saddle River, New Jersey, USA.