



Université du Québec
à Rimouski

LE RÔLE DE L'EXPÉRIENCE SUR L'ÉVITEMENT DES MILIEUX RISQUÉS PAR LE CARIBOU BORÉAL

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en biologie

en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR

© LAURIE DERGUY

Janvier 2024

Composition du jury :

Dominique Berteaux, président du jury, Université du Québec à Rimouski

Martin-Hugues St-Laurent, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski

**Mathieu Leblond, codirecteur de recherche, Environnement et Changement
climatique Canada**

Eric Vander Wal, examinateur externe, Memorial University of Newfoundland

Dépôt initial le 18 août 2023

Dépôt final le 6 janvier 2024

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

REMERCIEMENTS

Mes tout premiers remerciements d'adressent à mes superviseurs de recherche, Martin-Hugues St-Laurent et Mathieu Leblond. Merci de m'avoir accordé votre confiance pour la réalisation de ce super projet. J'ai dès le départ senti que je m'engageais aux côtés de deux personnes dévouées, passionnées, humaines et avec qui j'apprendrais énormément, et cette impression s'est plus que confirmée tout au long des deux années où j'ai pu vous côtoyer. Votre encadrement hors pair m'a permis de me dépasser tout au long de mon parcours et de développer des compétences que je considère inestimables pour la poursuite de ma carrière. Je n'aurais franchement pas pu demander mieux comme personnes pour me guider dans l'aventure des études de deuxième cycle ; un énorme merci !

Merci à tous ceux qui ont participé de près ou de loin au projet, que ce soit par le partage de leur expertise ou leur temps investi dans les différentes sections du projet, en commençant par Julien Martin (Université d'Ottawa), Dominique Berteaux (Université du Québec à Rimouski, ci-après UQAR), ainsi qu'Eric Vander Wal (Memorial University of Newfoundland), membres du jury de mon devis de recherche ou du présent mémoire. Vos conseils et expertises ont été très utiles à la progression et à la finalisation de ce projet. Merci aussi à Alain Caron (UQAR), qui a été d'une aide immense tout au long des analyses statistiques, et aux professionnelles de recherche de l'Équipe de recherche en gestion de la faune terrestre de l'UQAR, Jacinthe Gosselin et Kimberly Malcolm, qui n'ont jamais hésité à donner leur temps pour des révisions de texte ou pour répondre à mes nombreuses questions sur les analyses spatiales.

Mon parcours de maîtrise n'aurait pas été le même sans les collègues en or avec qui j'ai eu la chance de partager mon quotidien. Merci donc à tous les étudiants de l'Équipe de recherche en gestion de la faune terrestre, ainsi qu'à ceux du labo Bêty-Berteaux que j'ai eu la chance de côtoyer davantage. Je suis reconnaissante autant pour les moments d'entraide

sur nos projets respectifs que pour les moments où on a pu décrocher ensemble en dehors du travail. J'ai pu connaître des biologistes incroyables, et surtout, des personnes au grand cœur que j'espère fort recôtoyer un jour. Un merci plus particulier à Mireille Gagnon, collègue vite devenue complice et amie ; merci pour ta présence, ton écoute et tes conseils, qui ont été plus que précieux tout au long de ces deux années rimouskoises.

Un merci tout spécial à mes proches, qui m'ont supportée et encouragée tout au long de mon parcours. Merci donc à ma mère Michèle, mon père Christian et sa conjointe Andrée, et mes deux grandes sœurs, Anne et Sophie. Votre support inconditionnel et votre éternel enthousiasme pour mes projets m'ont définitivement donné la poussée dans le dos pour mener à terme un tel projet. Je tiens à exprimer une gratitude particulière envers mes parents pour m'avoir initiée à la nature dès mon plus jeune âge. Ils ont, de cette façon, grandement contribué à faire naître en moi mon amour de la nature, et ma curiosité envers elle. Merci finalement à mes précieuses amies, qui malgré la distance qui sépare Québec de Rimouski, ont été présentes avec moi tout au long du processus. Vous m'avez encouragée, écoutée, et permis de me ressourcer par le temps passé avec vous lors de mes séjours à Québec.

Un tel projet ne pourrait avoir lieu sans le soutien d'organismes subventionnaires. Merci donc à Environnement et Changement climatique Canada pour l'octroi d'une bourse qui a assuré mon soutien financier tout au long de mon parcours à la maîtrise. Merci également au ministère de l'Environnement, de la Lutte contre les Changements Climatiques, de la Faune et des Parcs ainsi qu'au ministère des Transports du Québec pour les ressources financières et logistiques nécessaires au suivi télémétrique de nombreux caribous, ours et loups au fil des ans (sous la gouverne du chercheur Christian Dussault), et au Conseil de recherche en sciences naturelles et en génie du Canada (subvention à la découverte #05196 octroyée à mon superviseur Martin-Hugues St-Laurent) et à l'UQAR pour le soutien financier lié à ce projet.

RÉSUMÉ

Les ajustements comportementaux permettent aux animaux de moduler leur comportement en réponse à des stimuli variés. Parmi les ajustements comportementaux, ceux dits développementaux (p. ex. l'apprentissage) permettent aux individus de modifier leur comportement sur la base de leurs expériences passées. Ce mécanisme est souvent mis à profit dans le développement de comportements anti-prédateurs, car l'expérience passée avec la prédation peut améliorer la capacité des individus à répondre au risque de prédation au cours de leur vie. L'étude de tels mécanismes est essentielle pour appréhender la capacité des proies à faire face aux changements dans l'organisation spatiale du risque de prédation actuellement engendrés par plusieurs formes d'activités humaines. La population boréale du caribou des bois (*Rangifer tarandus caribou*) est influencée négativement par l'aménagement forestier qui modifie le paysage et exacerbe le risque de prédation par le loup gris (*Canis lupus*) et l'ours noir (*Ursus americanus*). La capacité des caribous à ajuster leur comportement d'évitement spatial des prédateurs dans ce contexte a toutefois été peu explorée à ce jour. Mon projet de recherche visait à évaluer l'effet de l'expérience sur l'intensité de l'évitement des milieux risqués par les caribous dans une aire d'étude fortement perturbée par l'exploitation forestière. Pour ce faire, j'ai utilisé des données télémétriques récoltées sur 28 femelles caribous, 31 loups gris et 12 ours noirs dans la région de Charlevoix, au Québec (est du Canada). Mon hypothèse principale soutenait que les caribous ajustent leur comportement d'évitement des milieux risqués via l'expérience acquise au cours de leur vie. Les résultats obtenus supportent partiellement cette hypothèse, témoignant d'une augmentation de l'évitement des milieux favorables au loup et à l'ours durant la plupart des périodes étudiées. Les caribous semblaient donc en mesure d'ajuster leur perception du risque à mesure qu'ils gagnaient en expérience. Novatrice, mon étude est l'une des rares à mettre en lumière un tel mécanisme chez des animaux suivis à long terme en nature. Ce résultat est prometteur pour la conservation du caribou puisqu'il suggère l'existence d'une capacité d'ajustement du caribou face aux risques rencontrés en milieux perturbés, ce qui pourrait, au fil des générations, faciliter une adaptation locale au sein des populations.

Mots clés : ajustement comportemental, coupes forestières, évitement de la prédation, perturbations du paysage, *Rangifer tarandus caribou*

ABSTRACT

Behavioural adjustments allow animals to modulate their behaviour to environmental stimuli. Among behavioural adjustments, developmental ones (e.g., learning) allow animals to modify their behaviour based on past experiences. This mechanism is often leveraged in the development of antipredator behaviours, as past experience with predation can enhance an individual's ability to respond to predation risk during their life. The study of such mechanisms is essential to understanding the ability of prey to cope with changes in the spatial organization of predation risk currently induced by many forms of human activities. The boreal population of woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) is negatively influenced by forest management, which modifies the landscape and increases the risk of predation by grey wolves (*Canis lupus*) and black bears (*Ursus americanus*). However, the ability of caribou to adjust their spatial avoidance of predators in this context has received little attention to date. My research project aimed to evaluate the effect of experience on the intensity of avoidance of risky areas by caribou in a heavily disturbed study area affected by timber harvesting. To achieve this, I used telemetry data collected on 28 female caribou, 31 grey wolves, and 12 black bears in the Charlevoix region of Québec (eastern Canada). My main hypothesis was that caribou adjust their avoidance of risky areas based on experience acquired over the course of their life. The results partially support this hypothesis, showing an increase in avoidance of areas suitable to wolves and bears during most of the studied periods. Caribou therefore appeared able to adjust their risk perception as they gained experience. My innovative study is among the few that have shed light on such mechanism in wild animals monitored across a long time period. This result shows promise for caribou conservation, as it suggests that caribou can adjust their behaviour to the risks encountered in disturbed landscapes, which could, over passing generations, facilitate local adaptations at the population level.

Keywords: behavioural adjustments, clearcuts, landscape disturbances, predator avoidance, *Rangifer tarandus caribou*

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	vii
RÉSUMÉ.....	ix
ABSTRACT.....	xi
TABLE DES MATIÈRES.....	xiii
LISTE DES TABLEAUX.....	xv
LISTE DES FIGURES.....	xvii
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
LES COMPORTEMENTS ANTI-PRÉDATEURS : RÉPONSES À DES ENVIRONNEMENTS RISQUÉS.....	1
LE PAYSAGE DE LA PEUR MODIFIÉ PAR LES ACTIVITÉS HUMAINES.....	10
LE CARIBOU BORÉAL : MENACÉ PAR LES PERTURBATIONS EN FORÊT BORÉALE.....	12
OBJECTIFS, HYPOTHÈSES ET SURVOL DES RÉSULTATS PRINCIPAUX.....	14
CHAPITRE 1 Vivre dans la peur : comment l’expérience façonne les réponses comportementales des caribous face au risque de prédation.....	16
RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE.....	16
LIVING IN FEAR: HOW EXPERIENCE SHAPES CARIBOU RESPONSES TO PREDATION RISK.....	19
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	64
RETOUR SUR LE CONTEXTE ET LES PRINCIPAUX RESULTATS.....	64
CONTRIBUTIONS THEORIQUES DE L’ETUDE.....	65
CONTRIBUTIONS APPLIQUEES DE L’ETUDE.....	67
LIMITES DE L’ETUDE.....	69
CONCLUSION ET FUTURES ORIENTATIONS EN RECHERCHE.....	71

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES 74

LISTE DES TABLEAUX

- Table 1.1.** Land cover classes considered in habitat selection models for boreal caribou, grey wolf, and black bear in Charlevoix, Québec, Canada. Grouping of land cover classes had to be done for bears to prevent overparameterization.28
- Table 1.2.** Candidate models used to describe habitat selection by 28 adult female caribou (n) monitored in the Charlevoix region of Québec, Canada (years of monitoring: 2004–2012 and 2017–2020), during each period of risk studied (winter, spring, calving and summer). Included are the number of parameters used in each model (k), the log-likelihood (LL), and the difference in AIC_c value between each model and the most parsimonious model (ΔAIC_c). The model with the lowest ΔAIC_c was considered the most parsimonious for each period.....33
- Table 1.3.** Selection coefficients (β) and 95% confidence intervals (95% CI) of the most parsimonious models describing habitat selection by 28 female caribou in the Charlevoix region of Québec, Canada, during each period of risk studied (winter, spring, calving and summer). For each period, the land cover class with the use/availability ratio closest to 1 was chosen as the reference category (*Ref.*). Coefficients for which the 95% CI did not include 0 are indicated in bold and are considered to have a significant influence on caribou habitat selection. Bears were excluded from winter models as they are in torpor at that time.35

LISTE DES FIGURES

Figure 0.1. Schéma conceptuel des éléments pouvant influencer l’expression d’un comportement anti-prédateur chez une proie.4

Figure 1.1. Study area where we assessed the ability of boreal caribou to adjust their behaviour to the risk of encountering grey wolves and black bears, in the province of Québec, Canada. The three patterned polygons represent the distribution of 28 GPS-collared boreal caribou (~7,000 km²), 31 grey wolves (~18,500 km²), and 12 black bears (~3,000 km²) considered in this study. We obtained these polygons by drawing minimum convex polygons (MCPs) around the locations of studied individuals.24

Figure 1.2. Main events in the annual life cycle of boreal caribou, grey wolf and black bear, during the four periods of risk defined in this study. We delineated the start and end dates of periods based on movement rates and net square displacement of GPS-collared caribou.27

Figure 1.3. The relative probability of occurrence of caribou as a function of years elapsed since the beginning of monitoring (proxy of experience) and different levels of risks of encountering grey wolf (top row) or black bear (bottom row). We used interactions to highlight changes in the selection patterns of caribou towards risky areas over the course of their adult life. The panels represent the response of caribou to the risk of encountering wolves and bears during the spring (16 March – 24 May; 1st column), calving (25 May – 24 June; 2nd column), and summer (25 June – 23 August; 3rd column) periods of risk. Relative probabilities of occurrence >0.5 represent a selection of areas suitable to a given predator, whereas values <0.5 represent avoidance. The winter period is not represented in this figure, as the interaction wolf risk × monitoring years was not significant, and bears are in torpor at that time. The risk of encounter represents the relative probabilities of occurrence for each predator, which we calculated for every given pixel within our study area based on selection coefficients from predator RSFs. Shaded areas represent 95% confidence intervals around estimated probabilities from our models.36

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Le comportement est un trait d'histoire de vie qui permet aux organismes d'interagir avec leur environnement de façon à répondre à leurs besoins et assurer leur survie et leur reproduction (Tinbergen 1963, Mench 1998). Il inclut une multitude d'activités telles que la quête alimentaire, la défense contre la prédation, la recherche de partenaires sexuels, la communication, ou encore l'élevage des jeunes (Randall 1993). En plus de permettre aux organismes de répondre à leurs besoins, le comportement constitue l'une des premières lignes de défense aux changements qui surviennent dans leur environnement (Mench 1998). En effet, plusieurs mécanismes comportementaux permettent aux organismes de faire face aux variations de l'environnement, et ce, à diverses échelles biologiques (Mery et Burns 2010, Ord et al. 2010). À l'échelle de l'espèce peuvent se développer des adaptations comportementales, c'est-à-dire des comportements qui émergent au fil des générations lorsqu'ils procurent un avantage sélectif dans un environnement donné (Lorenz 1958, Tinbergen 1963). La plasticité comportementale, quant à elle, permet aux individus de moduler certains comportements afin de réagir aux variations de leur environnement tout au long de leur vie (West-Eberhard 1989, Komers 1997). Dans le contexte où l'humain induit des changements importants au sein des environnements naturels, la plasticité et l'adaptation sont perçues comme des éléments clés permettant aux animaux de faire face aux changements dans leur environnement (p. ex. Hoegh-Guldberg 2012, Wong et Candolin 2015, Caspi et al. 2022).

LES COMPORTEMENTS ANTI-PRÉDATEURS : RÉPONSES À DES ENVIRONNEMENTS RISQUÉS

Les organismes en milieu naturel occupent typiquement des environnements où les ressources et les prédateurs sont répartis de façon hétérogène (Brown et al. 1999). L'environnement peut donc être décrit comme une mosaïque de parcelles d'habitat qui

offrent différents coûts et bénéfices potentiels pour un animal (Brown et al. 1999, Laundré et al. 2010). Plus particulièrement, la mosaïque engendrée par la répartition spatiale et temporelle des prédateurs a été appelée ‘paysage de la peur’ par Laundré et al. (2010). Dans un tel paysage, les proies, n’ayant pas d’informations parfaites quant à la localisation des prédateurs dans le paysage, modulent leur comportement au quotidien en fonction du risque posé par la probabilité de rencontrer ces derniers (Lima 1998, Brown et al. 1999). Les proies peuvent ainsi adopter deux principales stratégies anti-prédatrices (Brodie et al. 1991). Elles peuvent d’une part éviter de fréquenter des milieux propices à la prédation, par un évitement spatial ou temporel de ces milieux (Crowell et al. 2016, Thurfjell et al. 2017). D’autre part, elles peuvent moduler leur comportement afin de réduire la probabilité de subir un évènement de prédation à un endroit donné, comme par l’ajustement du taux d’activité (Pettersson et al. 2000), du niveau de vigilance (Creel et al. 2014), de comportements sociaux (grégarité ; Creel et al. 2014), ou encore de leur délai de fuite (Palmer et Packer 2021). Ces altérations du comportement des proies, de concert avec les altérations de leur physiologie ou de leurs traits d’histoire de vie en réponse à la présence de prédateurs dans le paysage, font partie des effets « non létaux » de la prédation, qui s’ajoutent aux effets « létaux » que représente la mort des proies lors d’un évènement de prédation (Lima 1998, Creel et Christianson 2008).

Puisque l’expression de comportements anti-prédateurs se base souvent sur le risque de retrouver un prédateur plutôt que sur la présence réelle de prédateurs dans l’environnement, les proies doivent évaluer les risques qui sont associés à un endroit donné du paysage, pour ensuite décider quelles parcelles utiliser ou quel comportement adopter dans une parcelle donnée (Brown et al. 1999, Laundré et al. 2010). L’estimation du risque peut se faire entre autres par l’utilisation d’indices physiques présents dans les parcelles d’habitat (Lima 1998, Gaynor et al. 2019), par exemple, des odeurs, des fèces, ou des carcasses, indicateurs de la présence actuelle ou récente de prédateurs (Morrison 2011, Forsman et al. 2013). La structure physique des habitats, comme le type de végétation, l’ouverture de la canopée, ou la topographie, serait un autre type d’indice utilisé au quotidien par les proies pour estimer le risque inhérent à une parcelle d’habitat (Thorson et al. 1998, Crowell et al. 2016). Par exemple, il a été montré chez le lapin pygmée (*Brachylagus*

idahoensis) que les individus choisissaient leurs sites d'alimentation en fonction de la densité du couvert au niveau du sol ; ces animaux préféraient s'alimenter sous un couvert forestier dense plutôt que sous un couvert épars où ils étaient plus visibles et donc plus vulnérables aux prédateurs terrestres comme les coyotes (*Canis latrans*), les blaireaux (*Taxidea taxus*) et les belettes (*Mustela* spp. ; Crowell et al. 2016). En se fiant aux différents indices présents dans leur habitat, les proies pourraient à la fois développer une carte mentale de leur environnement (p. ex. associer un endroit précis avec un risque) et, en même temps, analyser les indices retrouvés dans les différentes parcelles d'habitat rencontrées afin d'évaluer la répartition des risques au gré des déplacements réalisés dans leur environnement (Fagan et al. 2013).

Dans le 'paysage de la peur', l'expression d'un comportement anti-prédateur peut dépendre de plusieurs facteurs ; elle peut entre autres dépendre des coûts et des bénéfices associés à l'expression de ce comportement, des caractéristiques des proies et des prédateurs (influençant le niveau de risque encouru), et de l'histoire évolutive ou de l'expérience d'une proie avec le prédateur en question (Lima et Dill 1990, Buchanan et al. 2017, Gaynor et al. 2019 ; Figure 0.1). Ces facteurs seront détaillés dans les sous-sections suivantes.

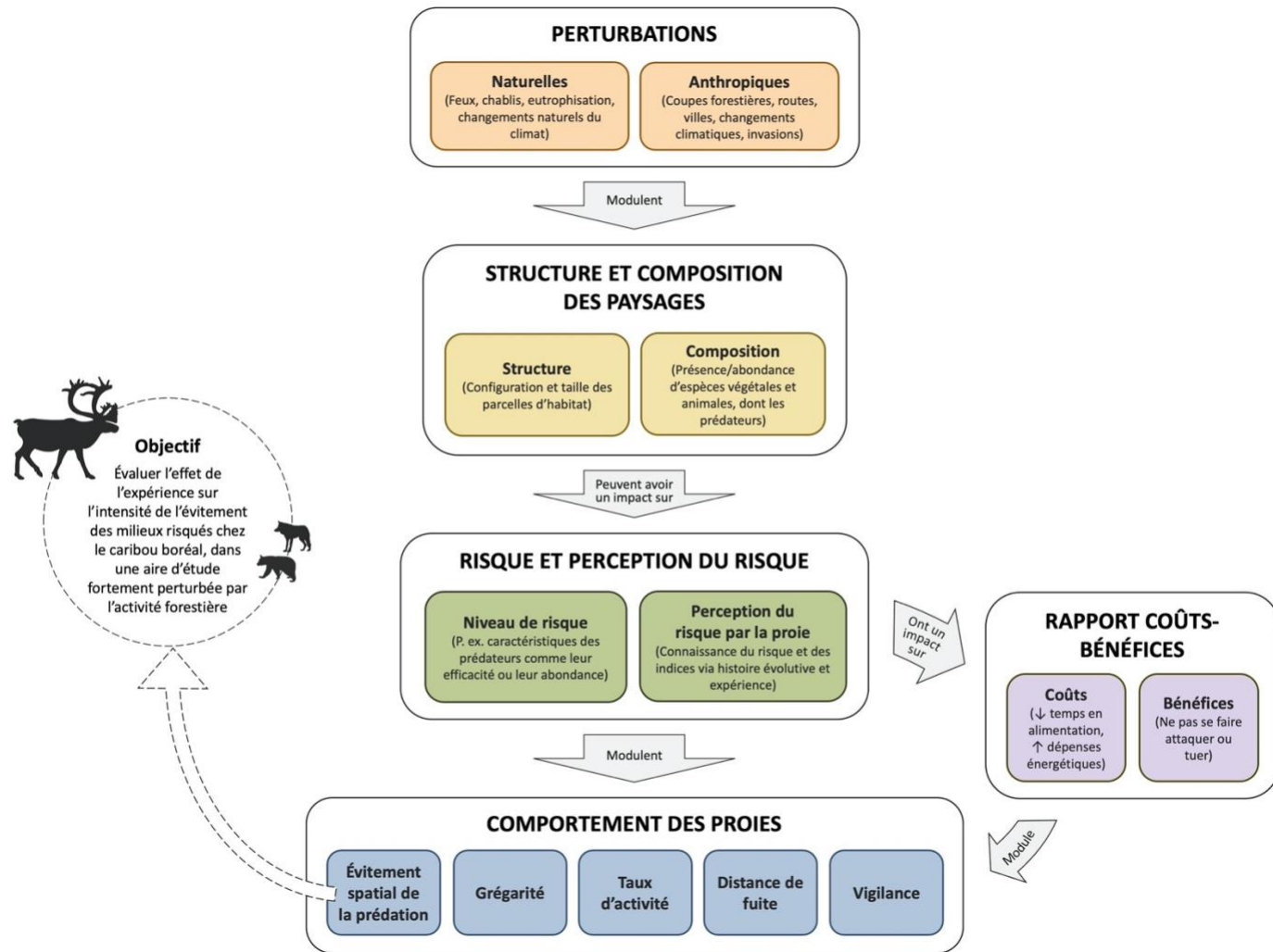


Figure 0.1. Schéma conceptuel des éléments pouvant influencer l'expression d'un comportement anti-prédateur chez une proie.

Coûts et bénéfices des comportements anti-prédateurs

Les comportements anti-prédateurs, bien que permettant aux proies de minimiser la probabilité de se faire attaquer ou tuer par un prédateur (Lima 1998, Brown et al. 1999), peuvent interférer avec d'autres activités biologiques essentielles, comme le temps consacré à l'alimentation ou à la reproduction (Creel et al. 2014). Ils peuvent également engendrer une augmentation des dépenses énergétiques, par exemple par des comportements tels que la fuite ou la vigilance (Feder et Arnold 1982). À court ou à moyen terme, cela peut entraîner plusieurs coûts pour un individu, comme un ralentissement de sa croissance (Civantos et al. 2010), une réduction de sa survie à long terme (Cresswell 2008), et une diminution de son succès reproducteur (Pangle et al. 2007). Par exemple, en présence du cladocère épineux (*Bythotrephes longimanus*), un prédateur aquatique, plusieurs espèces de zooplancton migrent vers des couches plus profondes de la colonne d'eau afin de diminuer le risque d'être attaqués par ce prédateur (Pangle et al. 2007). Ce comportement les expose toutefois à des températures plus froides, ce qui ralentit le développement de leurs œufs et diminue par conséquent leur succès reproducteur. Cet exemple reflète bien les coûts potentiellement associés à l'expression d'un comportement anti-prédateur, et donc le compromis que les individus doivent faire au quotidien dans l'allocation de leur temps et de leur énergie (Lima et Dill 1990, Martin 2011).

Plusieurs facteurs contextuels peuvent influencer le rapport coûts-bénéfices entre les comportements anti-prédateurs et les autres activités essentielles au maintien et à la survie des individus (Lima et Dill 1990). Parmi ces facteurs se retrouvent (par exemple) la phase du jour (Jacob et Brown 2000), la saison (Oates et al. 2019), la satiété et/ou la condition corporelle (Moran et al. 2021), ou encore le statut reproducteur d'un individu (Proudman et al. 2020). Par exemple, Morgan (1988) a montré que le niveau de cohésion diminuait au sein des bancs de menés à Museau (*Pimephales notatus*) lors de conditions de privation de nourriture, la compétition pour les ressources forçant les individus à compromettre leur sécurité afin d'obtenir plus de nourriture. Un autre exemple, cette fois-ci expliquant pourquoi

un individu serait moins enclin à prendre des risques, met en évidence l'influence du statut reproducteur d'un individu sur le comportement. En effet, chez le cerf élaphe (*Cervus elaphus*), des femelles accompagnées de leur faon passaient plus de temps en vigilance que des femelles solitaires, puisque leur jeune, vulnérable, requérait plus de protection (Proudman et al. 2020).

Caractéristiques des proies et des prédateurs

Un comportement anti-prédateur devrait évoluer pour que son intensité dépende du niveau de risque encouru (Lima et Bednekoff 1999, Gaynor et al. 2019), qui lui devrait dépendre en retour de plusieurs caractéristiques liées à la biologie des proies et de leurs prédateurs (Buchanan et al. 2017, Palmer et Packer 2021). Au niveau des proies, des caractéristiques morphologiques, comme la taille (Suchman et Sullivan 1998), la capacité physique à s'échapper lors d'une attaque (p. ex. forme du corps, présence d'attributs comme des nageoires ; Webb 1986), ou la présence de défenses corporelles décourageant les prédateurs d'attaquer (p. ex. épines, carapace, toxines ; Vermeij 1976, Higginson et al. 2012), sont autant de facteurs affectant la vulnérabilité d'une proie et influençant le type et l'intensité du comportement anti-prédateur adopté. Par exemple, le corps large des carassins communs (*Carassius carassius*, une espèce de carpe) leur permet d'atteindre une bonne vitesse de fuite lors d'une attaque, ce qui réduit leur vulnérabilité aux prédateurs et leur permet de conserver un haut taux d'activité en leur présence (Pettersson et al. 2000). Au niveau des prédateurs, la méthode de chasse, le taux d'attaque, ou encore le taux de succès lors d'une attaque sont des exemples de caractéristiques qui devraient influencer l'intensité d'un comportement anti-prédateur chez une proie (Hebblewhite et al. 2005, DeCesare 2012). Par exemple, les zèbres (*Equus quagga*) fuient plus rapidement à la vue de prédateurs ayant un meilleur succès de chasse (p. ex. le lion *Panthera leo* et le guépard *Acinonyx jubatus*) qu'à

la vue de prédateurs ayant un moins bon succès (p. ex. le lycaon *Lycaon pictus* et la hyène tachetée *Crocuta crocuta* ; Palmer et Packer 2021).

Histoire évolutive et expérience

La capacité d'une proie à exprimer un comportement anti-prédateur est aussi dépendante de sa capacité à percevoir adéquatement le risque (Gaynor et al. 2019). Cette capacité est entre autres influencée par l'histoire évolutive entre une proie et son (ou ses) prédateur(s) dans un paysage donné (Buchanan et al. 2017). La coévolution sur une longue période permet en effet aux espèces proies de répondre, au fil des générations, au risque procuré par les prédateurs par le développement d'adaptations comportementales spécifiques à ces prédateurs (ce qui donne place à la « course aux armements » évolutive ; Dawkins et Krebs 1979, Abrams 2000). De telles adaptations, codées dans les gènes des individus (Abrams 2000), se traduisent par des comportements anti-prédateurs exprimés de façon innée par les proies (Epp et Gabor 2008, Johnson et al. 2013). Par exemple, les alytes de Majorque (*Alytes muletensis*), une espèce d'amphibien endémique de l'île Majorque en Espagne, réduisent spontanément leur niveau d'activité lorsque présentés pour la première fois à des signaux chimiques de la couleuvre vipérine (*Natrix maura*), leur prédateur naturel (Griffiths et al. 1998). De telles réponses chez des proies naïves sont souvent présentes face à des prédateurs avec qui la proie a coévolué. À l'inverse, ces réponses sont souvent absentes (McLean et al. 2007), ou présentes mais non optimales (Epp et Gabor 2008), face à de nouveaux prédateurs. Chez la même espèce d'alytes, des individus exposés en laboratoire à des signaux chimiques de serpents prédateurs traditionnellement absents de l'île de Majorque ne reconnaissaient pas le danger et n'exprimaient aucun comportement anti-prédateur, fort probablement en raison de l'absence d'exposition à ce prédateur au cours de leur histoire évolutive (Griffiths et al. 1998).

En nature, les réponses innées sont souvent complétées par des mécanismes d'apprentissage qui permettent aux individus d'ajuster leurs comportements anti-prédateurs au cours de leur vie (Utne-Palm 2001, Epp et Gabor 2008, Dalesman et al. 2009). Par

exemple, les gobbies (*Gobiusculus flavescens*) réagissent de façon innée (en fuyant) à la vue de la morue de l'Atlantique (*Gadus morhua*), mais n'apprennent qu'au fil du temps à fuir l'odeur ou des indices de présence de ce prédateur (Utne-Palm 2001). Les proies peuvent donc améliorer, par leur expérience, leur perception du risque dans le paysage, et ensuite exprimer des comportements anti-prédateurs plus adéquats en présence d'un prédateur (ou d'indices qu'il aura laissés ; Laundré et al. 2010, Gaynor et al. 2019). Les réponses anti-prédatrices acquises par l'expérience sont observées chez de nombreuses espèces, mais elles revêtent une importance particulière pour celles qui ne présentent pas de comportement inné face à la prédation (Kindermann et al. 2009, Saxon-Mills et al. 2018), ou chez celles qui sont exposées à des conditions de prédation différentes de celles rencontrées par leurs ancêtres (p. ex. des proies exposées à un prédateur jamais rencontré par le passé dans cette population ; Dalesman et al. 2007, Gall et Mathis 2010).

L'expérience face à la prédation peut être acquise de plusieurs manières par les proies. Les individus peuvent entre autres apprendre à exprimer un comportement anti-prédateur par leurs expériences individuelles, soit par essai-erreur à force d'être exposés au danger (Kieffer et Colgan 1992, Komers 1997). Ce type d'apprentissage peut se faire par l'intermédiaire d'expériences telles que de survivre à une attaque ou de voir des congénères se faire attaquer (Berger et al. 2001, McCormick et Holmes 2006). À ce titre, Berger et al. (2001) ont montré qu'après avoir perdu leur faon par prédation par le loup (*Canis lupus*), les femelles orignal (*Alces alces*) augmentaient significativement leur niveau de vigilance à la suite d'un hurlement de loup. L'apprentissage social peut également permettre aux proies de développer leurs comportements anti-prédateurs (Griffin 2004, Coolen et al. 2005). Dans cet autre type d'apprentissage, les individus moins expérimentés apprennent d'individus plus expérimentés, soit par imitation du comportement ou par un enseignement actif prodigué par ces individus expérimentés (Curio et al. 1978, Griffin 2004). C'est notamment le cas chez les merles noirs (*Turdus merula*) qui, après avoir observé des conspécifiques houspiller un modèle d'une espèce d'oiseau inconnue (le polochion criard *Philemon corniculatus*), imitent ce comportement lors de subséquentes expositions à ce modèle (Curio et al. 1978).

Alors que le niveau d'expérience des animaux semblerait jouer un rôle important sur leur capacité à exprimer des comportements anti-prédateurs (Laundré et al. 2010, Fagan et al. 2013), les études ayant documenté ce mécanisme ont jusqu'à maintenant été surtout réalisées en laboratoire (Meredith 1976, Kieffer et Colgan 1992, Utne-Palm 2001, Ferrari et al. 2005, Shier et Owings 2007) et très rarement sur des espèces longévives. Le développement de technologies comme le système de positionnement par satellite (*Global Positioning System*, ou GPS ; Cagnacci et al. 2010) a récemment permis de mener quelques études en milieu naturel en comparant des individus d'âges différents au sein d'une même population (p. ex. Mumma et al. 2017, Allen et al. 2022). Cette approche a été préconisée en raison des contraintes logistiques liées au suivi d'individus sur de longues périodes en nature, particulièrement chez des espèces longévives (Caughlan et Oakley 2001). Comparer des individus d'âges différents s'avère toutefois problématique puisque les individus téméraires risquent d'être sous-représentés dans les groupes d'âges plus élevés, en raison d'un taux de mortalité potentiellement plus élevé (Ciuti et al. 2012).

Jusqu'à maintenant, peu d'exemples documentent l'existence d'un mécanisme par lequel des proies d'espèces longévives apprendraient à éviter leurs prédateurs à l'aide d'un suivi à long terme de plusieurs individus en nature. Une étude réalisée par Thurfjell et al. (2017) fait toutefois figure d'exception ; ces auteurs ont en effet montré, à l'aide d'un suivi longitudinal de plusieurs individus, que certains cerfs élaphe semblaient « apprendre », au fil des années, à fréquenter des milieux sécuritaires, tels que des parcelles de forêt et des endroits plus escarpés qui sont moins fréquentés par leur prédateur (dans ce cas, les chasseurs). Des études longitudinales sur d'autres espèces sont toutefois nécessaires pour documenter et confirmer l'existence de ce mécanisme dans d'autres systèmes biologiques. Documenter ce type de mécanisme chez plusieurs espèces aiderait également à comprendre la réponse comportementale des animaux dans un contexte où les paysages naturels sont modifiés à un rythme sans précédent par les activités humaines (Sih et al. 2011, Gaynor et al. 2019).

LE PAYSAGE DE LA PEUR MODIFIÉ PAR LES ACTIVITÉS HUMAINES

Les espèces animales ont évolué dans des paysages soumis à des régimes de perturbations naturelles (DeLong et al. 2013). Aujourd'hui, ces paysages sont modifiés par des perturbations anthropiques à des fréquences et à des intensités jamais rencontrées auparavant (Vitousek et al. 1997, Mantyka-Pringle et al. 2012). Parmi les principales perturbations, notons les activités d'extraction des ressources (p. ex. pêche, foresterie, agriculture, exploitation minière) et d'occupation du territoire (p. ex. centres urbains, activités récréatives) (Cyr et al. 2009, Young et al. 2016, Potapov et al. 2017). Ces activités représentent d'importants moteurs de perte et de fragmentation des paysages naturels (Vitousek et al. 1997, Potapov et al. 2017), en plus de contribuer à l'introduction d'espèces invasives (Meyerson et Mooney 2007, Côté et al. 2013), et, par leurs émissions de gaz polluants, à l'accentuation de l'effet des changements climatiques sur les paysages naturels (Raffa et al. 2008, Mantyka-Pringle et al. 2012). Il en résulte notamment des modifications dans la structure (configuration et taille des parcelles) et la composition (présence et abondance d'espèces végétales et animales) des paysages (Proulx et Farhig 2010, Keken et al. 2015).

Les changements dans la structure et la composition des paysages peuvent se répercuter sur les proies en modifiant l'organisation spatiale du risque de prédation dans le paysage (Figure 0.1). En effet, de tels « nouveaux paysages » comprennent souvent des attributs ou des caractéristiques jamais rencontrés au cours de l'histoire évolutive des espèces, tels que des routes, des coupes forestières ou des terres agricoles. Lorsque les indices associés à ces nouvelles conditions d'habitat sont différents des indices connus, les proies peuvent avoir du mal à évaluer leur qualité en raison d'une absence de « mémoire évolutive » (c.-à-d. d'exposition passée au fil des générations) avec ces indices (Sih et al. 2011). Dans d'autres cas, les indices peuvent ressembler à ceux rencontrés par le passé mais offrir un avantage moindre ou même avoir un effet négatif sur la valeur adaptative ; les individus risquent alors de s'aventurer dans des « pièges écologiques », c.-à-d. des endroits sélectionnés en dépit des effets négatifs sur la survie ou la reproduction (Schlaepfer et al.

2002). Par exemple, depuis l'établissement de villes et villages aux abords de la rivière San Pedro en Arizona, l'environnement riverain a subi une transformation, passant d'un marais ouvert homogène à un paysage se composant de plusieurs parcelles distinctes de végétation (peuplier sp., mesquite sp./herbacées, et végétation désertique), entre lesquelles se trouvent des bordures bien définies. Dans ce nouvel environnement, la mante religieuse (*Stagmomantis limbata*) choisit les bordures des parcelles pour pondre ses œufs, ces bordures imitant son habitat préférentiel d'origine. Or ce comportement résulte en un taux élevé de prédation sur les œufs de mantes puisque les bordures attirent également de nombreuses espèces d'oiseaux insectivores (Ries et Fagan 2003). Finalement, les paysages anthropisés peuvent également comprendre de nouveaux prédateurs, par l'entremise d'une introduction (Côté et al. 2013) ou de l'expansion de l'aire de distribution de ce prédateur (Wynn et al. 2007). En plus de causer une augmentation de la pression de prédation en soi, les proies peuvent en éprouver les conséquences du fait qu'elles peuvent ne pas reconnaître ce prédateur (ou ne pas reconnaître les signaux indiquant sa présence) comme une menace (Kuehne et Olden 2012, Ehlman et al. 2019). Ainsi, les changements dans la structure et la composition des paysages peuvent avoir des impacts sur les proies puisqu'ils influencent le risque encouru (p. ex. la présence et la densité des prédateurs) et la perception de ce risque (p. ex. la valeur des indices environnementaux) par une proie (Sih et al. 2011, Carthey et Banks 2014).

Dans ce contexte, la capacité des proies à s'ajuster (à l'échelle de l'individu) ou à s'adapter (à l'échelle de l'espèce) à ces nouveaux paysages est primordiale pour assurer leur persistance (Sih 2013). Cependant, les changements environnementaux se produisent à un rythme souvent plus rapide que la capacité des espèces à s'adapter (Hoegh-Guldberg 2012, Fox et al. 2019). C'est pourquoi de plus en plus d'études s'efforcent de documenter comment l'expérience, agissant à l'échelle de la vie des individus, peut permettre aux proies d'améliorer leurs comportements anti-prédateurs dans ces nouveaux environnements (West et al. 2017, Bytheway et Banks 2019, Richter et al. 2022) ; à ce titre, le rôle de l'expérience des proies dans l'évitement de la prédation reste un mécanisme à explorer en nature.

LE CARIBOU BORÉAL : MENACÉ PAR LES PERTURBATIONS EN FORÊT BORÉALE

La population boréale du caribou des bois (*Rangifer tarandus caribou*), aussi identifié comme écotype forestier ou boréal (ci-après caribou), est un grand mammifère dont l'aire de répartition au Canada est étroitement calquée sur l'étendue de la forêt boréale (Environnement Canada 2012). Ce cervidé occupe majoritairement les vieilles forêts résineuses riches en lichen, les tourbières, et les milieux en haute altitude (Rettie et Messier 2000, James et al. 2004, Pinard et al. 2012). Ces milieux lui permettent de se séparer spatialement de ses prédateurs, et ce comportement constitue la stratégie anti-prédatrice prédominante chez le caribou (James et al. 2004, Peters et al. 2013).

À travers le Canada, le principal prédateur des caribous adultes est le loup gris (Seip 1991, Whittington et al. 2011). Dans l'est du Canada, la proie principale du loup est l'orignal, qui est le cervidé présent à plus grande densité dans cette partie de la forêt boréale (Messier 1985). Toutefois, un caribou, lorsque rencontré par un loup, constitue une proie alternative intéressante, étant moins difficile à capturer qu'un orignal (Seip 1991). Pendant la période hivernale, les loups se regroupent en meute afin de chasser des proies de grande taille comme des cervidés adultes (Stahler et al. 2006, Gable et al. 2018), et représentent donc une menace particulière pour les caribous adultes à cette période de l'année. Durant l'été, le régime alimentaire du loup inclut des proies de plus petite taille (castors, lièvres, faons de cervidés), en plus de proies de grande taille comme les cervidés adultes (Tremblay et al. 2001, Gable et al. 2018). À ce moment de l'année, les loups peuvent donc représenter une menace autant pour les caribous adultes que pour les faons. Dans l'est du Canada, l'ours noir (*Ursus americanus*) représente le prédateur le plus souvent impliqué dans les cas de mortalité des faons dans leurs premières semaines de vie (Pinard et al. 2012, Leclerc et al. 2014), un phénomène qui trouve également écho dans l'ouest du pays (Gustine et al. 2006). À cette période de l'année (mai-juin), les ressources alimentaires végétales (p. ex. petits fruits), une des sources d'alimentation principales de l'ours noir (Lesmerises et al. 2015, McLaren et al. 2021), sont peu abondantes (Mosnier et al. 2008). Durant cette période, l'ours profite donc de l'abondance ponctuelle de jeunes cervidés (originaux, caribous, cerfs de Virginie

Odocoileus virginianus), une source importante de protéines (Baldwin et Bender 2009), pour s'alimenter, avant de se tourner vers un régime alimentaire largement dominé par les herbacées et les petits fruits plus tard dans l'été (Mosnier et al. 2008, McLaren et al. 2021).

La plupart des populations de caribous boréaux sont en déclin en Amérique du Nord, principalement en raison des modifications de la structure et de la composition du paysage engendrées par les perturbations humaines (Schaefer 2003, Festa-Bianchet et al. 2011, Johnson et al. 2020). Les perturbations telles que les coupes forestières augmentent la représentation des jeunes peuplements forestiers en régénération (Boucher et al. 2017), générant une plus grande disponibilité alimentaire (jeunes pousses) pour les herbivores, et favorisant la croissance des populations d'originaux (Potvin et al. 2005, Bowman et al. 2010). Ces populations croissantes d'originaux engendrent une augmentation d'abondance de prédateurs comme le loup gris, ce qui augmente la pression de prédation sur le caribou par le biais du phénomène de compétition apparente (Rettie et Messier 1998, Bowman et al. 2010). Les coupes forestières sont aussi propices à la croissance des arbustes fruitiers (Brodeur et al. 2008), ce qui favorise la présence d'ours noirs dans l'habitat du caribou, prédateur auparavant peu abondant en forêt boréale (Brodeur et al. 2008, Mosnier et al. 2008). De plus, les structures linéaires telles que les routes et les chemins forestiers, créés pour accéder aux parcelles de coupes, facilitent les déplacements des loups et des ours (James et Stuart-Smith 2000, Dickie et al. 2020) et augmentent le taux de rencontre avec des proies (Whittington et al. 2011), ce qui résulte en un succès de chasse plus élevé (Dickie et al. 2016). Les caribous, probablement en raison d'un manque d'exposition avec des paysages boréaux fortement perturbés au fil de leur histoire évolutive récente, expriment parfois des comportements mal adaptés aux régimes de perturbations anthropiques actuels, tels que la sélection de jeunes coupes forestières pourtant favorables à l'ours noir et au loup gris (Rettie et Messier 2000, Pinard et al. 2012, Leblond et al. 2016, Lafontaine et al. 2019).

Peu d'études ont jusqu'à maintenant documenté si (et comment) les caribous apprennent à s'ajuster aux conditions de leur habitat – incluant les nouvelles conditions engendrées par l'homme – par le biais de l'expérience acquise au cours de leur vie. La

présence d'un tel mécanisme a été suggérée dans une étude réalisée par Mumma et al. (2017), qui, en comparant le comportement de caribous de différents âges, ont montré que les individus âgés évitaient plus fortement les endroits où le risque de rencontre avec le loup était élevé que les individus plus jeunes. Des études suivant des individus à long terme sont toutefois nécessaires afin de documenter l'effet d'une plus grande expérience sur le développement d'un comportement anti-prédateur chez le caribou.

OBJECTIFS, HYPOTHÈSES ET SURVOL DES RÉSULTATS PRINCIPAUX

L'objectif de mon projet de maîtrise était d'évaluer l'existence d'ajustements comportementaux du caribou boréal face aux variations spatiales du risque de prédation par le loup gris et l'ours noir. Plus précisément, j'ai investigué l'effet de l'expérience sur l'intensité du comportement d'évitement des milieux risqués chez le caribou, à l'aide d'un programme de suivi télémétrique à long terme. J'ai bénéficié d'un suivi effectué sur 28 femelles caribous, 31 loups gris et 12 ours noirs, dans la région de Charlevoix, au Québec, Canada.

J'ai émis l'hypothèse que les femelles caribous ajustent leur comportement face aux prédateurs en augmentant leur niveau d'évitement des endroits où le risque de prédation est plus élevé à mesure qu'elles acquièrent de l'expérience. Mon hypothèse stipule donc que les femelles caribous apprennent au cours de leur vie à reconnaître les milieux risqués par le biais de mécanismes d'apprentissages tels que ceux décrits plus haut (voir section « Histoire évolutive et expérience »), et utilisent cette expérience afin d'éviter ces milieux de plus en plus efficacement. Pour tester cette hypothèse, j'ai d'abord utilisé les données issues du suivi télémétrique de loups et d'ours afin de cartographier les variations spatiales dans la probabilité relative d'occurrence de ces prédateurs, des variables utilisées comme indices du risque de rencontre avec le loup et l'ours. J'ai ensuite utilisé les données télémétriques récoltées sur 28 femelles caribous (suivies sur une période variant de 3 à 8 ans) pour évaluer

les changements dans le niveau d'évitement des milieux risqués au fil des années de suivi, utilisé comme un proxy de l'expérience individuelle.

En soutien à l'hypothèse principale, mes résultats montrent une augmentation dans l'intensité de l'évitement des milieux risqués par le caribou pour la plupart des périodes biologiques étudiées, suggérant que les caribous devenaient plus efficaces à éviter les milieux risqués alors qu'ils gagnaient en expérience. Des exceptions étaient toutefois notables durant la période de mise bas et à l'hiver, moments durant lesquels les caribous évitaient les milieux propices aux loups sans pour autant sembler ajuster leur comportement au fil des années. Ces derniers résultats pourraient s'expliquer par un comportement d'évitement du loup qui serait déjà efficace durant ces périodes, présent soit par coévolution (inné) ou appris avant le début du suivi télémétrique, et qui ne nécessiterait donc pas d'ajustement à l'âge adulte.

Mon étude suggère que les proies seraient en mesure de développer leur perception du risque par le biais de leur expérience passée et d'ajuster leur comportement de sélection d'habitat en conséquence. Ce mécanisme était à ma connaissance encore peu documenté en milieu naturel, et que très rarement étudié à l'aide de suivis longitudinaux de proies et de prédateurs sauvages. Mon étude ayant été réalisée dans un paysage fortement perturbé, elle met en lumière la capacité d'une proie à s'ajuster à de nouvelles conditions d'habitat au gré de l'expérience acquise au cours de la vie. Mes résultats contribuent à accroître nos connaissances relatives au comportement d'une espèce légalement désignée comme menacée, et représentent une étape charnière dans l'étude des capacités adaptatives du caribou évoluant au sein de paysages perturbés.

CHAPITRE 1

VIVRE DANS LA PEUR : COMMENT L'EXPÉRIENCE FAÇONNE LES RÉPONSES COMPORTEMENTALES DES CARIBOUS FACE AU RISQUE DE PRÉDATION

RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE

En milieu naturel, les proies peuvent réduire le risque de prédation en évitant les milieux fréquentés par leurs prédateurs. En gagnant en âge, les individus devraient affiner ce comportement grâce à leur expérience accrue avec les prédateurs et les indices associés au risque de prédation dans le paysage. De tels mécanismes d'apprentissage joueraient un rôle clé dans la capacité des individus à faire face au risque tout au long de leur vie, en particulier dans les paysages où les perturbations humaines ont généré des conditions d'habitat fort différentes des conditions passées. Nous avons étudié le rôle de l'expérience dans l'évitement des milieux risqués dans un système où les caribous boréaux (*Rangifer tarandus caribou*) sont soumis à une forte pression de prédation par le loup gris (*Canis lupus*) et l'ours noir (*Ursus americanus*), dont les tailles de populations ainsi que l'efficacité de chasse bénéficient des activités d'exploitation forestière. Plus précisément, nous avons décrit la réponse comportementale des caribous face aux variations du risque de rencontrer des loups et des ours, en examinant si les caribous ajustaient leur niveau d'évitement des milieux risqués au fil des années de suivi, utilisées comme un proxy de l'expérience. Pour cela, nous avons utilisé 2 à 5 années de données télémétriques provenant de 31 loups et 12 ours pour cartographier les variations spatiales du risque de rencontrer des prédateurs. Nous avons ensuite utilisé les données de 28 femelles caribous femelles équipées de colliers GPS et suivies de 3 à 8 années consécutives ($4,4 \pm 2,2$ ans (ÉT) en moyenne) pour évaluer les tendances temporelles dans leur niveau d'évitement des milieux risqués. Nous avons observé

une augmentation de l'évitement des milieux propices aux loups au fil des années, sauf pendant l'hiver et la mise bas, périodes durant lesquelles les femelles n'augmentaient pas leur évitement. Nous avons également noté, pour toutes les périodes d'étude, une augmentation de l'évitement des milieux propices aux ours. Ces résultats suggèrent que, dans la plupart des circonstances, les caribous sont devenus plus efficaces à éviter les milieux risqués (c.-à-d. les milieux sélectionnés par leurs principaux prédateurs) à mesure qu'ils acquéraient de l'expérience. Dans l'optique où ces comportements d'ajustement différeraient entre les individus d'une même population et s'avèreraient héréditaires, nos résultats pourraient contribuer à documenter un potentiel d'adaptation rapide au sein des populations de caribou évoluant en milieu perturbé. Nos résultats sont encourageants pour la conservation du caribou et la conservation de la faune en général, puisqu'ils suggèrent que l'expérience pourrait permettre aux proies d'ajuster leur comportement à des nouvelles conditions d'habitat, incluant à un risque de prédation accru, au cours de leur vie.

Ce premier article, intitulé « *Living in fear: How experience shapes caribou responses to predation risk* », a été corédigé par moi-même ainsi que par mon directeur Martin-Hugues St-Laurent, professeur titulaire en écologie animale à l'Université du Québec à Rimouski, et mon codirecteur Mathieu Leblond, chercheur scientifique à Environnement et Changement climatique Canada. Cet article sera soumis pour publication dans le périodique « *Journal of Animal Ecology* », un journal scientifique revu par les pairs de calibre international. En tant que première auteure, ma contribution à ce travail a inclus l'élaboration des méthodes, la préparation des données, la réalisation des analyses géomatiques et statistiques, ainsi que la rédaction et la révision de l'article. Mes co-auteurs ont participé à toutes les étapes de l'élaboration du projet, incluant l'idée originale du projet ainsi que son orientation, le traitement des données et les analyses, plusieurs révisions de versions préliminaires du manuscrit, en plus d'en avoir assuré le financement. Une version abrégée de cet article a été présentée au congrès de la Société Québécoise pour l'Étude Biologique du Comportement (SQÉBC) à Gatineau en novembre 2022 (conférence), ainsi qu'au *North American Caribou Workshop & Artic Ungulate Conference* à Anchorage en mai 2023 (affiche scientifique).

LIVING IN FEAR: HOW EXPERIENCE SHAPES CARIBOU RESPONSES TO PREDATION RISK

ABSTRACT

1. Wild prey may reduce predation risk by avoiding areas used by their predators. As they get older, individuals should be able to fine-tune this avoidance based on their increased experience with predators and the cues associated with predation risk in the landscape. Such learning mechanisms are expected to play a key role in how individuals cope with risk during their life, particularly in altered landscapes where human disturbances have created habitat conditions distinct from those of the past.
2. We studied the role of experience on the avoidance of risky areas by boreal caribou (*Rangifer tarandus caribou*) in a system where they are under high predation pressure from grey wolves (*Canis lupus*) and black bears (*Ursus americanus*), whose hunting abilities and populations benefit from industrial timber harvesting. More precisely, we described the behavioural responses of caribou to variations in the risk of encountering wolves and bears, investigating whether individuals adjusted their level of predator avoidance with passing monitoring years, a proxy of increasing experience.
3. We used telemetry data collected on 31 wolves and 12 bears to map spatial variations in the risk of encountering predators. We then used data from 28 collared female caribou monitored for 3–8 years [4.4 ± 2.2 (SD) on average] to assess trends in their avoidance of risky areas with passing years.
4. We observed an increase in the avoidance of areas suitable to wolves with passing years, except during winter and calving when females did not adjust their avoidance of wolves. We also found an increase in the avoidance of areas suitable to bears across all study periods. These results suggest that, in most circumstances, caribou became more efficient at avoiding risky areas (i.e., areas selected by their main predators) as they gained experience throughout their life.

5. If this behaviour happened to differ across individuals and was heritable, our results would suggest a potential for rapid adaptation in caribou populations living in disturbed environments. Our findings have encouraging implications for caribou conservation and wildlife conservation in general, as they suggest that experience may allow prey to adjust their behaviour to novel conditions, including higher predation risk, throughout their lifetime.

Keywords: Antipredator behaviour, behavioural adjustment, habitat selection, landscape of fear, learning, predation risk, predator-prey interactions.

INTRODUCTION

In landscapes where predation risk fluctuates across space and time (e.g., “landscapes of fear” *sensu* Laundré et al., 2010), prey may avoid habitat patches suitable to their predators, thus reducing the risk of a fatal encounter (Brown et al., 1999). Such antipredator tactics are largely influenced by predation risk at the landscape scale. Prey can use environmental cues such as marks, odours, feces, calls, or carcasses to evaluate the safety of habitat patches (Lima, 1998). These cues can inform about the presence or recent passage of predators (Morrison, 2011; Forsman et al., 2013). At a broader scale, landscape features that favour predators or influence the vulnerability of prey should an encounter occur, such as vegetation type, canopy closure, or topography, can also act as cues (Thorson et al., 1998; Kelleher et al., 2021). For example, wild white-footed mice (*Peromyscus leucopus*) foraged more intensively in closed forests offering shelter from predation than in open forest edges where they were more likely to be attacked by avian predators (Kelleher et al., 2021). While the avoidance of a fatal encounter is certainly beneficial to prey, antipredator behaviours can also deprive prey of good foraging opportunities. The level at which prey display predator avoidance or any antipredator strategy is thus the result of a tradeoff between resource acquisition and safety (Lima & Dill, 1990), and is expected to be more pronounced when safety is of utmost importance, such as when they’re accompanied by offspring (Lima & Bednekoff, 1999; Mumma et al., 2017).

According to the landscape of fear model, the level of experience that a prey has with predation should play a key role in shaping the intensity of antipredator behaviours (Laundré et al., 2010; Fagan et al., 2013). Through experience, prey may develop or fine-tune their perception of risk in the landscape, i.e., learn which animals are dangerous and link them to specific cues in the landscape (Fagan et al., 2013; Gaynor et al., 2019). Experience can be acquired in several ways; surviving an attack or seeing a newborn die from predation are concrete examples of individual experiences that can forge an animal's ability to recognize and avoid risky patches (Kieffer & Colgan, 1992; Berger et al., 2001). Social learning, the mechanism by which animals share information with their conspecifics, can also help learning about risk (Griffin, 2004; Coolen et al., 2005). Learning mechanisms are often present to help fine-tune innate but unspecific or insufficient responses to predators (Epp & Gabor, 2008; Mezrai et al., 2020).

The effect of experience on predator avoidance by prey has been revealed in several controlled experiments (Meredith, 1976; Ferrari et al., 2005; Shier & Owings, 2007), but seldom in nature where it is harder to monitor animals during most of their life cycle, especially in long-lived species. Some studies have shown how older individuals in a population were better at avoiding risk than younger ones (Mumma et al., 2017; Allen et al., 2022), suggesting that experience could play a role in predator avoidance by wild mammals. Studies documenting this mechanism on wild, ageing animals remain scarce (see Thurfjell et al., 2017 for an example on female elk *Cervus elaphus*).

Species of the Canadian boreal forest have evolved in landscapes shaped by natural disturbance regimes dominated by wildfires (DeLong et al., 2013). These landscapes are now being modified at an unprecedented rate by anthropogenic disturbances such as logging, mining, and recreational activities (Cyr et al., 2009; Young et al., 2016) that alter both their structure and composition (Proulx & Farhig, 2010). Landscape changes resulting from human-induced disturbances translate into several impacts for prey, including the advent of new predators (Snyder & Evans, 2006), the increased predation pressure put forth by native ones (Bowman et al., 2010), or the creation of new environmental cues that may hinder a

prey's ability to assess risk (Sih et al., 2011). Human disturbances may thus act on both the real and perceived levels of risk for prey (Gaynor et al., 2019). In most cases, species adaptations lag behind environmental changes (Hoegh-Guldberg, 2012), but behavioural plasticity, such as behavioural adjustments acquired from experience, may allow animals to cope with rapid changes in their habitat and may be key for the maintenance of wild species in disturbed landscapes (Sih et al., 2011; Snell-Rood, 2013).

In this study we aimed to assess whether individuals from a wild prey population adjusted their behaviour to variations in predation risk during their lifetime. We used the woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) – a species of conservation concern in North America – as a biological model. Boreal populations of woodland caribou (hereafter boreal caribou) are designated as Threatened in Canada under the Species at Risk Act (SARA, S.C. 2002, c. 29, schedule 1), owing to drastic changes in their habitat – the boreal forest – largely caused by resource extraction activities (Schaefer, 2003; Bowman et al., 2010). These activities have generated greater proportions of early seral forests, which have led to increases in grey wolf (*Canis lupus*) densities via an increase in moose (*Alces alces americana*) populations (Potvin et al., 2005; Bowman et al., 2010). Younger forests have also favoured the growth of black bear (*Ursus americanus*) populations via an increase in grass, forb and berry availability (Brodeur et al., 2008; Mosnier et al., 2008). In eastern Canada, black bears are believed to be a relatively new predator of caribou – or at least, a more significant predator than before – as their presence in the boreal forest was scarce prior to the 1970s (Lamontagne et al., 2006). Current habitat conditions, which combine the physical environment and the predation pressure that stems from it (i.e., landscape of fear), are believed to differ greatly from the precolonial forests to which caribou are adapted (Rettie & Messier, 2000; Lafontaine et al., 2019).

We hypothesized that experience allows caribou to fine-tune their perception of risk in the landscape and that they adjust their habitat selection accordingly. This hypothesis was partly assessed by Mumma et al. (2017), who found that older female caribou displayed a more pronounced avoidance of risky areas in comparison to their younger counterparts. Our

associated prediction was that the avoidance of risky areas would increase throughout the lifetime of an individual. By the same token, we predicted that their selection of safe areas would increase with passing monitoring years, which we used as a proxy of experience. We assessed this hypothesis during the winter, spring, calving and summer periods, i.e., periods of the year with high but differential predation pressure from both predators (Tremblay et al., 2001; Leclerc et al., 2014; Gable et al., 2018). Our predictions apply to both wolves and bears, but because these species have a distinct ecology in terms of evolutionary history, life cycles, densities and spatial organization, we explored differences in the response of caribou towards these two predators using distinct indices of risk.

MATERIAL AND METHODS

Study area

The study area covered ~7,000 km² and overlapped the Charlevoix boreal caribou range in Québec, Canada (Figure 1.1). Topography in the area was characterized by high hills and deep valleys, with peaks reaching >1,000 m. Annual precipitations reached 1,500 mm on average, and mean annual temperature was 0.5°C during the years covered by this study (2004 – 2020; Gouvernement du Québec, 2022). The forest was representative of the balsam fir (*Abies balsamea*) – white birch (*Betula papyrifera*) bioclimatic domain (Robitaille & Saucier, 1998); stands were mainly composed of fir and birch at low elevations and black spruce (*Picea mariana*) and fir at high elevations.

The Charlevoix caribou population was reintroduced in 1969–1972 after its extirpation from the region in the early 1920s as a result of overharvesting and poaching (St-Laurent & Dussault, 2012). After reaching a peak of 126 individuals in the 1990s, the population declined to an estimated 19–23 individuals in 2020 (Hins & Rochette, 2020). During the study period, moose were the most abundant large herbivore in the region, and their density was estimated at ~22 individuals/100 km² (Rochette & Dumont, 2022). Grey wolves and black bears were the two main predators of caribou in the study area and reached

densities of 0.44 wolves/100 km² (Jolicoeur, 1998) and 22 bears/100 km² (Jolicoeur, 2004) in the early 2000s; more recent estimates were not available. According to Gouvernement du Québec (2021), 86.7% and 2.9% of the Charlevoix caribou range was covered by human disturbances (mostly cutovers and forest roads buffered by 500 m) and wildfires respectively, making it one of the most disturbed caribou ranges in Canada (Environment Canada, 2012).

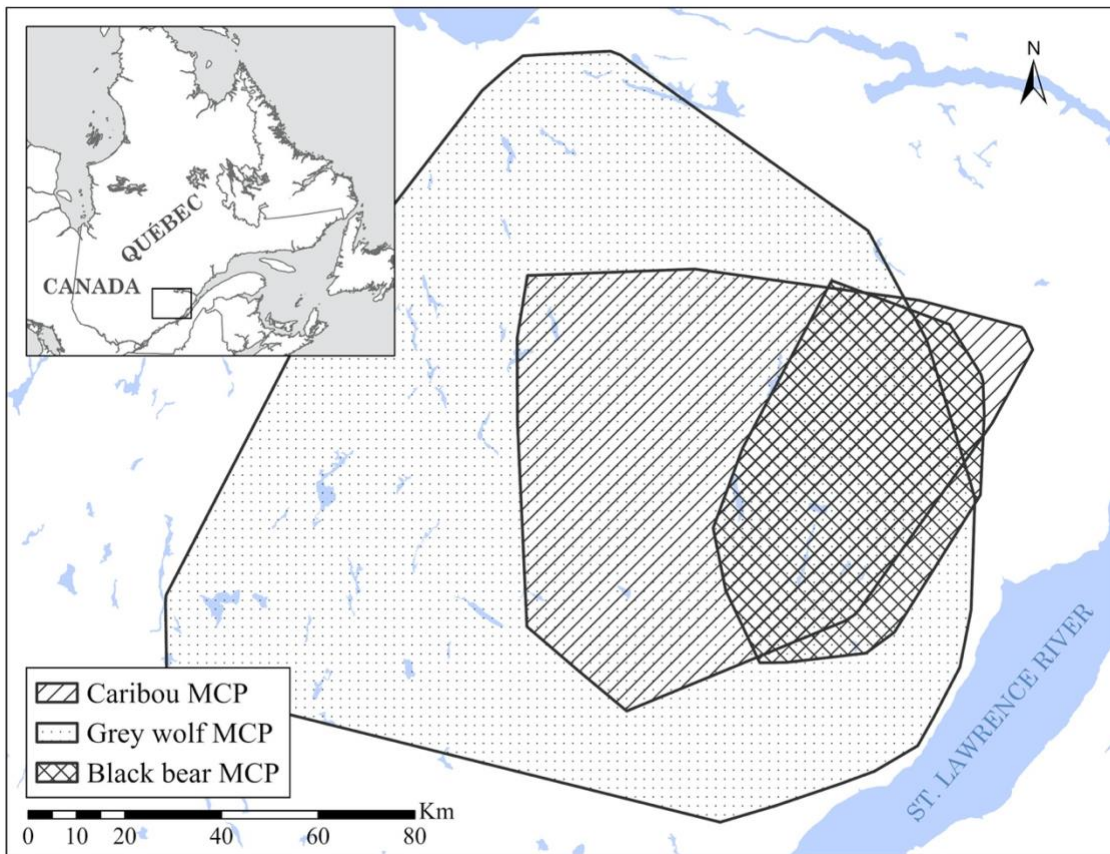


Figure 1.1. Study area where we assessed the ability of boreal caribou to adjust their behaviour to the risk of encountering grey wolves and black bears, in the province of Québec, Canada. The three patterned polygons represent the distribution of 28 GPS-collared boreal caribou (~7,000 km²), 31 grey wolves (~18,500 km²), and 12 black bears (~3,000 km²) considered in this study. We obtained these polygons by drawing minimum convex polygons (MCPs) around the locations of studied individuals.

Capture and telemetry of caribou, wolves and bears

From 2004 to 2011 and from 2017 to 2018, 86 adult caribou were captured and fitted with a GPS collar by wildlife technicians of the Québec government (Table S.1). They performed captures using a net gun fired from a helicopter. Collars recorded a location every 1, 2 or 4 h depending on collar model and year. Monitoring continued for a period of up to 8 years from 2004 to 2020. For the purposes of this study, we only kept data from adult females that were monitored ≥ 3 years, which provided us with 28 adult females monitored between 3 and 8 years [average \pm standard deviation (SD): 4.4 ± 2.2], for a total of 146 caribou-years. We focused our attention on adult females compared to males because of the higher propensity of female ungulates to learn from predation attempts on their calf (Berger et al., 2001); our sample of monitored males was also much smaller ($n = 9$).

The Québec government monitored grey wolves from 2005 to 2009 and black bears from 2005 to 2006 in the same study area (Table S.1). Wolves were captured using foothold traps or were shot from a helicopter with an immobilizing drug dart or net gun. Bears were captured using foot snares or tube traps. Collars collected a location every 3 and 4 h for bears and wolves, respectively. We excluded individuals with fewer than 30 locations per study period (see *Periods of risk*), which gave a final sample of 31 wolves (47 wolf-years) and 12 bears (14 bear-years; Table S.1). All captures and handling procedures were approved by Animal Welfare Committees (certificates #CPA 04-00-02 to 10-00-02, CPA 17-00-06 and CPA 18-00-04 for caribou, CPA-07-00-02 and CPA-27-07-53-R2 for wolves, and CPA 05-00-04 and CPA-06-00-04 for bears) and followed the guidelines of the Canadian Council on Animal Care.

Periods of risk

We identified four annual periods of risk for caribou in our study system (Figure 1.2): 1) winter (22 December – 15 March), when vegetation is scarce (Hovey & Harestad, 1992) and wolves, nomadic around the territory at that period (Mech & Boitani, 2003), actively

hunt large herbivores such as caribou (Gable et al., 2018); 2) spring (16 March – 24 May), when pregnant caribou females have high nutritional requirements, a low body condition (Cook et al., 2021; Moran et al., 2021), and are still being hunted by wolves; this is also when bears start emerging from their den; 3) calving (25 May – 24 June), when newborn caribou are extremely vulnerable to both predators, mainly bears in our system (Leclerc et al., 2014; McLaren et al., 2021); and 4) summer (25 June – 23 August), when caribou calves are more mobile but still vulnerable (Leclerc et al., 2014; Mumma et al., 2019). We excluded the remainder of the year (24 August – 21 December) from our analyses because this period is typically of relatively low risk for caribou adults and calves in our study system. In fact, bears rarely attack caribou juveniles past the end of summer in our study area (Leclerc et al., 2014), and wolves typically use other food sources at this time (Tremblay et al., 2001). We determined the start and end dates of each period using movement rates and net squared displacement of monitored individuals following Rudolph & Drapeau (2012). We calculated the mean start and end dates across all individuals for each period and subtracted one standard deviation from the average starting dates, as we wanted to make sure, especially for the calving period, that most calving events were included in the calving period (which ultimately resulted in 93 of 102 calving events being included in the calving period). We then applied the same method to other periods for consistency.

Environmental variables

We classified 1 : 20,000 digital “ecoforest” maps published by the Québec government into land cover classes based on dominant land cover type, disturbance origin, and stand age (Table 1.1). We based this classification on previously established caribou-habitat relationships assessed in the same study area (Dussault et al., 2012; Leclerc et al., 2014; Leblond et al., 2016). Ecoforest maps are derived from aerial photos updated annually to include new disturbances (e.g., cutovers, fires). They have a spatial resolution of 4 ha for forest stands and 2 ha for non-productive areas (e.g., lakes). We used 1 : 20,000 topography maps and 1 : 20,000 annual road network maps, both published by the Québec government,

to respectively build a digital elevation model at a 50 m resolution (from which we derived elevation and slope) and to determine a location's distance to the nearest road. We separated roads into major (i.e., paved and large forestry roads with frequent vehicular traffic) and minor roads (i.e., small forestry roads with low human use and high vegetation regeneration), because both wolves (Zimmermann et al., 2014) and bears (Zeller et al., 2021) were shown to use them differentially.

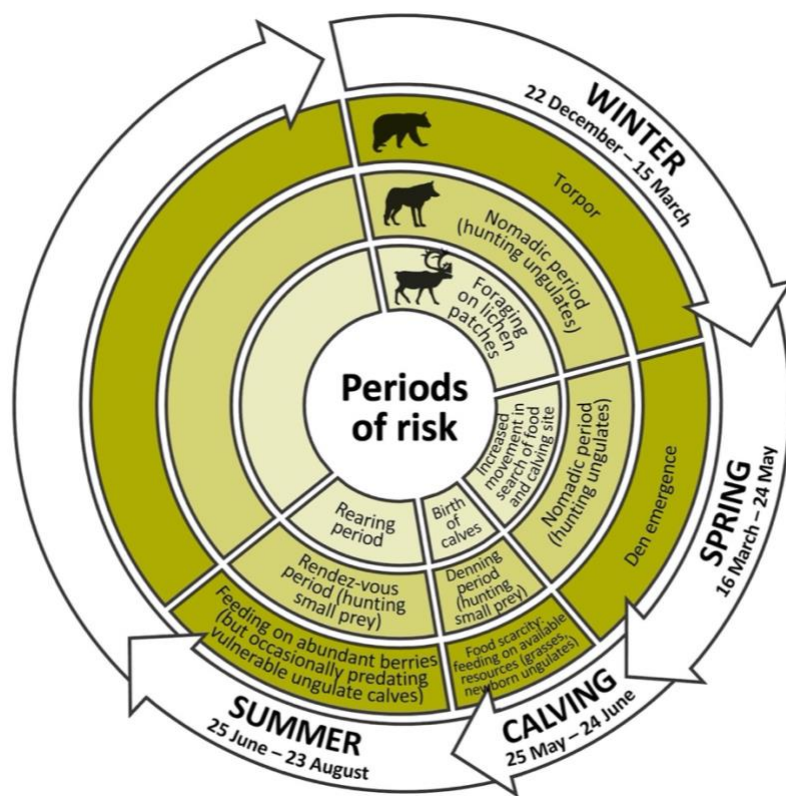


Figure 1.2. Main events in the annual life cycle of boreal caribou, grey wolf and black bear, during the four periods of risk defined in this study. We delineated the start and end dates of periods based on movement rates and net square displacement of GPS-collared caribou.

Table 1.1. Land cover classes considered in habitat selection models for boreal caribou, grey wolf, and black bear in Charlevoix, Québec, Canada. Grouping of land cover classes had to be done for bears to prevent overparameterization.

Land cover classes		Description	Availability (% cover) ^a
Caribou and wolf	Bear		
Wetlands	>90-year-old conifer stands and wetlands	Bogs, fens, flooded areas, and alder stands	2.8
>90-year-old conifer stands		Open woodlands often rich in lichens, >90-year-old conifer stands, bare areas	10.2
50–90-year-old conifer stands	≥50-year-old mixed or deciduous stands, and 50–90-year-old conifer stands	50–90-year-old conifer stands	27.2
≥50-year-old mixed or deciduous stands		≥50-year-old mixed and deciduous stands	11.2
Regenerating stands	Regenerating stands	21–50-year-old regenerating stands originating from natural or anthropogenic disturbances	11.3
6–20-year-old disturbances	≤20-year-old disturbances	6–20-year-old natural disturbances (mostly fires) and cutblocks	28.1
≤5-year-old disturbances		≤5-year-old natural disturbances and cutblocks	3.6
Other	Other	Human infrastructures, water bodies, non-regenerated areas and rare habitat features	5.7

^a Percentage of the study area (caribou range) covered by each land cover class. Values reported here correspond to the availability in 2004.

Predation risk

Predation risk can be decomposed into several components, from the success rate of predators when pursuing prey within various habitat patches, to the abundance or spatial distribution of predators in the landscape (Lima & Dill, 1990). In this study, as telemetry data was the most reliable source of information available to us, we modelled the spatial distribution of predators as a proxy of predation risk for caribou across the landscape, based on the assumption that risk would be higher where predators are found. To obtain this spatial distribution of risk, we built resource selection functions (RSFs; Manly et al., 2002) describing the habitat selection patterns of grey wolves and black bears in our study area for each period of risk. RSFs compare the habitat characteristics at telemetry locations (use; coded 1) to those found at an equal number of random points (availability; coded 0) drawn within an animal's home range, using logistic regression (Boyce et al., 2002). We compared use in "seasonal" home ranges to availability defined at the annual scale. We did this to improve the contrast between seasonal use by predators and what was available to them across their entire home range. We used 100% minimum convex polygons (MCPs; Mohr, 1947) to delineate home ranges for bears and 95% MCPs for wolves; the latter was necessary to exclude extraterritorial excursions (Lesmerises et al., 2012). For each used and available location, we extracted the land cover class, elevation, and slope (which we divided by 10 to improve model convergence), and we measured the minimum Euclidean distance to the nearest major and minor roads in km. Following Carpenter et al. (2010), we converted Euclidean distances into decay distances to account for the non-linear, decreasing impact of roads on animal behaviour with distance. We scaled decay distances between 0 and 1, with high values representing distances further away from the road. We also combined some land cover classes to avoid overparameterization, which was necessary only for bear models (see Table 1.1). We fit RSFs using generalized linear mixed models (GLMMs) with individual-year as a random effect on the intercept to control for pseudoreplication (Gillies et al., 2006). The resulting RSF scores informed about the intensity of selection or avoidance of environmental variables at each period by each predator separately. For each period-year, we

mapped the relative probability of occurrence of wolves or bears in the study area and extracted probability values under all used and available caribou locations; these values were used as proxies for the risks of encountering wolves or bears (Frair et al., 2005; Leblond et al., 2016).

Habitat selection and use of risky areas by caribou

As we did for predators, we built RSFs to contrast caribou habitat use for each period of risk. We defined availability at the scale of the entire length of the monitoring period for any given individual, as determined using 100% MCPs over all the monitoring years. All caribou were captured as adults or subadults (i.e., older than a year and a half), but because we did not know their exact age, we used the time elapsed since the beginning of the monitoring period to represent every passing year during which animals were subjected to experience. We refer to this complete monitoring period, from the collaring of the individual to the end of its monitoring, as the “adult life” of an individual, which, as explained earlier, spanned between 3 and 8 years in our study. Not all individuals died at the end of the monitoring period—in fact, most monitoring periods ended following a programmed collar drop-off—but because we lost sight of the individual at this time, we considered the monitoring period to be the best information available to study the adult life of an individual. We built caribou RSF models using combinations of land cover classes, predation risk variables, and interactions between predation risk and time elapsed since the beginning of monitoring. We included these interactions to assess our hypothesis, i.e., caribou adjust their behaviour to predation risk with increasing experience. In all models, we used the individual as a random effect on the intercept.

For all RSFs (caribou, wolves and bears), we evaluated multicollinearity prior to analyses using the variance inflation factor (VIF; Graham, 2003). Maximum VIF values never surpassed 2.2 for wolves, 2.4 for bears, and 8.3 for caribou, i.e., under the threshold suggesting collinearity problems (Graham, 2003). For each species at each period, we evaluated multiple candidate models with different combinations of explanatory variables

(including different decay distances to roads, for predators) and identified the most parsimonious model using Akaike's information criterion corrected for small sample sizes (AIC_c; Anderson & Burnham, 2002). To avoid overparameterization, we ensured, for all candidate models, that the number of parameters was always greater than the sample size ($n > k$). We considered that a covariate was 'selected' when its coefficient was positive ($\beta > 0$) and its 95% confidence interval (95% CI) excluded zero (i.e., statistically significant); covariates were 'avoided' when the same conditions were met for negative coefficients ($\beta < 0$). We defined selection and avoidance of land cover classes relative to a reference category, which corresponded to the land cover class with the use/availability ratio closest to 1. The reference category varied across species and periods. To visualize interactions, we built interaction graphs where RSF coefficients were converted into relative probabilities of occurrence ranging from 0 to 1 [see Eq.2 in Boyce et al. (2002) for more details]. Relative probabilities of occurrence > 0.5 suggested selection and < 0.5 suggested avoidance. We evaluated the robustness of the most parsimonious models using k -fold cross validation with 10 iterations (Boyce et al., 2002), and we reported the mean r_s values. We conducted spatial analyses in ArcGIS 10 (ESRI inc., Redlands, California, USA) and statistical analyses in R v. 4.1.2 (R Core Team, 2021; *lme4* package for RSFs).

RESULTS

Using RSFs, we (i) converted the habitat selection behaviour of wolves and bears into maps of relative probability of occurrence, a proxy of predation risk for caribou, and (ii) assessed the habitat selection of 28 female caribou with a particular focus on their response to the relative risk of encountering wolves or bears throughout their adult life. Here we focus on the caribou's response to risk, but results on the habitat selection patterns expressed by predators can be found in Supplementary Materials: lists of candidate models appear in Tables S.2 and S.3, RSFs and validation results appear in Table S.4, and examples of predation risk maps appear in Figure S.1.

The most parsimonious models describing habitat selection by caribou included all land cover classes as well as the interactions between predation risk by both predators and the time elapsed since the beginning of the monitoring (Table 1.2). These models—one for each period of risk—were robust to cross-validation with mean r_s values ranging from 0.89 to 0.99. Across all periods, adult female caribou selected wetlands, >90-year-old conifer stands and ≤ 5 -year-old disturbances, and avoided 50–90-year-old conifer and ≥ 50 -year-old mixed or deciduous stands (Table 1.3). Caribou also avoided regenerating stands during all periods except spring, when they selected them. Finally, caribou selected 6–20-year-old disturbances during spring and summer but avoided them during winter.

The interaction wolf risk \times monitoring years was statistically significant during most periods, indicating that the behaviour of caribou towards the risk of encountering wolves changed with time elapsed since the beginning of monitoring. The direction of this adjustment differed between periods of risk, however, providing only partial support to our hypothesis. During spring and summer, the relative probability of occurrence of caribou in areas with a high risk of encountering wolves decreased with passing monitoring years. Similarly, the relative probability of occurrence of caribou in areas of low wolf risk increased with monitoring years, supporting our main hypothesis (Figure 1.3a, c). In contrast, during the calving period, the occurrence of caribou in areas of high wolf risk increased with monitoring years. Selection remained lower than 0.50 during this period, indicating that caribou avoided areas suitable to wolves throughout their adult life, with the intensity of this avoidance decreasing with passing years (Figure 1.3b). Finally, during winter, we found no significant effect of the interaction wolf risk \times monitoring years, suggesting that, during this period, caribou avoided areas with a high risk of encountering wolves consistently throughout their adult life (Table 1.3).

The interaction bear risk \times monitoring years was negative and statistically significant during all periods of risk, supporting our hypothesis (Table 1.3). The relative probability of occurrence of caribou decreased with passing monitoring years in areas with high risks of encounters with bears, and increased in areas of low risk, for all periods (Figure 1.3d, e, f).

Table 1.2. Candidate models used to describe habitat selection by 28 adult female caribou (n) monitored in the Charlevoix region of Québec, Canada (years of monitoring: 2004–2012 and 2017–2020), during each period of risk studied (winter, spring, calving and summer). Included are the number of parameters used in each model (k), the log-likelihood (LL), and the difference in AIC_c value between each model and the most parsimonious model (Δ AIC_c). The model with the lowest Δ AIC_c was considered the most parsimonious for each period.

Period of risk	Model	k	LL	ΔAIC_c
Winter				
	Land cover + Wolf risk \times Monitoring year	13	-80818.12	0.00
	Land cover + Wolf risk	11	-80822.68	5.11
	Land cover	10	-81027.72	413.20
	Wolf risk	4	-87295.54	12936.82
Spring				
	Land cover + Wolf risk \times Monitoring year + Bear risk \times Monitoring year	15	-84851.65	0.00
	Land cover + Wolf risk \times Monitoring year + Bear risk	14	-84887.69	70.08
	Land cover + Wolf risk + Bear risk \times Monitoring year	14	-84935.04	164.78
	Land cover + Wolf risk + Bear risk	12	-84956.02	202.74
	Land cover + Wolf risk	11	-85158.96	606.63
	Land cover + Bear risk	11	-88571.07	7430.84
	Land cover	10	-89738.69	9764.07
	Wolf risk + Bear risk	5	-90539.93	11356.56
Calving				
	Land cover + Wolf risk \times Monitoring year + Bear risk \times Monitoring year	15	-37763.18	0.00
	Land cover + Wolf risk + Bear risk \times Monitoring year	14	-37765.45	2.55
	Land cover + Wolf risk \times Monitoring year + Bear risk	14	-37830.91	133.45
	Land cover + Wolf risk + Bear risk	12	-37842.03	151.69
	Land cover + Wolf risk	11	-37879.52	224.67

Land cover + Bear risk	11	-38242.87	951.39
Land cover	10	-38393.57	1250.77
Wolf risk + Bear risk	5	-39683.65	3820.93

Summer

Land cover + Wolf risk × Monitoring year + Bear risk × Monitoring year	15	-56851.78	0.00
Land cover + Wolf risk + Bear risk × Monitoring year	14	-56896.19	86.83
Land cover + Wolf risk × Monitoring year + Bear risk	14	-56973.70	241.84
Land cover + Wolf risk + Bear risk	12	-57217.22	724.89
Land cover + Bear risk	11	-57231.08	750.61
Land cover + Wolf risk	11	-57355.15	998.75
Land cover	10	-57384.77	1055.98
Wolf risk + Bear risk	5	-62362.62	11001.68

Table 1.3. Selection coefficients (β) and 95% confidence intervals (95% CI) of the most parsimonious models describing habitat selection by 28 female caribou in the Charlevoix region of Québec, Canada, during each period of risk studied (winter, spring, calving and summer). For each period, the land cover class with the use/availability ratio closest to 1 was chosen as the reference category (*Ref.*). Coefficients for which the 95% CI did not include 0 are indicated in bold and are considered to have a significant influence on caribou habitat selection. Bears were excluded from winter models as they are in torpor at that time.

Variable	Winter		Spring		Calving		Summer	
	β	95% CI	β	95% CI	β	95% CI	β	95% CI
Wetlands	0.14	[0.05 : 0.23]	2.01	[1.91 : 2.11]	1.24	[1.15 : 1.34]	0.90	[0.82 : 0.97]
>90-year-old conifer stands	1.13	[1.06 : 1.19]	1.24	[1.16 : 1.31]	0.02	[-0.04 : 0.07]	<i>Ref.</i>	
50–90-year-old conifer stands	-0.02	[-0.09 : 0.04]	-0.21	[-0.29 : -0.13]	-0.46	[-0.51 : -0.40]	-0.43	[-0.48 : -0.39]
≥50-year-old mixed-decid. stands	-0.06	[-0.15 : 0.04]	<i>Ref.</i>		-0.21	[-0.31 : -0.12]	-0.49	[-0.58 : -0.40]
Regenerating stands	-0.73	[-0.80 : -0.65]	0.48	[0.40 : 0.56]	-1.01	[-1.07 : -0.94]	-0.88	[-0.94 : -0.82]
6–20-year-old disturbances	-0.46	[-0.53 : -0.39]	1.53	[1.46 : 1.61]	<i>Ref.</i>		0.74	[0.68 : 0.80]
≤5-year-old disturbances	<i>Ref.</i>		1.20	[1.11 : 1.28]	0.97	[0.89 : 1.06]	2.57	[2.48 : 2.66]
Other	0.57	[0.50 : 0.64]	0.99	[0.91 : 1.07]	-0.09	[-0.17 : 0.00]	0.29	[0.22 : 0.37]
Wolf risk	-1.82	[-2.16 : -1.47]	-5.07	[-5.32 : -4.82]	-2.63	[-2.93 : -2.33]	1.30	[1.07 : 1.54]
Bear risk	-	-	1.04	[0.93 : 1.16]	0.50	[0.29 : 0.72]	-0.14	[-0.46 : 0.17]
Wolf risk × Monitoring year	-0.04	[-0.11 : 0.03]	-0.37	[-0.43 : -0.32]	0.08	[0.01 : 0.15]	-0.24	[-0.29 : -0.19]
Bear risk × Monitoring year	-	-	-0.11	[-0.14 : -0.09]	-0.31	[-0.36 : -0.25]	-0.42	[-0.48 : -0.37]
Validation (r_s)	0.89		0.94		0.99		0.99	

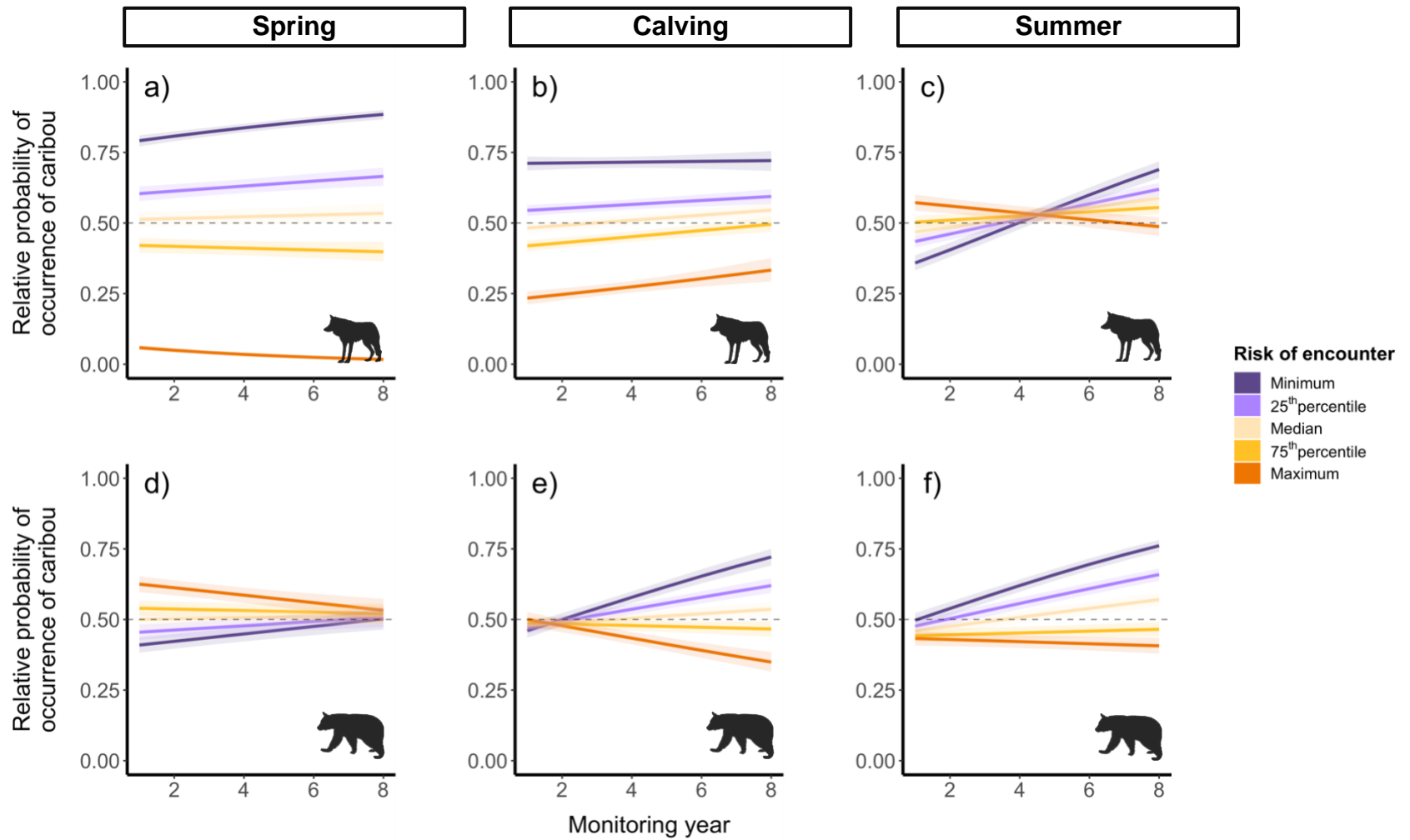


Figure 1.3. The relative probability of occurrence of caribou as a function of years elapsed since the beginning of monitoring (proxy of experience) and different levels of risks of encountering grey wolf (top row) or black bear (bottom row). We used

interactions to highlight changes in the selection patterns of caribou towards risky areas over the course of their adult life. The panels represent the response of caribou to the risk of encountering wolves and bears during the spring (16 March – 24 May; 1st column), calving (25 May – 24 June; 2nd column), and summer (25 June – 23 August; 3rd column) periods of risk. Relative probabilities of occurrence >0.5 represent a selection of areas suitable to a given predator, whereas values <0.5 represent avoidance. The winter period is not represented in this figure, as the interaction wolf risk \times monitoring years was not significant, and bears are in torpor at that time. The risk of encounter represents the relative probabilities of occurrence for each predator, which we calculated for every given pixel within our study area based on selection coefficients from predator RSFs. Shaded areas represent 95% confidence intervals around estimated probabilities from our models.

DISCUSSION

We sought to assess whether adult female caribou adjusted their antipredator behaviour—more specifically their avoidance of areas with high risks of encounter with wolves or bears—as they gained experience, with a focus on four particular periods of risk during which predation pressure was likely to be high for caribou adults or calves. With every passing monitoring year, we saw an increase in the avoidance of areas where the risk of encountering wolves (for two periods) and bears (for all periods) was high, suggesting that caribou generally became more efficient at avoiding risky areas as they gained experience. During calving and winter, we found no evidence that caribou adjusted their behaviour to the risk of encountering wolves as time passed, bringing some nuances in our understanding of caribou responses towards the main predator with which they coevolved.

Our results are in relative agreement with those of Mumma et al. (2017), who found that older adult female caribou in British Columbia avoided the risk of encountering wolves more so than younger ones. These results may reflect the capacity of female caribou to “learn” to perceive risks and adjust their antipredator behaviour based on their experience with predators and the habitat cues associated with them (Laundré et al., 2010; Fagan et al., 2013; Gaynor et al., 2019). Risk perception in caribou could have become more fine-tuned through life experiences, such as close encounters with predators or through social learning (Kieffer & Colgan, 1992; Griffin, 2004; Laundré et al., 2010). Losing a calf to predation was another likely pathway; for example, Berger et al. (2001) found that female moose that lost their calf to wolves altered their level of vigilance in their subsequent calving period when in contact with cues of wolf presence. In our study area, approximately one third of caribou calves die from predation in the first 50 days following their birth, most of them preyed upon by black bears (Pinard et al., 2012; Leclerc et al., 2014). This means that most adult females in Charlevoix experienced the death of a calf but survived to learn from the experience. In this context, unsuccessful reproduction events over time could have improved the mothers’ ability to recognize and avoid habitat cues associated with their calf’s predator, such as

patches rich in forbs, grasses, and fruit-bearing shrubs selected by black bears (Brodeur et al., 2008; Mosnier et al., 2008). Adjusting habitat selection and space use tactics to avoid predation risk was likely adaptive, as in our study area, where females adopting safer tactics were shown to have a higher survival rate for both themselves and their calf (Leclerc et al., 2014; Leblond et al., 2016).

We expected caribou to show strong behavioural adjustments towards areas used by wolves during the winter and calving periods, when wolves are typically a significant threat to caribou and large ungulates in general (Tremblay et al., 2001; Gustine et al., 2006). In contrast, their response was to avoid habitat conditions suitable to wolves during these periods, either consistently or less intensively as years went by. This suggests that the level of avoidance expressed by caribou towards wolves at the beginning of their monitoring period may have been sufficient to cope with the predation risk imposed by wolves. There are at least two likely explanations for this. First, as a result of co-evolution, caribou could have expressed innate responses to wolves of a sufficient magnitude that no adjustment was required (Vilhunen & Hirvonen, 2003; Hébert et al., 2019). Such an adapted response would be in line with other antipredator traits in caribou, such as their physiological ability to digest lichens found in old-growth conifer patches (Palo, 1993; Parker et al., 2005), away from other ungulates and their shared predators (James et al., 2004). It is also plausible that caribou learned to avoid wolf cues from their mother at a very young age (i.e., before they were collared). Larue et al. (2018) provided evidence suggesting that caribou often repeated the habitat selection tactics of their mothers, which they had witnessed as calves. We cannot conclude whether the response of caribou to wolves during these two periods was innate or acquired early in life (or both); answering this question would require data from individuals followed from birth, paired with genetic information on pedigree and trait heritability.

Female caribou selected ≤ 5 -year-old disturbances that were also selected by bears, which corroborates previous studies conducted in the same area (Pinard et al., 2012; Leblond et al., 2016). The authors of these studies interpreted this behaviour as maladaptive, caused by a lack of opportunities to adapt to a high predation pressure imposed by black bears.

Considering that contemporary bear densities are much higher than those encountered historically (Lamontagne et al., 2006; Hristienko & McDonald, 2007), caribou could indeed be more naïve towards bears, at least during their early life, due to this lack of historical exposure to bears. However, our findings challenge the notion that this naiveté persists throughout their lifespan. Instead, our results suggest that experience acquired over the course of their lives may have allowed caribou to adjust their behaviour to this novel predator and partially compensate for the lack of innate responses toward bears (Sih et al., 2010). The effect of experience on the response of prey to novel predation conditions has been suggested in different species in both laboratory and field studies (e.g., common bully, *Gobiomorphus cotidianus*: Kristensen & Closs, 2004; northern brown bandicoot, *Isodon macrourus*: Bytheway & Banks, 2019; river limpet, *Ancylus fluviatilis*: Richter et al., 2022), and is believed to be critical in how prey species cope with rapid changes in predation pressures induced by human activities (Sih et al., 2010).

Prey facing multiple predators may prioritize the avoidance of one over another when avoiding all of them is not possible (Charnov et al., 1976). Previous research in the same study area showed that female caribou that strongly avoided wolves were found in areas favourable to bears, and *vice versa* (Leblond et al., 2016). This outcome stemmed from the distinct habitat preferences of wolves and bears combined with the abundance of habitat patches suitable to these two predators within the landscape, hindering caribou from avoiding both wolves and bears at the same time. This offers a potential explanation for our observed reduction in the caribou's avoidance towards wolves during the calving period. Given that female caribou improved their avoidance of bears, they may have had to lessen their avoidance of wolves due to a lack of alternate solutions in this highly disturbed landscape. This would seem like a good compromise, as females that adopted an intermediate strategy of avoidance towards both predators during calving demonstrated higher probabilities of survival for their calves (Leblond et al., 2016).

By monitoring individuals over a long period of time (3–8 years), our experimental design allowed us to assess behavioural adjustments throughout the adult life of individuals.

This is an important contribution and a superior design compared to studies contrasting responses of individuals from different age groups. Indeed, older age groups may contain less risk-prone individuals due to their higher mortality rate compared to risk-averse individuals (Ciuti et al., 2012; Mumma et al., 2017), which may in turn bias results towards a greater risk avoidance by older individuals. There remains a possibility that the more risk-prone individuals in our study system died early in the monitoring compared to the more risk-averse individuals, which was raised as a methodological concern in a similar study conducted by Perry et al. (2020). We partly controlled for this influence in our analyses by allowing intercepts to vary across individuals, meaning that all individuals, on average, whether they were averse or prone to risk, showed evidence of adjustment to risk throughout their life. We also note that in our study, we lost track of most individuals owing to a collar drop-off that had nothing to do with the death of individuals, making our analyses less sensible to the potential censoring of risk-prone individuals with increasing monitoring years. Also, another possible concern with the interpretation of our results could be related to the fact that in many prey species, individuals become increasingly vulnerable to predation with age, which could entice them to use safer tactics. However, caribou in our study system and elsewhere usually die in their prime (e.g., mean age at death = 9.7 years old in Kelly, 2020), that is, well before reaching the maximum (observed) longevity of caribou in the wild, which can reach 22 years (Larter & Allaire, 2016); therefore, it is unlikely that increased vulnerability due to old age alone was a factor in pushing caribou to use safer areas.

Several factors must be considered in addition to the relative probabilities of spatial co-occurrence with predators when evaluating predation risk for prey (Lima & Dill, 1990). For instance, in our study area, bear densities were about fifty times higher than those of the wolf (Jolicoeur, 1998, 2004), making the absolute probability of encountering a “static” bear much greater than the probability of encountering a “static” wolf. Of course, wolves are also much more mobile than bears, meaning that the actual rate of encounter between caribou and both predators may depend on a complex interaction between local densities, typical movement rates, and habitat distribution. Without robust, spatially explicit estimations of bear and wolf densities, we were unable to map these variations. The inclusion of recent predator density

data in our models would improve our understanding of caribou antipredator behaviours in a multipredator system (Fryxell et al., 2020). Nevertheless, our assessment of the relative predation risk imposed by bears and wolves, via their respective relative probability of occurrence, offers a sound—albeit incomplete—image of the behavioural compromises that female caribou need to make to survive and keep their calf alive.

Finally, we recognize that other factors, such as individual differences in boldness (Thurfjell et al., 2017), range fidelity (Kreling et al., 2021), historical exposure to disturbances (Lafontaine et al., 2019) and variation in disturbance levels at the landscape scale (Beauchesne et al., 2014), may have contributed to explain the behavioural adjustments to predation risk that we observed in our study. Future work should aim at integrating some of these mechanisms, but also at relating the individual differences in behavioural adjustments to their impacts on reproductive success and survival, to determine whether females that adjusted their antipredator behaviours with experience were also more likely to survive (or have their calf survive) to the next year.

Implications for caribou conservation

Many species are put at risk by the ubiquity of human activities (Hollander et al., 2011; Lone et al., 2014; Hansen et al., 2019). The conservation of boreal caribou presents a significant challenge due to the substantial predation pressure they face, which is anticipated to amplify in the coming decades owing to the growing impact of the logging industry on boreal landscapes in conjunction with the projected intensification of climate change (Barber et al., 2018; Leblond et al., 2022). Our study provides empirical support that caribou may adjust their behaviour as they gain experience with predation risk. These results are consequential for caribou conservation, as well as wildlife in general, because they suggest that experience may allow prey to better cope with predation risk during their lifetime. This is particularly relevant in areas submitted to novel conditions benefiting predators, such as in disturbed landscapes. Provided that behavioural adjustments to predation risk differ across individuals, are heritable, and confer fitness advantages to the individuals that show the

greatest adjustments (which is likely due to benefits of predation risk avoidance on survival in large mammals; DeCesare et al., 2014; Losier et al., 2015), such behaviours could lead to local adaptations to disturbed environments at the population level (Shimada et al., 2010; Sih et al., 2011). The contemporary mortality rates observed in caribou populations across Canada (Environment Canada, 2012), however, are evidence of a predation pressure that is likely outpacing the rate at which caribou could potentially cope with changes in the landscape of fear. In the interim, conservation measures aiming at reducing predation pressure and protecting remnant predator-free areas will be key for the conservation of this species.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank the numerous wildlife technicians that helped with animal captures. Many thanks to S. Plante (ministère de l'Environnement, de la Lutte contre les changements climatiques, de la Faune et des Parcs, hereafter MELCCFP) for sharing data, to A. Caron for helping with statistical analyses, and to J. Martin, D. Berteaux, E. Vander Wal and K. Malcolm for their constructive comments on an earlier version of this work. This project was funded by Environment and Climate Change Canada, MELCCFP, ministère des Transports du Québec, UQAR, World Wildlife Fund and the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (Discovery Research grants #2016-05196 and # 2022-04307 to Martin-Hugues St-Laurent).

LITERATURE CITED

- Allen, S.J., Bowen, W.D. & Den Heyer, C.E. (2022). Birth-site habitat selection in gray seals (*Halichoerus grypus*): Effects of maternal age and parity and association with offspring weaning mass. *Marine Mammal Science*, 38(1), 349–363. <https://doi.org/10.1111/mms.12867>
- Anderson, D.R. & Burnham, K.P. (2002). Avoiding pitfalls when using information-theoretic methods. *The Journal of Wildlife Management*, 66(3), 912–918. <https://doi.org/10.2307/3803155>
- Barber, Q.E., Parisien, M.-A., Whitman, E., Stralberg, D., Johnson, C.J., St-Laurent, M.-H., DeLancey, E.R., Price, D.T., Arseneault, D., Wang, X. & Flannigan, M.D.

- (2018). Potential impacts of climate change on the habitat of boreal woodland caribou. *Ecosphere*, 9(10), e02472. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2472>
- Beauchesne, D., Jaeger, J.A. & St-Laurent, M.-H. (2014). Thresholds in the capacity of boreal caribou to cope with cumulative disturbances: Evidence from space use patterns. *Biological Conservation*, 172, 190–199. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.03.002>
- Berger, J., Swenson, J.E. & Persson, I.-L. (2001). Recolonizing carnivores and naive prey: Conservation lessons from Pleistocene extinctions. *Science*, 291(5506), 1036–1039. <https://doi.org/10.1126/science.1056466>
- Bowman, J., Ray, J.C., Magoun, A.J., Johnson, D.S. & Dawson, F.N. (2010). Roads, logging, and the large-mammal community of an eastern Canadian boreal forest. *Canadian Journal of Zoology*, 88(5), 454–467. <https://doi.org/10.1139/z10-019>
- Boyce, M.S., Vernier, P.R., Nielsen, S.E. & Schmiegelow, F.K.A. (2002). Evaluating resource selection functions. *Ecological Modelling*, 157(2), 281–300. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(02\)00200-4](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00200-4)
- Brodeur, V., Ouellet, J.-P., Courtois, R. & Fortin, D. (2008). Habitat selection by black bears in an intensively logged boreal forest. *Canadian Journal of Zoology*, 86(11), 1307–1316. <https://doi.org/10.1139/Z08-118>
- Brown, J.S., Laundré, J.W. & Gurung, M. (1999). The ecology of fear: Optimal foraging, game theory, and trophic interactions. *Journal of Mammalogy*, 80(2), 385–399. <https://doi.org/10.2307/1383287>
- Bytheway, J.P. & Banks, P.B. (2019). Overcoming prey naiveté: Free-living marsupials develop recognition and effective behavioral responses to alien predators in Australia. *Global Change Biology*, 25(5), 1685–1695. <https://doi.org/10.1111/gcb.14607>
- Carpenter, J., Aldridge, C. & Boyce, M.S. (2010). Sage-grouse habitat selection during winter in Alberta. *The Journal of Wildlife Management*, 74(8), 1806–1814. <https://doi.org/10.2193/2009-368>
- Charnov, E.L., Orians, G.H. & Hyatt, K. (1976). Ecological implications of resource depression. *The American Naturalist*, 110(972), 247–259. <https://doi.org/10.1086/283062>
- Ciuti, S., Muhly, T.B., Paton, D.G., McDevitt, A.D., Musiani, M. & Boyce, M.S. (2012). Human selection of elk behavioural traits in a landscape of fear. *Proceedings of*

- the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1746), 4407–4416.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2012.1483>
- Cook, J.G., Kelly, A.P., Cook, R.C., Culling, B., Culling, D., McLaren, A., Larter, N.C. & Watters, M. (2021). Seasonal patterns in nutritional condition of caribou (*Rangifer tarandus*) in the southern Northwest Territories and northeastern British Columbia, Canada. *Canadian Journal of Zoology*, 99(10), 845–858.
<https://doi.org/10.1139/cjz-2021-0057>
- Coolen, I., Dangles, O. & Casas, J. (2005). Social learning in noncolonial insects? *Current Biology*, 15(21), 1931–1935. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2005.09.015>
- Cyr, D., Gauthier, S., Bergeron, Y. & Carcaillet, C. (2009). Forest management is driving the eastern North American boreal forest outside its natural range of variability. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7(10), 519–524.
<https://doi.org/10.1890/080088>
- DeCesare, N.J., Hebblewhite, M., Bradley, M., Hervieux, D., Neufeld, L. & Musiani, M. (2014). Linking habitat selection and predation risk to spatial variation in survival. *Journal of Animal Ecology*, 83(2), 343–352. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12144>
- DeLong, C., Burton, P. & Geertsema, M. (2013). Natural disturbance processes. *Encyclopedia of Environmetrics*. <https://doi.org/10.1002/9780470057339.vnm147>
- Dussault, C., Pinard, V., Ouellet, J.-P., Courtois, R. & Fortin, D. (2012). Avoidance of roads and selection for recent cutovers by threatened caribou: Fitness-rewarding or maladaptive behaviour? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1746), 4481–4488. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.1700>
- Environment Canada. (2012). Recovery strategy for the woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*), boreal population, in Canada. Species at Risk Act Recovery Strategy Series. Environment Canada, Ottawa, 138 p.
- Epp, K.J. & Gabor, C.R. (2008). Innate and learned predator recognition mediated by chemical signals in *Eurycea nana*. *Ethology*, 114(6), 607–615.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2008.01494.x>
- ESRI (Environmental Systems Research Institute). (2019). ArcGIS version 10.6.1. Environmental Systems Research Institute Inc., Redlands, California.
- Fagan, W.F., Lewis, M.A., Auger-Méthé, M., Avgar, T., Benhamou, S., Breed, G., LaDage, L., Schlägel, U.E., Tang, W.-W., Papastamatiou, Y.P., Forester, J. &

- Mueller, T. (2013). Spatial memory and animal movement. *Ecology Letters*, *16*(10), 1316–1329. <https://doi.org/10.1111/ele.12165>
- Ferrari, M.C.O., Trowell, J.J., Brown, G.E. & Chivers, D.P. (2005). The role of learning in the development of threat-sensitive predator avoidance by fathead minnows. *Animal Behaviour*, *70*(4), 777–784. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.01.009>
- Forsman, J.T., Mönkkönen, M., Korpimäki, E. & Thomson, R.L. (2013). Mammalian nest predator feces as a cue in avian habitat selection decisions. *Behavioral Ecology*, *24*(1), 262–266. <https://doi.org/10.1093/beheco/ars162>
- Frair, J.L., Merrill, E.H., Visscher, D.R., Fortin, D., Beyer, H.L. & Morales, J.M. (2005). Scales of movement by elk (*Cervus elaphus*) in response to heterogeneity in forage resources and predation risk. *Landscape Ecology*, *20*(3), 273–287. <https://doi.org/10.1007/s10980-005-2075-8>
- Fryxell, J.M., Avgar, T., Liu, B., Baker, J.A., Rodgers, A.R., Shuter, J., Thompson, I.D., Reid, D.E.B., Kittle, A.M., Mosser, A., Newmaster, S.G., Nudds, T.D., Street, G.M., Brown, G.S. & Patterson, B. (2020). Anthropogenic disturbance and population viability of woodland caribou in Ontario. *The Journal of Wildlife Management*, *84*(4), 636–650. <https://doi.org/10.1002/jwmg.21829>
- Gable, T.D., Windels, S.K., Bruggink, J.G. & Barber-Meyer, S.M. (2018). Weekly summer diet of gray wolves (*Canis lupus*) in northeastern Minnesota. *The American Midland Naturalist*, *179*(1), 15–27. <https://doi.org/10.1674/0003-0031-179.1.15>
- Gaynor, K.M., Brown, J.S., Middleton, A.D., Power, M.E. & Brashares, J.S. (2019). Landscapes of fear: Spatial patterns of risk perception and response. *Trends in Ecology & Evolution*, *34*(4), 355–368. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.01.004>
- Gillies, C.S., Hebblewhite, M., Nielsen, S.E., Krawchuk, M.A., Aldridge, C.L., Frair, J.L., Saher, D.J., Stevens, C.E. & Jerde, C.L. (2006). Application of random effects to the study of resource selection by animals. *Journal of Animal Ecology*, *75*(4), 887–898. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01106.x>
- Gouvernement du Québec. (2021). Revue de littérature sur les facteurs impliqués dans le déclin des populations de caribous forestiers au Québec et de caribous montagnards de la Gaspésie. Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Québec, 206 p.

- Gouvernement du Québec. (2022). Normales climatiques du Québec 1981-2010. Ministère de l'Environnement, de la Lutte contre les changements climatiques, de la Faune et des Parcs. Available from <https://www.environnement.gouv.qc.ca/climat/normales/index.asp> [accessed October 2022].
- Graham, M.H. (2003). Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology*, *84*(11), 2809–2815. <https://doi.org/10.1890/02-3114>
- Griffin, A.S. (2004). Social learning about predators: A review and prospectus. *Animal Learning & Behavior*, *32*(1), 131–140. <https://doi.org/10.3758/bf03196014>
- Gustine, D.D., Parker, K.L., Lay, R.J., Gillingham, M.P. & Heard, D.C. (2006). Calf survival of woodland caribou in a multi-predator ecosystem. *Wildlife Monographs*, *165*(1), 1–32. [https://doi.org/10.2193/0084-0173\(2006\)165\[1:CSOWCI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0084-0173(2006)165[1:CSOWCI]2.0.CO;2)
- Hansen, N.A., Sato, C.F., Michael, D.R., Lindenmayer, D.B. & Driscoll, D.A. (2019). Predation risk for reptiles is highest at remnant edges in agricultural landscapes. *Journal of Applied Ecology*, *56*(1), 31–43. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13269>
- Hébert, M., Versace, E. & Vallortigara, G. (2019). Inexperienced preys know when to flee or to freeze in front of a threat. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *116*(46), 22918–22920. <https://doi.org/10.1073/pnas.1915504116>
- Hins, C. & Rochette, B. (2020). Inventaire aérien de la population de caribous forestiers (*Rangifer tarandus caribou*) de Charlevoix à l'hiver 2020. Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Direction de la gestion de la faune de la Capitale-Nationale et de la Chaudière-Appalaches, Québec, 15 p.
- Hoegh-Guldberg, O. (2012). The adaptation of coral reefs to climate change: Is the Red Queen being outpaced? *Scientia Marina*, *76*(2), 403–408. <https://doi.org/10.3989/scimar.03660.29A>
- Hollander, F.A., Van Dyck, H., San Martin, G. & Titeux, N. (2011). Maladaptive habitat selection of a migratory passerine bird in a human-modified landscape. *Plos One*, *6*(9), e25703. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0025703>
- Hovey, F.W. & Harestad, A.S. (1992). Estimating effects of snow on shrub availability for black-tailed deer in southwestern British Columbia. *Wildlife Society Bulletin*, *20*(3), 308–313. <https://www.jstor.org/stable/3783036>

- Hristienko, H. & McDonald, J.E. (2007). Going into the 21st century: A perspective on trends and controversies in the management of the American black bear. *Ursus*, *18(1)*, 72–88. [https://doi.org/10.2192/1537-6176\(2007\)18\[72:GITSCA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2192/1537-6176(2007)18[72:GITSCA]2.0.CO;2)
- James, A.R.C., Boutin, S., Hebert, D.M. & Rippin, A.B. (2004). Spatial separation of caribou from moose and its relation to predation by wolves. *The Journal of Wildlife Management*, *68(4)*, 799–809. [https://doi.org/10.2193/0022-541X\(2004\)068\[0799:SSOCFM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0022-541X(2004)068[0799:SSOCFM]2.0.CO;2)
- Jolicoeur, H. (1998). Le loup du massif du lac Jacques-Cartier. Ministère de l'Environnement et de la Faune, Direction de la faune et des habitats, 132 p.
- Jolicoeur, H. (2004). Estimation de la densité d'ours noirs dans différents types de végétation à l'aide de traceurs radioactifs : période 1984-1994. Ministère des Ressources naturelles, de la Faune et des Parcs, Direction du développement de la faune, 44 p.
- Kelleher, V., Hunnicks, L. & Sheriff, M.J. (2021). Risk-induced foraging behavior in a free-living small mammal depends on the interactive effects of habitat, refuge availability, and predator type. *Frontiers in Ecology and Evolution*, *9*. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.718887>
- Kelly, A. (2020). Seasonal patterns of mortality for boreal caribou (*Rangifer tarandus caribou*) in an intact environment. MSc Thesis, University of Alberta, Edmonton, 41 p.
- Kieffer, J.D. & Colgan, P.W. (1992). The role of learning in fish behaviour. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, *2*, 125–143.
- Kreling, S.E.S., Gaynor, K.M., McInturff, A., Calhoun, K.L. & Brashares, J.S. (2021). Site fidelity and behavioral plasticity regulate an ungulate's response to extreme disturbance. *Ecology and Evolution*, *11(22)*, 15683–15694. <https://doi.org/10.1002/ece3.8221>
- Kristensen, E.A. & Closs, G.P. (2004). Anti-predator response of naïve and experienced common bully to chemical alarm cues. *Journal of Fish Biology*, *64(3)*, 643–652. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2004.00328.x>
- Lafontaine, A., Drapeau, P., Fortin, D., Gauthier, S., Boulanger, Y. & St-Laurent, M.-H. (2019). Exposure to historical burn rates shapes the response of boreal caribou to timber harvesting. *Ecosphere*, *10(5)*, e02739. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2739>

- Lamontagne, G., Jolicoeur, H. et Lefort, S. (2006). Plan de gestion de l'ours noir, 2006-2013. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction du développement de la faune, Québec, 487 p.
- Larter, N.C. & Allaire, D.G. (2016). Longevity and mortality of boreal woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) of the Dehcho Region, Northwest Territories. *The Canadian Field-Naturalist*, 130(3), 222–223. <https://doi.org/10.22621/cfn.v130i3.1884>
- Larue, B., Côté, S.D., St-Laurent, M.-H., Dussault, C. & Leblond, M. (2018). Natal habitat preference induction in large mammals—Like mother, like child? *Ecology and Evolution*, 8(24), 12629–12640. <https://doi.org/10.1002/ece3.4685>
- Laundré, J.W., Hernández, L. & Ripple, W.J. (2010). The landscape of fear: Ecological implications of being afraid. *The Open Ecology Journal*, 3(1), 1–7. <https://doi.org/10.2174/1874213001003030001>
- Leblond, M., Boulanger, Y., Pascual Puigdevall, J. & St-Laurent, M.-H. (2022). There is still time to reconcile forest management with climate-driven declines in habitat suitability for boreal caribou. *Global Ecology and Conservation*, 39, e02294. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2022.e02294>
- Leblond, M., Dussault, C., Ouellet, J.P. & St-Laurent, M.-H. (2016). Caribou avoiding wolves face increased predation by bears – caught between Scylla and Charybdis. *Journal of Applied Ecology*, 53(4), 1078–1087. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12658>
- Leclerc, M., Dussault, C. & St-Laurent, M.-H. (2014). Behavioural strategies towards human disturbances explain individual performance in woodland caribou. *Oecologia*, 176(1), 297–306. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-3012-9>
- Lesmerises, F., Dussault, C. & St-Laurent, M.-H. (2012). Wolf habitat selection is shaped by human activities in a highly managed boreal forest. *Forest Ecology and Management*, 276, 125–131. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.03.025>
- Lima, S.L. (1998). Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions: What are the ecological effects of anti-predator decision-making? *Bioscience*, 48(1), 25–34. <https://doi.org/10.2307/1313225>
- Lima, S.L. & Bednekoff, P.A. (1999). Temporal variation in danger drives antipredator behavior: The predation risk allocation hypothesis. *The American Naturalist*, 153(6), 649–659. <https://doi.org/10.1086/303202>

- Lima, S.L. & Dill, L.M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: A review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 68(4), 619–640. <https://doi.org/10.1139/z90-092>
- Lone, K., Loe, L.E., Gobakken, T., Linnell, J.D., Odden, J., Remmen, J. & Mysterud, A. (2014). Living and dying in a multi-predator landscape of fear: Roe deer are squeezed by contrasting pattern of predation risk imposed by lynx and humans. *Oikos*, 123(6), 641–651. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00938.x>
- Losier, C.L., Couturier, S., St-Laurent, M.-H., Drapeau, P., Dussault, C., Rudolph, T., Brodeur, V., Merkle, J.A. & Fortin, D. (2015). Adjustments in habitat selection to changing availability induce fitness costs for a threatened ungulate. *Journal of Applied Ecology*, 52(2), 496–504. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12400>
- Manly, B., McDonald, L., Thomas, D.L., McDonald, T.L. & Erickson, W.P. (2002) Resource selection by animals: Statistical design and analysis for field studies (2nd ed.). Kluwer Academic Publishers, 221 p.
- McLaren, A.A.D., Jamieson, S.E. & Patterson, B.R. (2021). Spring diet of American black bears (*Ursus americanus*) in a moose (*Alces alces*) - woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) system in northern Ontario, Canada. *Canadian Journal of Zoology*, 99(8), 721–728. <https://doi.org/10.1139/cjz-2020-0263>
- Mech, L.D. & Boitani, L. (2003). Wolves: Behavior, ecology, and conservation. University of Chicago Press, 472 p.
- Meredith, D.H. (1976). Habitat selection by two parapatric species of chipmunks (*Eutamias*). *Canadian Journal of Zoology*, 54(4), 536–543. <https://doi.org/10.1139/z76-061>
- Mezrai, N., Arduini, L., Dickel, L., Chiao, C.-C. & Darmaillacq, A.-S. (2020). Awareness of danger inside the egg: Evidence of innate and learned predator recognition in cuttlefish embryos. *Learning & Behavior*, 48(4), 401–410. <https://doi.org/10.3758/s13420-020-00424-7>
- Mohr, C.O. (1947). Table of equivalent populations of North American small mammals. *The American Midland Naturalist*, 37(1), 223–249. <https://doi.org/10.2307/2421652>
- Moran, N.P., Sánchez-Tójar, A., Schielzeth, H. & Reinhold, K. (2021). Poor nutritional condition promotes high-risk behaviours: A systematic review and meta-analysis. *Biological Reviews*, 96(1), 269–288. <https://doi.org/10.1111/brv.12655>

- Morrison, E.B. (2011). Vigilance behavior of a tropical bird in response to indirect and direct cues of predation risk. *Behaviour*, 148(9-10), 1067–1085. <https://www.jstor.org/stable/23034209>
- Mosnier, A., Ouellet, J.P. & Courtois, R. (2008). Black bear adaptation to low productivity in the boreal forest. *Ecoscience*, 15(4), 485–497. <https://doi.org/10.2980/15-4-3100>
- Mumma, M.A., Bastille-Rousseau, G., Gullage, S.E., Soulliere, C.E., Mahoney, S.P. & Waits, L.P. (2019). Intrinsic traits of woodland caribou *Rangifer tarandus caribou calves* depredated by black bears *Ursus americanus* and coyotes *Canis latrans*. *Wildlife Biology*, 2019(1), 1–9. <https://doi.org/10.2981/wlb.00494>
- Mumma, M.A., Gillingham, M.P., Johnson, C.J. & Parker, K.L. (2017). Understanding predation risk and individual variation in risk avoidance for threatened boreal caribou. *Ecology and Evolution*, 7(23), 10266–10277. <https://doi.org/10.1002/ece3.3563>
- Palo, R.T. (1993). Usnic acid, a secondary metabolite of lichens and its effect on in vitro digestibility in reindeer. *Rangifer*, 13(1), 39–43. <https://doi.org/10.7557/2.13.1.1071>
- Parker, K.L., Barboza, P.S. & Stephenson, T.R. (2005). Protein conservation in female caribou (*Rangifer tarandus*): Effects of decreasing diet quality during winter. *Journal of Mammalogy*, 86(3), 610–622. [https://doi.org/10.1644/1545-1542\(2005\)86\[610:PCIFCR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1644/1545-1542(2005)86[610:PCIFCR]2.0.CO;2)
- Perry, T.A., Laforge, M.P., Vander Wal, E., Knight, T.W. & McLoughlin, P.D. (2020). Individual responses to novel predation risk and the emergence of a landscape of fear. *Ecosphere*, 11(8), e03216. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3216>
- Pinard, V., Dussault, C., Ouellet, J.-P., Fortin, D. & Courtois, R. (2012). Calving rate, calf survival rate, and habitat selection of forest-dwelling caribou in a highly managed landscape. *The Journal of Wildlife Management*, 76(1), 189–199. <https://doi.org/10.1002/jwmg.217>
- Potvin, F., Breton, L. & Courtois, R. (2005). Response of beaver, moose, and snowshoe hare to clear-cutting in a Quebec boreal forest: A reassessment 10 years after cut. *Canadian Journal of Forest Research*, 35(1), 151–160. <https://doi.org/10.1139/x04-151>

- Proulx, R. & Fahrig, L. (2010). Detecting human-driven deviations from trajectories in landscape composition and configuration. *Landscape Ecology*, 25(10), 1479–1487. <https://doi.org/10.1007/s10980-010-9523-9>
- R Core Team. (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rettie, W.J. & Messier, F. (2000). Hierarchical habitat selection by woodland caribou: Its relationship to limiting factors. *Ecography*, 23(4), 466–478. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2000.tb00303.x>
- Richter, L., Küster, C.F., Berendonk, T.U. & Worischka, S. (2022). They do not fear the unknown: *Ancylus fluviatilis* (Mollusca, Planorbidae) shows no predator avoidance behavior towards a novel invasive predator. *Hydrobiologia*, 849(21), 4667–4678. <https://doi.org/10.1007/s10750-022-05005-5>
- Robitaille, A. & Saucier, J.P. (1998). Paysages régionaux du Québec méridional. Les Publications du Québec, 214 p.
- Rochette, B. & Dumont, J.-F. (2022). Inventaire aérien de l'orignal dans la réserve faunique des Laurentides à l'hiver 2020. Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Direction de la gestion de la faune de la Capitale-Nationale et de la Chaudière-Appalaches, Québec, 23 p.
- Rudolph, T. & Drapeau, P. (2012). Using movement behaviour to define biological seasons for woodland caribou. *Rangifer*, 32(2), 295–307. <https://doi.org/10.7557/2.32.2.2277>
- SARA. (2002). As amended. Species at Risk Act S.C. 2002, c. 29. Available from <http://laws-ois.justice.gc.ca/eng/acts/s-15.3/> [accessed March 2023].
- Schaefer, J.A. (2003). Long-term range recession and the persistence of caribou in the taiga. *Conservation Biology*, 17(5), 1435–1439. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.02288.x>
- Shier, D.M. & Owings, D.H. (2007). Effects of social learning on predator training and postrelease survival in juvenile black-tailed prairie dogs, *Cynomys ludovicianus*. *Animal Behaviour*, 73(4), 567–577. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.09.009>
- Shimada, M., Ishii, Y. & Shibao, H. (2010). Rapid adaptation: A new dimension for evolutionary perspectives in ecology. *Population Ecology*, 52(1), 5–14. <https://doi.org/10.1007/s10144-009-0187-8>

- Sih, A., Bolnick, D.I., Luttbeg, B., Orrock, J.L., Peacor, S.D., Pintor, L.M., Preisser, E., Rehage, J.S. & Vonesh, J.R. (2010). Predator–prey naïveté, antipredator behavior, and the ecology of predator invasions. *Oikos*, *119*(4), 610–621. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.18039.x>
- Sih, A., Ferrari, M.C. & Harris, D.J. (2011). Evolution and behavioural responses to human-induced rapid environmental change. *Evolutionary Applications*, *4*(2), 367–387. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2010.00166.x>
- Snell-Rood, E.C. (2013). An overview of the evolutionary causes and consequences of behavioural plasticity. *Animal Behaviour*, *85*(5), 1004–1011. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.12.031>
- Snyder, W.E. & Evans, E.W. (2006). Ecological effects of invasive arthropod generalist predators. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *37*(1), 95–122. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110107>
- St-Laurent, M.-H. & Dussault, C. (2012). The reintroduction of boreal caribou as a conservation strategy: A long-term assessment at the southern range limit. *Rangifer*, *32*(2), 127–138. <https://doi.org/10.7557/2.32.2.2261>
- Thorson, J.M., Morgan, R.A., Brown, J.S. & Norman, J.E. (1998). Direct and indirect cues of predatory risk and patch use by fox squirrels and thirteen-lined ground squirrels. *Behavioral Ecology*, *9*(2), 151–157. <https://doi.org/10.1093/beheco/9.2.151>
- Thurfjell, H., Ciuti, S. & Boyce, M.S. (2017). Learning from the mistakes of others: How female elk (*Cervus elaphus*) adjust behaviour with age to avoid hunters. *Plos One*, *12*(6), e0178082. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0178082>
- Tremblay, J.-P., Jolicoeur, H. & Lemieux, R. (2001). Summer food habits of gray wolves in the boreal forest of the Lac Jacques-Cartier highlands, Québec. *Alces: A Journal Devoted to the Biology and Management of Moose*, *37*(1), 1–12.
- Vilhunen, S. & Hirvonen, H. (2003). Innate antipredator responses of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) depend on predator species and their diet. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *55*, 1–10. <https://doi.org/10.1007/s00265-003-0670-8>
- Young, H.S., McCauley, D.J., Galetti, M. & Dirzo, R. (2016). Patterns, causes, and consequences of Anthropocene defaunation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *47*(1), 333–358. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-112414-054142>

Zeller, K., Wattles, D., Conlee, L. & Destefano, S. (2021). Response of female black bears to a high-density road network and identification of long-term road mitigation sites. *Animal Conservation*, 24(2), 167–180. <https://doi.org/10.1111/acv.12621>

Zimmermann, B., Nelson, L., Wabakken, P., Sand, H. & Liberg, O. (2014). Behavioral responses of wolves to roads: Scale-dependent ambivalence. *Behavioral Ecology*, 25(6), 1353–1364. <https://doi.org/10.1093/beheco/aru134>

SUPPORTING INFORMATION

Table S.1. GPS monitoring of boreal caribou, grey wolf, and black bear in Charlevoix, Québec, Canada, between 2004 and 2020.

	Years of capture	Years of monitoring	No. individuals monitored (No. used in analyses)	No. ID-years used in analyses
Boreal caribou	2004–2011; 2017–2018	2004–2012; 2017–2020	86 (28) ^a	146
Grey wolf	2005–2009	2005–2009	31 (31)	47
Black bear	2005–2006	2005–2006	14 (12) ^b	14

^a Only adult females monitored ≥ 3 years were used in this study.

^b Two bears were removed from analyses due to a low number of locations (<30).

Table S.2. Candidate models used to describe habitat selection by 31 grey wolves (n) monitored in the Charlevoix region of Québec, Canada (years of monitoring; 2005–2009), during each period of risk studied (winter, spring, calving and summer). Included are the number of parameters used in each model (k), the log-likelihood (LL), and the difference in AIC_c value between each model and the most parsimonious model (ΔAIC_c). The model with the lowest ΔAIC_c was considered the most parsimonious model for each period.

Model	k	LL	ΔAIC_c
Winter ^a			
Land cover + Slope + Elev + Elev ² + Minor roads + Pack effect	14	-9933.34	0.00
Land cover + Slope + Elev + Elev ² + Minor roads + Elev × Minor roads + Elev ² × Minor roads	15	-9932.71	0.75
Land cover + Slope + Elev + Elev ² + Minor roads + Minor roads + Land cover × Minor roads + Elev × Minor roads + Elev ² × Minor roads	17	-9932.26	3.86
Land cover + Slope + Elev + Elev ² + Minor roads	13	-9942.64	16.60
Land cover + Elev + Elev ² + Roads	12	-9944.01	17.35
Land cover + Slope + Elev + Elev ² + Minor roads + Minor roads + Land cover × Minor roads	15	-9941.45	18.22
Land cover + Elev + Roads	11	-9945.71	18.73
Land cover + Slope + Elev + Elev ² + Roads	13	-9943.85	19.02
Land cover + Slope + Elev + Minor roads	12	-9945.19	19.70
Land cover + Slope + Elev + Roads	12	-9945.47	20.27
Land cover + Elev + Elev ² + Minor roads	12	-9946.58	22.48
Land cover + Elev + Minor roads	11	-9949.40	26.12
Land cover + Slope + Elev + Elev ²	12	-9964.53	58.37
Land cover + Slope + Elev	11	-9966.04	59.39
Land cover + Elev + Elev ²	11	-9966.04	59.40
Land cover + Elev	10	-9967.73	60.78
Land cover + Minor roads	10	-10273.75	672.82
Land cover + Slope + Minor roads	11	-10272.86	673.03
Land cover + Slope + Roads	11	-10285.12	697.55
Land cover + Roads	10	-10290.84	706.98
Land cover + Slope	10	-10297.56	720.43
Land cover	9	-10300.89	725.08

Spring

Land cover + Slope + Elev + Elev ² + Minor roads	13	-13428.60	0.00
Land cover + Slope + Elev + Minor roads	12	-13434.37	9.54
Land cover + Elev + Elev ² + Minor roads	12	-13434.39	9.57
Land cover + Elev + Minor roads	11	-13440.72	20.23
Land cover + Slope + Elev + Elev ² + Roads	13	-13468.14	79.09
Land cover + Elev + Elev ² + Roads	12	-13474.57	89.94
Land cover + Slope + Elev + Roads	12	-13475.26	91.32
Land cover + Elev + Roads	11	-13482.35	103.49
Land cover + Slope + Minor roads	11	-13552.90	244.59
Land cover + Minor roads	10	-13573.33	283.46
Land cover + Slope + Roads	11	-13585.04	308.88
Land cover + Roads	10	-13606.83	350.45
Land cover + Slope + Elev + Elev ²	12	-13652.25	445.30
Land cover + Slope + Elev	11	-13664.24	467.28
Land cover + Elev + Elev ²	11	-13671.50	481.79
Land cover + Elev	10	-13685.27	507.33
Land cover + Slope	10	-13772.94	682.68
Land cover	9	-13817.97	770.73

Calving

Land cover + Slope + Elev + Elev ² + Roads	13	-6186.08	0.00
Land cover + Slope + Elev + Elev ² + Minor roads	13	-6194.04	15.91
Land cover + Slope + Elev + Roads	12	-6217.43	60.70
Land cover + Slope + Roads	11	-6222.34	68.50
Land cover + Slope + Elev + Minor roads	12	-6221.99	69.81
Land cover + Slope + Minor roads	11	-6228.62	81.07
Land cover + Slope + Elev + Elev ²	12	-6252.97	131.78
Land cover + Slope	10	-6291.13	204.08
Land cover + Slope + Elev	11	-6290.33	204.48
Land cover + Elev + Elev ² + Roads	12	-6302.11	230.06
Land cover + Elev + Elev ² + Minor roads	12	-6311.30	248.44
Land cover + Elev + Roads	11	-6334.57	292.98
Land cover + Elev + Minor roads	11	-6341.87	307.57
Land cover + Roads	10	-6351.89	325.60
Land cover + Minor roads	10	-6358.81	339.45
Land cover + Elev + Elev ²	11	-6393.59	411.00
Land cover + Elev	10	-6429.20	480.23
Land cover	9	-6442.59	504.99

Summer

Land cover + Slope + Elev + Elev ² + Roads	13	-11839.06	0.00
Land cover + Slope + Roads	11	-11841.16	0.20
Land cover + Slope + Elev + Roads	12	-11840.90	1.69
Land cover + Slope + Elev + Elev ² + Minor roads	13	-11925.74	173.36
Land cover + Slope + Minor roads	11	-11929.93	177.73
Land cover + Slope + Elev + Minor roads	12	-11929.05	177.99
Land cover + Elev + Roads	11	-12115.25	548.38
Land cover + Elev + Elev ² + Roads	12	-12114.91	549.70
Land cover + Roads	10	-12128.65	573.18
Land cover + Elev + Minor roads	11	-12236.50	790.87
Land cover + Elev + Elev ² + Minor roads	12	-12235.71	791.30
Land cover + Minor roads	10	-12251.03	817.94
Land cover + Slope	10	-12266.30	848.49
Land cover + Slope + Elev	11	-12266.26	850.40
Land cover + Slope + Elev + Elev ²	12	-12266.26	852.40
Land cover + Elev	10	-12647.25	1610.39
Land cover + Elev + Elev ²	11	-12646.40	1610.68
Land cover	9	-12670.42	1654.71

Table S.3. Candidate models used to describe habitat selection by 12 black bears (*n*) monitored in the Charlevoix region of Québec, Canada (years of monitoring; 2005–2006), during each period of risk studied where bears are present in the system (spring, calving and summer). Included are the number of parameters used in each model (*k*), the log-likelihood (LL), and the difference in AIC_c value between each model and the most parsimonious model (ΔAIC_c). The model with the lowest ΔAIC_c was considered the most parsimonious model for each period.

	Model	k	LL	ΔAIC_c
Spring				
	Land cover + Elev + Minor roads	8	-1370.16	0.00
	Land cover + Elev + Roads	8	-1389.50	38.68
	Land cover + Elev	7	-1427.58	112.82
	Land cover + Slope + Minor roads	8	-1467.39	194.45
	Land cover + Minor roads	7	-1474.47	206.60
	Land cover + Slope + Roads	8	-1514.04	287.76
	Land cover + Roads	7	-1520.33	298.32
	Land cover + Slope	7	-1535.99	329.65
	Land cover	6	-1540.09	335.83
Calving				
	Land cover + Elev + Minor roads	8	-1732.70	0.00
	Land cover + Slope + Minor roads	8	-1744.29	23.18
	Land cover + Minor roads	7	-1746.21	25.02
	Land cover + Elev + Roads	8	-1765.81	66.21
	Land cover + Slope + Roads	8	-1791.21	117.03
	Land cover + Roads	7	-1794.25	121.10
	Land cover + Elev	7	-1830.17	192.94
	Land cover + Slope	7	-1843.96	220.51
	Land cover	6	-1853.64	237.86
Summer				
	Land cover + Slope + Roads ^a	8	-2819.51	0.00
	Land cover + Elev + Roads	8	-2830.41	21.80
	Land cover + Roads	7	-2831.82	22.61
	Land cover + Slope + Minor roads	8	-2831.34	23.67
	Land cover + Minor roads	7	-2843.88	46.74
	Land cover + Elev + Minor roads	8	-2843.62	48.22
	Land cover + Slope	7	-2860.90	80.78
	Land cover + Elev	7	-2879.73	118.44
	Land cover	6	-2880.80	118.57

^a This model showed errors while fitting, so the second best-ranked model was used for analyses.

Table S.4. Selection coefficients (β) and 95% confidence intervals (95% CI) of the most parsimonious models describing habitat selection by 31 grey wolves and 12 black bears of the Charlevoix region, Canada, during each period of risk studied (winter, spring, calving and summer). For each period, the land cover class with the use/availability ratio closest to 1 was chosen as the reference category (*Ref.*). Coefficients for which the 95% CI did not include 0 are indicated in bold and are considered to have a significant influence on wolf and bear habitat selection.

Variable	Winter		Spring		Calving		Summer	
	β	95% CI	β	95% CI	β	95% CI	β	95% CI
Grey wolf								
Wetlands	0.11	[-0.10 : 0.33]	0.65	[0.49 : 0.82]	0.27	[0.05 : 0.49]	0.46	[0.30 : 0.61]
>90-year-old conifer stands	0.20	[0.05 : 0.34]	0.22	[0.09 : 0.35]	-0.21	[-0.39 : -0.03]	0.31	[0.18 : 0.44]
50–90-year-old conifer stands	-0.15	[-0.28 : -0.02]	-0.20	[-0.31 : -0.09]	-0.35	[-0.49 : -0.21]	<i>Ref.</i>	
≥50-year-old mixed-decid. stands	0.16	[0.04 : 0.27]	<i>Ref.</i>		-0.15	[-0.30 : >-0.01]	-0.19	[-0.31 : -0.07]
Regenerating stands	0.28	[0.18 : 0.39]	0.45	[0.35 : 0.54]	<i>Ref.</i>		0.13	[0.03 : 0.23]
6–20-year-old disturbances	<i>Ref.</i>		0.37	[0.27 : 0.47]	-0.01	[-0.14 : 0.11]	0.34	[0.25 : 0.44]
≤5-year-old disturbances	-0.66	[-0.93 : -0.39]	-0.46	[-0.65 : -0.27]	-1.08	[-1.35 : -0.81]	-0.56	[-0.76 : -0.37]
Other	-0.53	[-0.71 : -0.36]	-0.25	[-0.40 : -0.11]	-0.86	[-1.06 : -0.66]	0.10	[-0.03 : 0.24]
Slope	0.08	[0.02 : 0.13]	-0.09	[-0.15 : -0.04]	-0.65	[-0.74 : -0.57]	-0.77	[-0.83 : -0.70]
Elevation	-4.91	[-6.11 : -3.71]	-0.10	[-1.27 : 1.07]	-0.62	[-0.94 : -0.30]	-1.26	[-2.47 : -0.05]
Elevation ²	0.10	[0.01 : 0.20]	-0.15	[-0.24 : -0.07]	-	-	0.09	[>-0.01 : 0.18]
Minor roads (decay)	-0.48	[-0.63 : -0.34]	-1.24	[-1.36 : -1.12]	-	-	-	-
All roads (decay)	-	-	-	-	-1.05	[-1.23 : -0.88]	-1.58	[-1.69 : -1.48]
Validation (r_s)	0.84		0.97		0.89		0.99	
Black bear								
>90-year-old conifer stands	-	-	0.91	[0.63 : 1.18]	0.33	[0.06 : 0.60]	-0.23	[-0.46 : <0.01]

≥50-year-old mixed-decid. stands and 50–90-year-old conifer stands	-	-	0.99	[0.72 : 1.26]	-0.52	[-0.80 : -0.25]	-0.68	[-0.91 : -0.45]
Regenerating stands	-	-	0.82	[0.56 : 1.07]	<i>Ref.</i>		<i>Ref.</i>	
0–20-year-old disturbances	-	-	<i>Ref.</i>		-0.17	[-0.41 : 0.08]	0.44	[0.24 : 0.63]
Other	-	-	-0.42	[-1.19 : 0.35]	-0.86	[-1.40 : -0.31]	0.55	[0.22 : 0.87]
Elevation	-	-	9.09	[7.74 : 10.44]	2.87	[1.77 : 3.97]	0.52	[-0.07 : 1.10]
Minor roads (decay)	-	-	-2.47	[-2.94 : -1.99]	-2.57	[-2.94 : -2.20]	-	-
All roads (decay)	-	-	-	-	-	-	-1.53	[-1.83 : -1.22]
Validation (r_s)	-	-	0.89		0.93		0.93	

During all periods, wolves selected wetlands, regenerating stands, low elevations and areas close to roads, and avoided 50–90-year-old conifer stands (Table S.4). They also selected steep areas (high slope) during winter but avoided them during the other periods. They selected 6–20-year-old disturbances during the spring and summer periods. Finally, they selected >90-year-old conifer stands during all periods, except during calving when they avoided them.

Bears selected high elevations and areas close to roads (Table S.4). They also selected >90-year-old conifer stands and regenerating stands during spring, >90-year-old conifer stands during calving, and 0–20-year-old disturbances during summer. They selected ≥50-year-old mixed or deciduous stands and 50–90-year-old conifer stands during spring but avoided them during calving and summer.

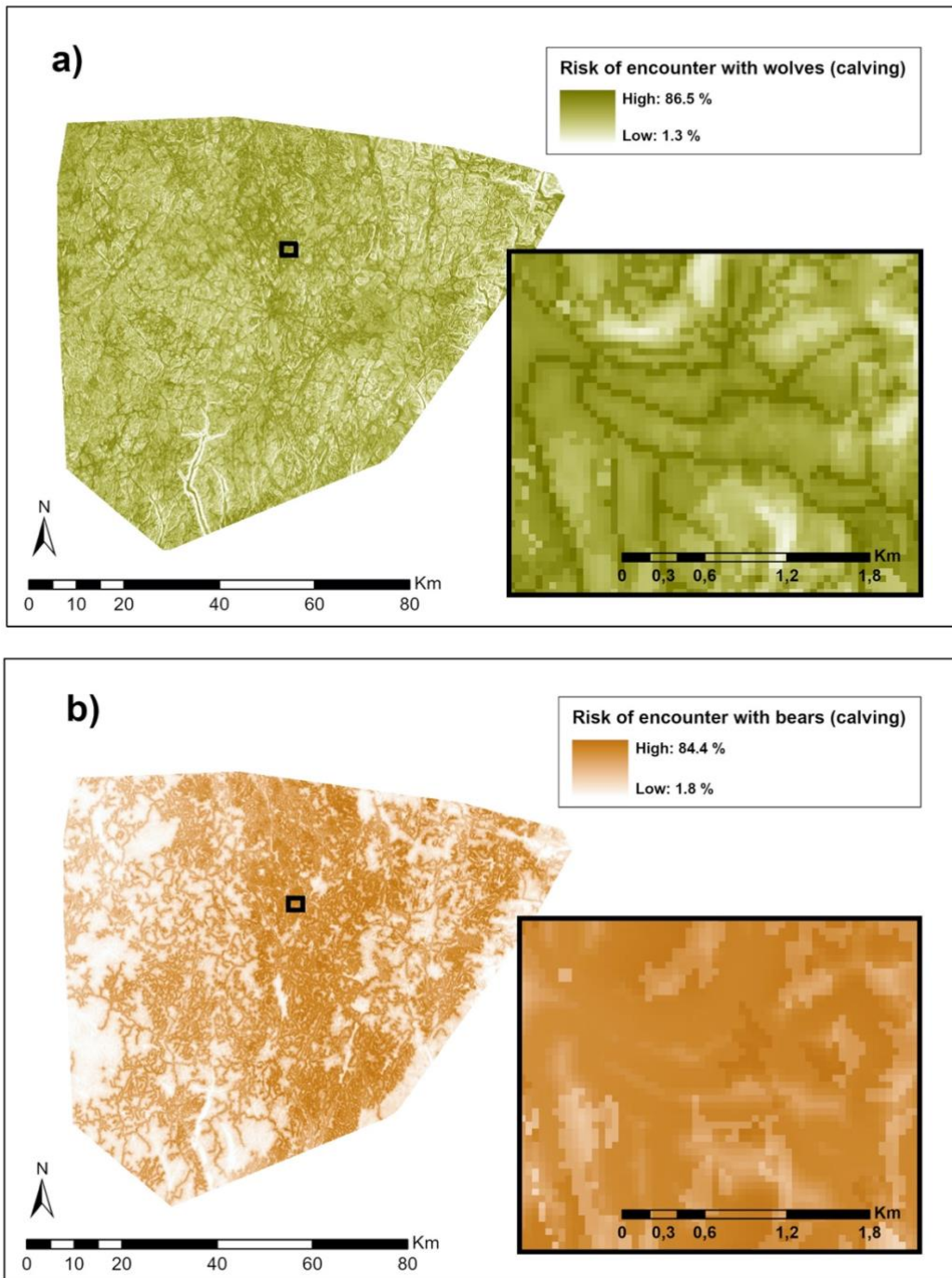


Figure S.1. Maps showing the relative risk of encounter with a) grey wolves and b) black bears during the calving period, mapped in the range of Charlevoix caribou. The relative risk of encounter was obtained from the RSF scores (selection coefficients for each habitat variable) of each predator.

CONCLUSION GÉNÉRALE

RETOUR SUR LE CONTEXTE ET LES PRINCIPAUX RESULTATS

L'expérience peut permettre aux individus d'ajuster leur comportement (Komers 1997). Notamment, les proies peuvent utiliser l'expérience pour déterminer comment faire face à leurs prédateurs par le biais de comportements anti-prédateurs (Laundré et al. 2010). Les proies peuvent donc, sur la base de leur expérience passée avec les prédateurs et les indices associés à leur présence, développer une meilleure perception du risque (p. ex., apprendre quelles parcelles d'habitat sont plus risquées) et ajuster leur comportement en conséquence (p. ex. éviter les parcelles risquées, montrer de la vigilance ou de la grégarité ; Laundré et al. 2010, Gaynor et al. 2019). La compréhension de tels mécanismes est primordiale dans le contexte actuel où plusieurs espèces sont soumises à des conditions d'habitat fort différentes de celles auxquelles elles sont adaptées et qui présentent souvent un risque de prédation accru (Sih et al. 2011, Snell-Rood 2013). Parmi ces espèces, le caribou des bois (*Rangifer tarandus caribou*) est fortement touché par les perturbations induites par les activités de récolte forestière dans son habitat, et ce, dans la majeure partie de son aire de répartition canadienne (Schaefer 2003, Wittmer et al. 2007). Chez les populations boréales de caribou, l'industrie forestière a mené, au cours des dernières décennies, à un rajeunissement marqué de la forêt et à l'expansion d'un dense réseau routier (Schaefer 2003, Festa-Bianchet et al. 2011), desquels découlent une présence accrue de prédateurs comme le loup gris (*Canis lupus*) et l'ours noir (*Ursus americanus*) (Brodeur et al. 2008, Bowman et al. 2010). Peu d'études ont toutefois exploré comment l'expérience pourrait jouer un rôle dans la réponse des caribous à de telles conditions d'habitat. L'objectif de mon étude était donc d'évaluer l'effet de l'expérience sur l'intensité de l'évitement des milieux risqués chez le caribou boréal, dans une aire d'étude fortement perturbée par l'exploitation forestière.

Les résultats de mon étude ont permis de mettre en évidence une augmentation de l'évitement des milieux risqués au fil des années de suivi des individus (utilisé comme un proxy de leur expérience). En effet, les caribous évitaient de manière plus marquée les milieux fréquentés par le loup durant certaines périodes de leur cycle vital annuel, dont le printemps et l'été, au fil des années de suivi. Les caribous évitaient également de plus en plus les milieux fréquentés par l'ours, et ce, pour toutes les périodes où ce prédateur était actif. Ces résultats suggèrent que les caribous devenaient plus efficaces à éviter les milieux risqués alors qu'ils gagnaient en expérience avec le risque de prédation imposé par le loup ou l'ours, ainsi que face aux indices associés à la présence de ces prédateurs dans le paysage. En hiver et durant la mise bas, les caribous n'augmentaient toutefois pas leur évitement du loup au fil des années, mais montraient néanmoins un évitement élevé des habitats leur étant favorables, suggérant un comportement possiblement déjà adapté à ce prédateur. Cette réponse déjà efficace dès le début du suivi télémétrique pourrait s'expliquer par un comportement inné résultant de la longue coévolution entre les deux espèces, une piste d'explication avancée chez d'autres espèces de vertébrés (Vilhunen et Hirvonen 2003, Hébert et al. 2019). Elle pourrait aussi être due à un évitement acquis très tôt dans la vie des individus (Larue et al. 2018), c.-à-d. avant qu'ils soient équipés d'un collier télémétrique.

CONTRIBUTIONS THEORIQUES DE L'ETUDE

Plusieurs mécanismes par lesquels les animaux apprennent à éviter leurs prédateurs ont été mis en évidence dans des études sur le comportement animal menées en laboratoire, où les proies exprimaient un évitement du risque de prédation plus prononcé après avoir été exposées à leurs prédateurs (Meredith 1976, Ferrari et al. 2005, Shier et Owings 2007). L'étude de tels mécanismes en milieu contrôlé est très utile puisqu'elle permet d'illustrer des relations de cause à effet par le contrôle de facteurs potentiellement confondants (p. ex. le climat, la disponibilité en ressources, les interactions intra et interspécifiques ; Calisi et Bentley 2009). Toutefois, confirmer l'existence de tels mécanismes en milieu naturel est également nécessaire, les études en laboratoire étant parfois peu représentatives de la réalité

biologique (Calisi et Bentley 2009). Dans le cas précis de l'ajustement au risque de prédation avec l'expérience, cette affirmation est d'autant plus fondée qu'en milieu naturel, les proies perçoivent souvent une multitude d'indices environnementaux simultanément (p. ex. la topographie, le type de couvert, la période du jour), pouvant rendre plus difficile de discerner et d'associer de manière précise des indices spécifiques à un danger potentiel (Lima et Bednekoff 1999, Fagan et al. 2013). Par le suivi longitudinal d'individus en milieu naturel, mon projet de recherche a permis de documenter un ajustement dans le comportement d'évitement de la prédation chez une proie, soutenant la présence d'un tel mécanisme d'apprentissage en milieu naturel.

L'ajustement comportemental observé dans mon étude s'est produit sur plusieurs années de la vie des individus (de 3 à 8 ans post-capture), et suggère une forme d'apprentissage face au risque de prédation. Ces résultats vont dans le même sens que la plupart des études s'intéressant à l'apprentissage de comportements anti-prédateurs menés sur des grands mammifères (Durant 2000, Thurfjell et al. 2017), qui interprétaient les changements comportementaux se produisant sur une longue période comme une forme d'apprentissage, contrairement aux études portant sur de plus petits organismes (poissons, lézards, petits mammifères) qui elles suggéraient un apprentissage plutôt rapide (p. ex. après une ou quelques expositions seulement ; voir Ferrari et al. 2005, Robbins et Langkilde 2021). Les petits organismes (souvent à stratégie r) ont typiquement une vie courte, une survie individuelle faible et un développement rapide, des facteurs pouvant expliquer une pression évolutive pour un apprentissage très rapide (Pianka 1970, Capdevila et Salguero-Gomez 2019). Dans mon étude, j'ai documenté le comportement du caribou, un mammifère longévif à développement lent (stratégie k), et mes résultats suggèrent que l'ajustement à long terme mis en lumière pourrait être inféré à d'autres organismes longévifs comme les grands mammifères (Votier et al. 2017) et certaines espèces d'oiseaux (Campioni et al. 2020). Cette caractéristique distincte des organismes longévifs pourrait influencer notre façon de prédire la vitesse à laquelle ces organismes peuvent s'ajuster à leur habitat (Liedtke et Fromhage 2019).

Mon étude permet également de documenter le mécanisme selon lequel les proies peuvent, via leur expérience, contrer un manque de « mémoire évolutive » avec certaines conditions de l’habitat induites par l’homme. Mes résultats indiquent en effet la capacité des caribous à ajuster leur comportement face à un prédateur relativement nouveau dans le paysage (l’ours noir). L’expérience acquise par les caribous pourrait leur avoir permis de reconnaître ce « nouveau » prédateur comme un danger, ainsi que de reconnaître les indices de l’environnement leur étant associés en paysage anthropisé (p. ex. coupes forestières), pour ensuite ajuster leur sélection d’habitat en conséquence. Ces résultats sont cohérents avec d’autres études menées sur plusieurs types de comportements anti-prédateurs (évitement de la prédation, distance de fuite ou niveau de vigilance) chez divers taxons (mammifères, poissons, mollusques), qui ont montré un ajustement face à une nouvelle organisation du risque de prédation en milieu anthropisé (p. ex. Kristensen et Closs 2004, West et al. 2017, Bytheway et Banks 2019, Richter et al. 2022). À titre d’exemple, les bandicoots bruns du Nord (*Isoodon macrourus*), des marsupiaux endémiques d’Australie, initialement naïfs à un prédateur introduit par l’homme (le renard roux ; *Vulpes vulpes*), ont au fil du temps développé une vigilance accrue grâce à une exposition continue à ce dernier (Bytheway et Banks 2019). Les résultats de mon étude s’ajoutent à ce bassin de connaissances sur l’effet de l’expérience sur l’expression de comportements anti-prédateurs en milieu perturbé, en documentant la présence d’un tel mécanisme chez un grand cervidé de la forêt boréale.

CONTRIBUTIONS APPLIQUEES DE L’ETUDE

Mon étude a mis en lumière une capacité d’ajustement des caribous à leurs prédateurs au cours de la vie des individus, indicatrice d’une plasticité comportementale face au risque de prédation chez cette espèce. Cette nouvelle connaissance ajoute à notre compréhension de la capacité des caribous à réagir aux fortes pressions de prédation pesant aujourd’hui sur eux en forêt aménagée. Plusieurs études ont documenté certaines tactiques de sélection d’habitat inefficaces ou mal adaptées chez des caribous en milieu anthropisé, comme la sélection de milieux risqués en termes de prédation par l’ours noir (Rettie et Messier 2000, Pinard et al.

2012, Leclerc et al. 2014), et même, chez certains individus, la sélection de milieux risqués en termes de prédation par le loup gris (Leblond et al. 2016). Bien que plusieurs facteurs aient été évoqués pour expliquer la prise de décisions risquées chez cette espèce en milieu anthropisé (p. ex. personnalité ; Larue et al. 2018, pourcentage de perturbations dans le domaine vital ; Beauchesne et al. 2014, fidélité au site ; Faille et al. 2010), mes résultats suggèrent qu'il est également possible que les individus montrant de tels comportements soient aussi moins expérimentés. Une étude de Mumma et al. (2017) avait déjà abordé la question de l'expérience sur l'évitement du risque posé par le loup, montrant que les individus plus âgés évitaient plus fortement les endroits à fort risque de rencontre avec ce prédateur. Mes résultats s'arriment aux leurs, mais se distinguent par l'utilisation d'un suivi longitudinal d'individus au cours de leur vie. Ils se distinguent aussi en détaillant une réponse comportementale du caribou face à un deuxième prédateur : l'ours noir. En effet, alors qu'une naïveté relative face à l'ours a souvent été évoquée pour expliquer l'apparente inefficacité du caribou à éviter les habitats qui lui sont propices (Pinard et al. 2012, Leclerc et al. 2014, Leblond et al. 2016), mes résultats suggèrent que les caribous, bien que possiblement davantage naïfs à ce prédateur en bas âge, ne le demeurent pas toute leur vie.

Mon étude apporte également de nouvelles connaissances quant à la compréhension du potentiel d'adaptation du caribou et peut aider à parfaire notre capacité à prévoir les trajectoires démographiques futures des populations. En effet, bien que la plasticité comportementale permette aux individus de faire face rapidement (au cours de leur vie) aux variations de leur environnement (Wong et Candolin 2015), au fil des générations certains individus avec des traits mieux adaptés aux conditions locales (dans ce cas-ci, une meilleure capacité d'ajustement face au risque) peuvent être plus susceptibles de survivre, se reproduire, et transmettre leurs gènes aux générations futures (Shimada et al. 2010, Caspi et al. 2022). Éventuellement, cela pourrait mener à une plus grande proportion d'individus évitant efficacement les prédateurs, et ultimement à une adaptation comportementale aux conditions locales (ce qui pourrait d'ailleurs déjà s'être produit face au loup, tels que semblent le suggérer certains de nos résultats à certaines périodes annuelles ; Shimada et al. 2010). Dans cette étude, je n'ai pas exploré les différences individuelles d'ajustement, mais

advenant que certains individus soient plus aptes que d'autres à s'ajuster et que les traits leur conférant cet avantage soient héritables (Abrams 2000, Dingemanse et al. 2010), l'ajustement observé pourrait résulter en des adaptations locales au sein des populations de caribou vivant en paysages anthropisés.

Enfin, mes résultats apportent de nouvelles connaissances qui pourraient être utiles à l'élaboration de mesures appliquées de gestion et de conservation des populations de caribous au Québec et au Canada. Par exemple, alors que certains efforts sont mis en œuvre pour réintroduire certaines populations de caribou localement éteintes ou pour rétablir certaines populations en situation précaire par le biais de transfert d'individus (p. ex. Bergerud et Mercer 1989, St-Laurent et Dussault 2012), mon étude permet d'avancer que de tels programmes auraient avantage à déplacer des individus provenant d'une région ayant une guilda de prédateurs et une pression de prédation similaire, ou, advenant des différences individuelles héritables de l'ajustement observé, le déplacement d'individus ayant une meilleure capacité d'ajustement. Un avis similaire avait été émis par Leech et al. (2017) à la suite d'un échec de transfert d'individus en Colombie-Britannique. De tels efforts pourraient d'ailleurs être considérés dans le cas de la population de Charlevoix, dont les 16 individus restants ont été mis en enclos à l'hiver 2022 (Gouvernement du Québec 2022).

LIMITES DE L'ETUDE

Malgré l'aspect novateur de mon étude, certaines contraintes logistiques limitent le potentiel d'inférence de mes résultats. Tout d'abord, les individus n'ont pas été suivis depuis le début de leur vie, mais plutôt après l'âge d'un an et demi au plus tôt, ce qui pourrait avoir comme conséquence qu'une partie du gain en expérience acquise par les individus se soit déroulé avant la récolte des données. Par conséquent, je n'ai pas pu déterminer hors de tout doute si un évitement présent dès le début du suivi était inné, ou plutôt acquis avant le début du suivi. Avoir suivi les individus depuis le début de leur vie aurait pu permettre d'éclaircir en partie cette question. De plus, je ne connaissais pas l'âge précis des individus lors de la capture, limitant la possibilité de mettre en évidence un lien avec l'âge, ce qui aurait peut-

être permis de dresser un portrait plus réaliste de l'ajustement durant la vie d'un animal. Par exemple, il est possible que l'ajustement suive une relation non linéaire, où l'ajustement serait plus rapide au début de la vie des individus, puis moins rapide par la suite (Culler et Girden 1951). Connaître l'âge des individus suivis aurait permis de mettre en évidence cette relation.

Sur le plan des analyses statistiques, l'ajustement (r_s) des fonctions de sélection des ressources décrivant les patrons de sélection d'habitat suggérait des validations croisées relativement performantes, quoique variables entre les périodes et les espèces étudiées (variant entre $r_s = 0,84$ et $r_s = 0,99$). Entre autres, le r_s issu de la validation croisée du loup durant l'hiver était légèrement plus basse que les autres ($r_s = 0,84$ comparativement à $r_s \geq 0,89$ pour tous les autres modèles). Cela indique que la précision de la variable de risque qui découlait de ce modèle pourrait avoir été moins bonne que pour les autres périodes, quoique demeurant largement suffisante pour prédire un risque de prédation relatif à l'échelle du paysage.

Finalement, je reconnais que le potentiel d'inférence de mes résultats se limite aux espèces de prédateurs étudiés, soit le loup gris et l'ours noir. En effet, l'acquisition d'un comportement anti-prédateur, ou le besoin d'en exprimer un par une proie, peut dépendre de plusieurs facteurs, dont des caractéristiques propres aux prédateurs telles que leur méthode de chasse, leur taux d'attaque, ou encore leur taux de succès lors d'une attaque (Hebblewhite et al. 2005, DeCesare 2012, Palmer et Packer 2021). Je crois que le potentiel d'inférence de mon étude pourrait s'étendre, par exemple, au grizzli qui est un prédateur du caribou dans les systèmes de l'Ouest canadien et dont le mode de prédation (opportuniste cursif) se rapproche de celui de l'ours noir (Zager et Beecham 2006). Inversement, mes résultats pourraient être peu extrapolables pour des prédateurs tels que le cougar, un spécialiste qui chasse par embuscade (Husseman et al. 2003). De plus, puisque l'organisation spatiale du risque de prédation est étroitement influencée par la structure et la composition du paysage, le potentiel d'inférence de mes résultats se limite également à des conditions du paysage similaires à celles rencontrées dans la présente étude, soit la forêt boréale sous fort régime

d'aménagement qui soutient entre autres des densités relativement élevées d'ours noirs et de loups gris (Wittmer et al. 2007).

CONCLUSION ET FUTURES ORIENTATIONS EN RECHERCHE

Alors que le caribou fait face à des changements rapides de structure et de composition de son habitat (Schaefer 2003, Barber et al. 2018) menant à une exacerbation de la pression de prédation qu'il subit (Seip 1991, Wittmer et al. 2007), mon étude a permis de nous renseigner sur la capacité du caribou à réagir à de telles menaces. Mon étude montre en effet la capacité des caribous à ajuster leur comportement face à deux prédateurs, le loup gris et l'ours noir, en apprenant, au cours de leur vie, à reconnaître les indices qui sont associés à ces prédateurs, le tout dans un paysage fortement perturbé par les activités humaines. La présence d'un tel ajustement souligne la capacité des caribous à faire face rapidement (à l'échelle de la vie d'un individu) aux variations du risque dans leur environnement, ce qui est encourageant pour le rétablissement du caribou, mais également pour la situation d'autres espèces à travers le globe se voyant affectées par des changements rapides dans l'organisation du risque de prédation dans leur habitat (p. ex. la mante religieuse, *Stagmomantis limbata*, aux États-Unis : Ries et Fagan 2003 ; le saumon royal, *Oncorhynchus tshawytscha*, dans le Pacifique : Kuehne et Olden 2012 ; le chevreuil, *Capreolus capreolus*, en Norvège : Lone et al. 2014). Afin de préciser certains résultats obtenus dans mon étude, tels que l'absence d'ajustement face au loup observée à certaines périodes annuelles, des études ultérieures pourraient tenter de suivre les individus dès leur naissance, ce qui pourrait permettre de mieux distinguer les réponses innées des réponses acquises chez le caribou.

Face aux variations des conditions de leur environnement, comme des changements dans le risque présent dans leur habitat, les individus peuvent s'ajuster, et ultimement, les espèces peuvent s'adapter (Sih 2013). Mon étude contribue à combler en partie le manque de connaissances relatives au potentiel d'ajustement face au risque chez le caribou, mais ne peut contribuer à quantifier le potentiel adaptatif de tels ajustements. Afin d'approfondir les connaissances sur la capacité adaptative du caribou, de futures études devront se pencher sur

l'existence de différences individuelles d'ajustement face au risque, et, le cas échéant, sur leur héritabilité (Abrams 2000, Dingemanse et al. 2010). Ces connaissances aideraient à déterminer si le caribou serait en mesure d'exprimer des adaptations locales face au risque de prédation dans son environnement au fil des générations. Ultimement, ces connaissances nous permettraient de mieux prévoir les probabilités de maintien des populations de caribous dans le futur.

Quoiqu'il en soit, le déclin généralisé des populations de caribou à travers leur aire de distribution (Wittmer et al. 2007, Festa-Bianchet et al. 2011, Johnson et al. 2020) laisse suggérer que les capacités du caribou à s'ajuster – et, potentiellement, à s'adapter – au risque présent dans son habitat ne sont pas suffisamment rapides, ou suffisamment fortes, pour contrer l'effet négatif de la prédation sur cette espèce. Dans ce contexte, il est essentiel de veiller à ce que les activités d'exploitation des ressources naturelles et autres activités humaines se déroulent à un rythme et à une intensité permettant à de tels mécanismes (ajustement et adaptation) de prendre place, favorisant ainsi le maintien du caribou à long terme en forêt boréale canadienne.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abrams, P.A. (2000). The evolution of predator-prey interactions: Theory and evidence. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31(1), 79–105. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.79>
- Allen, S.J., Bowen, W.D. & Den Heyer, C.E. (2022). Birth-site habitat selection in gray seals (*Halichoerus grypus*): Effects of maternal age and parity and association with offspring weaning mass. *Marine Mammal Science*, 38(1), 349–363. <https://doi.org/10.1111/mms.12867>
- Baldwin, R.A. & Bender, L.C. (2009). Foods and nutritional components of diets of black bear in Rocky Mountain National Park, Colorado. *Canadian Journal of Zoology*, 87(11), 1000–1008. <https://doi.org/10.1139/Z09-088>
- Barber, Q.E., Parisien, M.-A., Whitman, E., Stralberg, D., Johnson, C.J., St-Laurent, M.-H., DeLancey, E.R., Price, D.T., Arseneault, D., Wang, X. & Flannigan, M.D. (2018). Potential impacts of climate change on the habitat of boreal woodland caribou. *Ecosphere*, 9(10), e02472. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2472>
- Beauchesne, D., Jaeger, J.A. & St-Laurent, M.-H. (2014). Thresholds in the capacity of boreal caribou to cope with cumulative disturbances: Evidence from space use patterns. *Biological Conservation*, 172, 190–199. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.03.002>
- Berger, J., Swenson, J.E. & Persson, I.-L. (2001). Recolonizing carnivores and naive prey: Conservation lessons from Pleistocene extinctions. *Science*, 291(5506), 1036–1039. <https://doi.org/10.1126/science.1056466>
- Bergerud, A.T. & Mercer, W.E. (1989). Caribou introductions in eastern North America. *Wildlife Society Bulletin*, 17(2), 111–120. <https://www.jstor.org/stable/3782635>
- Boucher, Y., Perrault-Hébert, M., Fournier, R., Drapeau, P. & Auger, I. (2017). Cumulative patterns of logging and fire (1940–2009): Consequences on the structure of the eastern Canadian boreal forest. *Landscape Ecology*, 32, 361–375. <https://doi.org/10.1007/s10980-016-0448-9>

- Bowman, J., Ray, J.C., Magoun, A.J., Johnson, D.S. & Dawson, F.N. (2010). Roads, logging, and the large-mammal community of an eastern Canadian boreal forest. *Canadian Journal of Zoology*, 88(5), 454–467. <https://doi.org/10.1139/z10-019>
- Brodeur, V., Ouellet, J.-P., Courtois, R. & Fortin, D. (2008). Habitat selection by black bears in an intensively logged boreal forest. *Canadian Journal of Zoology*, 86(11), 1307–1316. <https://doi.org/10.1139/Z08-118>
- Brodie, E.D., Jr., Formanowicz, D.R., Jr., & Brodie, E.D., III. (1991). Predator avoidance and antipredator mechanisms: Distinct pathways to survival. *Ethology Ecology & Evolution*, 3(1), 73–77. <https://doi.org/10.1080/08927014.1991.9525390>
- Brown, J.S., Laundré, J.W. & Gurung, M. (1999). The ecology of fear: Optimal foraging, game theory, and trophic interactions. *Journal of Mammalogy*, 80(2), 385–399. <https://doi.org/10.2307/1383287>
- Buchanan, A.L., Hermann, S.L., Lund, M. & Szendrei, Z. (2017). A meta-analysis of non-consumptive predator effects in arthropods: The influence of organismal and environmental characteristics. *Oikos*, 126(9), 1233–1240. <https://doi.org/10.1111/oik.04384>
- Bytheway, J.P. & Banks, P.B. (2019). Overcoming prey naiveté: Free-living marsupials develop recognition and effective behavioral responses to alien predators in Australia. *Global Change Biology*, 25(5), 1685–1695. <https://doi.org/10.1111/gcb.14607>
- Cagnacci, F., Boitani, L., Powell, R.A. & Boyce, M.S. (2010). Animal ecology meets GPS-based radiotelemetry: A perfect storm of opportunities and challenges. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1550), 2157–2162. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0107>
- Calisi, R.M. & Bentley, G.E. (2009). Lab and field experiments: Are they the same animal? *Hormones and Behavior*, 56(1), 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2009.02.010>
- Campioni, L., Dias, M.P., Granadeiro, J.P. & Catry, P. (2020). An ontogenetic perspective on migratory strategy of a long-lived pelagic seabird: Timings and destinations change progressively during maturation. *Journal of Animal Ecology*, 89(1), 29–43. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13044>
- Capdevila, P. & Salguero-Gomez, R. (2019). Prototypical r-/K-selected (fast/slow) species. *Encyclopedia of Evolutionary Psychological Science*, 1–4. https://doi.org/10.1007/978-3-319-16999-6_1934-1

- Carthey, A.J. & Banks, P.B. (2014). Naïveté in novel ecological interactions: Lessons from theory and experimental evidence. *Biological Reviews*, 89(4), 932–949. <https://doi.org/10.1111/brv.12087>
- Caspi, T., Johnson, J.R., Lambert, M.R., Schell, C.J. & Sih, A. (2022). Behavioral plasticity can facilitate evolution in urban environments. *Trends in Ecology & Evolution*, 37(12), 1092–1103. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2022.08.002>
- Caughlan, L. & Oakley, K. (2001). Cost considerations for long-term ecological monitoring. *Ecological Indicators*, 1, 123–134. [https://doi.org/10.1016/S1470-160X\(01\)00015-2](https://doi.org/10.1016/S1470-160X(01)00015-2)
- Ciuti, S., Muhly, T.B., Paton, D.G., McDevitt, A.D., Musiani, M. & Boyce, M.S. (2012). Human selection of elk behavioural traits in a landscape of fear. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1746), 4407–4416. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.1483>
- Civantos, E., López, P. & Martín, J. (2010). Non-lethal effects of predators on body growth and health state of juvenile lizards, *Psammomys algirus*. *Physiology & Behavior*, 100(4), 332–339. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2010.03.003>
- Coolen, I., Dangles, O. & Casas, J. (2005). Social learning in noncolonial insects? *Current Biology*, 15(21), 1931–1935. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2005.09.015>
- Côté, I.M., Green, S.J. & Hixon, M.A. (2013). Predatory fish invaders: Insights from Indo-Pacific lionfish in the western Atlantic and Caribbean. *Biological Conservation*, 164, 50–61. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.04.014>
- Creel, S. & Christianson, D. (2008). Relationships between direct predation and risk effects. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(4), 194–201. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.12.004>
- Creel, S., Schuette, P. & Christianson, D. (2014). Effects of predation risk on group size, vigilance, and foraging behavior in an African ungulate community. *Behavioral Ecology*, 25(4), 773–784. <https://doi.org/10.1093/beheco/aru050>
- Cresswell, W. (2008). Non-lethal effects of predation in birds. *Ibis*, 150(1), 3–17. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2007.00793.x>
- Crowell, M.M., Shipley, L.A., Camp, M.J., Rachlow, J.L., Forbey, J.S. & Johnson, T.R. (2016). Selection of food patches by sympatric herbivores in response to concealment and distance from a refuge. *Ecology and Evolution*, 6(9), 2865–2876. <https://doi.org/10.1002/ece3.1940>

- Culler, E. & Girden, E. (1951). The learning curve in relation to other psychometric functions. *The American Journal of Psychology*, 64(3), 327–349. <https://doi.org/10.2307/1418996>
- Curio, E., Ernst, U. & Vieth, W. (1978). Cultural transmission of enemy recognition: One function of mobbing. *Science*, 202(4370), 899–901. <https://doi.org/10.1126/science.202.4370.899>
- Cyr, D., Gauthier, S., Bergeron, Y. & Carcaillet, C. (2009). Forest management is driving the eastern North American boreal forest outside its natural range of variability. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7(10), 519–524. <https://doi.org/10.1890/080088>
- Dalesman, S., Rundle, S.D. & Cotton, P.A. (2007). Predator regime influences innate anti-predator behaviour in the freshwater gastropod *Lymnaea stagnalis*. *Freshwater Biology*, 52(11), 2134–2140. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01843.x>
- Dalesman, S., Rundle, S.D. & Cotton, P.A. (2009). Developmental plasticity compensates for selected low levels of behavioural avoidance in a freshwater snail. *Animal Behaviour*, 78(4), 987–991. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.07.018>
- Dawkins, R. & Krebs, J.R. (1979). Arms races between and within species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 205(1161), 489–511. <https://doi.org/doi:10.1098/rspb.1979.0081>
- DeCesare, N.J. (2012). Separating spatial search and efficiency rates as components of predation risk. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1747), 4626–4633. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.1698>
- DeLong, C., Burton, P. & Geertsema, M. (2013). Natural disturbance processes. *Encyclopedia of Environmetrics*. <https://doi.org/10.1002/9780470057339.vnn147>
- Dickie, M., McNay, S.R., Sutherland, G.D., Cody, M. & Avgar, T. (2020). Corridors or risk? Movement along, and use of, linear features varies predictably among large mammal predator and prey species. *Journal of Animal Ecology*, 89(2), 623–634. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13130>
- Dickie, M., Serrouya, R., McNay, S. & Boutin, S. (2016). Faster and farther: Wolf movement on linear features and implications for hunting behaviour. *Journal of Applied Ecology*, 54, 253–263. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12732>

- Dingemanse, N.J., Kazem, A.J., Réale, D. & Wright, J. (2010). Behavioural reaction norms: Animal personality meets individual plasticity. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(2), 81–89. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.07.013>
- Durant, S.M. (2000). Predator avoidance, breeding experience and reproductive success in endangered cheetahs, *Acinonyx jubatus*. *Animal Behaviour*, 60(1), 121–130. <https://doi.org/10.1006/anbe.2000.1433>
- Ehrlman, S.M., Trimmer, P.C. & Sih, A. (2019). Prey responses to exotic predators: Effects of old risks and new cues. *The American Naturalist*, 193(4), 575–587. <https://doi.org/10.1086/702252>
- Environnement Canada. (2012). Programme de rétablissement du caribou des bois (*Rangifer tarandus caribou*), population boréale, au Canada. Série de Programmes de rétablissement de la Loi sur les espèces en péril, Environnement Canada, Ottawa, 152 p.
- Epp, K.J. & Gabor, C.R. (2008). Innate and learned predator recognition mediated by chemical signals in *Eurycea nana*. *Ethology*, 114(6), 607–615. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2008.01494.x>
- Fagan, W.F., Lewis, M.A., Auger-Méthé, M., Avgar, T., Benhamou, S., Breed, G., LaDage, L., Schlägel, U.E., Tang, W.-W., Papastamatiou, Y.P., Forester, J. & Mueller, T. (2013). Spatial memory and animal movement. *Ecology Letters*, 16(10), 1316–1329. <https://doi.org/10.1111/ele.12165>
- Faille, G., Dussault, C., Ouellet, J.-P., Fortin, D., Courtois, R., St-Laurent, M.-H. & Dussault, C. (2010). Range fidelity: The missing link between caribou decline and habitat alteration? *Biological Conservation*, 143(11), 2840–2850. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.08.001>
- Feder, M.E. & Arnold, S.J. (1982). Anaerobic metabolism and behavior during predatory encounters between snakes (*Thamnophis elegans*) and salamanders (*Plethodon jordani*). *Oecologia*, 53(1), 93–97. <https://www.jstor.org/stable/4216653>
- Ferrari, M.C.O., Trowell, J.J., Brown, G.E. & Chivers, D.P. (2005). The role of learning in the development of threat-sensitive predator avoidance by fathead minnows. *Animal Behaviour*, 70(4), 777–784. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.01.009>
- Festa-Bianchet, M., Ray, J.C., Boutin, S., Côté, S.D. & Gunn, A. (2011). Conservation of caribou (*Rangifer tarandus*) in Canada: An uncertain future. *Canadian Journal of Zoology*, 89(5), 419–434. <https://doi.org/10.1139/Z11-025>

- Forsman, J.T., Mönkkönen, M., Korpimäki, E. & Thomson, R.L. (2013). Mammalian nest predator feces as a cue in avian habitat selection decisions. *Behavioral Ecology*, *24*(1), 262–266. <https://doi.org/10.1093/beheco/ars162>
- Fox, R.J., Donelson, J.M., Schunter, C., Ravasi, T. & Gaitán-Espitia, J.D. (2019). Beyond buying time: The role of plasticity in phenotypic adaptation to rapid environmental change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *374*(1768), 20180174. <https://doi.org/10.1098/rstb.2018.0174>
- Gable, T.D., Windels, S.K., Bruggink, J.G. & Barber-Meyer, S.M. (2018). Weekly summer diet of gray wolves (*Canis lupus*) in northeastern Minnesota. *The American Midland Naturalist*, *179*(1), 15–27. <https://doi.org/10.1674/0003-0031-179.1.15>
- Gall, B.G. & Mathis, A. (2010). Innate predator recognition and the problem of introduced trout. *Ethology*, *116*(1), 47–58. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2009.01718.x>
- Gaynor, K.M., Brown, J.S., Middleton, A.D., Power, M.E. & Brashares, J.S. (2019). Landscapes of fear: Spatial patterns of risk perception and response. *Trends in Ecology & Evolution*, *34*(4), 355–368. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.01.004>
- Gouvernement du Québec. (2022). Suivi de l'opération de capture et de mise en enclos des caribous de Charlevoix. <https://www.quebec.ca/nouvelles/actualites/details/suivi-de-loperation-de-capture-et-de-mise-en-enclos-des-caribous-de-charlevoix-38670>
- Griffin, A.S. (2004). Social learning about predators: A review and prospectus. *Animal Learning & Behavior*, *32*(1), 131–140. <https://doi.org/10.3758/bf03196014>
- Griffiths, R.A., Schley, L., Sharp, P.E., Dennis, J.L. & Román, A. (1998). Behavioural responses of Mallorcan midwife toad tadpoles to natural and unnatural snake predators. *Animal Behaviour*, *55*(1), 207–214. <https://doi.org/10.1006/anbe.1997.0596>
- Gustine, D.D., Parker, K.L., Lay, R.J., Gillingham, M.P. & Heard, D.C. (2006). Calf survival of woodland caribou in a multi-predator ecosystem. *Wildlife Monographs*, *165*(1), 1–32. [https://doi.org/10.2193/0084-0173\(2006\)165\[1:CSOWCI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0084-0173(2006)165[1:CSOWCI]2.0.CO;2)
- Hebblewhite, M., Merrill, E.H. & McDonald, T.L. (2005). Spatial decomposition of predation risk using resource selection functions: An example in a wolf–elk predator–prey system. *Oikos*, *111*(1), 101–111. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13858.x>

- Hébert, M., Versace, E. & Vallortigara, G. (2019). Inexperienced preys know when to flee or to freeze in front of a threat. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *116*(46), 22918–22920. <https://doi.org/10.1073/pnas.1915504116>
- Higginson, A.D., Speed, M.P. & Ruxton, G.D. (2012). Effects of anti-predator defence through toxin sequestration on use of alternative food microhabitats by small herbivores. *Journal of Theoretical Biology*, *300*, 368–375. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2012.01.020>
- Hoegh-Guldberg, O. (2012). The adaptation of coral reefs to climate change: Is the Red Queen being outpaced? *Scientia Marina*, *76*(2), 403–408. <https://doi.org/10.3989/scimar.03660.29A>
- Husseman, J.S., Murray, D.L., Power, G., Mack, C., Wenger, C.R. & Quigley, H. (2003). Assessing differential prey selection patterns between two sympatric large carnivores. *Oikos*, *101*(3), 591–601. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12230.x>
- Jacob, J. & Brown, J.S. (2000). Microhabitat use, giving-up densities and temporal activity as short- and long-term anti-predator behaviors in common voles. *Oikos*, *91*(1), 131–138. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.910112.x>
- James, A., R. C. & Stuart-Smith, A.K. (2000). Distribution of caribou and wolves in relation to linear corridors. *The Journal of Wildlife Management*, *64*(1), 154–159. <https://doi.org/10.2307/3802985>
- James, A.R.C., Boutin, S., Hebert, D.M. & Rippin, A.B. (2004). Spatial separation of caribou from moose and its relation to predation by wolves. *The Journal of Wildlife Management*, *68*(4), 799–809. [https://doi.org/10.2193/0022-541X\(2004\)068\[0799:SSOCFM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2193/0022-541X(2004)068[0799:SSOCFM]2.0.CO;2)
- Johnson, C.A., Sutherland, G.D., Neave, E., Leblond, M., Kirby, P., Superbie, C. & McLoughlin, P.D. (2020). Science to inform policy: Linking population dynamics to habitat for a threatened species in Canada. *Journal of Applied Ecology*, *57*(7), 1314–1327. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13637>
- Johnson, J., Gall, B.G. & Brodie, E.D., Jr. (2013). Predator avoidance in lab-reared juvenile rough-skinned newts, *Taricha granulosa*. *Northwestern Naturalist*, *94*(2), 103–109. <https://doi.org/10.1898/12-20.1>
- Keken, Z., Panagiotidis, D. & Skaloš, J. (2015). The influence of damming on landscape structure change in the vicinity of flooded areas: Case studies in Greece and the

Czech Republic. *Ecological Engineering*, 74, 448–457.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2014.11.002>

Kieffer, J.D. & Colgan, P.W. (1992). The role of learning in fish behaviour. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 2, 125–143.

Kindermann, T., Siemers, B.R.M. & Fendt, M. (2009). Innate or learned acoustic recognition of avian predators in rodents? *Journal of Experimental Biology*, 212(4), 506–513. <https://doi.org/10.1242/jeb.024174>

Komers, P.E. (1997). Behavioural plasticity in variable environments. *Canadian Journal of Zoology*, 75(2), 161–169. <https://doi.org/10.1139/z97-023>

Kristensen, E.A. & Closs, G.P. (2004). Anti-predator response of naïve and experienced common bully to chemical alarm cues. *Journal of Fish Biology*, 64(3), 643–652. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2004.00328.x>

Kuehne, L.M. & Olden, J.D. (2012). Prey naivety in the behavioural responses of juvenile chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) to an invasive predator. *Freshwater Biology*, 57(6), 1126–1137. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2012.02776.x>

Lafontaine, A., Drapeau, P., Fortin, D., Gauthier, S., Boulanger, Y. & St-Laurent, M.-H. (2019). Exposure to historical burn rates shapes the response of boreal caribou to timber harvesting. *Ecosphere*, 10(5), e02739. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2739>

Larue, B., Côté, S.D., St-Laurent, M.-H., Dussault, C. & Leblond, M. (2018). Natal habitat preference induction in large mammals—Like mother, like child? *Ecology and Evolution*, 8(24), 12629–12640. <https://doi.org/10.1002/ece3.4685>

Laundré, J.W., Hernández, L. & Ripple, W.J. (2010). The landscape of fear: Ecological implications of being afraid. *The Open Ecology Journal*, 3(1), 1–7. <https://doi.org/10.2174/1874213001003030001>

Leblond, M., Dussault, C., Ouellet, J.P. & St-Laurent, M.-H. (2016). Caribou avoiding wolves face increased predation by bears – caught between Scylla and Charybdis. *Journal of Applied Ecology*, 53(4), 1078–1087. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12658>

Leclerc, M., Dussault, C. & St-Laurent, M.-H. (2014). Behavioural strategies towards human disturbances explain individual performance in woodland caribou. *Oecologia*, 176(1), 297–306. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-3012-9>

- Leech, H., Jelinski, D.E., DeGroot, L. & Kuzyk, G. (2017). The temporal niche and seasonal differences in predation risk to translocated and resident woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*). *Canadian Journal of Zoology*, 95(11), 809–820. <https://doi.org/10.1139/cjz-2016-0076>
- Lesmerises, R., Rebouillat, L., Dussault, C. & St-Laurent, M.-H. (2015). Linking GPS telemetry surveys and scat analyses helps explain variability in black bear foraging strategies. *Plos One*, 10(7), e0129857. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0129857>
- Liedtke, J. & Fromhage, L. (2019). Need for speed: Short lifespan selects for increased learning ability. *Scientific Reports*, 9(1), 1–6. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-51652-5>
- Lima, S.L. (1998). Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions: What are the ecological effects of anti-predator decision-making? *Bioscience*, 48(1), 25–34. <https://doi.org/10.2307/1313225>
- Lima, S.L. & Bednekoff, P.A. (1999). Temporal variation in danger drives antipredator behavior: The predation risk allocation hypothesis. *The American Naturalist*, 153(6), 649–659. <https://doi.org/10.1086/303202>
- Lima, S.L. & Dill, L.M. (1990). Behavioral decisions made under the risk of predation: A review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 68(4), 619–640. <https://doi.org/10.1139/z90-092>
- Lone, K., Loe, L.E., Gobakken, T., Linnell, J.D., Odden, J., Remmen, J. & Mysterud, A. (2014). Living and dying in a multi-predator landscape of fear: Roe deer are squeezed by contrasting pattern of predation risk imposed by lynx and humans. *Oikos*, 123(6), 641–651. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00938.x>
- Lorenz, K.Z. (1958). The evolution of behavior. *Scientific American*, 199(6), 67–82. <https://www.jstor.org/stable/24944850>
- Mantyka-Pringle, C.S., Martin, T.G. & Rhodes, J.R. (2012). Interactions between climate and habitat loss effects on biodiversity: A systematic review and meta-analysis. *Global Change Biology*, 18(4), 1239–1252. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02593.x>
- Martin, T.E. (2011). The cost of fear. *Science*, 334(6061), 1353–1354. <https://doi.org/10.1126/science.1216109>

- McCormick, M.I. & Holmes, T.H. (2006). Prey experience of predation influences mortality rates at settlement in a coral reef fish, *Pomacentrus amboinensis*. *Journal of Fish Biology*, 68(3), 969–974. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2006.00982.x>
- McLaren, A.A.D., Jamieson, S.E. & Patterson, B.R. (2021). Spring diet of American black bears (*Ursus americanus*) in a moose (*Alces alces*) - woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) system in northern Ontario, Canada. *Canadian Journal of Zoology*, 99(8), 721–728. <https://doi.org/10.1139/cjz-2020-0263>
- McLean, F., Barbee, N.C. & Swearer, S.E. (2007). Avoidance of native versus non-native predator odours by migrating whitebait and juveniles of the common galaxiid, *Galaxias maculatus*. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 41(2), 175–184. <https://doi.org/10.1080/00288330709509906>
- Mench, J. (1998). Why it is important to understand animal behavior. *ILAR journal*, 39(1), 20–26. <https://doi.org/10.1093/ilar.39.1.20>
- Meredith, D.H. (1976). Habitat selection by two parapatric species of chipmunks (*Eutamias*). *Canadian Journal of Zoology*, 54(4), 536–543. <https://doi.org/10.1139/z76-061>
- Mery, F. & Burns, J.G. (2010). Behavioural plasticity: An interaction between evolution and experience. *Evolutionary Ecology*, 24(3), 571–583. <https://doi.org/10.1007/s10682-009-9336-y>
- Messier, F. (1985). Social organization, spatial distribution, and population density of wolves in relation to moose density. *Canadian Journal of Zoology*, 63(5), 1068–1077. <https://doi.org/10.1139/z85-160>
- Meyerson, L.A. & Mooney, H.A. (2007). Invasive alien species in an era of globalization. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(4), 199–208. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2007\)5\[199:IASIAE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2007)5[199:IASIAE]2.0.CO;2)
- Moran, N.P., Sánchez-Tójar, A., Schielzeth, H. & Reinhold, K. (2021). Poor nutritional condition promotes high-risk behaviours: A systematic review and meta-analysis. *Biological Reviews*, 96(1), 269–288. <https://doi.org/10.1111/brv.12655>
- Morgan, M.J. (1988). The effect of hunger, shoal size and the presence of a predator on shoal cohesiveness in bluntnose minnows, *Pimephales notatus rafinesque*. *Journal of Fish Biology*, 32(6), 963–971. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1988.tb05439.x>

- Morrison, E.B. (2011). Vigilance behavior of a tropical bird in response to indirect and direct cues of predation risk. *Behaviour*, 148(9-10), 1067–1085. <https://www.jstor.org/stable/23034209>
- Mosnier, A., Ouellet, J.P. & Courtois, R. (2008). Black bear adaptation to low productivity in the boreal forest. *Écoscience*, 15(4), 485–497. <https://doi.org/10.2980/15-4-3100>
- Mumma, M.A., Gillingham, M.P., Johnson, C.J. & Parker, K.L. (2017). Understanding predation risk and individual variation in risk avoidance for threatened boreal caribou. *Ecology and Evolution*, 7(23), 10266–10277. <https://doi.org/10.1002/ece3.3563>
- Oates, B.A., Merkle, J.A., Kauffman, M.J., Dewey, S.R., Jimenez, M.D., Vartanian, J.M., Becker, S.A. & Goheen, J.R. (2019). Antipredator response diminishes during periods of resource deficit for a large herbivore. *Ecology*, 100(4), 1–8. <https://doi.org/10.1002/ecy.2618>
- Ord, T.J., Stamps, J.A. & Losos, J.B. (2010). Adaptation and plasticity of animal communication in fluctuating environments. *Evolution*, 64(11), 3134–3148. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2010.01056.x>
- Palmer, M.S. & Packer, C. (2021). Reactive anti-predator behavioral strategy shaped by predator characteristics. *Plos One*, 16(8), e0256147. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0256147>
- Pangle, K.L., Peacor, S.D. & Johannsson, O.E. (2007). Large nonlethal effects of an invasive invertebrate predator on zooplankton population growth rate. *Ecology*, 88(2), 402–412. <https://doi.org/10.1890/06-0768>
- Peters, W., Hebblewhite, M., DeCesare, N., Cagnacci, F. & Musiani, M. (2013). Resource separation analysis with moose indicates threats to caribou in human altered landscapes. *Ecography*, 36(4), 487–498. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07733.x>
- Pettersson, L.B., Nilsson, P.A. & Brönmark, C. (2000). Predator recognition and defence strategies in crucian carp, *Carassius carassius*. *Oikos*, 88(1), 200–212. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.880122.x>
- Pianka, E.R. (1970). On *r*- and *K*-selection. *The American Naturalist*, 104(940), 592–597. <https://doi.org/10.1086/282697>

- Pinard, V., Dussault, C., Ouellet, J.-P., Fortin, D. & Courtois, R. (2012). Calving rate, calf survival rate, and habitat selection of forest-dwelling caribou in a highly managed landscape. *The Journal of Wildlife Management*, 76(1), 189–199. <https://doi.org/10.1002/jwmg.217>
- Potapov, P., Hansen, M.C., Laestadius, L., Turubanova, S., Yaroshenko, A., Thies, C., Smith, W., Zhuravleva, I., Komarova, A. & Minnemeyer, S. (2017). The last frontiers of wilderness: Tracking loss of intact forest landscapes from 2000 to 2013. *Science Advances*, 3(1), e1600821. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1600821>
- Potvin, F., Breton, L. & Courtois, R. (2005). Response of beaver, moose, and snowshoe hare to clear-cutting in a Quebec boreal forest: A reassessment 10 years after cut. *Canadian Journal of Forest Research*, 35(1), 151–160. <https://doi.org/10.1139/x04-151>
- Proudman, N.J., Churski, M., Bubnicki, J.W., Nilsson, J.-Å. & Kuijper, D.P. (2020). Red deer allocate vigilance differently in response to spatio-temporal patterns of risk from human hunters and wolves. *Wildlife Research*, 48(2), 163–174. <https://doi.org/10.1071/WR20059>
- Proulx, R. & Fahrig, L. (2010). Detecting human-driven deviations from trajectories in landscape composition and configuration. *Landscape Ecology*, 25(10), 1479–1487. <https://doi.org/10.1007/s10980-010-9523-9>
- Raffa, K.F., Aukema, B.H., Bentz, B.J., Carroll, A.L., Hicke, J.A., Turner, M.G. & Romme, W.H. (2008). Cross-scale drivers of natural disturbances prone to anthropogenic amplification: The dynamics of bark beetle eruptions. *Bioscience*, 58(6), 501–517. <https://doi.org/10.1641/b580607>
- Randall, J.A. (1993). Behavioural adaptations of desert rodents (Heteromyidae). *Animal Behaviour*, 45(2), 263–287. <https://doi.org/10.1006/anbe.1993.1032>
- Rettie, W.J. & Messier, F. (2000). Hierarchical habitat selection by woodland caribou: Its relationship to limiting factors. *Ecography*, 23(4), 466–478. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2000.tb00303.x>
- Richter, L., Küster, C.F., Berendonk, T.U. & Worischka, S. (2022). They do not fear the unknown: *Ancylus fluviatilis* (Mollusca, Planorbidae) shows no predator avoidance behavior towards a novel invasive predator. *Hydrobiologia*, 849(21), 4667–4678. <https://doi.org/10.1007/s10750-022-05005-5>

- Ries, L. & Fagan, W.F. (2003). Habitat edges as a potential ecological trap for an insect predator. *Ecological Entomology*, 28(5), 567–572. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2003.00550.x>
- Robbins, T.R. & Langkilde, T. (2021). One and done: A single encounter with an invasive predator determines subsequent antipredator behavior of naive juvenile lizards. *Climate Change Ecology*, 1. <https://doi.org/10.1016/j.ecochg.2021.100002>
- Saxon-Mills, E.C., Moseby, K., Blumstein, D.T. & Letnic, M. (2018). Prey naïveté and the anti-predator responses of a vulnerable marsupial prey to known and novel predators. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72(9), 1–10. <https://doi.org/10.1007/s00265-018-2568-5>
- Schaefer, J.A. (2003). Long-term range recession and the persistence of caribou in the taiga. *Conservation Biology*, 17(5), 1435–1439. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2003.02288.x>
- Schlaepfer, M.A., Runge, M.C. & Sherman, P.W. (2002). Ecological and evolutionary traps. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(10), 474–480. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02580-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02580-6)
- Seip, D.R. (1991). Predation and caribou populations. *Rangifer*, 11(4), 46–52. <https://doi.org/10.7557/2.11.4.993>
- Shier, D.M. & Owings, D.H. (2007). Effects of social learning on predator training and postrelease survival in juvenile black-tailed prairie dogs, *Cynomys ludovicianus*. *Animal Behaviour*, 73(4), 567–577. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.09.009>
- Shimada, M., Ishii, Y. & Shibao, H. (2010). Rapid adaptation: A new dimension for evolutionary perspectives in ecology. *Population Ecology*, 52(1), 5–14. <https://doi.org/10.1007/s10144-009-0187-8>
- Sih, A. (2013). Understanding variation in behavioural responses to human-induced rapid environmental change: A conceptual overview. *Animal Behaviour*, 85(5), 1077–1088. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.02.017>
- Sih, A., Ferrari, M.C. & Harris, D.J. (2011). Evolution and behavioural responses to human-induced rapid environmental change. *Evolutionary Applications*, 4(2), 367–387. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2010.00166.x>

- Snell-Rood, E.C. (2013). An overview of the evolutionary causes and consequences of behavioural plasticity. *Animal Behaviour*, 85(5), 1004–1011. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.12.031>
- St-Laurent, M.-H. & Dussault, C. (2012). The reintroduction of boreal caribou as a conservation strategy: A long-term assessment at the southern range limit. *Rangifer*, 32(2), 127–138. <https://doi.org/10.7557/2.32.2.2261>
- Stahler, D.R., Smith, D.W. & Guernsey, D.S. (2006). Foraging and feeding ecology of the gray wolf (*Canis lupus*): Lessons from Yellowstone National Park, Wyoming, USA. *The Journal of Nutrition*, 136(7), 1923s–1926s. <https://doi.org/10.1093/jn/136.7.1923S>
- Suchman, C.L. & Sullivan, B.K. (1998). Vulnerability of the copepod *Acartia tonsa* to predation by the scyphomedusa *Chrysaora quinquecirrha*: Effect of prey size and behavior. *Marine Biology*, 132(2), 237–245. <https://doi.org/10.1007/s002270050389>
- Thorson, J.M., Morgan, R.A., Brown, J.S. & Norman, J.E. (1998). Direct and indirect cues of predatory risk and patch use by fox squirrels and thirteen-lined ground squirrels. *Behavioral Ecology*, 9(2), 151–157. <https://doi.org/10.1093/beheco/9.2.151>
- Thurfjell, H., Ciuti, S. & Boyce, M.S. (2017). Learning from the mistakes of others: How female elk (*Cervus elaphus*) adjust behaviour with age to avoid hunters. *Plos One*, 12(6), e0178082. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0178082>
- Tinbergen, N. (1963). On aims and methods of ethology. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 20(4), 410–433. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1963.tb01161.x>
- Tremblay, J.-P., Jolicoeur, H. & Lemieux, R. (2001). Summer food habits of gray wolves in the boreal forest of the Lac Jacques-Cartier highlands, Québec. *Alces: A Journal Devoted to the Biology and Management of Moose*, 37(1), 1–12.
- Utne-Palm, A.C. (2001). Response of naive two-spotted gobies *Gobiusculus flavescens* to visual and chemical stimuli of their natural predator, cod *Gadus morhua*. *Marine Ecology Progress Series*, 218, 267–274. <https://doi.org/10.3354/meps218267>
- Vermeij, G.J. (1976). Interoceanic differences in vulnerability of shelled prey to crab predation. *Nature*, 260(5547), 135–136. <https://doi.org/10.1038/260135a0>
- Vilhunen, S. & Hirvonen, H. (2003). Innate antipredator responses of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) depend on predator species and their diet. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 55, 1–10. <https://doi.org/10.1007/s00265-003-0670-8>

- Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J. & Melillo, J.M. (1997). Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, 277(5325), 494–499. <https://doi.org/10.1126/science.277.5325.494>
- Votier, S.C., Fayet, A.L., Bearhop, S., Bodey, T.W., Clark, B.L., Grecian, J., Guilford, T., Hamer, K.C., Jeglinski, J.W. & Morgan, G. (2017). Effects of age and reproductive status on individual foraging site fidelity in a long-lived marine predator. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1859), 20171068. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1068>
- Webb, P. (1986). Effect of body form and response threshold on the vulnerability of four species of teleost prey attacked by largemouth bass (*Micropterus salmoides*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 43(4), 763–771. <https://doi.org/10.1139/f86-094>
- West-Eberhard, M.J. (1989). Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20, 249–278. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.20.110189.001341>
- West, R., Letnic, M., Blumstein, D.T. & Moseby, K.E. (2017). Predator exposure improves anti-predator responses in a threatened mammal. *Journal of Applied Ecology*, 55(1), 147–156. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12947>
- Whittington, J., Hebblewhite, M., DeCesare, N.J., Neufeld, L., Bradley, M., Wilmshurst, J. & Musiani, M. (2011). Caribou encounters with wolves increase near roads and trails: A time-to-event approach. *Journal of Applied Ecology*, 48(6), 1535–1542. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02043.x>
- Wittmer, H.U., McLellan, B.N., Serrouya, R. & Apps, C.D. (2007). Changes in landscape composition influence the decline of a threatened woodland caribou population. *Journal of Animal Ecology*, 76(3), 568–579. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01220.x>
- Wong, B.B. & Candolin, U. (2015). Behavioral responses to changing environments. *Behavioral Ecology*, 26(3), 665–673. <https://doi.org/10.1093/beheco/aru183>
- Wynn, R.B., Josey, S.A., Martin, A.P., Johns, D.G. & Yésou, P. (2007). Climate-driven range expansion of a critically endangered top predator in northeast Atlantic waters. *Biology Letters*, 3(5), 529–532. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0162>
- Young, H.S., McCauley, D.J., Galetti, M. & Dirzo, R. (2016). Patterns, causes, and consequences of Anthropocene defaunation. *Annual Review of Ecology*,

Evolution, and Systematics, 47(1), 333–358. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-112414-054142>

Zager, P. & Beecham, J. (2006). The role of American black bears and brown bears as predators on ungulates in North America. *Ursus*, 17(2), 95–108. [https://doi.org/10.2192/1537-6176\(2006\)17\[95:TROABB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2192/1537-6176(2006)17[95:TROABB]2.0.CO;2)

