

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

**INFLUENCE DES PROIES SUR LE DÉPLACEMENT D'UN  
PRÉDATEUR : ÉTUDE DU SYSTÈME LOUP-ORIGNAL-  
CARIBOU**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en Gestion de la faune et de ses habitats

en vue de l'obtention du grade de Maître ès Science

PAR

© SOLÈNE TREMBLAY-GENDRON

Février 2012

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 l'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.



**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**

**Christian Dussault, codirecteur de recherche, ministère des Ressources naturelles et  
de la Faune**

**Serge Couturier, examinateur externe, ministère des Ressources naturelles et de la  
Faune**

Dépôt initial le 29 novembre 2011

Dépôt final le 15 février 2012



## ***REMERCIEMENTS***

Avant tout, j'aimerais préciser que ce projet n'aurait pu se réaliser sans le support scientifique, moral et monétaire d'innombrables personnes. Je serai plutôt brève dans cette section, mais l'appréciation que j'ai eue de votre présence à mes côtés dépasse les mots que je serais en mesure d'y inscrire.

Un premier et énorme merci à mon directeur de recherche, Martin-Hugues St-Laurent, qui m'a offert ce projet de maîtrise. Tes connaissances et ta disponibilité sans borne m'ont été très utiles tout au long de mon cheminement. Il en est de même pour mon codirecteur, Christian Dussault, qui a su assidument suivre de près ce projet malgré la grande distance qui sépare nos bureaux.

Un grand merci à ma famille, Dominique, Martin, Lydia et Antoine, qui ont toujours été là pour moi. Vous êtes en grande partie responsables de ma curiosité et de ma persévérance qui m'ont finalement permis de réaliser ce projet.

Merci à Martin Leclerc, mon ours, mon amour, que j'ai eu la chance et le plaisir de découvrir au cours de ces années. Ton présent support est indéniable! Et mille mercis pour avoir su répondre à toutes mes trop nombreuses questions.

J'aimerais remercier mes amis et collègues de bureaux, Mathieu Leblond, Limoilou-Amélie Renaud, David Beauchesne, Rémi Lesmerises et William Gaudry, qui m'ont aidée à progresser avec des discussions fécondes... ou simplement distrayantes. Je tiens à souligner l'admirable contribution, tant au niveau scientifique qu'humain, du meilleur colocataire, partenaire de travaux d'équipe et collègue de bureau qui soit : Frédéric Lesmerises. Merci de m'avoir écoutée, endurée et encouragée pendant ces deux années.

Merci aussi à ma collègue, mais surtout amie, Marianne White qui m'a offert tant son aide que de nécessaires distractions à toute heure du jour, et ce, malgré la distance.

Merci mille fois à vous tous et aux autres d'avoir été présents lorsque nécessaire.

Ce projet n'aurait pu avoir lieu sans la contribution financière du Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec, de l'Université du Québec à Rimouski, du Conseil national de la recherche en sciences naturelles et en génie du Canada et du Fonds québécois de recherche sur la nature et les technologies.

## *RÉSUMÉ*

La compétition apparente peut survenir lors de la présence de deux proies qui ne sont pas en compétition directe pour leurs ressources mais qui évoluent en présence d'un prédateur commun. Par ce phénomène, l'augmentation de la densité d'orignaux dans les paysages anthropisés, qui entraîne une réponse numérique du loup ainsi qu'une augmentation de la pression de prédation, compromet la conservation du caribou forestier. Cependant, le comportement de prédation du loup peut favoriser la coexistence des proies, si celui-ci se concentre sur l'orignal, la proie la plus compétitive. Cette étude vise à déterminer l'influence de la disponibilité locale des proies sur le déplacement du loup, en tenant compte des autres caractéristiques d'habitats susceptibles d'influencer son comportement. Pour atteindre cet objectif, nous avons utilisé des données télémétriques de loups, d'orignaux et de caribous effectuées au sein du même site d'étude. Nous avons utilisé une analyse de déplacement (*Step Selection Function*) afin de comparer chaque trajectoire observée du loup, soit une ligne droite tracée entre deux localisations consécutives, à dix trajectoires aléatoires qui avaient pour origine le même point de départ. Nous avons analysé l'effet des probabilités relatives d'occurrence de l'orignal et du caribou et de leur densité sur le déplacement du loup, en plus des différents types de couverts forestiers, des plans d'eau, de la topographie, du couvert nival et des structures linéaires anthropiques (routes pavées et chemins forestiers). Les résultats ont indiqué une variation temporelle dans l'influence des différentes caractéristiques d'habitat sur le déplacement des loups selon les périodes annuelles, l'orignal et le caribou influençant principalement les loups au cours de la période nomade. Durant cette période, les loups recherchaient les habitats propices à ses proies et ce comportement était modulé par la densité locale des proies, mais principalement par les conditions rendant les proies plus vulnérables. Ainsi, nous avons observé que les loups recherchaient les habitats propices aux caribous lorsque la densité de caribous était élevée. Ce résultat suggère que le comportement du loup compromet la coexistence du caribou en présence d'orignal, particulièrement lorsque le caribou est confiné et que sa densité augmente localement.

Mots clés : Relations prédateur-proie, loup, compétition apparente, analyse du déplacement, quête alimentaire, caribou.



## *ABSTRACT*

Apparent competition can occur when two preys do not compete for resources, but evolved with the same predator. Through an increase in moose density in disturbed landscapes, this phenomenon could trigger a wolf numerical response and an increase in predation risk, which could ultimately compromise woodland caribou conservation. However, the predation behaviour of wolves could favour prey coexistence, if wolves focus their predation pressure on moose, the most competitive prey. The goal of this study was to determine the influence of prey availability on wolf movement while considering the impacts of other habitat characteristics on wolf behaviour. We analyzed wolf, moose and caribou telemetry data collected in the same study area. Wolf movement was analysed using Step Selection Function which compares each observed step (a straight line linking two consecutive wolf telemetry locations) with ten random steps originating from the same point. We assessed the influence of moose and caribou relative occurrence probability and density on wolf movement, in addition to forest cover, water bodies, topography, snow cover and anthropogenic linear structures (namely paved and forestry roads). Results showed a variation in time between annual periods in the influence of habitat characteristics on wolf movements. Moose and caribou influenced wolf movements mainly during the nomadic period. Wolves seek habitats suitable for prey although this behaviour varied according to local prey density and prey vulnerability. Thus, we observed that wolf selected habitats suitable to caribou in areas where caribou occurred at high densities. Our study suggests that wolf behaviour may compromise the coexistence of caribou with moose, especially when caribou is confined within small areas, leading to local increases in density.

*Keywords:* Predator-prey relationships, wolf, apparent competition, step selection function, foraging strategies, 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
CHAPITRE 1 LE DÉPLACEMENT DU LOUP EN PRÉSENCE DE MULTIPLES PROIES : DÉMONSTRATION EMPIRIQUE DU MÉCANISME DE LA COMPÉTITION APPARENTE.....	11
CHAPITRE 2 CONCLUSION.....	53
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	57



## *LISTE DES TABLEAUX*

- Tableau 1.** Résultats de la validation des fonctions de sélection des ressources (RSF) de l'original et du caribou utilisées pour créer des cartes de probabilité d'occurrence relative. La validation a été réalisée par la méthode « K-fold cross validation ».  $r_s$  = coefficient de corrélation de Spearman moyen  $\pm$  écart-type (dix itérations).....39
- Tableau 2.** Description des modèles candidats utilisés pour expliquer la sélection de trajectoire par le loup. Le groupe HABITAT comprend les variables relatives au couvert forestier, à la topographie et à la neige (période nomade seulement). Le groupe STRUCTURES LINÉAIRES comprend les distances moyennes aux chemins forestiers et aux routes pavées. Les groupes ORIGINAL et CARIBOU contiennent la probabilité d'occurrence relative de l'espèce d'ongulé concernée ainsi que l'interaction de cette variable avec l'indice de densité de l'espèce.....40
- Tableau 3.** Résultats de la sélection de modèle pour la sélection de trajectoire par le loup, par période annuelle et journalière.  $\Delta$  QIC = différence entre les valeurs du critère d'information QIC (*quasi-likelihood under the independence model criterion*) de chaque modèle et du meilleur modèle.  $n$  = nombre de strates analysées.  $\omega$  = poids d'Akaike.  $r_s$  = coefficient de corrélation de Spearman moyen  $\pm$  écart-type (dix itérations).....41
- Tableau 4.** Estimations des paramètres des meilleurs modèles de sélection de trajectoire du loup pour la période tanière. Le coefficient de chaque variable est présenté avec son intervalle de confiance à 95%. Les coefficients pour lesquels l'intervalle de confiance n'inclut pas zéro sont présentés en gras.....42

**Tableau 5.** Estimations des paramètres des meilleurs modèles de sélection de trajectoire du loup pour la période rendez-vous. Le coefficient de chaque variable est présenté avec son intervalle de confiance à 95%. Les coefficients pour lesquels l'intervalle de confiance n'inclut pas zéro sont présentés en gras.....44

**Tableau 6.** Estimations des paramètres des meilleurs modèles de sélection de trajectoire du loup pour la période nomade. Le coefficient de chaque variable est présenté avec son intervalle de confiance à 95%. Les coefficients pour lesquels l'intervalle de confiance n'inclut pas zéro sont présentés en gras.....46

## ***LISTE DES FIGURES***

- Figure 1.** Délimitation du site d'étude (polygone minimum convexe de l'ensemble des localisations de loups utilisées pour les analyses) et de l'aire de distribution de la harde de caribous forestiers (*Rangifer tarandus caribou*) de Charlevoix.....48
- Figure 2.** Répartition du couvert forestier et des individus suivis dans l'aire d'étude. Les domaines vitaux individuels ont été réalisés en combinant les domaines vitaux saisonniers d'un même individu.....49
- Figure 3.** Relation entre la probabilité de sélection d'une trajectoire et a) l'interaction entre la probabilité d'occurrence relative du caribou et l'indice de densité de caribous, b) l'interaction entre la probabilité d'occurrence relative de l'orignal et la densité d'originaux, c) l'interaction entre la probabilité d'occurrence relative de l'orignal et l'indice de densité d'originaux, d) l'interaction entre la probabilité d'occurrence relative du caribou et l'indice de densité de caribous, e) l'interaction entre la probabilité d'occurrence relative de l'orignal et la profondeur de neige et f) l'interaction entre la probabilité d'occurrence relative de l'orignal et la distance aux chemins forestiers. Les valeurs des indices de densités d'originaux, de couvert nival et de distance aux chemins forestiers représentées sont les 2<sup>e</sup>, 3<sup>e</sup> et 4<sup>e</sup> quartiles des valeurs observées et aléatoires.....50



## ***INTRODUCTION GÉNÉRALE***

La prédation joue un rôle écologique très important au sein des écosystèmes (Estes et al. 2001). Bien qu'au sens large elle se définisse comme un amalgame de toutes les interactions comportant un transfert d'énergie d'un organisme à un autre, le terme prédation est davantage utilisé selon une définition plus restrictive, lorsque les prédateurs mènent à la mort de leur proie (Sih et al. 1985, Estes et al. 2001). L'étude de la prédation peut être réalisée tant à l'échelle des individus (i.e. la relation entre un prédateur et sa proie) qu'à l'échelle des écosystèmes, où les interactions prédateurs-proies sont à la base des liens constituant les chaînes trophiques (Estes 1996).

### IMPORTANCE DE LA PRÉDATION EN ÉCOLOGIE

Outre son effet direct (i.e. la mort de la proie), la prédation a plusieurs incidences indirectes sur l'équilibre d'un écosystème. En effet, l'importance des prédateurs a été constatée suite à leur élimination dans certains écosystèmes (Schmitz et al. 2000; Myers et al. 2007; Beschta & Ripple 2009). Par exemple, la disparition du loup (*Canis lupus*) a induit une cascade trophique dans le parc de Yellowstone (Ripple et al. 2001), résultant en l'augmentation des densités de grands herbivores, une altération de la composition végétale et une perte de ressources pour plusieurs espèces fauniques (Ripple & Beschta 2004). Suite à l'extirpation du loup, une diminution de la croissance et du recrutement d'espèces de saules (*Salix spp.*) et de peupliers (*Populus spp.*) a été constatée (Beschta 2003, 2005; Ripple & Beschta 2006). Le loup étant le principal prédateur des wapitis (*Cervus canadensis*) dans ce système, son extinction a entraîné une augmentation drastique de l'effectif des ongulés (Ripple & Beschta 2005) et de la pression de broutement, principal facteur limitant le recrutement des peupliers (Halofsky & Ripple 2008). Le rôle prépondérant de la prédation dans ce système a d'ailleurs été démontré suite à la réintroduction du loup qui a résulté en une baisse de l'effectif de wapitis et un relâchement

de la pression de broutement sur les essences décidues (Ripple & Larsen 2000). Ainsi, une altération ou élimination du niveau supérieur de la chaîne trophique entraîne des conséquences au niveau de la dynamique des populations de proies et, en finalité, une modification de l'écosystème (Estes et al. 1998; Rooney 2001; Hebblewhite et al. 2005).

La prédation n'affecte pas seulement le taux de survie des proies, mais peut également induire d'importants changements comportementaux. Ceux-ci résultent du risque de prédation qui varie selon 1) le taux de rencontre avec le prédateur, 2) la probabilité de détection tant du prédateur que de la proie, 3) le taux de succès de capture du prédateur et 4) la probabilité de la proie de s'en échapper, le tout différant selon le comportement des espèces et les caractéristiques des habitats (Lima & Dill 1990). Notamment, dans l'exemple détaillé précédemment, le wapiti réagit par un évitement marqué de ses habitats préférentiels lors d'une augmentation d'occurrence du loup (Fortin et al. 2005; Mao et al. 2005). À cet effet, plusieurs études suggèrent que la sélection d'habitat des ongulés vise prioritairement à diminuer les risques de prédation à plusieurs échelles spatiales et temporelles [e.g. le caribou (*Rangifer tarandus* ; Briand et al. 2009; Hins et al. 2009), l'orignal (*Alces alces* ; Dussault et al. 2005), le lama (*Lama guanicoe* ; Puig et al. 2008), le wapiti (Creel et al. 2005) et le mouflon (*Ovis orientalis* ; Ciuti et al. 2009)]. Ainsi, dans les zones à haut risque de prédation, la densité de proies devient plus faible et l'impact sur ses ressources alimentaires est réduit, alors que dans les zones peu utilisées par le prédateur, la proie peut avoir un fort impact négatif sur ses ressources (White et al. 2003).

Par son comportement, un prédateur affecte l'utilisation de l'habitat de la proie (e.g. Rypstra et al. 2007; Wirsing & Heithaus 2009), son budget d'activité (e.g. Kotler et al. 2004), son mode d'alimentation (e.g. Rothley et al. 1997; Hawlena & Perez-Mellado 2009), son comportement de reproduction (e.g. Magnhagen 1991; Morosinotto et al. 2009), son budget énergétique (e.g. Mather & Odor 1991) et ultimement son succès reproducteur (e.g. Candolin 1998; Abjornsson et al. 2009). Les modifications comportementales induites chez la proie par le prédateur (e.g. Sih et al. 1985; Lima & Dill 1990) ont récemment été étudiées par l'intermédiaire de plusieurs facettes des relations prédateur-proie, tel que le paysage de la peur (lib. *landscape of fear*) (Laundré et al. 2001; Ripple & Beschta 2004; van der

Merwe & Brown 2008) et l'allocation du risque (lib. *risk allocation*) (Lima & Bednekoff 1999; Sih & McCarthy 2002). Ces approches visaient respectivement à décrire et comprendre la réponse comportementale des proies aux changements du risque de prédation dans le temps (Lima & Bednekoff 1999) et selon les différents habitats (Laundré et al. 2001).

#### Étudier la prédation du point de vue du prédateur

Dans la plupart des études traitant du comportement dans les relations de type prédateur-proie, l'accent est mis sur la proie en analysant son comportement face au prédateur qui est considéré comme une entité unique ayant un effet constant (Lima 2002). Ainsi, en faisant abstraction du comportement du prédateur, les analyses portent sur les conséquences qu'il induit sans tenir compte des variations comportementales qu'il pourrait exprimer face à l'hétérogénéité de son environnement, ce qui pourrait ultimement influencer la probabilité de survie des proies elles-mêmes (Panzacchi et al. 2009).

Puisqu'il a été démontré que le prédateur affectait le comportement de la proie et qu'il jouait un rôle prépondérant dans l'équilibre de plusieurs systèmes, il semble pertinent de comprendre son comportement en détail. Au niveau populationnel, le prédateur va potentiellement réagir à la variation de densité de proies dans le paysage en variant son abondance (i.e. réponse numérique) ou en modifiant la proportion relative ou l'espèce des proies consommées (i.e. réponse fonctionnelle; Holling 1959).

Au niveau comportemental, dans un système simple où la proie est sessile, le prédateur recherchera les milieux où l'abondance de ses proies est plus élevée (Smith & Dawkins 1971). Toutefois, lorsque les proies sont mobiles, on assiste à un « jeu » où les prédateurs recherchent activement les proies, alors que celles-ci cherchent à éviter les prédateurs (Hugie & Dill 1994; Mitchell & Lima 2002). Théoriquement, il existe trois dénouements à cette course : 1) une meilleure stratégie de la part du prédateur entraîne une corrélation positive entre la distribution spatiale de la proie et du prédateur (i.e. on retrouvera les prédateurs dans les parcelles de fortes abondances de proies); 2) si la stratégie d'évitement de la proie est plus efficace (e.g. l'utilisation de refuge), alors cette

relation devient négative; et finalement 3) si le prédateur et la proie réagissent aussi fortement à la présence de l'un et l'autre, la relation entre la distribution du prédateur et de la proie ne sera pas significative (Sih 1984). Ces patrons de distribution s'expliquent aussi à l'aide de modèles de stratégie de quête alimentaire qui tentent d'expliquer les choix qui guident le prédateur dans son environnement.

Selon la théorie de quête alimentaire optimale (lib. *Optimal foraging theory*), le prédateur choisit ses proies dans le but d'optimiser le gain net d'énergie par rapport à celle dépensée pour rechercher et capturer ses proies (MacArthur & Pianka 1966). Suivant ce principe, plusieurs modèles en viennent à la conclusion que le prédateur recherche les sites où sa proie est plus abondante (Stephens & Krebs 1986). Ces modèles sont appuyés majoritairement par des études empiriques où la proie est peu mobile ou sessile (Sih & Christensen 2001). Néanmoins, lorsque la proie est mobile, certains prédateurs apicaux peuvent se distribuer en fonction de l'abondance de leurs proies principales [e.g. le coyote (*Canis latrans* ; Boisjoly et al. 2010), le lion (*Panthera leo* ; Mills & Gorman 1997) et le requin tigre (*Galeocerdo cuvier* ; Heithaus et al. 2002)]. Tel qu'énoncé précédemment, puisque les caractéristiques de l'habitat influencent les composantes du risque de prédation (e.g. la complexité structurelle; Michel & Adams 2009), Laundré et al. (2009) ont émis l'hypothèse qu'il serait avantageux pour le prédateur de sélectionner les habitats où sa proie est plus vulnérable plutôt que les habitats où elle est plus abondante. D'ailleurs, plusieurs prédateurs montrent une telle préférence dans leur sélection d'habitat [e.g. le coyote (Laundré et al. 2009), le lion (Hopcraft et al. 2005) et le cougar (*Puma concolor* ; Holmes & Laundré 2006)]. Cependant, les mouvements du prédateur ne sont pas toujours clairement expliqués par l'une ou l'autre de ces hypothèses et semblent parfois davantage guidés par un compromis entre la densité de ses proies et leur vulnérabilité dans certains habitats (e.g. Bergman et al. 2006).

Dans une autre optique, l'hypothèse de la recherche de ressource (lib. *resource tracking*) stipule que lorsqu'un prédateur et sa proie sont mobiles, mais que la ressource de cette dernière est sessile, il serait avantageux pour le prédateur de rechercher la ressource et non la proie (Flaxman & Lou 2009). Peu de littérature appuie cette hypothèse plutôt récente

(mais voir Hammond et al. 2007). Cependant, une sélection d'habitat de la part du prédateur pour les milieux reconnus comme fortement utilisés par ses proies pourrait camoufler ce type de comportement (e.g. Houle et al. 2010).

#### LA PERTINENCE DU SYSTEME LOUP-ORIGNAL-CARIBOU COMME CADRE D'ÉTUDE

Le phénomène de « compétition apparente » peut survenir lorsque des proies ne sont pas en compétition directe pour les ressources, mais qu'elles évoluent en présence d'un prédateur commun (Holt 1977). Par ce phénomène, l'augmentation numérique d'une proie influencera indirectement le taux de prédation sur la seconde en augmentant la densité du prédateur commun (Holt 1977). La compétition apparente a été observée dans plusieurs systèmes terrestres avec des prédateurs apicaux carnivores (Bêty et al. 2002; Gibson 2006; Mezquida et al. 2006). Un des systèmes les mieux étudiés reste cependant celui impliquant le loup, l'orignal et le caribou (e.g. Seip 1992; Courtois 2003; James et al. 2004; Kojola et al. 2004). Dans ce système, une augmentation d'abondance de l'orignal entraîne généralement une augmentation d'abondance du loup (Messier 1994; Larivière et al. 2000), suivi d'une augmentation du taux de prédation tant sur l'orignal que sur le caribou (Bergerud 2006; Courtois & Ouellet 2007).

L'aménagement forestier passé et actuel favorise le rajeunissement de la forêt boréale (Östlund et al. 1997; Bergeron et al. 2002) et entraîne une augmentation de la densité d'originaux par la création d'habitats propices à celui-ci (Potvin et al. 2005), ce qui ultimement se traduit par une augmentation d'abondance de loups (Messier 1994). Dans le contexte où les populations de caribous sont majoritairement en déclin (Vors & Boyce 2009) et que ceux-ci sont particulièrement vulnérables à la prédation par le loup (Seip 1991), leur conservation pourrait être compromise par la présence de proies alternatives, comme l'orignal, qui peuvent soutenir des populations élevées de prédateur (Seip 1992; DeCesare et al. 2010).

La coexistence de deux proies en compétition apparente est tout de même possible et peut survenir dans un système à l'équilibre lorsque la proie la moins compétitive [i.e. celle qui supporte une moins grande densité de prédateur (Holt et al. 1994)] est moins profitable

au prédateur et qu'elle ne se retrouve pas dans son régime alimentaire (Gleeson & Wilson 1986). Dans l'exemple du système loup-caribou-original, même lorsque l'original est la proie la plus abondante dans le paysage, le caribou fait partie du régime alimentaire du prédateur (Dale et al. 1995; Tremblay et al. 2001). La coexistence peut tout de même être favorisée par le prédateur s'il centre sa recherche sur une proie, alors que si le prédateur agit en opportuniste généraliste, les deux populations de proies sont affectées et la moins compétitive est plus susceptible de s'éteindre (Krivan & Sikder 1999).

De plus, la coexistence des proies en compétition apparente peut être favorisée par la ségrégation spatiale des proies, ce qui permet à une des espèces de bénéficier d'une réduction de la pression de prédation dont elle fait l'objet (Holt 1984). Par exemple, le caribou, en présence d'original, s'en trouve spatialement séparé en évitant les habitats propices à cette proie (Seip 1992; Briand et al. 2009), ce qui n'élimine cependant pas complètement le risque de prédation pour le caribou (James et al. 2004). Cette tactique est d'ailleurs efficace lorsque les mouvements du prédateur ne sont pas aléatoires, mais dirigés vers la proie la plus compétitive (Holt 1984).

#### SELECTION D'HABITAT DU LOUP

Les déplacements du loup dans son territoire semblent exécutés principalement à des fins d'alimentation et de protection du territoire (Mech & Peterson 2003). Ainsi, parmi les paramètres ayant le plus fort impact sur la distribution du loup, notons l'abondance de proies et la présence de structures anthropiques (Ciucci et al. 2003; Potvin et al. 2005). Le loup exprime tout de même une réponse en termes de sélection d'habitat à différentes caractéristiques du paysage, comme le type de couvert forestier (Kuzyk et al. 2004), la topographie (Ciucci et al. 2003; Shepherd & Whittington 2006) et la profondeur de neige (Houle et al. 2010). De plus, les études sur le loup ont permis de mettre en évidence des changements dans les déplacements (Mech & Boitani 2003), la sélection de l'habitat (Courbin et al. 2009; Houle et al. 2010) et dans la composition du régime alimentaire (Messier & Crête 1985; Fuller 1989) en fonction de la période de l'année.

Le régime alimentaire du loup peut varier d'une saison à l'autre, mais aussi d'une année à l'autre selon la disponibilité relative des proies présentes dans son environnement (Forbes & Theberge 1996; Garrott et al. 2007). Cependant, le loup ne modifiera pas immédiatement son régime alimentaire suite à une variation des densités de proies. L'abondance relative, ou la probabilité de rencontre avec une proie, aura une première influence sur le sexe et l'âge des individus chassés (Dale et al. 1995). Outre l'abondance relative des proies, leur vulnérabilité et la préférence alimentaire du loup influencent aussi la composition du régime alimentaire (Garrott et al. 2007). À l'échelle populationnelle, le loup semble ajuster son taux de prédation sur une espèce en fonction de l'abondance de celle-ci suivant une réponse fonctionnelle (Dale et al. 1994; Messier 1994). Cette dernière décrit la relation qui existe entre le nombre de proies consommées quotidiennement par le prédateur et l'augmentation de l'abondance de la proie (Holling 1959).

Le loup semble donc généralement sélectionner les habitats où se trouvent ses proies (Ciucci et al. 2003), quoique l'importance de celles-ci dans son régime alimentaire puisse varier selon l'abondance relative des espèces présentes (Forbes & Theberge 1996; Garrott et al. 2007). Cependant, notons que ces observations sur la sélection d'habitat et la sélection des proies par le loup ont été majoritairement faites à grande échelle spatiale, i.e. en comparant des paysages éloignés. Dans un même paysage où les caractéristiques des habitats et où la probabilité d'occurrence relative des principales proies du loup sont très variables, une approche à fine échelle spatiale [e.g. sélection des trajectoires (lib. *Step Selection Function*; Fortin et al. 2005)] au niveau de l'individu permettrait d'éclaircir l'importance relative des caractéristiques de l'habitat et de la disponibilité des proies dans les patrons de déplacement du loup. Par ailleurs, alors que les études de sélection d'habitat [majoritairement des fonctions de sélection des ressources (lib. *resource selection function*; Manly et al. 2002)] assument que l'utilisation des habitats est directement proportionnelle à leur disponibilité, tester la présence d'une réponse fonctionnelle dans la sélection des ressources des individus d'une population permet de voir comment la sélection des individus varie en fonction de la disponibilité des ressources dans leur domaine vital (Mysterud & Ims 1998). Cette approche a permis, par exemple, de reconsidérer la sélection

d'habitat de grands mammifères et de mieux comprendre le choix des individus lorsque la sélection de certains types d'habitats implique des compromis (Godvik et al. 2009; Mabilille et al. sous presse). En analysant la sélection des trajectoires à fine échelle et en comparant les stratégies adoptées à la lumière des caractéristiques de l'environnement, il serait ainsi possible de mettre en évidence l'importance relative de la disponibilité des proies sur le comportement du loup, en tenant compte de diverses autres caractéristiques de l'habitat.

## OBJECTIF ET RÉSULTATS

Notre principal objectif était d'évaluer l'importance relative des caractéristiques de l'habitat, et plus particulièrement de la disponibilité locale des proies, sur les déplacements du loup. À cette fin, nous avons utilisé des localisations télémétriques de loups, d'orignaux et de caribous dans un même site d'étude. Notre principale hypothèse stipule que le loup recherche lors de ses déplacements les habitats où la probabilité de rencontre avec sa proie principale est la plus élevée. Dans la forêt boréale de l'est de l'Amérique du Nord, l'orignal est la principale proie du loup (Forbes & Theberge 1996; Tremblay et al. 2001) et c'est majoritairement vers les habitats où la probabilité d'occurrence de cette proie est plus élevée que le loup devrait orienter ses déplacements. D'autre part, il a été observé à grandes échelles spatiales que le taux de consommation de caribous ou d'orignaux variait selon leur disponibilité relative suivant une réponse fonctionnelle (voir Dale et al. 1994; Messier 1994); une telle réponse est ici attendue à l'échelle individuelle. Autrement dit, le loup modifiera son comportement de chasse en fonction de la probabilité d'occurrence relative de l'orignal et du caribou. De plus, nous prédisons que le loup recherchera les caractéristiques qui accroissent la vulnérabilité de ses proies, tel les chemins forestiers, qui facilitent les déplacements du loup et l'accès à ses proies (James & Stuart-Smith 2000), et les grandes profondeurs de neige, qui augmentent la vulnérabilité des proies et le taux de prédation du loup (Huggard 1993; Post et al. 1999).

Avec une analyse de sélection d'habitat à fine échelle, nous avons démontré une influence de la disponibilité des proies et de leur vulnérabilité sur le déplacement du loup. Ainsi, nous avons constaté un comportement de quête alimentaire complexe qui fait

intervenir plus d'une stratégie : le loup sélectionne les habitats préférentiels de ses proies et les sélectionne davantage lorsque la densité de proie est plus élevée, particulièrement lorsque les conditions présentes rendent la proie plus vulnérable. Ainsi, le loup module ses déplacements, recherchant les habitats propices à la proie la plus vulnérable selon les périodes journalières. De plus, le loup recherche les grandes profondeurs de neige et les chemins forestiers, qui augmentent respectivement la vulnérabilité des proies et l'accessibilité des habitats propices à ceux-ci et ce, davantage lorsqu'il se retrouve dans un habitat propice à sa proie. D'autre part, le comportement du loup observé nous indique que la coexistence entre l'orignal et le caribou dans le paysage pourrait être compromise. Avec l'augmentation de la densité d'orignaux, la coexistence de l'orignal avec le caribou serait favorisée si le loup concentrait sa recherche sur l'orignal. Nous avons cependant observé que le loup orientait ses déplacements vers les habitats propices au caribou, et ce, lorsque la densité de caribous était élevée. Nos résultats suggèrent donc que le caribou pourrait difficilement se maintenir à une densité élevée dans un paysage en présence d'orignal.



**CHAPITRE 1**  
**LE DÉPLACEMENT DU LOUP EN PRÉSENCE DE MULTIPLES PROIES :**  
**DÉMONSTRATION EMPIRIQUE DU MÉCANISME DE LA COMPÉTITION**  
**APPARENTE**

**Résumé**

Selon diverses stratégies de quête alimentaire, un prédateur peut rechercher les densités de proies élevées, les proies les plus vulnérables ou encore les ressources de ses proies. Dans le système de prédation loup-orignal-caribou, l'étude du comportement du prédateur s'avère importante. Ces trois espèces étant reliées par un phénomène de compétition apparente, l'augmentation des populations d'originaux peut compromettre le maintien du caribou forestier. La coexistence du caribou et de l'orignal pourrait toutefois être favorisée si le loup concentrait sa chasse sur la proie la plus compétitive, dans ce cas l'orignal. Nous avons étudié comment la répartition spatiale des proies, soit l'orignal et le caribou, pouvaient influencer les déplacements du loup, tout en tenant compte de diverses autres caractéristiques de l'habitat susceptible d'influencer le comportement du prédateur. Pour ce faire, nous avons utilisé des localisations obtenues lors de suivis télémétriques de loups, d'originaux et de caribous réalisés dans la même aire d'étude, centrée sur la réserve faunique des Laurentides (Québec, Canada). Nous avons utilisé une fonction de sélection de trajectoire (lib. *Step Selection Function*) afin de comparer les caractéristiques d'habitat retrouvées le long d'un pas, ligne droite reliant deux localisations consécutives de loup, à dix pas aléatoires ayant pour origine la même localisation de départ. Les loups, lors de leurs déplacements, étaient influencés par la densité de proies et par leurs ressources, mais nos résultats suggèrent que les loups recherchaient surtout les conditions rendant leurs proies plus vulnérables. De plus, les loups recherchaient le caribou lorsque sa densité devenait élevée. Ce résultat suggère que le comportement du loup compromet la coexistence du

caribou en présence d'orignal, particulièrement lorsque le caribou est confiné et que sa densité augmente localement. Cette étude est la première démonstration empirique du mécanisme sous-jacent au phénomène de compétition apparente dans un système où le loup est en présence de multiples proies.

J'ai corédigé cet article avec mon directeur de recherche, Martin-Hugues St-Laurent, mon codirecteur, Christian Dussault, ainsi que le chercheur Daniel Fortin. Il sera traduit en anglais avant d'être soumis à la revue *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. Les résultats obtenus ont été présentés sous forme d'affiche au *13th International Arctic Ungulate Conference* à Yellowknife en août 2011 et sous forme de présentations orales au 36<sup>e</sup> colloque annuel de la Société Québécoise pour l'Étude Biologique du Comportement à Sherbrooke en novembre 2011 et au 31<sup>e</sup> Symposium annuel du Centre d'étude nordique à Rimouski en février 2012. En tant que première auteure, ma contribution a été l'essentiel de l'extraction des données, des analyses statistiques et la rédaction de l'article. Martin-Hugues St-Laurent et Christian Dussault ont été impliqués dans l'ensemble des étapes nécessaires à l'obtention du présent article. Ils ont contribué notamment à la formulation de l'objectif et des hypothèses de recherche, aux analyses géomatiques et statistiques, à la révision de l'article ainsi qu'au financement nécessaire à l'ensemble des étapes de réalisation de ce projet. Daniel Fortin a contribué à l'obtention de localisations télémétriques de loup et de caribou ainsi qu'à la révision du contenu de l'article qui sera soumis sous peu.

## Introduction

La prédation influence de manière proximale la survie des individus, mais également les communautés de proies ainsi que les écosystèmes dans lesquels celles-ci évoluent (Lima 1998). Entre autres, la prédation induit d'importants changements comportementaux chez les proies (Sih et al. 1985; Lima & Dill 1990). Les proies modifient leur comportement en fonction du risque de prédation qui est déterminé par le taux de rencontre avec le prédateur, la probabilité de détection tant du prédateur que de la proie, le taux de succès de capture du prédateur et la probabilité de la proie de s'en échapper (Lima & Dill 1990). Ainsi, le risque de prédation varie dans le temps et dans l'espace en fonction du comportement des espèces impliquées et des caractéristiques des habitats fréquentés (Lima & Dill 1990). Dans la plupart des études comportementales qui se sont intéressées aux relations prédateur-proie, l'accent a été mis sur le comportement de la proie face au prédateur qui est considéré comme une entité unique ayant un effet constant (Lima 2002). Ainsi, ces études mettent en évidence les modifications comportementales de la proie induites par le prédateur sans tenir compte des variations comportementales que ce prédateur pourrait exprimer face à l'hétérogénéité de son environnement. Il semble toutefois pertinent de considérer le comportement du prédateur puisque celui-ci représente une variable cruciale dans la détermination du risque de prédation et influence ultimement la probabilité de survie des proies (Panzacchi et al. 2009).

Plusieurs modèles tentent d'expliquer les choix qui guident le prédateur dans son environnement. La plupart de ceux-ci se basent sur les principes de la quête alimentaire optimale (lib. *optimal foraging theory*) qui prédit l'optimisation du gain d'énergie pour le prédateur par rapport aux dépenses liées à la recherche, la poursuite, la capture et la manipulation de ses proies (MacArthur & Pianka 1966). Plusieurs de ces modèles concluent que le prédateur recherche les sites où sa proie est la plus abondante (Stephens & Krebs 1986). Plus récemment, Laundré et al. (2009) ont émis l'hypothèse que le prédateur recherchait les habitats où sa proie est la plus vulnérable et non pas ceux où elle est la plus abondante, puisque selon le modèle du paysage de la peur (lib. *landscape of fear model*), les proies sont plus abondantes dans les milieux où le risque de prédation est faible

(Laundré et al. 2001). Une autre hypothèse, celle de la recherche de ressources (lib. *resource tracking*), stipule que le prédateur a avantage à rechercher la ressource sessile de sa proie lorsque cette dernière est mobile afin d'optimiser la probabilité de rencontrer une proie (Flaxman & Lou 2009).

Une meilleure compréhension de l'influence de la proie sur le comportement du prédateur s'avère encore plus importante lorsque la compétition apparente est présente dans un système prédateur-proies. La compétition apparente se produit lorsque des proies ne sont pas en compétition pour les ressources, mais qu'elles évoluent en présence d'un prédateur commun (Holt 1977). Par ce phénomène, l'augmentation d'abondance d'une espèce de proie influence indirectement le taux de prédation sur la seconde espèce de proie en permettant l'augmentation de la densité du prédateur commun. La compétition apparente complique la conservation de certaines espèces à statut précaire, celles-ci étant souvent les moins compétitives des deux proies dans le système (DeCesare et al. 2010).

Le système loup (*Canis lupus*) – orignal (*Alces alces*) – caribou (*Rangifer tarandus*) s'avère un système pertinent pour l'étude du comportement de prédation en présence de compétition apparente. Dans les milieux perturbés, l'augmentation d'abondance des orignaux engendre une réponse numérique positive du loup (Messier 1994; Larivière et al. 2000), ce qui se traduit par une augmentation du taux de prédation tant sur l'orignal que sur le caribou (Courtois & Ouellet 2007). Dans le contexte où les populations de caribous sont majoritairement en déclin (Vors & Boyce 2009), leur conservation pourrait être compromise par le rajeunissement des forêts (e.g. coupes forestières) en présence de l'orignal, la principale proie du loup (Seip 1991). Dans un système de compétition apparente, la pression de prédation sur la proie secondaire du prédateur pourrait non seulement augmenter suite à l'augmentation de la densité locale du prédateur (e.g. Bastille-Rousseau et al. 2011) mais aussi suite à un changement de comportement de la part du prédateur lorsqu'il est en présence de densités fluctuantes de proies (e.g. Garrott et al. 2007).

La coexistence de deux espèces de proies en compétition apparente dépend du comportement des proies, mais aussi du comportement du prédateur. La coexistence peut

être favorisée par la ségrégation spatiale des proies, ce qui permet à l'espèce la moins compétitive de réduire la pression de prédation en évitant les secteurs où la proie principale du prédateur est abondante (Holt 1984). En forêt boréale, il a déjà été démontré que le caribou sélectionnait des habitats peu propices à l'orignal pour favoriser la ségrégation spatiale entre les deux espèces (Seip 1992; Briand et al. 2009; Pinard et al. 2012), ce qui n'élimine cependant pas complètement le risque de prédation pour le caribou (James et al. 2004). La coexistence sera d'autant plus favorisée par le prédateur s'il centre toujours sa recherche sur l'espèce de proie la plus compétitive (ici l'orignal) (Holt 1984), alors que s'il agit en opportuniste généraliste, les deux populations de proies seront affectées et l'espèce la moins compétitive (ici le caribou) sera plus susceptible de s'éteindre (Krivan & Sikder 1999).

Dans la présente étude, nous avons suivi par télémétrie des loups, des orignaux et des caribous dans un même secteur afin de déterminer l'importance relative des caractéristiques de l'habitat et plus particulièrement de la disponibilité locale de l'orignal et du caribou sur les déplacements du loup. Les déplacements du loup dans son territoire étant principalement effectués à des fins d'alimentation (Mech & Peterson 2003), nous émettons l'hypothèse que le loup recherchera les habitats où la probabilité de rencontre avec sa proie principale est la plus élevée. Dans la forêt boréale de l'est de l'Amérique du Nord, l'orignal étant la principale proie du loup (Forbes & Theberge 1996; Tremblay et al. 2001), c'est majoritairement vers les habitats où la probabilité d'occurrence de l'orignal est plus élevée que le loup devrait orienter ses déplacements. D'autre part, il a été démontré que le taux de consommation de caribou ou d'orignal par le loup variait selon leur disponibilité relative suivant une réponse fonctionnelle à de grandes échelles spatiales (voir Dale et al. 1994; Messier 1994). Dans cette étude, nous prédisons qu'une telle réponse sera observée à l'échelle individuelle, ainsi le loup modifiera son comportement de chasse et recherchera davantage les habitats propices à l'orignal ou au caribou dans les secteurs où la probabilité de rencontrer cette proie sera plus élevée. De plus, certaines caractéristiques du paysage semblent influencer le comportement de prédation du loup, tel que l'utilisation des chemins forestiers afin de faciliter ses déplacements et l'accessibilité à ses proies (James & Stuart-

Smith 2000) ainsi que la profondeur de neige qui augmente la vulnérabilité des proies (Post et al. 1999) et le taux de prédation du loup (Huggard 1993). Nous prédisons que ces caractéristiques, qui augmentent la vulnérabilité des proies, seront recherchées par le loup. Finalement, nous prédisons aussi que le loup recherchera davantage les grandes proies en hiver, alors que le régime alimentaire du loup est dominé par les ongulés comparativement à l'été où il s'avère plus diversifié (Peterson & Ciucci 2003).

## Méthodes

### *Aire d'étude*

Le site d'étude s'étend sur 15 169 km<sup>2</sup> et se centre sur la réserve faunique des Laurentides, Québec, Canada (47° 44' N, 71° 26' W). Il est situé dans le massif laurentien et l'élévation varie entre 30 et 1 170 m. Les précipitations annuelles sont de l'ordre de 900 à 1 600 mm, dont plus de 30 % tombent sous forme de neige (Robitaille & Saucier 1998). La forêt est typiquement boréale et on y retrouve majoritairement des peuplements mixtes de sapin baumier (*Abies balsamea*) et d'épinette blanche (*Picea glauca*) ou encore d'épinette noire (*P. mariana*), de pin gris (*Pinus banksiana*) et de mélèze laricin (*Larix laricina*), accompagnés de bouleau blanc (*Betula papyrifera*) ou de peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*). Le territoire est fortement affecté par les activités humaines puisque 41,9% de sa superficie a été modifiée par l'homme au cours des 40 dernières années. En outre, la densité de chemins forestiers est de 0,21 km/km<sup>2</sup> en moyenne et elle dépasse les 5 km/km<sup>2</sup> dans certains secteurs. Trois routes provinciales pavées traversent également le site d'étude (Figure 1).

La densité de loups gris dans la réserve faunique des Laurentides a été estimée à 0,25 – 0,49 individus/100 km<sup>2</sup> (Jolicoeur 1998). Selon un inventaire aérien datant de 2009, la densité moyenne d'orignaux était de 4,1 individus/10 km<sup>2</sup> (MRNF 2009). On y trouve également une harde isolée de caribous des bois (écotype forestier), dont l'aire de répartition s'étend sur 6 161 km<sup>2</sup> (Figure 1) et qui comptait 84 individus en 2008 (MRNF, données non publiées). Contrairement au loup et à l'orignal, l'écotype forestier du caribou des bois ne fait pas l'objet d'une récolte sportive dans l'aire d'étude, bénéficiant d'un statut

d'espèce vulnérable au Québec et menacée au Canada (COSEPAC 2002; MRNF 2008). On y retrouve également l'ours noir (*Ursus americanus*), un autre prédateur potentiel pour les jeunes ongulés, à une densité approximative de 2,2 individus/10 km<sup>2</sup> (Lamontagne et al. 2006).

#### *Capture et suivi télémétrique des loups et des proies*

Le suivi télémétrique des loups, orignaux et caribous a été réalisé à l'intérieur du même site d'étude et s'est étalé entre 1996 et 2010 selon les espèces. Nous avons récolté des localisations télémétriques aux quatre heures pour 27 loups différents entre 2005 et 2010, totalisant 31 individus-année (Figure 2). Les loups ont été capturés par piégeage entre le début août et la mi-septembre ou avec un filet projeté à partir d'un hélicoptère en février ou mars. Ils ont été munis d'un collier GPS (modèle GPS3300SW, Lotek Wireless Inc., Newmarket, ON) ou GPS-Argos (modèle TGW-4580, Telonics Inc., Mesa, AZ). Nous avons déterminé le sexe des loups et estimé leur âge (louveteau, juvénile ou adulte) à partir de leur masse corporelle.

Nous avons utilisé les repérages télémétriques d'orignaux obtenus dans le site d'étude lors de deux études antérieures. La première étude s'est déroulée entre 1996 et 1999 dans la partie sud de la réserve faunique des Laurentides et elle a porté sur 30 orignaux adultes (3 mâles et 27 femelles) suivis pendant une période d'un an avec des localisations programmées aux quatre heures (Figure 2 ; Dussault et al. 2005). La deuxième étude s'est déroulée entre 2003 et 2006 dans la partie nord de la réserve faunique des Laurentides, et elle s'appuyait sur 47 orignaux adultes (19 mâles et 28 femelles) suivis pendant une période variant entre 1 et 3 ans pour un total de 72 individus-année avec des localisations aux 2 heures (Figure 2 ; Laurian et al. 2008). Le suivi télémétrique des caribous a quant à lui été réalisé entre 2004 et 2010 sur 42 caribous avec des localisations programmées aux 2,5, 3 ou 7 heures, pour un total de 103 individus-année (Figure 2 ; C. Dussault, données non publiées).

### *Catégories d'habitat*

Afin de tenir compte de l'influence de l'habitat sur le déplacement du loup, nous avons considéré des variables relatives au couvert forestier, à la topographie, à la profondeur de neige et aux structures anthropiques. Nous avons utilisé les cartes écoforestières de 1998 à 2009 du ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec (MRNF) pour classifier l'ensemble de l'aire d'étude en 11 catégories d'habitats, soit en ordre décroissant d'importance : Couverts feuillus et mixtes de 20 à 60 ans, Couverts résineux de 20 à 60 ans, Parterres non régénérés (absence de couvert forestier après une perturbation naturelle ou anthropique), Couverts feuillus et mixtes > 60 ans, Couverts résineux > 60 ans, Couverts feuillus et mixte < 20 ans, Lacs et rivières, Dénudés humides (milieux humides non productifs), Couverts résineux < 20 ans, Dénudés secs (milieu ouvert avec lichens) et Autres (sites non forestiers). Nous avons utilisé un modèle numérique d'élévation duquel nous avons calculé une matrice de pentes avec une résolution de 10 m. De plus, nous avons considéré deux types de structures linéaires d'origine anthropique: les chemins forestiers (surface non pavée) et les routes pavées.

Pour la saison hivernale, nous avons élaboré des cartes de profondeur de neige au sol pour l'ensemble de l'aire d'étude à partir de données de couvert nival provenant de 31 stations météorologiques réparties à travers le site d'étude. En utilisant l'ensemble des données de couvert nival disponible, nous avons produit en moyenne quatre cartes de neige par hiver entre 2005 et 2010. Nous avons élaboré des modèles candidats de régressions linéaires multiples afin de prédire l'épaisseur de la couche nivale aux stations météorologiques en utilisant l'altitude, la latitude, la longitude et leurs formes quadratiques et avons déterminé le meilleur modèle selon le critère d'information d'Akaike pour les petits échantillons ( $AIC_C$ ; Hurvich & Tsai 1989). Lorsque deux modèles recevaient un support équivalent (i.e.  $\Delta AIC_C < 2$ ), nous avons calculé un modèle moyen (*lib. model averaging*; Burnham & Anderson 2001). La qualité de l'ajustement de nos modèles suggère que les cartes de neige prédisaient bien la profondeur de neige au sol tel que démontré par un  $R^2$  ajusté élevé entre les valeurs observées et les valeurs prédites ( $0,77 \pm 0,11$  (écart-type)).

### *Estimation de la probabilité d'occurrence des proies*

Afin de déterminer l'influence des grandes proies sur le déplacement du loup, nous avons utilisé deux informations : la probabilité d'occurrence relative et un indice de densité. La probabilité d'occurrence relative des proies a été cartographiée sur des couches matricielles (lib. *rasters*) d'une résolution de 10 m en appliquant les équations obtenues par les fonctions de sélection des ressources (RSF; Manly et al. 2002) basées sur les localisations télémétriques d'orignaux et de caribous. Pour chaque espèce de proie, nous avons réalisé une RSF pour chaque période annuelle caractéristique du comportement de l'espèce. Nous avons utilisé les périodes suivantes pour le caribou (Courtois 2003): le printemps (15 avril au 20 mai), la mise bas (21 mai au 20 juin), l'été (21 juin au 14 septembre), le rut (15 septembre au 31 octobre) et l'hiver (1 novembre au 14 avril) ; et les périodes suivantes pour l'orignal (Laurian et al. sous presse): le printemps (1 mai au 15 juin), l'été (16 juin au 31 août), l'automne (1 septembre au 31 octobre) et l'hiver (1 novembre au 30 avril). Nous avons utilisé des modèles de RSF complets comprenant les mêmes catégories d'habitats que celles utilisées pour le loup, l'altitude, la pente ainsi que la distance aux chemins forestiers et aux routes pavées. Les distances aux chemins forestiers et aux routes pavées ont été tronquées à 750 et 1250 m respectivement, distances où l'influence de ces structures sur le comportement du caribou et de l'orignal semblent s'atténuer rapidement au sein de l'aire d'étude (Laurian et al. 2008; Leblond et al. 2011). Nous avons aussi utilisé la distance minimale (tronquée à 500 m) entre chaque localisation et la bordure entre un habitat riche en couverts (les couverts résineux, feuillus et mixtes > 20 ans) et un habitat riche en nourriture (les couverts feuillus et mixtes < 20 ans), puisque cet écotone est important dans la sélection d'habitat de l'orignal (Dussault et al. 2005). Nous avons ensuite utilisé la validation croisée (lib. *k-fold cross validation*) pour évaluer le pouvoir prédictif des modèles de RSF pour chacune des proies (Boyce et al. 2002). Pour chaque période, nous avons utilisé 80% des données pour calculer le modèle de RSF et le 20% restant afin d'en tester le pouvoir prédictif ; cette procédure a été répétée dix fois et les valeurs observées ont été comparées aux valeurs prédites par le modèle. Un coefficient de

corrélation de Spearman ( $r_s$ ) élevé indique un pouvoir prédictif élevé du modèle (Johnson & Gillingham 2008; Tableau 1).

L'indice de densité d'orignaux a été estimé à partir des inventaires aériens réalisés par le MRNF à l'hiver 2009 dans 65 parcelles de 60 km<sup>2</sup> distribuées dans la réserve faunique des Laurentides. Nous avons assumé que la densité des orignaux variait peu entre les saisons et les années et donc que la densité des orignaux observés lors de l'inventaire était représentative de la densité sur le territoire pour la période à l'étude. Les orignaux présents à l'intérieur de chaque parcelle d'inventaire ont été dénombrés et la valeur de densité a été attribuée au centroïde de chaque parcelle. Nous avons généré une carte de densité d'orignaux d'une résolution de 500 m pour l'ensemble de l'aire d'étude par la méthode du krigeage avec l'outil Geostatistical Wizard de ArcGIS 9.3 (ESRI, Redlands, CA, USA). L'indice de densité d'orignaux a été obtenu en standardisant les valeurs obtenues sur la carte entre 0 et 1.

L'indice de densité de caribous a été calculé à l'aide des localisations télémétriques obtenues entre 2004 et 2010 sur près du tiers de la population de caribou dans Charlevoix. Nous avons d'abord calculé les domaines vitaux périodiques (MCP 100%) de chaque individu. L'indice de densité relative de caribous a été déterminé par période en calculant, pour chacune des cellules de 500 x 500 m couvrant l'aire d'étude, le nombre de domaines vitaux individuels qui chevauchaient la cellule. Puisque le loup était susceptible de retrouver des caribous un peu partout au sein de l'aire de répartition de cette proie, et que nous n'avons pas suivi tous les individus de la population, nous avons attribué la valeur minimale de l'indice de densité de caribous pour chaque période aux parties de l'aire de répartition du caribou où aucun domaine vital n'était observé. Les valeurs de l'indice de densité de caribous ont été standardisées entre 0 et 1 en considérant l'ensemble des périodes, ainsi que le nombre d'individus suivis et le nombre maximal de superpositions par période.

### *Analyse des données*

Nous avons effectué les analyses selon trois périodes caractéristiques du cycle vital du loup qui se différencient par un changement de comportement : tanière, rendez-vous et nomade (Mech & Boitani 2003; Houle et al. 2010). Nous avons déterminé les dates de début et de fin de chaque période en effectuant un examen visuel du graphique de la distance de chaque loup relativement à son point de capture (Courbin et al. 2009). Nous avons ensuite établi le début et la fin de chacune des périodes en calculant les dates moyennes pour l'ensemble des loups suivis : du 29 avril au 8 juillet pour la période tanière, du 9 juillet au 23 octobre pour la période rendez-vous et du 24 octobre au 28 avril pour la période nomade. Puisque le comportement du loup est susceptible de varier au cours de la journée (Hebblewhite & Merrill 2008), nous avons aussi considéré des périodes journalières (jour, nuit, aube-crêpuscule). Nous avons utilisé les heures de lever et de coucher du soleil (CNRC 2011) afin de déterminer si les localisations télémétriques se retrouvaient dans la période du jour ou de la nuit. Un déplacement (i.e. ligne joignant deux localisations) débutant dans la période du jour et se terminant dans la période de la nuit (et vice-versa) a été catégorisé comme appartenant à la période aube-crêpuscule.

Puisque nous étions intéressés par le comportement de recherche d'une proie par les loups, nous avons retiré les localisations des louveteaux et n'utilisé que les localisations télémétriques des loups juvéniles et adultes. Nous avons également retiré les localisations des femelles alpha pour la période tanière en observant leur taux de déplacement qui chutait considérablement durant cette période.

### *Identification des variables influençant le déplacement du loup*

Nous avons utilisé une fonction de sélection des trajectoires (lib. *Step Selection Function*, ci-après SSF; Fortin et al. 2005) afin de déterminer les caractéristiques du paysage influençant les déplacements du loup par période annuelle et journalière. Cette analyse se base sur le pas, i.e. une ligne droite reliant deux localisations successives, qui représente une estimation du déplacement réel de l'animal. Dans cette analyse, chaque pas observé est comparé à dix pas aléatoires qui ont pour origine le même point de départ, mais

qui ont une longueur et une orientation différentes. La longueur et l'angle de rotation des pas témoins ont été tirés aléatoirement dans la distribution de fréquence des pas observés des autres loups durant la même période (Leblond et al. 2010). Chaque pas observé et ses dix pas aléatoires ont été regroupés en strate (Fortin et al. 2005).

Sous chaque pas observé et aléatoire, nous avons calculé la proportion des différentes catégories d'habitat et la valeur moyenne pondérée de profondeur de neige. Nous avons décrit la topographie le long des pas à l'aide de l'écart-type de la moyenne pondérée de l'élévation, la pente moyenne ascendante et la pente moyenne descendante. Pour déterminer l'effet des chemins forestiers et des routes pavées sur les déplacements du loup, nous avons mesuré la distance moyenne des pas observés et aléatoires à ces structures. Nous avons distribué des points à intervalles réguliers de 10 m le long de chaque pas et, pour chaque point, nous avons déterminé la distance minimale à chacun des deux types de structure linéaire pour ensuite calculer les distances moyennes par pas. La disponibilité des routes pavées étant très faible dans l'aire d'étude, les distances moyennes obtenues étaient parfois très élevées. Nous avons donc utilisé une distance déclinante (lib. *decay distance*; voir Nielsen et al. 2009) sous la forme  $e^{-\alpha d}$  (Carpenter et al. 2010) qui transforme les distances en des valeurs situées entre 0 et 1, ce qui permet d'atténuer l'effet de cette variable lorsque la distance ( $d$ ) augmente. Nous avons ainsi déterminé que l'effet de la route devait être presque nul (soit en attribuant une valeur de 0,95 sur 1) lorsque le loup se trouvait à une distance à la route correspondant à la longueur moyenne des pas pour chacune des périodes annuelles (2390 m, 2030 m et 1400 m pour les périodes tanière, rendez-vous et nomade respectivement), correspondant à des valeurs  $\alpha$  de 123, 104 et 72.

Les probabilités d'occurrence relatives moyennes de l'orignal et du caribou ont été calculées sous chaque pas et ont été standardisées entre 0 et 1 pour chaque période journalière et chaque période annuelle du loup. L'indice moyen de densité des proies a été calculé dans des zones tampons autour de chaque localisation de départ du pas dont le rayon correspondait à la distance moyenne des pas des loups à chacune période annuelle. Ainsi, le pas observé et les dix pas aléatoires de chaque strate avaient les mêmes valeurs d'indice de densité des proies. Puisque l'aire de répartition du caribou forestier est

restreinte et que la densité de cette espèce est faible dans l'aire d'étude, l'indice de densité a été transformé en variable catégorique à trois niveaux (ABSENCE : pas situés à l'extérieur de l'aire de répartition du caribou ; FAIBLE :  $< 0,3$  ; ÉLEVÉ  $\geq 0,3$ ). Peu de régions présentaient des densités de caribous moyennes ou élevées. Ces dernières étaient très localisées dans le temps et dans l'espace puisque les caribous se maintiennent généralement à une faible densité dans le paysage. Ainsi, un nombre limité de pas de loup ont traversé ces régions, nous contraignant à regrouper les niveaux de densité moyenne et élevée en une seule catégorie.

Les variables indépendantes ont été regroupées en quatre classes : HABITAT, rassemblant les catégories d'habitat, les variables relatives à la topographie et la profondeur moyenne de neige, STRUCTURES LINÉAIRES, regroupant les distances moyennes aux chemins forestiers et aux routes pavées, ORIGINAL, qui rassemblait la probabilité d'occurrence relative (RSF) et l'indice de densité de l'original, et finalement CARIBOU qui regroupait la probabilité d'occurrence relative (RSF) et l'indice de densité de caribous. Nous avons élaboré des modèles candidats en utilisant différentes combinaisons de ces groupes de variables en support à nos hypothèses (Tableau 2). Afin de mettre en évidence une réponse fonctionnelle, les indices de densité d'original et de caribou ont été inclus aux modèles sous forme d'interactions avec la probabilité d'occurrence relative de l'espèce. Ainsi, une interaction significative indiquerait que la recherche d'un habitat propice à une proie dépend de l'abondance locale de cette proie dans le paysage. De plus, afin de considérer l'influence des structures linéaires et de la neige sur le comportement de prédation du loup, nous avons ajouté d'une part, des interactions entre la probabilité d'occurrence relative de l'original et la distance aux chemins forestiers et d'autre part, entre la probabilité d'occurrence relative de l'original ou du caribou et la profondeur de neige, dans les modèles où ces variables étaient présentes. Avant de procéder aux analyses statistiques, nous avons vérifié l'absence de colinéarité entre les variables pour chaque période annuelle et journalière ( $VIF \leq 3,56$  et indice de condition  $\leq 16,62$  ; proc REG, SAS 9.2; SAS Institute, Cary, NC).

Les différents modèles candidats ont été évalués par régression logistique conditionnelle (proc PHREG, SAS 9.2) afin de comparer chaque pas observé aux dix pas aléatoires partageant la même origine. Nous avons utilisé l'individu comme variable de regroupement (ou *cluster*, selon Fortin et al. 2005) considérant que les pas d'un même individu ne sont pas indépendants. Nous avons ordonné les différents modèles selon le critère QIC (*quasi-likelihood under the independence model criterion*; Pan 2001). Celui-ci a été préconisé aux critères d'informations se basant sur la vraisemblance (AIC, Akaike 1974; BIC, Schwarz 1978), puisqu'il est mieux approprié aux régressions logistiques conditionnelles (Craiu et al. 2008). Nous avons utilisé les erreurs types robustes (*sandwich*), tel que suggéré par Fortin et al. (2005).

La robustesse des meilleurs modèles obtenus a été validée avec la méthode de validation croisée (*k-fold cross validation* ; Boyce et al. 2002). Pour chaque période, nous avons utilisé 80% des données pour calculer les modèles et l'autre 20% pour les valider. Chaque pas observé et aléatoire de chaque strate s'est vu attribuer un rang entre 1 et 11, le 11<sup>e</sup> rang étant attribué au pas ayant le logit le plus élevé, i.e. le pas le mieux ajusté au modèle. Nous avons calculé le nombre de pas observés pour chaque rang et avons calculé le coefficient de corrélation entre le rang et le nombre de pas observés dans chaque rang. Ainsi, un coefficient de corrélation de Spearman ( $r_s$ ) élevé indique que les pas observés ont obtenu un classement plus élevé que les pas aléatoires et suggère un bon ajustement du modèle (Leblond et al. 2010).

Toutes les analyses géomatiques ont été réalisées à l'aide du logiciel ArcGIS 9.3 (ESRI, Redlands, CA) tandis que le logiciel SAS 9.2 a été utilisé pour les analyses statistiques.

## **Résultats**

### *Sélection des modèles*

Les meilleurs modèles différaient selon les périodes journalières et annuelles (Tableau 3). Cependant, les meilleurs modèles comprenaient toujours les variables du groupe HABITAT et généralement celles du groupe STRUCTURES LINÉAIRES (Tableau

3). Les variables relatives aux proies expliquaient davantage la sélection de trajectoire du loup lors de la période nomade. Durant cette période, les variables ORIGINAL étaient incluses dans les meilleurs modèles de toutes les périodes journalières tandis que les variables CARIBOU l'étaient dans les périodes nuit et aube-crêpuscule. Pour les autres périodes annuelles, les variables CARIBOU étaient incluses dans le meilleur modèle pour l'aube-crêpuscule de la période tanière et les variables ORIGINAL n'étaient retenues que dans le meilleur modèle de nuit de la période rendez-vous. Les modèles les plus parcimonieux étaient généralement bien ajustés aux données ( $r_s \geq 0.59$ , Tableau 3).

L'effet de certaines variables semblait différer entre les périodes journalières d'une même période annuelle ainsi qu'entre les périodes annuelles (Tableaux 4, 5 et 6). Cependant, les loups ont la plupart du temps évité les secteurs présentant une topographie accidentée et de fortes pentes. De plus, les loups se tenaient loin des routes pavées lors de leurs déplacements (Tableaux 4, 5 et 6).

#### *Différences entre les périodes annuelles*

Pendant la période tanière, les loups se déplaçaient dans des habitats propices au caribou pendant la période aube-crêpuscule (Tableau 4). Cependant, ce comportement semble être davantage exécuté à l'extérieur de l'aire de répartition du caribou. Dans les secteurs où la densité de caribous était faible ou élevée, les habitats propices aux caribous avaient peu ou pas d'influence sur le déplacement du loup (Figure 3a). Au cours de la période rendez-vous, les déplacements des loups n'étaient pas influencés par les variables CARIBOU. Cependant, durant la nuit, les loups recherchaient davantage les habitats propices à l'original lorsque la densité locale d'originaux était élevée (Tableau 5; Figure 3b).

L'influence des proies sur le comportement des loups était plus prononcée durant la période nomade (Tableau 6), bien que leur influence variait selon les périodes de la journée. Durant le jour, les loups ont sélectionné les habitats favorables à l'original lors de leurs déplacements et cette sélection augmentait lorsque la densité d'originaux augmentait (Tableau 6; Figure 3c). Durant la période aube-crêpuscule, les loups recherchaient les habitats propices au caribou lors de leurs déplacements, mais ce comportement ne variait

pas selon la densité de caribous (Tableau 6). Toutefois, durant la nuit, les loups recherchaient davantage les habitats propices au caribou dans les secteurs où la densité de caribous était élevée (Figure 3d).

La profondeur de neige influençait également la sélection des trajectoires par les loups qui se déplaçaient davantage là où le couvert nival était plus élevé durant le jour et à l'aube-crêpuscule (Tableau 6). La nuit, les loups sélectionnaient des trajectoires où la neige était moins profonde, mais cette tendance s'inversait dans les secteurs où l'habitat devenait fortement propice à l'orignal (Figure 3e). Les chemins forestiers étaient globalement évités le jour et sélectionnés la nuit par les loups lors de leurs déplacements. Cependant, les loups sélectionnaient davantage les chemins forestiers lorsqu'ils se déplaçaient dans des habitats favorables à l'orignal durant les périodes du jour et de l'aube-crêpuscule (Tableau 6; Figure 3f).

## **Discussion**

L'objectif de cette étude était de déterminer l'influence de la disponibilité locale des proies (orignal et caribou) sur les déplacements d'un prédateur (loup) dans un système avec plusieurs proies et en présence de compétition apparente, en tenant compte des autres caractéristiques de l'habitat susceptibles d'influencer le prédateur. Nous observons un changement dans les variables qui influencent le déplacement du loup entre les périodes annuelles (Courbin et al. 2009; Houle et al. 2010) et nos résultats suggèrent que ces changements sont intimement liés à la composition du régime alimentaire du loup (Messier & Crête 1985; Fuller 1989). En effet, alors que les proies ont peu d'influence sur le déplacement du loup au cours des périodes tanière et rendez-vous, nous notons une influence beaucoup plus marquée de la disponibilité des grandes proies ongulées lors de la période nomade, période durant laquelle celles-ci dominent le régime alimentaire du loup (Peterson & Ciucci 2003). Ainsi, dans l'optique de déterminer l'influence des proies sur le déplacement du loup, nous nous concentrerons davantage à l'interprétation des résultats obtenus au cours de la période nomade.

Les déplacements du loup au cours de la période nomade suggèrent différentes stratégies de quête alimentaire: la recherche des ressources de la proie (Flaxman & Lou 2009), la recherche des densités élevées de proies (Stephens & Krebs 1986) et la recherche des habitats où la proie est plus vulnérable (Laundré et al. 2009). Ces trois stratégies de quête alimentaire sont souvent présentées comme hypothèses alternatives pour expliquer le comportement de quête alimentaire d'un prédateur. Toutefois, nos résultats suggèrent que ce comportement est possiblement plus complexe et fait intervenir plus d'une stratégie chez une même espèce au cours d'une même période annuelle. En effet, la stratégie de quête alimentaire qui maximise l'apport d'énergie et minimise celle dépensée lors de la recherche, la poursuite, la capture et la manipulation des proies est susceptible de varier dans le temps, l'espace et selon les proies disponibles. Les loups sélectionnent donc, selon les périodes journalières, différentes caractéristiques de l'habitat ainsi que différentes informations relatives à la disponibilité de leurs proies pour se déplacer dans le paysage. En plus de sélectionner les habitats propices pour ses proies, nos résultats montrent que cette sélection s'intensifie lorsque la densité de proie est plus élevée ou lorsque les conditions rencontrées rendent la proie plus vulnérable (effet de la neige) ou facilitent le déplacement du loup (effet des chemins).

La vulnérabilité de la proie semble influencer le déplacement du loup à deux niveaux. Dans un premier temps, le loup recherche les caractéristiques de l'habitat qui maximisent son succès de chasse. Bien que le loup semble généralement s'éloigner des chemins forestiers durant le jour, il s'en approche lorsque l'habitat devient favorable à l'orignal (Tableau 4 ; Figure 3c). Il a déjà été constaté que le loup utilise les structures linéaires anthropiques lorsque celles-ci sont peu fréquentées par l'homme (James & Stuart-Smith 2000; Whittington et al. 2005). L'utilisation des structures linéaires augmente l'efficacité de la prédation du loup en facilitant ses déplacements sur le territoire, lui permettant de couvrir de plus grandes distances et augmentant son accès aux habitats des proies (James & Stuart-Smith 2000). La profondeur de neige est une autre caractéristique de l'habitat qui influence la vulnérabilité des proies, et par le fait même la sélection de trajectoire du loup. Au cours des périodes de la nuit et de l'aube-crêpuscule, le loup

recherche davantage les grandes profondeurs de neige lorsqu'il se déplace dans les habitats propices à l'orignal (Tableau 6; Figure 3e). La neige profonde est reconnue pour réduire la distance de poursuite nécessaire au loup pour capturer un orignal (Kunkel et al. 2004; Wikenros et al. 2009). Un couvert nival important augmente donc la vulnérabilité de l'orignal et par le fait même le taux de prédation du loup sur l'orignal (Peterson & Allen 1974).

Dans un deuxième temps, le loup oriente sa recherche sur une proie différente selon la période journalière. En effet, le loup recherche les habitats propices à l'orignal le jour, mais recentre ses efforts de chasse sur le caribou durant l'aube-crêpuscule ou la nuit, dans les secteurs où la densité de cette espèce est relativement élevée. Ce comportement pourrait s'expliquer par la différence de vulnérabilité de l'orignal et du caribou entre le jour et la nuit, en lien avec leurs stratégies comportementales anti-prédatrices. Ainsi, alors que l'orignal compte sur sa taille corporelle et son agressivité pour affronter le loup (Mech & Peterson 2003), le caribou se regroupe en hiver (Darby & Pruitt 1984) dans des milieux assez ouverts (Charbonneau 2011), ce qui lui permet d'améliorer la détection des prédateurs et de profiter d'un effet de dilution (Dehn 1990). Nous émettons l'hypothèse qu'en présence d'un couvert nival important, l'orignal devient plus vulnérable que le caribou de jour. En effet, contrairement au loup et au caribou pour lesquels la distribution de masse au sol ( $\text{g}/\text{cm}^2$ ) est comparable, l'orignal aura tendance à s'enfoncer davantage dans la neige (Telfer & Kelsall 1984), limitant sa capacité de déplacement et par le fait même la probabilité d'échapper à son prédateur. En ce sens, Post et al. (1999) ont démontré une augmentation du succès de chasse de l'orignal par loup ainsi qu'une augmentation du taux de prédation par meute de loup au cours des hivers plus neigeux. Cependant, au cours de la nuit et de l'aube-crêpuscule, le caribou semble devenir une proie plus intéressante pour le loup. En raison de sa petite stature, le caribou devrait être une proie plus vulnérable pour le loup, mais celui-ci ne le recherche que durant les périodes quotidiennes où la visibilité est moindre. Nous émettons l'hypothèse que la capacité de détection des prédateurs par le caribou diminue avec l'obscurité et que le loup peut ainsi s'approcher plus

facilement des caribous sans être détecté, augmentant la vulnérabilité du caribou à ces périodes.

La vulnérabilité des proies apparaît donc comme le principal facteur qui module le comportement de chasse du loup. Dans les secteurs où c'est possible, le loup peut alterner entre un comportement de chasse orienté vers l'orignal ou vers le caribou, selon la période journalière et selon les conditions locales, ce qui ultimement optimise sa probabilité d'abattre une proie ongulée.

Selon le comportement observé, le loup semble aussi adopter d'autres stratégies de quêtes alimentaires. En effet, nos résultats indiquent que la densité de proies influence les déplacements du loup, qui recherche davantage les habitats propices à une espèce dans les secteurs où sa densité augmente. Une telle réponse comportementale à une variation de disponibilité des ressources est caractéristique d'une réponse fonctionnelle (Myysterud & Ims 1998). Le jour, le loup recherche les habitats propices à l'orignal, surtout dans les secteurs où la densité d'originaux est élevée (Figure 3c). La nuit, le caribou n'a que peu ou pas d'influence sur le déplacement du loup, sauf dans les secteurs où sa densité est élevée; dans ces secteurs, le loup recherche les habitats propices au caribou (Figure 3d). Ainsi, le loup concentre ses efforts de chasse dans les secteurs où la probabilité de retrouver une proie est la plus élevée.

Nos résultats suggèrent que le loup utilise également la stratégie de la recherche des ressources de ses proies. Ainsi, au cours de la période nomade, le loup recherche les habitats propices au caribou à l'aube-crêpuscule et les habitats propices à l'orignal le jour. En effet, le loup recherche alors les probabilités d'occurrence relative élevées de l'orignal ou du caribou. La probabilité d'occurrence relative de l'orignal ou du caribou identifie les caractéristiques de l'habitat qui sont favorables à ces espèces, entre autres les habitats leur procurant nourriture et abri (Dussault et al. 2005; Briand et al. 2009). Bien que cette stratégie de quête alimentaire soit peu documentée, plusieurs études ont observé une sélection d'habitat du loup pour des milieux reconnus pour être fortement utilisés par ses proies (e.g. Seip 1992; Kuzyk et al. 2004; Houle et al. 2010).

*Implications pour la conservation du caribou forestier*

Au cours de la période tanière, lors de l'aube-crêpuscule, nos résultats suggèrent que le loup recherche les habitats propices au caribou lorsque la densité de caribous est faible ou nulle, et qu'il évite les habitats favorables au caribou lorsque sa densité est élevée (Tableau 4 ; Figure 3a). Cette période annuelle inclut la mise bas du caribou durant laquelle le caribou utilise des stratégies anti-prédatrices telles la dispersion des individus (*lib. spacing out*) (Bergerud & Page 1987) et la ségrégation spatiale (*lib. spacing away*) avec l'orignal, la principale proie alternative du loup (Courbin et al. 2009; Pinard et al. 2012). Ainsi, le fait que le loup sélectionne moins fortement les habitats propices au caribou dans les secteurs où il est présent dans le paysage peut refléter l'efficacité de la stratégie anti-prédatrice du caribou en période de mise bas. En effet, au sein de notre aire d'étude, le loup semble être un prédateur très marginal des faons du caribou durant cette période (Pinard et al. 2012) et son régime alimentaire se compose davantage de castor et d'orignal (Tremblay et al. 2001).

Cependant, le déclin généralisé observé chez les différentes hardes de caribou forestier (Vors & Boyce 2009) suggère que les stratégies anti-prédatrices exprimées par le caribou ne permettent pas à elles seules d'assurer leur pérennité, particulièrement dans des paysages fortement perturbés où la survie des adultes et des faons est grandement compromise par la prédation (Wittmer et al. 2005, 2007; Pinard et al. 2012). Notre étude démontre qu'au cours de la période nomade, le loup modifie sa stratégie de chasse pour rechercher davantage les habitats propices aux caribous, parfois spécifiquement dans les secteurs où la densité de caribous est élevée. Nos résultats suggèrent que la flexibilité comportementale du loup, qui lui permet d'orienter sa pression de prédation sur une proie moins compétitive, pourrait compromettre la coexistence du caribou et de l'orignal (Holt 1984; Krivan & Sikder 1999) en réduisant l'efficacité de la ségrégation spatiale comme principale stratégie anti-prédatrice du caribou. Finalement, nous croyons que l'existence d'une réponse fonctionnelle dans le comportement de chasse du loup qui recherche plus intensément le caribou lorsque son abondance augmente localement, explique pourquoi il appert difficile pour le caribou de se maintenir à une densité élevée en présence de

l'original. Notre étude offre la première démonstration empirique du mécanisme comportemental sous-jacent à l'hypothèse de compétition apparente qui est largement acceptée (Bergerud & Elliot 1986; Seip 1992; Wittmer et al. 2005) pour expliquer le déclin de l'écotype forestier du caribou des bois dans son aire de répartition.

### **Remerciements**

Cette étude a été financée par le Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec, l'Université du Québec à Rimouski, le Conseil national de la recherche en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG-Découverte octroyée à M.-H. St-Laurent) et le Fonds québécois de recherche sur la nature et les technologies (FQRNT-Partenariat pour l'innovation octroyée à M.-H. St-Laurent et C. Dussault). Nous voulons remercier B. Baillargeon, L. Breton, D. Grenier et R. Lemieux pour la capture des loups. Nous voulons aussi remercier A. Caron et G. Daigle pour leur assistance dans les analyses statistiques. S. Tremblay-Gendron a reçu des bourses d'études graduées du CRSNG et du FQRNT.

## Références

- AKAIKE, H. 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control* AC 19: 716-723.
- BASTILLE-ROUSSEAU, G., D. FORTIN, C. DUSSAULT, R. COURTOIS & J.-P. OUELLET. 2011. Foraging strategies by omnivores: are black bears actively searching for ungulate neonates or are they simply opportunistic predators? *Ecography* 34: 588-596.
- BERGERUD, A.T. & J.P. ELLIOT. 1986. Dynamics of caribou and wolves in northern British Columbia. *Canadian Journal of Zoology* 64: 1515-1529.
- BERGERUD, A.T. & R.E. PAGE. 1987. Displacement and dispersion of parturient caribou at calving as antipredator tactics. *Canadian Journal of Zoology* 65: 1597-1606.
- BOYCE, M.S., P.R. VERNIER, S.E. NIELSEN & F.K.A. SCHMIEGELOW. 2002. Evaluating resource selection functions. *Ecological Modelling* 157: 281-300.
- BRIAND, Y., J.-P. OUELLET, C. DUSSAULT & M.-H. ST-LAURENT. 2009. Fine-scale habitat selection by female forest-dwelling caribou in managed boreal forest: Empirical evidence of a seasonal shift between foraging opportunities and antipredator strategies. *Ecoscience* 16: 330-340.
- BURNHAM, K.P. & D.R. ANDERSON. 2001. Kullback-Leibler information as a basis for strong inference in ecological studies. *Wildlife Research* 28: 111-119.
- CARPENTER, J., C. ALDRIDGE & M.S. BOYCE. 2010. Sage-Grouse Habitat Selection During Winter in Alberta. *Journal of Wildlife Management* 74: 1806-1814.
- CHARBONNEAU, J.-A. 2011. Sélection des milieux ouverts par le caribou forestier de Charlevoix, Québec: Compromis entre risque de prédation et ressources alimentaires. Département de biologie, chimie et géographie, Université du Québec à Rimouski. Mémoire de maîtrise: 98 p.
- CNRC. 2011. Calculatrice des levers et couchers du Soleil. Conseil national de recherche Canada. [en ligne] <http://www.nrc-cnrc.gc.ca/fra/services/iha/levers-couchers.html> (page consultée le 14 juin 2010).
- COSEPAC. 2002. Évaluation et Rapport de situation du COSEPAC sur le caribou des bois (*Rangifer tarandus caribou*) au Canada. Comité sur la situation des espèces en péril au Canada : xii + 112 p.

- COURBIN, N., D. FORTIN, C. DUSSAULT & R. COURTOIS. 2009. Landscape management for woodland caribou: the protection of forest blocks influences wolf-caribou co-occurrence. *Landscape Ecology* 24: 1375-1388.
- COURTOIS, R. 2003. La conservation du caribou forestier dans un contexte de perte d'habitat et de fragmentation du milieu. Département de biologie, chimie et géographie, Université du Québec à Rimouski. Thèse de doctorat: 368 p.
- COURTOIS, R. & J.-P. OUELLET. 2007. Modeling the impact of moose and wolf management on persistence of woodland caribou. *Alces* 43: 13-27.
- CRAIU, R.V., T. DUCHESNE & D. FORTIN. 2008. Inference methods for the conditional logistic regression model with longitudinal data. *Biometrical Journal* 50: 97-109.
- DALE, B.W., L.G. ADAMS & R. T. BOWYER. 1994. Functional response of wolves preying on barren-ground caribou in a multiple-prey ecosystem. *Journal of Animal Ecology* 63: 644-652.
- DARBY, W.R. & W.O. PRUITT JR. 1984. Habitat use, movements and grouping behaviour of Woodland Caribou, *Rangifer tarandus caribou*, in southeastern Manitoba. *Canadian Field-Naturalist* 98: 184-190.
- DECESARE, N.J., M. HEBBLEWHITE, H.S. ROBINSON & M. MUSIANI. 2010. Endangered, apparently: the role of apparent competition in endangered species conservation. *Animal Conservation* 13: 353-362.
- DEHN, M.M. 1990. Vigilance for predators: detection and dilution effects. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 26: 337-342.
- DUSSAULT, C., J.-P. OUELLET, R. COURTOIS, J. HUOT, L. BRETON & H. JOLICOEUR. 2005. Linking moose habitat selection to limiting factors. *Ecography* 28: 619-628.
- FLAXMAN, S.M. & Y. LOU. 2009. Tracking prey or tracking the prey's resource? Mechanisms of movement and optimal habitat selection by predators. *Journal of Theoretical Biology* 256: 187-200.
- FORBES, G.J. & J.B. THEBERGE. 1996. Response by wolves to prey variation in central Ontario. *Canadian Journal of Zoology* 74: 1511-1520.

- FORTIN, D., H.L. BEYER, M.S. BOYCE, D.W. SMITH, T. DUCHESNE & J.S. MAO. 2005. Wolves influence elk movements: Behavior shapes a trophic cascade in Yellowstone National Park. *Ecology* 86: 1320-1330.
- FULLER, T.K. 1989. Population dynamics of wolves in North-central Minnesota. *Wildlife Monographs* 105: 1-41.
- GARROTT, R.A., J.E. BRUGGEMAN, M.S. BECKER, S.T. KALINOWSKI & P.J. WHITE. 2007. Evaluating prey switching in wolf-ungulate systems. *Ecological Applications* 17: 1588-1597.
- HEBBLEWHITE, M. & E.H. MERRILL. 2008. Modelling wildlife-human relationships for social species with mixed-effects resource selection models. *Journal of Applied Ecology* 45: 834-844.
- HOLT, R.D. 1977. Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology* 12: 197-229.
- HOLT, R.D. 1984. Spatial heterogeneity, indirect interactions, and the coexistence of prey species. *American Naturalist* 124: 377-406.
- HOULE, M., D. FORTIN, C. DUSSAULT, R. COURTOIS & J.-P. OUELLET. 2010. Cumulative effect of logging activities on habitat selection by gray wolf (*Canis lupus*) in boreal forest. *Landscape Ecology* 25: 419-433.
- HUGGARD, D.J. 1993. Effect of snow depth on predation and scavenging by gray wolves. *Journal of Wildlife Management* 57: 382-388.
- HURVICH, C.M. & C.L. TSAI. 1989. Regression and time-series model selection in small samples. *Biometrika* 76: 297-307.
- JAMES, A.R.C. & A.K. STUART-SMITH. 2000. Distribution of caribou and wolves in relation to linear corridors. *Journal of Wildlife Management* 64: 154-159.
- JAMES, A.R.C., S. BOUTIN, D.M. HEBERT & A.B. RIPPIN. 2004. Spatial separation of caribou from moose and its relation to predation by wolves. *Journal of Wildlife Management* 68: 799-809.

- JOHNSON, C.J. & M.P. GILLINGHAM. 2008. Sensitivity of species-distribution models to error, bias, and model design: An application to resource selection functions for woodland caribou. *Ecological Modelling* 213: 143-155.
- JOLICOEUR, H. 1998. Le loup du massif du lac Jacques-Cartier. Ministère de l'Environnement et de la Faune : 149 p.
- KRIVAN, V. & A. SIKDER. 1999. Optimal foraging and predator-prey dynamics, II. *Theoretical Population Biology* 55: 111-126.
- KUNKEL, K.E., D.H. PLETSCHER, D.K. BOYD, R.R. REAM & M.W. FAIRCHILD. 2004. Factors correlated with foraging behavior of wolves in and near Glacier National Park, Montana. *Journal of Wildlife Management* 68: 167-178.
- KUZYK, G.W., J. KNETEMAN & K.A. SCHMIEGELOW. 2004. Winter habitat use by wolves, *Canis lupus*, in relation to forest harvesting in west-central Alberta. *Canadian Field-Naturalist* 118: 368-375.
- LAMONTAGNE, G., H. JOLICOEUR & S. LEFORT. 2006. Plan de gestion de l'ours noir, 2006-2012. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction du développement de la faune, Québec: 487 p.
- LARIVIÈRE, S., H. JOLICOEUR & M. CRÊTE. 2000. Status and conservation of the gray wolf (*Canis lupus*) in wildlife reserves of Quebec. *Biological Conservation* 94: 143-151.
- LAUNDRÉ, J.W., L. HERNÁNDEZ & K.B. ALTENDORF. 2001. Wolves, elk, and bison: reestablishing the "landscape of fear" in Yellowstone National Park, U.S.A. *Canadian Journal of Zoology* 79: 1401-1409.
- LAUNDRÉ, J.W., J.M.M. CALDERAS & L. HERNÁNDEZ. 2009. Foraging in the landscape of fear, the predator's dilemma: Where should I hunt? *Open Ecology Journal* 2: 1-6.
- LAURIAN, C., C. DUSSAULT, J.-P. OUELLET, R. COURTOIS, M. POULIN & L. BRETON. 2008. Behavior of moose relative to a road network. *Journal of Wildlife Management* 72: 1550-1557.
- LAURIAN, C., C. DUSSAULT, J.-P. OUELLET, R. COURTOIS & M. POULIN. sous presse. Interactions between a large herbivore and a road network. *Ecoscience*.

- LEBLOND, M., C. DUSSAULT & J.-P. OUELLET. 2010. What drives fine-scale movements of large herbivores? A case study using moose. *Ecography* 33: 1102-1112.
- LEBLOND, M., J. FRAIR, D. FORTIN, C. DUSSAULT, J.-P. OUELLET & R. COURTOIS. 2011. Assessing the influence of resource covariates at multiple spatial scales: an application to forest-dwelling caribou faced with intensive human activity. *Landscape Ecology* 26: 1433-1446.
- 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: 25-34.
- LIMA, S.L. 2002. Putting predators back into behavioral predator-prey interactions. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 70-75.
- LIMA, S.L. & L.M. DILL. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation - A review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68: 619-640.
- MACARTHUR, R.H. & E.R. PIANKA. 1966. On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist* 100: 603-609.
- MANLY, B.F.J., L.L. McDONALD, D.L. THOMAS, T.L. McDONALD & W.P. ERICKSON. 2002. Resource selection by animals: Statistical design and analysis for field studies. Kluwer Academic: 221 p.
- MECH, L.D. & L. BOITANI. 2003. Wolf social ecology. *Wolves: Behavior, ecology, and conservation* (L.D. Mech & L. Boitani, eds.). University of Chicago Press: 1-34.
- MECH, L.D. & R.O. PETERSON 2003. Wolf-prey relations. *Wolves: Behavior, ecology, and conservation* (L.D. Mech & L. Boitani, eds.). University of Chicago Press: 131-160.
- MESSIER, F. 1994. Ungulate population-models with predation - A case study with the north-american moose. *Ecology* 75: 478-488.
- MESSIER, F. & M. CRÊTE. 1985. Moose-wolf dynamics and the natural regulation of moose populations. *Oecologia* 65: 503-512.
- MRNF. 2008. Liste des espèces menacées ou vulnérables au Québec. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune. [en ligne] <http://www3.mrnf.gouv.qc.ca/faune/especes/menacees/fiche.asp?noEsp=53> (page consultée le 27 octobre 2011).

- MRNF. 2009. Inventaires aériens d'originaux dans les réserves fauniques des Laurentides et de Portneuf. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune. [en ligne] <http://www.mrnf.gouv.qc.ca/capitale-nationale/originaux.jsp> (page consultée le 8 octobre 2011).
- MYSTERUD, A. & R.A. IMS. 1998. Functional responses in habitat use: Availability influences relative use in trade-off situations. *Ecology* 79: 1435-1441.
- NIELSEN, S.E., J. CRANSTON & G.B. STENHOUSE. 2009. Identification of priority areas for grizzly bear conservation and recovery in Alberta, Canada. *Journal of Conservation Planning* 5: 38-60.
- PAN, W. 2001. Akaike's information criterion in generalized estimating equations. *Biometrics* 57: 120-125.
- PANZACCHI, M., J.D.C. LINNELL, M. ODDEN, J. ODDEN & R. ANDERSEN. 2009. Habitat and roe deer fawn vulnerability to red fox predation. *Journal of Animal Ecology* 78: 1124-1133.
- PETERSON, R.O. & D.L. ALLEN. 1974. Snow condition as a parameter in moose-wolf relationships. *Naturaliste canadien* 101: 481-492.
- PETERSON, R.O. & P. CIUCCI. 2003. The wolf as a carnivore. *Wolves: Behavior, ecology, and conservation* (L.D. Mech & L. Boitani, eds.). University of Chicago Press: 104-130.
- PINARD, V., C. DUSSAULT, J.-P. OUELLET, D. FORTIN & R. COURTOIS. 2012. Calving rate, calf survival rate, and habitat selection of forest-dwelling caribou in a highly managed landscape. *Journal of Wildlife Management* 76: 189-199.
- POST, E., R.O. PETERSON, N.C. STENSETH & B.E. MCLAREN. 1999. Ecosystem consequences of wolf behavioural response to climate. *Nature* 401: 905-907.
- SCHWARZ, G. 1978. Estimating the dimension of a model. *The Annals of Statistics* 6: 461-464.
- SEIP, D.R. 1991. Predation and caribou populations. *Rangifer Special Issue No.7*: 46-52.

- SEIP, D.R. 1992. Factors limiting woodland caribou populations and their interrelationships with wolves and moose in southeastern British Columbia. *Canadian Journal of Zoology* 70: 1494-1503.
- SIH, A., P. CROWLEY, M. MCPEEK, J. PETRANKA & K. STROHMEIER. 1985. Predation, competition, and prey communities: A review of field experiments. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 269-311.
- STEPHENS, D.W. & J.R. KREBS. 1986. *Foraging theory*. Princeton University Press: 247 p.
- TELFER, E.S. & J.P. KELSALL. 1984. Adaptation of some large North American mammals for survival in snow. *Ecology* 65: 1828-1934.
- TREMBLAY, J.-P., H. JOLICOEUR & R. LEMIEUX. 2001. Summer food habit of gray wolves in the boreal forest of the lac Jacques-Cartier highlands, Québec. *Alces* 37: 1-12.
- VORS, L.S. & M.S. BOYCE. 2009. Global declines of caribou and reindeer. *Global Change Biology* 15: 2626-2633.
- WHITTINGTON, J., C.C. ST CLAIR & G. MERCER. 2005. Spatial responses of wolves to roads and trails in mountain valleys. *Ecological Applications* 15: 543-553.
- WIKENROS, C., H. SAND, P. WABAKKEN, O. LIBERG & H.C. PEDERSEN. 2009. Wolf predation on moose and roe deer: chase distances and outcome of encounters. *Acta Theriologica* 54: 207-218.
- WITTMER, H.U., A.R.E. SINCLAIR & B.N. MCLELLAN. 2005. The role of predation in the decline and extirpation of woodland caribou. *Oecologia* 144: 257-267.
- WITTMER, H.U., B.N. MCLELLAN, R. SERROUYA & C.D. APPS. 2007. Changes in landscape composition influence the decline of a threatened woodland caribou population. *Journal of Animal Ecology* 76: 568-579.

**Tableau 1.** Résultats de la validation des fonctions de sélection des ressources (RSF) de l'orignal et du caribou utilisées pour créer des cartes de probabilité d'occurrence relative. La validation a été réalisée par la méthode « K-fold cross validation ».  $r_s$  = coefficient de corrélation de Spearman moyen  $\pm$  écart-type (dix itérations).

Espèce	Période	$r_s$
Caribou	Printemps	0,931 $\pm$ 0,014
	Mise bas	0,977 $\pm$ 0,012
	Été	0,927 $\pm$ 0,032
	Rut	0,973 $\pm$ 0,008
	Hiver	0,977 $\pm$ 0,004
Orignal	Printemps	0,933 $\pm$ 0,054
	Été	0,958 $\pm$ 0,009
	Automne	0,961 $\pm$ 0,017
	Hiver	0,942 $\pm$ 0,023

**Tableau 2.** Description des modèles candidats utilisés pour expliquer la sélection de trajectoire par le loup. Le groupe HABITAT comprend les variables relatives au couvert forestier, à la topographie et à la neige (période nomade seulement). Le groupe STRUCTURES LINÉAIRES comprend les distances moyennes aux chemins forestiers et aux routes pavées. Les groupes ORIGINAL et CARIBOU contiennent la probabilité d'occurrence relative de l'espèce d'ongulé concernée ainsi que l'interaction de cette variable avec l'indice de densité de l'espèce.

Modèle	Groupe de variables
1	HABITAT
2	HABITAT + STRUCTURES LINÉAIRES
3	ORIGINAL
4	CARIBOU
5	ORIGINAL + CARIBOU
6	HABITAT + ORIGINAL
7	HABITAT + CARIBOU
8	HABITAT + ORIGINAL + CARIBOU
9	HABITAT + STRUCTURES LINÉAIRES + ORIGINAL
10	HABITAT + STRUCTURES LINÉAIRES + CARIBOU
11	HABITAT + STRUCTURES LINÉAIRES + ORIGINAL + CARIBOU

**Tableau 3.** Résultats de la sélection de modèle pour la sélection de trajectoire par le loup, par période annuelle et journalière.  $\Delta$  QIC = différence entre les valeurs du critère d'information QIC (*quasi-likelihood under the independence model criterion*) de chaque modèle et du meilleur modèle.  $n$  = nombre de strates analysées.  $\omega$  = poids d'Akaike.  $r_s$  = coefficient de corrélation de Spearman moyen  $\pm$  écart-type (dix itérations).

Période annuelle	Période journalière	$n$	Modèle <sup>a</sup>	$\Delta$ QIC	$\omega$	$r_s$
<b>Tanière</b>	Jour	2120	2	0	0,83	0,59 $\pm$ 0,18
			1	3,84	0,12	
			10	6,52	0,03	
	Nuit	1240	2	0	0,37	0,62 $\pm$ 0,08
			9	1,04	0,22	
			10	1,72	0,16	
	Aube-Crépuscule	1658	10	0	0,67	0,79 $\pm$ 0,06
			11	2,44	0,20	
			7	3,58	0,11	
<b>Rendez-vous</b>	Jour	3261	1	0	0,43	0,70 $\pm$ 0,16
			2	0,95	0,27	
			9	1,07	0,25	
	Nuit	3666	9	0	0,57	0,81 $\pm$ 0,11
			2	1,55	0,26	
			11	3,85	0,08	
	Aube-Crépuscule	3360	2	0	0,95	0,70 $\pm$ 0,11
			10	7,14	0,03	
			1	8,51	0,01	
<b>Nomade</b>	Jour	4686	9	0	0,95	0,91 $\pm$ 0,08
			11	5,74	0,05	
			2	28,07	0,00	
	Nuit	5314	11	0	0,80	0,80 $\pm$ 0,11
			9	9,97	0,14	
			10	23,09	0,05	
	Aube-Crépuscule	4860	11	0	0,99	0,86 $\pm$ 0,07
			9	3,55	0,01	
			10	5,41	0,00	

<sup>a</sup>Les modèles sont décrit dans le Tableau 2

**Tableau 4.** Estimations des paramètres des meilleurs modèles de sélection de trajectoire du loup pour la période tanière. Le coefficient de chaque variable est présenté avec son intervalle de confiance à 95%. Les coefficients pour lesquels l'intervalle de confiance n'inclut pas zéro sont présentés en gras.

Variable	Période journalière		
	Jour modèle 2 <sup>a</sup>	Nuit modèle 2	Aube- Crépuscule modèle 10
Autres	<b>-19,41</b> [-32,72 : -6,10]	0,73 [-1,98 : 3,44]	<b>-1,38</b> [-2,51 : -0,25]
Dénudés humides	0,07 [-0,44 : 0,58]	<b>0,63</b> [0,19 : 1,06]	0,24 [-0,27 : 0,74]
Dénudés secs	-1,36 [-2,74 : 0,02]	0,25 [-0,98 : 1,48]	-1,15 [-2,32 : 0,01]
Lacs et rivières	<b>-1,07</b> [-1,60 : -0,55]	-0,35 [-0,10 : 0,30]	<b>-0,84</b> [-1,60 : -0,08]
Couverts feuillus et mixtes < 20 ans	0,18 [-0,24 : 0,60]	<b>0,61</b> [0,21 : 1,01]	0,34 [-0,04 : 0,72]
Couverts feuillus et mixtes de 20 à 60 ans	0,24 [-0,26 : 0,75]	0,05 [-0,49 : 0,58]	-0,27 [-0,76 : 0,23]
Couverts feuillus et mixtes > 60 ans	<b>0,34</b> [0,03 : 0,66]	0,13 [-0,37 : 0,63]	-0,27 [-0,89 : 0,34]
Parterres non régénérés	-0,08 [-0,32 : 0,17]	-0,01 [-0,39 : 0,38]	-0,16 [-0,68 : 0,36]
Couverts résineux < 20 ans	0,10 [-0,31 : 0,52]	0,47 [-0,14 : 1,08]	0,24 [-0,60 : 1,08]
Couverts résineux > 60 ans	0,07 [-0,30 : 0,30]	<b>0,61</b> [0,05 : 1,17]	0,23 [-0,14 : 0,60]
Écart-type de l'altitude (en m) <sup>b</sup>	-6,26 [-12,97 : 0,45]	<b>-18,34</b> [-30,26 : -6,41]	-10,12 [-23,31 : 3,07]
Moyenne de la pente ascendante (en degrés) <sup>b</sup>	-1,46 [-3,00 : 0,06]	-0,77 [-2,68 : 1,13]	<b>-3,05</b> [-5,34 : -0,75]
Moyenne de la pente descendante (en degrés) <sup>b</sup>	<b>-2,86</b> [-5,31 : -0,40]	-1,81 [-4,35 : 0,72]	-0,68 [-3,00 : 1,65]
Distance d'un chemin forestier (en km)	0,06 [-0,22 : 0,34]	0,07 [-0,33 : 0,47]	-0,29 [-0,70 : 0,11]
Distance modifiée d'une route pavée	<b>1,65</b> [0,21 : 3,09]	<b>1,46</b> [0,25 : 2,66]	<b>1,36</b> [0,17 : 2,55]
Probabilité d'occurrence relative de l'original (PO)	-	-	-
PO × indice de densité d'originaux	-	-	-
Probabilité d'occurrence relative du caribou (PC)	-	-	<b>10,41</b> [2,58 : 18,24]

PC × indice de densité de caribous faible	-	-	<b>-12,50</b> [-20,23 : -4,77]
PC × indice de densité de caribous élevé	-	-	<b>-37,11</b> [-56,30 : -17,92]
PO × distance moyenne à un chemin forestier	-	-	-

---

<sup>a</sup> Les modèles sont décrits dans le Tableau 2.

<sup>b</sup> Afin d'alléger le tableau, les valeurs associées à cette variable ont été multipliées par un facteur 100.

**Tableau 5.** Estimations des paramètres des meilleurs modèles de sélection de trajectoire du loup pour la période rendez-vous. Le coefficient de chaque variable est présenté avec son intervalle de confiance à 95%. Les coefficients pour lesquels l'intervalle de confiance n'inclut pas zéro sont présentés en gras.

Variable	Périodes journalières		
	Jour modèle 1 <sup>a</sup>	Nuit modèle 9	Aube- Crépuscule modèle 2
Autres	-0,15 [-0,91 : 0,61]	-0,58 [-1,20 : 0,04]	-0,28 [-1,05 : 0,50]
Dénudés humides	<b>0,69</b> <b>[0,30 : 1,08]</b>	<b>0,57</b> <b>[0,28 : 0,86]</b>	<b>0,47</b> <b>[0,01 : 0,92]</b>
Dénudés secs	0,36 [-1,02 : 1,73]	<b>1,44</b> <b>[0,74 : 2,14]</b>	-0,35 [-1,44 : 0,73]
Lacs et rivières	-0,62 [-1,40 : 0,16]	-0,18 [-0,71 : 0,35]	-0,43 [-1,07 : 0,21]
Couverts feuillus et mixtes < 20 ans	-0,01 [-0,37 : 0,34]	-0,42 [-0,93 : 0,09]	-0,29 [-0,60 : 0,01]
Couverts feuillus et mixtes de 20 à 60 ans	0,17 [-0,16 : 0,49]	-0,09 [-0,51 : 0,32]	-0,17 [-0,64 : 0,30]
Couverts feuillus et mixtes > 60 ans	0,32 [-0,04 : 0,69]	-0,25 [-0,73 : 0,23]	-0,31 [-0,68 : 0,06]
Parterres non régénérés	<-0,01 [-0,31 : 0,31]	-0,12 [-0,43 : 0,18]	-0,02 [-0,23 : 0,20]
Couverts résineux < 20 ans	0,24 [-0,03 : 0,50]	-0,02 [-0,39 : 0,36]	-0,08 [-0,53 : 0,37]
Couverts résineux > 60 ans	<b>0,57</b> <b>[0,31 : 0,83]</b>	0,30 [-0,02 : 0,61]	-0,01 [-0,20 : 0,18]
Écart-type de l'altitude (en m) <sup>b</sup>	-2,51 [-8,53 : 3,51]	<b>-15,40</b> <b>[-24,62 : -6,19]</b>	<b>-8,63</b> <b>[-14,77 : -2,48]</b>
Moyenne de la pente ascendante (en degrés) <sup>b</sup>	-1,44 [-3,16 : 0,29]	-1,44 [-3,71 : 0,83]	<b>-2,62</b> <b>[-3,97 : -1,28]</b>
Moyenne de la pente descendante (en degrés) <sup>b</sup>	-1,36 [-2,79 : 0,08]	0,20 [-2,07 : 2,48]	-0,78 [-2,36 : 0,80]
Distance d'un chemin forestier (en km) <sup>b</sup>	-	-0,44 [-0,96 : 0,06]	<b>-0,38</b> <b>[-0,71 : -0,06]</b>
Distance modifiée d'une route pavée	-	<b>0,74</b> <b>[0,06 : 1,41]</b>	0,83 [-0,21 : 1,88]
Probabilité d'occurrence relative de l'orignal (PO)	-	0,10 [-1,30 : 1,50]	-
PO × indice de densité d'originaux	-	<b>5,29</b> <b>[1,36 : 9,22]</b>	-
Probabilité d'occurrence relative du caribou (PC)	-	-	-

PC × indice de densité de caribous faible	-	-	-
PC × indice de densité de caribous élevé	-	-	-
PO × distance moyenne à un chemin forestier <sup>b</sup>	-	-1,29 [-3,01 : 0,43]	-

---

<sup>a</sup> Les modèles sont décrits dans le Tableau 2.

<sup>b</sup> Afin d'alléger le tableau, les valeurs associées à cette variable ont été multipliées par un facteur 100.

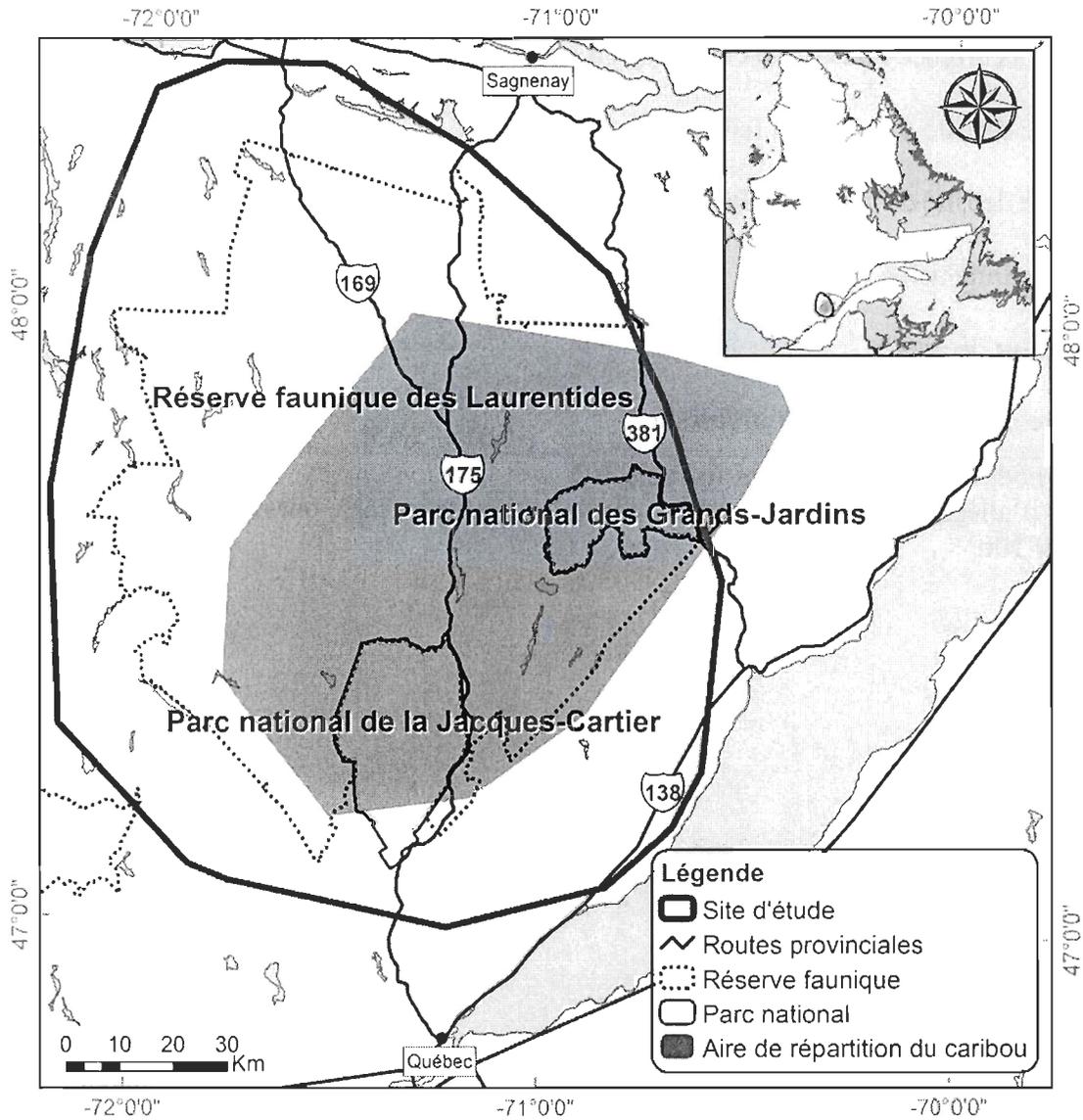
**Tableau 6.** Estimations des paramètres des meilleurs modèles de sélection de trajectoire du loup pour la période nomade. Le coefficient de chaque variable est présenté avec son intervalle de confiance à 95%. Les coefficients pour lesquels l'intervalle de confiance n'inclut pas zéro sont présentés en gras.

Variable	Période journalière		
	Jour modèle 9 <sup>a</sup>	Nuit modèle 11	Aube- Crépuscule modèle 11
Autres	<b>-2,26</b> [-3,08 : -1,43]	0,40 [-0,06 : 0,86]	<b>-1,07</b> [-1,97 : -0,16]
Dénudés humides	0,14 [-0,29 : 0,57]	0,33 [-0,10 : 0,75]	0,24 [-0,09 : 0,56]
Dénudés secs	-0,43 [-1,23 : 0,36]	0,41 [-0,25 : 1,06]	0,44 [-0,19 : 1,06]
Lacs et rivières	<b>-1,29</b> [-1,98 : -0,60]	-0,17 [-0,64 : 0,30]	-0,13 [-0,60 : 0,34]
Couverts feuillus et mixtes < 20 ans	<b>-0,42</b> [-0,83 : -0,01]	0,08 [-0,21 : 0,37]	<b>0,38</b> [0,11 : 0,65]
Couverts feuillus et mixtes de 20 à 60 ans	<b>-0,40</b> [-0,73 : -0,07]	-0,06 [-0,37 : 0,24]	0,22 [-0,08 : 0,52]
Couverts feuillus et mixtes > 60 ans	<b>-0,71</b> [-1,06 : -0,35]	-0,24 [-0,54 : 0,07]	<b>0,35</b> [0,11 : 0,59]
Parterres non régénérés	<b>-0,66</b> [-1,00 : -0,32]	-0,05 [-0,33 : 0,23]	0,03 [-0,24 : 0,31]
Couverts résineux < 20 ans	-0,27 [-0,83 : 0,30]	0,02 [-0,41 : 0,45]	0,16 [-0,16 : 0,48]
Couverts résineux > 60 ans	-0,15 [-0,50 : 0,20]	0,21 [-0,09 : 0,51]	0,17 [-0,14 : 0,47]
Écart-type de l'altitude (en m) <sup>b</sup>	-3,05 [-7,19 : 1,10]	<b>-9,60</b> [-16,23 : -2,95]	<b>-10,13</b> [-15,24 : -5,01]
Moyenne de la pente ascendante (en degrés) <sup>b</sup>	0,36 [-0,40 : 1,12]	<b>-1,59</b> [-2,38 : -0,80]	<b>-1,38</b> [-2,11 : -0,64]
Moyenne de la pente descendante (en degrés) <sup>b</sup>	<b>-1,99</b> [-3,06 : -0,91]	-0,46 [-1,58 : 0,66]	0,40 [-0,60 : 1,40]
Profondeur de neige	<b>2,77</b> [1,08 : 4,46]	<b>-1,68</b> [-2,77 : -0,58]	<b>1,74</b> [0,26 : 3,22]
Distance d'un chemin forestier (en km) <sup>b</sup>	<b>0,89</b> [0,52 : 1,25]	<b>-0,46</b> [-0,81 : -0,10]	0,10 [-0,19 : 0,40]
Distance modifiée d'une route pavée	<b>7,65</b> [4,21 : 11,10]	<b>3,11</b> [2,13 : 4,08]	<b>4,80</b> [3,77 : 5,83]
Probabilité d'occurrence relative de l'orignal (PO)	<b>2,94</b> [2,02 : 5,73]	0,23 [-1,65 : 2,11]	-1,64 [-4,47 : 1,19]
PO × indice de densité d'originaux	<b>5,32</b> [1,48 : 12,54]	0,17 [-3,01 : 3,36]	-0,51 [-6,11 : 5,09]

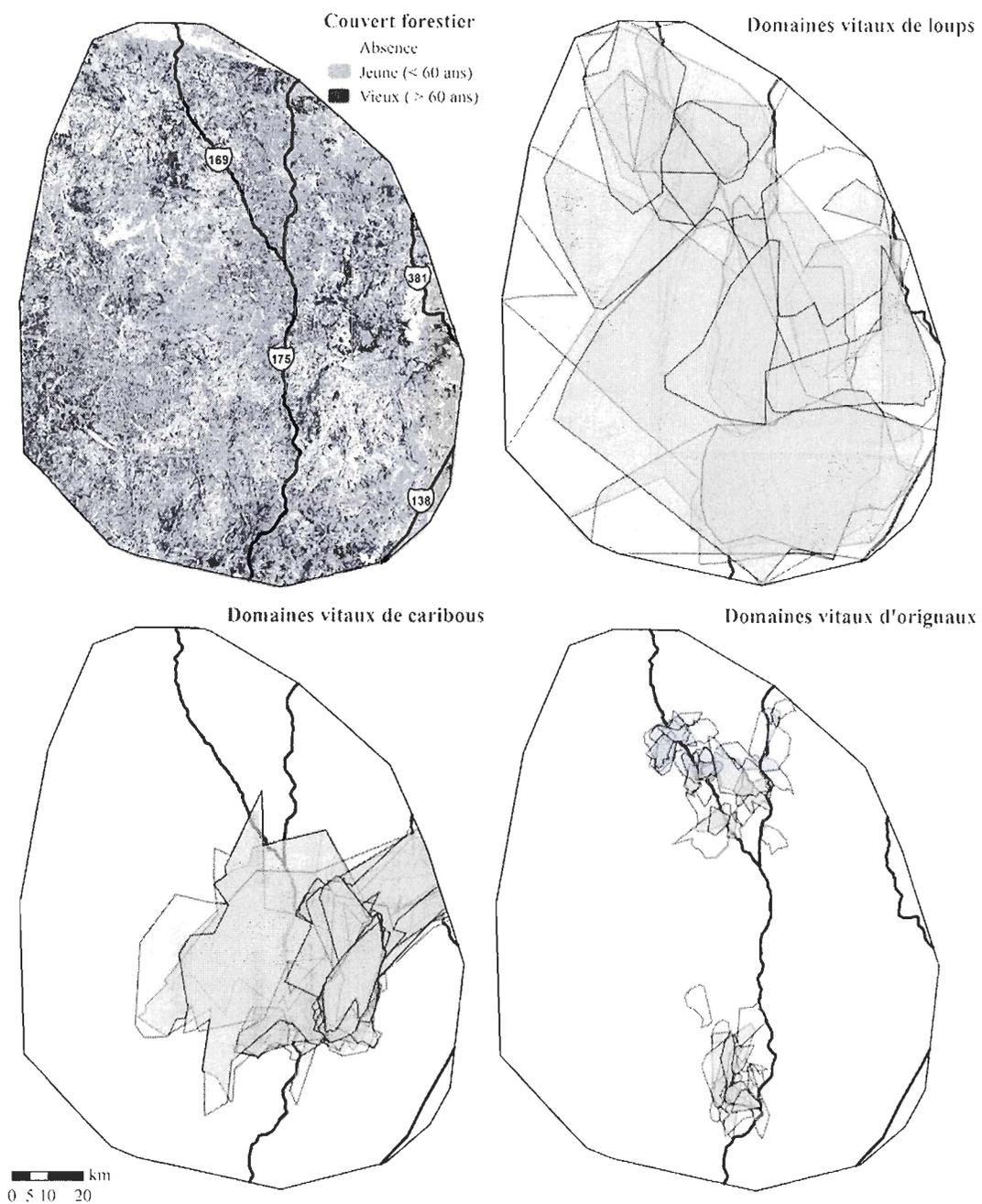
Probabilité d'occurrence relative du caribou (PC)	-	-1,51 [-5,15 : 2,13]	<b>2,65</b> <b>[0,12 : 5,18]</b>
PC × indice de densité de caribous faible		-1,59 [-5,30 : 2,13]	-2,50 [-5,05 : 0,05]
PC × indice de densité de caribous élevé	-	<b>10,32</b> <b>[5,16 : 15,48]</b>	2,59 [-4,00 : 9,16]
PO × profondeur de neige	-0,10 [-1,88 : 1,61]	<b>2,62</b> <b>[1,56 : 3,68]</b>	<b>1,86</b> <b>[0,03 : 3,70]</b>
PC × profondeur de neige	-	-0,75 [-2,78 : 1,28]	-0,76 [-2,21 : 0,69]
PO × distance moyenne à un chemin forestier <sup>b</sup>	<b>-3,47</b> <b>[-6,51 : -2,63]</b>	-0,68 [-2,33 : 0,97]	<b>-2,08</b> <b>[-3,83 : -0,33]</b>

<sup>a</sup> Les modèles sont décrits dans le Tableau 2.

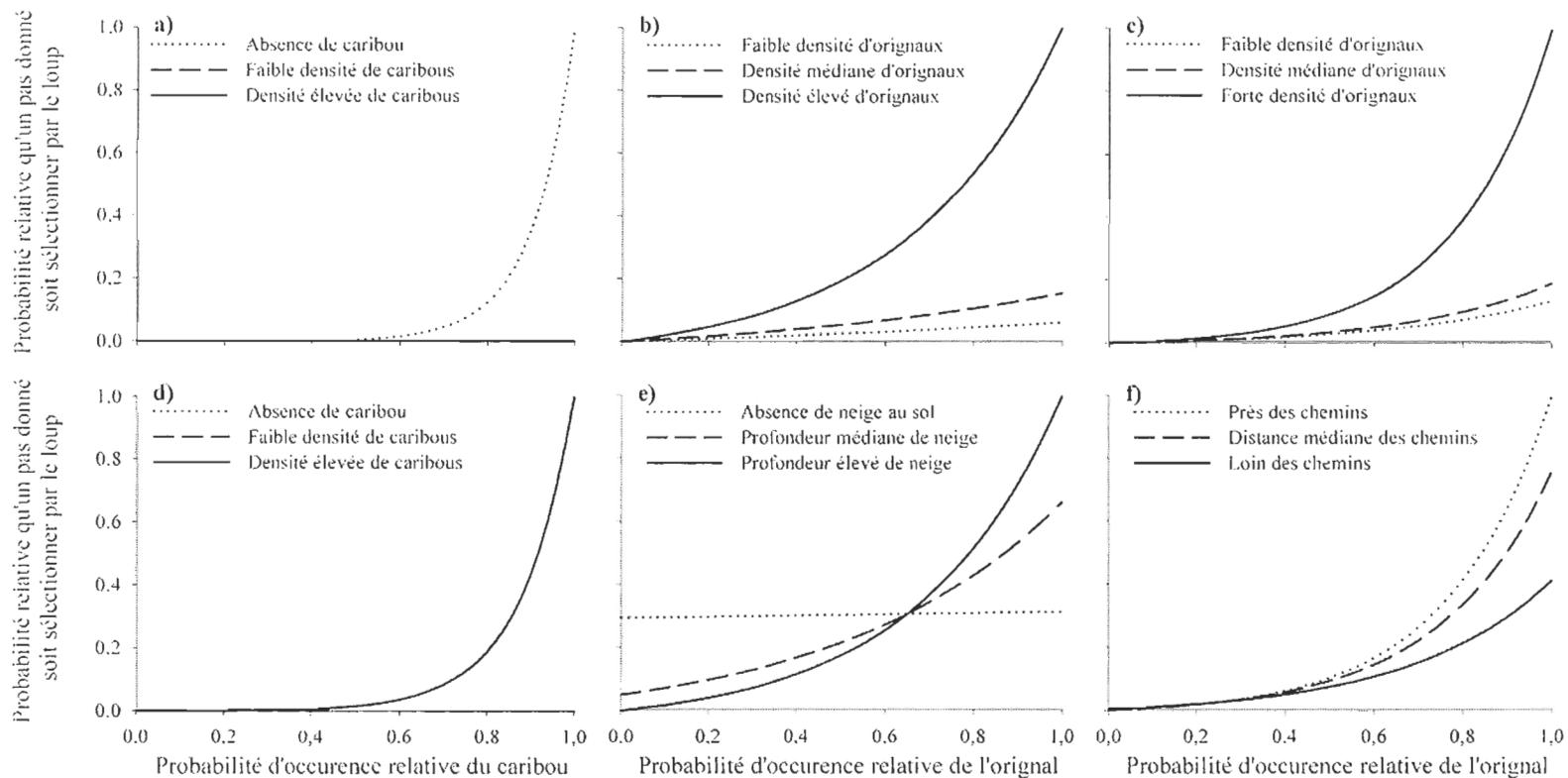
<sup>b</sup> Afin d'alléger le tableau, les valeurs associées à cette variable ont été multipliées par un facteur 100.



**Figure 1.** Délimitation du site d'étude (polygone minimum convexe de l'ensemble des localisations de loups utilisées pour les analyses) et de l'aire de distribution de la harde de caribous forestiers (*Rangifer tarandus caribou*) de Charlevoix.



**Figure 2.** Répartition du couvert forestier et des individus suivis dans l'aire d'étude. Les domaines vitaux individuels ont été réalisés en combinant les domaines vitaux saisonniers d'un même individu.



**Figure 3.** Relation entre la probabilité de sélection d'une trajectoire et a) l'interaction entre la probabilité d'occurrence relative du caribou et l'indice de densité de caribous, b) l'interaction entre la probabilité d'occurrence relative de l'orignal et la densité d'orignaux, c) l'interaction entre la probabilité d'occurrence relative de l'orignal et l'indice de densité d'orignaux, d) l'interaction entre la probabilité d'occurrence relative du caribou et l'indice de densité de caribous, e) l'interaction entre la probabilité d'occurrence relative de l'orignal et la profondeur de neige et f) l'interaction entre la

probabilité d'occurrence relative de l'original et la distance aux chemins forestiers. Les valeurs des indices de densités d'originaux, de couvert nival et de distance aux chemins forestiers représentées sont les 2<sup>e</sup>, 3<sup>e</sup> et 4<sup>e</sup> quartiles des valeurs observées et aléatoires.



## CHAPITRE 2

### CONCLUSION

Afin d'expliquer le comportement d'un prédateur, différentes stratégies de quête alimentaire sont souvent présentées comme des alternatives : la recherche des densités élevées de proies (Stephens & Krebs 1986), la recherche des ressources de la proie (Flaxman & Lou 2009) et la recherche des habitats où la proie est plus vulnérable (Laundré et al. 2009). Les résultats de cette étude démontrent cependant un comportement de quête alimentaire complexe et varié de la part du loup gris en forêt boréale, i.e. impliquant plusieurs stratégies à la fois. Ainsi, le loup sélectionne différentes caractéristiques de l'habitat, dont les informations relatives à ses proies pour se déplacer dans le paysage. Lors de la période nomade, le déplacement des loups était davantage orienté vers les habitats propices à ses proies et était modulé selon leur densité locale et leur vulnérabilité qui variait selon les périodes journalières et les caractéristiques de l'habitat. Un tel comportement de la part du loup a déjà été observé par Bergman et al. (2006) dans le parc national de Yellowstone : les pistes de loups étaient davantage observées dans les milieux où la densité de wapitis et de bisons (*Bison bison*) était plus élevée et le loup se déplaçait près des bordures entre des habitats ouverts et fermés, où ses proies étaient plus vulnérables à la prédation. Dans une autre étude, Latham (2009) a noté une grande variation dans l'influence des caractéristiques d'habitat sélectionnées par différentes proies [i.e. castor (*Castor canadensis*), cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*), caribou et orignal] sur la sélection d'habitat du loup entre les saisons et les différentes meutes étudiées. Cet auteur explique ce phénomène par une variation spatiale et temporelle de la vulnérabilité et de la disponibilité des proies présentes, ce qui vient appuyer les résultats de notre étude.

Il devient important d'étudier le comportement d'un prédateur car en plus d'induire des effets directs (i.e. mort) et indirects (i.e. changement de comportement) sur ses proies

(Lima & Dill 1990), il peut avoir une influence sur l'ensemble de l'écosystème via les réseaux trophiques (Lima 1998). Un prédateur peut également avoir un effet sur plusieurs espèces de proies lorsque celles-ci vivent en sympatrie et partagent un prédateur commun. Ainsi, par le phénomène de la compétition apparente (Holt 1977), l'augmentation de densité d'une proie affecte indirectement la population d'une seconde proie en induisant une réponse numérique du prédateur commun qui entraîne une augmentation la pression de prédation. L'augmentation du risque de prédation pour la seconde proie pourrait non seulement survenir par l'augmentation du taux de rencontres fortuites avec le prédateur (e.g. Bastille-Rousseau et al. 2011), mais aussi et davantage par un changement de comportement du prédateur qui pourrait rechercher davantage cette proie dans les secteurs où elle se retrouve en densité élevée (e.g. Garrott et al. 2007). La compréhension du comportement du prédateur s'avère donc utile afin de mieux comprendre par quel mécanisme la seconde proie est affectée lorsqu'elle se retrouve en compétition apparente. Comprendre ce mécanisme devient crucial dans les systèmes où une espèce à statut précaire est impliquée, celle-ci étant souvent plus vulnérable au prédateur et, par conséquent, désavantagée par la compétition apparente (DeCesare et al. 2010).

Dans le cadre de cette étude, l'analyse du comportement de prédation du loup en présence de densités variables de proies s'avérerait importante pour des fins de conservation puisque le loup est un prédateur de l'orignal, mais également du caribou des bois, une sous-espèce au statut *menacé* au Canada et *vulnérable* au Québec (COSEPAC 2002; MRNF 2008). La compétition apparente avec l'orignal, par l'entremise de la prédation par le loup, serait la cause proximale du déclin de plusieurs populations de caribous (Seip 1992; Wittmer et al. 2005; Courtois & Ouellet 2007). Malgré que le caribou utilise une stratégie anti-prédatrice basée sur la sélection d'habitats non propices à l'orignal (ségrégation spatiale) et par le fait même au loup (Seip 1992; Cumming et al. 1994), le caribou ne semble pas être en mesure de se soustraire complètement de la pression de prédation exercée par le loup (James et al. 2004). La ségrégation spatiale pourrait toutefois s'avérer efficace si le prédateur recherchait uniquement sa proie principale, soit l'orignal (Holt 1984).

Cette étude constitue la première démonstration empirique du mécanisme comportemental sous-jacent au phénomène de compétition apparente dans le système loup-orignal-caribou. Nous avons démontré un changement de comportement du loup dans l'espace en réaction à une variation de la disponibilité et de la vulnérabilité de l'orignal et du caribou. Ainsi, au cours de la période nomade, le loup sélectionnait des habitats propices au caribou, atténuant du même coup l'efficacité de la stratégie anti-prédatrice (i.e. ségrégation spatiale) du caribou. Cette étude a également mis en évidence une réponse fonctionnelle (i.e. une variation dans la sélection d'une ressource selon sa disponibilité; *sensu* Mysterud & Ims 1998) puisque le loup recherchait davantage les habitats propices au caribou dans les secteurs où la densité locale de caribous était élevée. Ce comportement suggère donc qu'en compétition apparente, l'augmentation de la pression de prédation exercée par le loup sur le caribou ne survient pas uniquement suite à une augmentation des opportunités fortuites de rencontre et que conséquemment, le loup peut exercer un impact disproportionné sur une population de caribou par rapport à sa densité.

La stratégie d'aménagement de l'habitat du caribou actuellement préconisée sur le territoire québécois n'est pas nécessairement garante de succès. Cette stratégie encourage la protection temporaire de grands massifs de forêt mature interconnectés de manière à offrir au caribou un habitat de qualité sur de grands territoires (Courtois et al. 2004). Toutefois, ces massifs de forêt mature se retrouvent souvent dans une matrice de coupes forestières et de petites parcelles de forêt résiduelle (e.g. séparateurs de coupes, unités de coupe en mosaïque) de taille variable. Ainsi, les vieilles forêts résiduelles et les jeunes coupes se retrouvent associées spatialement, empêchant une ségrégation spatiale efficace de la part du caribou qui veut s'éloigner des habitats perturbés qui sont davantage propices à l'orignal (Hins et al. 2009). De plus, il a été démontré récemment par Lesmerises (2011) que les caribous utilisaient ces massifs forestiers résiduels de manière préférentielle et que l'intensité de leur utilisation augmentait lorsque leur taille diminuait, suggérant un « effet refuge » de confinement dans les derniers habitats préférentiels disponibles. Contrairement à la forêt continue où le caribou peut librement se disperser à faible densité afin de se maintenir dans le paysage en présence de prédateurs (Ferguson & Elkie 2004), le

confinement à l'intérieur de petits massifs forestiers entraîne une augmentation de la densité locale de caribous. Tel que démontré dans notre étude, ces concentrations locales de caribous pourraient devenir des sites de chasse intéressants pour le loup. Ces résultats appuient ceux de Courbin et al. (2009) qui ont constaté que la probabilité de cooccurrence entre le loup et le caribou en hiver était plus élevée dans les massifs de forêts protégés.

En somme, cette étude a mis en lumière un comportement complexe de la part du loup, usant de diverses stratégies de quête alimentaire selon la période journalière, la disponibilité des proies et les caractéristiques influençant leur vulnérabilité. Les résultats ont aussi permis d'éclairer le mécanisme sous-jacent au phénomène de la compétition apparente dans un système en présence du loup, de l'orignal et du caribou. Ces résultats suggèrent que dans le contexte actuel des forêts boréales aménagées où les coupes forestières et l'orignal abondent, le caribou peut difficilement se maintenir à des densités locales élevées et que, suite à la stratégie d'aménagement instaurée, la pérennité du caribou dans le paysage ne peut être assurée. Si nous désirons maintenir le caribou en forêt boréale aménagée, il est primordial non pas seulement de conserver des habitats de prédilection du caribou, mais aussi de tenir compte du système dans lequel le caribou évolue, soit l'impact qu'un lien indirect de compétition apparente avec l'orignal peut engendrer sur les populations de caribous, par l'entremise du comportement du loup.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABJORNSSON, K., C. BRONMARK & L.A. HANSSON. 2009. The influence of predator regime on reproductive traits in *Gammarus pulex* populations. *Hydrobiologia* 635: 215-225.
- BASTILLE-ROUSSEAU, G., D. FORTIN, C. DUSSAULT, R. COURTOIS & J.-P. OUELLET. 2011. Foraging strategies by omnivores: are black bears actively searching for ungulate neonates or are they simply opportunistic predators? *Ecography* 34: 588-596.
- BERGERON, Y., A. LEDUC, B.D. HARVEY & S. GAUTHIER. 2002. Natural fire regime: A guide for sustainable management of the Canadian boreal forest. *Silva Fennica* 36: 81-95.
- BERGERUD, A.T. 2006. The need for the management of wolves – an open letter. *Rangifer Special Issue No.17*: 39-50.
- BERGMAN, E.J., R.A. GARROTT, S. CREEL, J.J. BORKOWSKI, R. JAFFE & F.G.R. WATSON. 2006. Assessment of prey vulnerability through analysis of wolf movements and kill sites. *Ecological Applications* 16: 273-284.
- BESCHTA, R.L. 2003. Cottonwoods, elk, and wolves in the Lamar Valley of Yellowstone National Park. *Ecological Applications* 13: 1295-1309.
- BESCHTA, R.L. 2005. Reduces cottonwood recruitment following extirpation of wolves in Yellowstone's northern range. *Ecology* 86: 391-403.
- BESCHTA, R.L. & W.J. RIPPLE. 2009. Large predators and trophic cascades in terrestrial ecosystems of the western United States. *Biological Conservation* 142: 2401-2414.

- BÊTY, J., G. GAUTHIER, E. KORPIMAKI & J.-F. GIROUX. 2002. Shared predators and indirect trophic interactions: lemming cycles and arctic-nesting geese. *Journal of Animal Ecology* 71: 88-98.
- BOISJOLY, D., J.-P. OUELLET & R. COURTOIS. 2010. Coyote habitat selection and management implications for the Gaspésie caribou. *Journal of Wildlife Management* 74: 3-11.
- BRIAND, Y., J.-P. OUELLET, C. DUSSAULT & M.-H. ST-LAURENT. 2009. Fine-scale habitat selection by female forest-dwelling caribou in managed boreal forest: Empirical evidence of a seasonal shift between foraging opportunities and antipredator strategies. *Ecoscience* 16: 330-340.
- CANDOLIN, U. 1998. Reproduction under predation risk and the trade-off between current and future reproduction in the threespine stickleback. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 265: 1171-1175.
- CIUCCI, P., M. MASI & L. BOITANI. 2003. Winter habitat and travel route selection by wolves in the northern Apennines, Italy. *Ecography* 26: 223-235.
- CIUTI, S., A. PIPIA, S. GRIGNOLIO, F. GHIANDAI & M. APOLLONIO. 2009. Space use, habitat selection and activity patterns of female Sardinian mouflon (*Ovis orientalis musimon*) during the lambing season. *European Journal of Wildlife Research* 55: 589-595.
- COSEPAC. 2002. Évaluation et Rapport de situation du COSEPAC sur le caribou des bois (*Rangifer tarandus caribou*) au Canada. Comité sur la situation des espèces en péril au Canada, Ottawa: xii + 112 p.
- COURBIN, N., D. FORTIN, C. DUSSAULT & R. COURTOIS. 2009. Landscape management for woodland caribou: the protection of forest blocks influences wolf-caribou co-occurrence. *Landscape Ecology* 24: 1375-1388.
- COURTOIS, R. 2003. La conservation du caribou forestier dans un contexte de perte d'habitat et de fragmentation du milieu. Département de biologie, chimie et géographie, Université du Québec à Rimouski. Thèse de doctorat: 368 p.

- COURTOIS, R. & J.-P. OUELLET. 2007. Modeling the impact of moose and wolf management on persistence of woodland caribou. *Alces* 43: 13-27.
- COURTOIS, R., J.-P. OUELLET, C. DUSSAULT & A. GINGRAS. 2004. Forest management guidelines for forest-dwelling caribou in Quebec. *Forestry Chronicle* 80: 598-607.
- CREEL, S., J. WINNIE, B. MAXWELL, K. HAMLIN & M. CREEL. 2005. Elk alter habitat selection as an antipredator response to wolves. *Ecology* 86: 3387-3397.
- CUMMING, H.G., D.B. BEANGE & G. LAVOIE. 1994. Habitat partitioning between woodland caribou and moose in Ontario: the potential role of shared predation risk. *Rangifer Special Issue No.9*: 81-94.
- DALE, B.W., L.G. ADAMS & R.T. BOWYER. 1994. Functional-response of wolves preying on barren-ground caribou in a multiple-prey ecosystem. *Journal of Animal Ecology* 63: 644-652.
- DALE, B.W., L.G. ADAMS & R.T. BOWEN. 1995. Winter wolf predation in a multiple ungulate prey system, Gates of the arctic National Park, Alaska. *Ecology and conservation of wolves in a changing world* (L. Carbyn, S. Fritts & D.R. Seip, eds.). Canadian Circumpolar Institute: 223-230.
- DECESARE, N.J., M. HEBBLEWHITE, H.S. ROBINSON & M. MUSIANI. 2010. Endangered, apparently: the role of apparent competition in endangered species conservation. *Animal Conservation* 13: 353-362.
- DUSSAULT, C., J.-P. OUELLET, R. COURTOIS, J. HUOT, L. BRETON & H. JOLICOEUR. 2005. Linking moose habitat selection to limiting factors. *Ecography* 28: 619-628.
- ESTES, J., K. CROOKS & R.D. HOLT 2001. Predators, ecological role of. *Encyclopedia of Biodiversity* (S. A. Levin, eds.). New York, Academic Press. Volume 4: 857-878.
- ESTES, J.A. 1996. Predators and ecosystem management. *Wildlife Society Bulletin* 24: 390-396.

- ESTES, J.A., M.T. TINKER, T.M. WILLIAMS & D.F. DOAK. 1998. Killer whale predation on sea otters linking oceanic and nearshore ecosystems. *Science* 282: 473-476.
- FERGUSON, S.H. & P.C. ELKIE. 2004. Seasonal movement patterns of woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*). *Journal of Zoology* 262: 125-134.
- FLAXMAN, S.M. & Y. LOU. 2009. Tracking prey or tracking the prey's resource? Mechanisms of movement and optimal habitat selection by predators. *Journal of Theoretical Biology* 256: 187-200.
- FORBES, G.J. & J.B. THEBERGE. 1996. Response by wolves to prey variation in central Ontario. *Canadian Journal of Zoology* 74: 1511-1520.
- FORTIN, D., H.L. BEYER, M.S. BOYCE, D.W. SMITH, T. DUCHESNE & J.S. MAO. 2005. Wolves influence elk movements: Behavior shapes a trophic cascade in Yellowstone National Park. *Ecology* 86: 1320-1330.
- FULLER, T.K. 1989. Population dynamics of wolves in North-central Minnesota. *Wildlife Monographs* 105: 1-41.
- GARROTT, R.A., J.E. BRUGGEMAN, M.S. BECKER, S.T. KALINOWSKI & P.J. WHITE. 2007. Evaluating prey switching in wolf-ungulate systems. *Ecological Applications* 17: 1588-1597.
- GIBSON, L. 2006. The role of lethal control in managing the effects of apparent competition on endangered prey species. *Wildlife Society Bulletin* 34: 1220-1224.
- GLEESON, S.K. & D.S. WILSON. 1986. Equilibrium diet: optimal foraging and prey coexistence. *Oikos* 46: 139-144.
- GODVIK, I.M.R., L.E. LOE, J.O. VIK, V. VEIBERG, R. LANGVATN & A. MYSTERUD. 2009. Temporal scales, trade-offs, and functional responses in red deer habitat selection. *Ecology* 90: 699-710.

- HALOFSKY, J. & W. RIPPLE. 2008. Linkages between wolf presence and aspen recruitment in the Gallatin elk winter range of southwestern Montana, USA. *Forestry* 81: 195-207.
- HAMMOND, J.I., B. LUTTBEG & A. SIH. 2007. Predator and prey space use: Dragonflies and tadpoles in an interactive game. *Ecology* 88: 1525-1535.
- HAWLENA, D. & V. PEREZ-MELLADO. 2009. Change your diet or die: predator-induced shifts in insectivorous lizard feeding ecology. *Oecologia* 161: 411-419.
- HEBBLEWHITE, M., C.A. WHITE, C.G. NIETVELT & J.A. MCKENZIE. 2005. Human activity mediates a trophic cascade caused by wolves. *Ecology* 86: 2135-2144.
- HEITHAUS, M.R., L.M. DILL, G.J. MARSHALL & B. BUHLEIER. 2002. Habitat use and foraging behavior of tiger sharks (*Galeocerdo cavier*) in a seagrass ecosystem. *Marine Biology* 140: 237-248.
- HINS, C., J.-P. OUELLET, C. DUSSAULT & M.-H. ST-LAURENT. 2009. Habitat selection by forest-dwelling caribou in managed boreal forest of eastern Canada: Evidence of a landscape configuration effect. *Forest Ecology and Management* 257: 636-643.
- HOLLING, C.S. 1959. The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European pine sawfly. *The Canadian Entomologist* 91: 293-320.
- HOLMES, B.R. & J.W. LAUNDRÉ. 2006. Use of open, edge and forest areas by pumas *Puma concolor* in winter: are pumas foraging optimally? *Wildlife Biology* 12: 201-209.
- HOLT, R.D. 1977. Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology* 12: 197-229.
- HOLT, R.D. 1984. Spatial heterogeneity, indirect interactions, and the coexistence of prey species. *American Naturalist* 124: 377-406.

- HOLT, R.D., J. GROVER & D. TILMAN. 1994. Simple rules for interspecific dominance in systems with exploitative and apparent competition. *American Naturalist* 144: 741-771.
- HOPCRAFT, J.G.C., A.R.E. SINCLAIR & C. PACKER. 2005. Planning for success: Serengeti lions seek prey accessibility rather than abundance. *Journal of Animal Ecology* 74: 559-566.
- HOULE, M., D. FORTIN, C. DUSSAULT, R. COURTOIS & J.-P. OUELLET. 2010. Cumulative effect of logging activities on habitat selection by gray wolf (*Canis lupus*) in boreal forest. *Landscape Ecology* 25: 419-433.
- HUGGARD, D.J. 1993. Effect of snow depth on predation and scavenging by gray wolves. *Journal of Wildlife Management* 57: 382-388.
- HUGIE, D.M. & L.M. DILL. 1994. Fish and game - a game-theoretic approach to habitat selection by predator and prey. *Journal of Fish Biology* 45: 151-169.
- JAMES, A.R.C. & A.K. STUART-SMITH. 2000. Distribution of caribou and wolves in relation to linear corridors. *Journal of Wildlife Management* 64: 154-159.
- JAMES, A.R.C., S. BOUTIN, D.M. HEBERT & A.B. RIPPIN. 2004. Spatial separation of caribou from moose and its relation to predation by wolves. *Journal of Wildlife Management* 68: 799-809.
- KOJOLA, I., O. HUITU, K. TOPPINEN, K. HEIKURA, S. HEIKKINEN & S. RONKAINEN. 2004. Predation on European wild forest reindeer (*Rangifer tarandus*) by wolves (*Canis lupus*) in Finland. *Journal of Zoology* 263: 229-235.
- KOTLER, B.P., J.S. BROWN & A. BOUSKILA. 2004. Apprehension and time allocation in gerbils: The effects of predatory risk and energetic state. *Ecology* 85: 917-922.
- KRIVAN, V. & A. SIKDER. 1999. Optimal foraging and predator-prey dynamics, II. *Theoretical Population Biology* 55: 111-126.

- KUZYK, G.W., J. KNETEMAN & K.A. SCHMIEGELOW. 2004. Winter habitat use by wolves, *Canis lupus*, in relation to forest harvesting in west-central Alberta. *Canadian Field-Naturalist* 118: 368-375.
- LARIVIÈRE, S., H. JOLICOEUR & M. CRÊTE. 2000. Status and conservation of the gray wolf (*Canis lupus*) in wildlife reserves of Quebec. *Biological Conservation* 94: 143-151.
- LATHAM, A.D.M. 2009. Wolf ecology and caribou-primary prey-wolf spatial relationships in low productivity peatland complexes in northeastern Alberta. Department of Biological Sciences, University of Alberta. Thèse de doctorat: 218 p.
- LAUNDRÉ, J.W., L. HERNÁNDEZ & K.B. ALTENDORF. 2001. Wolves, elk, and bison: reestablishing the "landscape of fear" in Yellowstone National Park, U.S.A. *Canadian Journal of Zoology* 79: 1401-1409.
- LAUNDRÉ, J.W., J.M.M. CALDERAS & L. HERNÁNDEZ. 2009. Foraging in the landscape of fear, the predator's dilemma: Where should I hunt? *Open Ecology Journal* 2 : 1-6.
- LESMERISES, R. 2011. Évaluation de la valeur des massifs de forêt résiduelle pour la conservation du caribou forestier (*Rangifer tarandus caribou*). Département de biologie, chimie et géographie, Université du Québec à Rimouski. Mémoire de maîtrise: 115 p.
- 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: 25-34.
- LIMA, S.L. 2002. Putting predators back into behavioral predator-prey interactions. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 70-75.
- LIMA, S.L. & L.M. DILL. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation - A review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68: 619-640.

- LIMA, S.L. & P.A. BEDNEKOFF. 1999. Temporal variation in danger drives antipredator behavior: The predation risk allocation hypothesis. *American Naturalist* 153: 649-659.
- MABILLE, G., C. DUSSAULT, J.-P. OUELLET & C. LAURIAN. sous presse. Testing for functional responses: a promising to identify mechanisms underlying habitat selection. *Oecologia*.
- MACARTHUR, R.H. & E.R. PIANKA. 1966. On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist* 100: 603-609.
- MAGNHAGEN, C. 1991. Predation risk as a cost of reproduction. *Trends in Ecology & Evolution* 6: 183-185.
- MANLY, B.F.J., L.L. MCDONALD, D.L. THOMAS, T.L. MCDONALD & W.P. ERICKSON. 2002. Resource selection by animals: Statistical design and analysis for field studies. Kluwer Academic, Dordrecht. 221 p.
- MAO, J.S., M.S. BOYCE, D.W. SMITH, F.J. SINGER, D.J. VALES, J.M. VORE & E. H. MERRILL. 2005. Habitat selection by elk before and after wolf reintroduction in Yellowstone National Park. *Journal of Wildlife Management* 69: 1691-1707.
- MATHER, J.A. & R.K. O'DOR. 1991. Foraging strategies and predation risk shape the natural-history of juvenile *octopus vulgaris*. *Bulletin of Marine Science* 49: 256-269.
- MECH, L.D. & L. BOITANI 2003. Wolf social ecology. *Wolves: Behavior, ecology, and conservation* (L.D. Mech and L. Boitani, eds.). University of Chicago Press, Chicago: 1-34.
- MESSIER, F. 1994. Ungulate population-models with predation: A case study with the North American moose. *Ecology* 75: 478-488.
- MESSIER, F. & M. CRÊTE. 1985. Moose-wolf dynamics and the natural regulation of moose populations. *Oecologia* 65: 503-512.

- MEZQUIDA, E.T., S.J. SLATER & C.W. BENKMAN. 2006. Sage-Grouse and indirect interactions: Potential implications of coyote control on Sage-Grouse populations. *Condor* 108: 747-759.
- MICHEL, M.J. & M.M. ADAMS. 2009. Differential effects of structural complexity on predator foraging behavior. *Behavioral Ecology* 20: 313-317.
- MILLS, M.G.L. & M.L. GORMAN. 1997. Factors affecting the density and distribution of wild dogs in the Kruger National Park. *Conservation Biology* 11: 1397-1406.
- MITCHELL, W.A. & S.L. LIMA. 2002. Predator-prey shell games: large-scale movement and its implications for decision-making by prey. *Oikos* 99: 249-259.
- MOROSINOTTO, C., R.L. THOMSON & E. KORPIMÄKI. 2009. Habitat selection as an antipredator behaviour in a multi-predator landscape: all enemies are not equal. *Journal of Animal Ecology* 79: 327-333.
- MRNF. 2008. Liste des espèces menacées ou vulnérables au Québec. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune. [en ligne] <http://www3.mrnf.gouv.qc.ca/faune/especes/menacees/fiche.asp?noEsp=53> (page consultée le 27 octobre 2011).
- MYERS, R.A., J.K. BAUM, T.D. SHEPHERD, S.P. POWERS & C.H. PETERSON. 2007. Cascading effects of the loss of apex predatory sharks from a coastal ocean. *Science* 315: 1846-1850.
- MYSTERUD, A. & R.A. IMS. 1998. Functional responses in habitat use: Availability influences relative use in trade-off situations. *Ecology* 79: 1435-1441.
- ÖSTLUND, L., O. ZACKRISSON & A.L. AXELSSON. 1997. The history and transformation of a Scandinavian boreal forest landscape since the 19th century. *Canadian Journal of Forest Research* 27: 1198-1206.
- PANZACCHI, M., J.D.C. LINNELL, M. ODDEN, J. ODDEN & R. ANDERSEN. 2009. Habitat and roe deer fawn vulnerability to red fox predation. *Journal of Animal Ecology* 78: 1124-1133.

- POST, E., R.O. PETERSON, N.C. STENSETH & B.E. MCLAREN. 1999. Ecosystem consequences of wolf behavioural response to climate. *Nature* 401: 905-907.
- POTVIN, F., L. BRETON & R. COURTOIS. 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: 151-160.
- PUIG, S., F. VIDELA, M.I. CONA & V.G. ROIG. 2008. Habitat use by guanacos (*Lama guanicoe*, Camelidae) in northern Patagonia (Mendoza, Argentina). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 43: 1-9.
- RIPPLE, W.J. & E.J. LARSEN. 2000. Historic aspen recruitment, elk, and wolves in northern Yellowstone National Park, USA. *Biological Conservation* 95: 361-370.
- RIPPLE, W.J. & R.L. BESCHTA. 2004. Wolves, elk, willows, and trophic cascades in the upper Gallatin Range of Southwestern Montana, USA. *Forest Ecology and Management* 200: 161-181.
- RIPPLE, W.J. & R.L. BESCHTA. 2004. Wolves and the ecology of fear: Can predation risk structure ecosystems? *Bioscience* 54: 755-766.
- RIPPLE, W.J. & R.L. BESCHTA. 2005. Linking wolves and plants: Aldo Leopold on trophic cascades. *Bioscience* 55: 613-621.
- RIPPLE, W.J. & R.L. BESCHTA. 2006. Linking wolves to willows via risk-sensitive foraging by ungulates in the northern Yellowstone ecosystem. *Forest Ecology and Management* 230: 96-106.
- RIPPLE, W.J., E.J. LARSEN, R.A. RENKIN & D.W. SMITH. 2001. Trophic cascades among wolves, elk and aspen on Yellowstone National Park's northern range. *Biological Conservation* 102: 227-234.
- ROONEY, T.P. 2001. Deer impacts on forest ecosystems: a North American perspective. *Forestry* 74: 201-208.
- ROTHLEY, K.D., O.J. SCHMITZ & J.L. COHON. 1997. Foraging to balance conflicting demands: novel insights from grasshoppers under predation risk. *Behavioral Ecology* 8: 551-559.

- RYPSTRA, A.L., J.M. SCHMIDT, B.D. REIF, J. DEVITO & M.H. PERSONS. 2007. Tradeoffs involved in site selection and foraging in a wolf spider: effects of substrate structure and predation risk. *Oikos* 116: 853-863.
- SCHMITZ, O.J., P.A. HAMBACK & A.P. BECKERMAN. 2000. Trophic cascades in terrestrial systems: A review of the effects of carnivore removals on plants. *American Naturalist* 155: 141-153.
- SEIP, D.R. 1991. Predation and caribou populations. *Rangifer Special Issue No.7*: 46-52.
- SEIP, D.R. 1992. Factors limiting woodland caribou populations and their interrelationships with wolves and moose in southeastern British Columbia. *Canadian Journal of Zoology* 70: 1494-1503.
- SHEPHERD, B. & J. WHITTINGTON. 2006. Response of wolves to corridor restoration and human use management. *Ecology and Society* 11, 1 [en ligne] <http://www.ecologyandsociety.org/vol11/iss2/art1/>
- SIH, A. 1984. The behavioral response race between predator and prey. *American Naturalist* 123: 143-150.
- SIH, A. & B. CHRISTENSEN. 2001. Optimal diet theory: when does it work, and when and why does it fail? *Animal Behaviour* 61: 379-390.
- SIH, A. & T.M. MCCARTHY. 2002. Prey responses to pulses of risk and safety: testing the risk allocation hypothesis. *Animal Behaviour* 63: 437-443.
- SIH, A., P. CROWLEY, M. MCPEEK, J. PETRANKA & K. STROHMEIER. 1985. Predation, competition, and prey communities: A review of field experiments. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 269-311.
- SMITH, J.N.M. & R. DAWKINS. 1971. The hunting behaviour of individual great tits in relation to spatial variations in their food density. *Animal Behaviour* 19: 695-706.
- STEPHENS, D.W. & J.R. KREBS. 1986. Foraging theory. Princeton University Press. Princeton: 247 p.

- TREMBLAY, J.-P., H. JOLICOEUR & R. LEMIEUX. 2001. Summer food habit of gray wolves in the boreal forest of the Lac Jacques-Cartier highlands, Québec. *Alces* 37: 1-12.
- VAN DER MERWE, M. & J.S. BROWN. 2008. Mapping the landscape of fear of the cape ground squirrel (*Xerus inauris*). *Journal of Mammalogy* 89: 1162-1169.
- VORS, L.S. & M.S. BOYCE. 2009. Global declines of caribou and reindeer. *Global Change Biology* 15: 2626-2633.
- WHITE, C.A., M.C. FELLER & S. BAYLEY. 2003. Predation risk and the functional response of elk-aspen herbivory. *Forest Ecology and Management* 181: 77-97.
- WIRSING, A.J. & M.R. HEITHAUS. 2009. Olive-headed sea snakes *Disteria major* shift seagrass microhabitats to avoid shark predation. *Marine Ecology-Progress Series* 387: 287-293.
- WITTMER, H.U., A.R.E. SINCLAIR & B.N. MCLELLAN. 2005. The role of predation in the decline and extirpation of woodland caribou. *Oecologia* 144: 257-267.



