

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

**IMPACTS DES PERTURBATIONS ANTHROPIQUES SUR  
LA SÉLECTION D'HABITAT ET LA DISTRIBUTION  
SPATIALE DU LOUP GRIS (*CANIS LUPUS*) EN FORÊT  
BORÉALE**

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 Sciences

PAR

© FRÉDÉRIC LESMERISES

Juillet 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 :**

**Magella Guillemette, président du jury, UQAR**

**Martin-Hugues St-Laurent, directeur de recherche, UQAR**

**Christian Dussault, codirecteur de recherche, MRNF**

**Hélène Jolicoeur, examinatrice externe, MRNF**

Dépôt initial le 3 avril 2012

Dépôt final le 9 juillet 2012



## *REMERCIEMENTS*

Je voudrais tout d'abord remercier mon directeur de recherche, Martin-Hugues St-Laurent, ainsi que mon codirecteur, Christian Dussault, pour leur soutien autant financier, académique que moral tout au long de ma maîtrise. Ils m'ont permis de développer un esprit analytique rigoureux qui est une qualité essentielle pour percer dans le milieu scientifique. Leur grande disponibilité est toute à leur honneur et m'a permis de pousser ma recherche plus loin, plus rapidement.

Outre mes superviseurs, je me dois également de souligner l'importante contribution de ma famille, plus spécialement de mes parents, pour m'avoir inculqué la persévérance et le dépassement de soi. Mille mercis aussi à mon frère Rémi, avec qui j'ai discuté de sciences (parfois occultes...) dans les endroits et les moments les plus insolites qui soient. Ma passion pour la nature et la science, c'est avec lui que je l'ai développée. Je tiens également à le remercier pour toutes les savantes passes qu'il m'a faites au hockey et tous les gibiers qu'il m'a aidé à récolter, rendant par la suite les analyses spatiales et statistiques moins pénibles.

Je ne peux passer sous silence l'appui de ma collègue, Solène. Travaillant à partir des mêmes données, on a su tirer profit du fait d'être deux cerveaux et quatre bras ! Étant également amie et colocataire, sa contribution va bien au-delà de la science, surtout lors de ma deuxième année durant laquelle elle a su me changer les idées par toutes ses propositions de sorties et de divertissements.

Je ne peux passer sous silence l'apport des autres membres de mon laboratoire : David, Limoilou, Martin, Mathieu et William. La recherche est un véritable sport d'équipe où les collègues deviennent autant d'atouts à la réussite. Par chance, j'avais une équipe d'étoiles !

Enfin, je tiens à remercier Alain Caron pour son aide dans les analyses statistiques et géomatiques. La pose des colliers aurait été impossible sans l'implication d'excellents techniciens: Bruno Baillargeon, Laurier Breton, Alain Desrosiers, Dominic Grenier, Rolland Lemieux et Marius Poulin. Ce projet a été financé par le ministère des Ressources naturelles et de la Faune, la Fondation de la faune du Québec, le Fond Mondial pour la Nature (WWF), le Conseil de Recherches en Sciences Naturelles et en Génie (subvention à la Découverte octroyée à M.-H. St-Laurent) et l'Université du Québec à Rimouski (Fonds Institutionnel de Recherche).

Enfin, je tiens à remercier le président du jury d'évaluation de mon mémoire, Magella Guillemette et l'examinatrice externe, Hélène Jolicoeur, pour le temps qu'ils y ont consacré et pour leurs commentaires constructifs qui m'ont permis d'en arriver à cette version finale.

## *RÉSUMÉ*

L'extraction des ressources naturelles et l'urbanisation ont engendré une importante modification des paysages forestiers boréaux. Leurs effets se font ressentir sur l'ensemble de cet écosystème nordique, modifiant le comportement des espèces fauniques et les interactions entre les niveaux trophiques. Tandis que les impacts des perturbations anthropiques sur l'écologie des espèces à statut précaire sont relativement bien documentés, notre compréhension des réponses des carnivores aux modifications de l'habitat apparaît davantage limitée. L'objectif de cette étude était donc d'évaluer les impacts des perturbations anthropiques sur la sélection d'habitat et l'utilisation de l'espace du loup dans un milieu fortement perturbé. Nous avons émis l'hypothèse que la réaction des loups aux structures anthropiques dépend des risques et des bénéfices perçus par ceux qui les utilisent. En termes de comportement, nous avons prédit que les loups éviteraient les zones où l'activité humaine et les risques de mortalité sont élevés alors qu'ils sélectionneraient les sources de nourriture anthropique et les structures facilitant l'accès au territoire durant les périodes où l'activité humaine est réduite. Entre 2005 et 2010, 22 loups appartenant à neuf meutes ont été capturés dans la réserve faunique des Laurentides et équipés de colliers télémétriques GPS. En utilisant des fonctions de sélection des ressources, nous avons démontré que les routes et les sources de nourriture anthropique étaient sélectionnées par les loups, tandis que les coupes forestières récentes (moins de 5 ans) et les chalets étaient évités. De plus, les loups semblaient plus tolérants aux infrastructures lorsqu'ils fréquentaient des habitats de haute qualité. D'autre part, la présence de chantiers routiers en activité a diminué l'utilisation des abords d'une route provinciale en réfection ainsi que le nombre de traversées de cette route par les loups. Ces résultats démontrent que les loups ajustent leur comportement en fonction des risques associés aux perturbations présentes dans leur territoire. Cette étude suggère que les perturbations anthropiques peuvent influencer la distribution spatiale du loup et que ces changements pourraient potentiellement affecter la dynamique prédateur-proie, particulièrement avec les espèces à statut particulier.

*Mots clés* : effets cumulatifs, loup gris, perturbations anthropiques, routes, sélection d'habitat, utilisation de l'espace.





## *ABSTRACT*

Throughout the southern part of the boreal forest, timber harvesting and natural resource extraction have induced important landscape modifications. Their effects can impact the whole ecosystem, and modify species behaviour as well as trophic interactions. Although anthropogenic impacts on vulnerable species' ecology are well documented, our comprehension of carnivore responses to habitat alteration is still limited. Being tolerant of human structures, the wolf may use them to improve hunting success. Our objective was to assess the impacts of anthropogenic disturbances on habitat selection and space use by wolf in a heavily managed landscape. We hypothesized that responses to anthropogenic disturbances and infrastructure would be indicative of a trade-off between the perceived costs and benefits that wolves experience in using them, as some disturbances might be beneficial to wolves. Further, because risk for wolf of using a particular habitat type likely increases with the probability of human encounter, we hypothesized that the level of human activity would be more important in driving wolf response to a disturbance than the disturbance by itself. Between 2005 and 2010, we tracked 22 wolves belonging to nine packs at the southern fringe of Québec's boreal forest, and fitted them with GPS telemetry collars. Using resource selection functions, we found that wolf selected roads and anthropogenic food sources, but avoided recent clearcuts (younger than 5 years old) and cabins. Wolves were more tolerant toward human infrastructure when using high quality habitats. Also, the presence of active roadworks decreased roadside use by wolves as well as the frequency of road crossings. This study demonstrated how anthropogenic disturbances may influence wolf habitat selection and underscored that resulting changes in wolf distribution could potentially affect predator-prey dynamics, especially with endangered species.

*Keywords:* anthropogenic disturbances, cumulative effects, gray wolf, habitat selection, roads, space use.



## *TABLE DES MATIÈRES*

REMERCIEMENTS .....	VII
RÉSUMÉ .....	IX
ABSTRACT .....	XI
TABLE DES MATIÈRES.....	XIII
LISTE DES FIGURES .....	XV
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
CHAPITRE 1 : INFLUENCE DE L'ACTIVITÉ HUMAINE SUR LA SÉLECTION D'HABITAT DU LOUP EN FORÊT BORÉALE AMÉNAGÉE.....	13
1.1    RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE.....	13
1.2    WOLF HABITAT SELECTION IS SHAPED BY HUMAN ACTIVITIES IN A HIGHLY MANAGED BOREAL FOREST .....	15
CHAPITRE 2 : IMPACTS D'UN IMPORTANT CHANTIER ROUTIER SUR L'UTILISATION DE L'ESPACE D'UN GRAND CARNIVORE.....	41
2.1    RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DU DEUXIÈME ARTICLE .....	41
2.2    MAJOR ROADWORK IMPACTS THE SPACE USE BEHAVIOUR OF A LARGE CARNIVORE .....	43
CHAPITRE 3 CONCLUSION .....	65
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES .....	69



## *LISTE DES FIGURES*

Figure 1. Représentation schématique des répercussions des perturbations anthropiques sur la faune selon la magnitude relative et l'échelle spatiale de l'effet (adapté de Johnson & St-Laurent 2011).....	3
--	---



## *INTRODUCTION GÉNÉRALE*

### **Modifications récentes du paysage**

À l'échelle mondiale, la forêt boréale constitue le biome terrestre le plus important en termes de superficie (Burton et al. 2003), couvrant plus de 35 % de la superficie totale du Canada et 77 % de son territoire forestier (RNC 2010). Dynamisées autrefois uniquement par les perturbations naturelles (i.e., feux, épidémies d'insectes, chablis et maladies), ces forêts présentaient une structure d'âge très diversifiée (Bergeron et al. 2002). Cependant, l'intensification des régimes de perturbations anthropiques, par l'expansion et la mécanisation de l'industrie forestière, a fortement bouleversé le paysage nord-américain (Foster et al. 1997; Brisson et Bouchard 2003; Boucher et al. 2009). Cela s'est reflété par une simplification structurelle, une modification de la composition spécifique végétale, une homogénéisation de l'âge à l'intérieur des peuplements ainsi qu'un rajeunissement global des forêts (Östlund et al. 1997; Bergeron et al. 2002). Ces transformations de la matrice forestière mûre ou surannée au profit de jeunes peuplements ont affecté l'assemblage des communautés animales (Lindenmayer et Franklin 2003). Les herbivores de début de succession, tels que l'orignal (*Alces alces*) et le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*), se retrouvent désormais avantagés (Johnson et al. 1995; Dussault et al. 2005; Potvin et al. 2005a), modifiant ainsi la structure et la composition du réseau trophique de la forêt boréale.

À ces modifications de l'habitat s'ajoutent une panoplie d'infrastructures pérennes liées au développement de plus en plus marqué des régions forestières. L'accroissement de l'intérêt de la population pour les activités récréotouristiques et l'observation de la faune sauvage est d'ailleurs paradoxal puisqu'elle implique également l'aménagement d'infrastructures et un dérangement par les touristes qui sont généralement néfastes au maintien de la biodiversité locale (Duchesne et al. 2000; Kerbirou et al. 2008). Cette



présence anthropique dans l'écosystème forestier entraîne diverses réponses au sein des communautés animales, allant jusqu'à la disparition locale ou régionale de plusieurs espèces fauniques (Mladenoff et al. 1995; Brooks et al. 2002; Laliberte et Ripple 2004), soulignant du même coup l'importance de revoir nos méthodes d'aménagement du territoire.

## **Perturbations anthropiques**

### *Concepts généraux*

En altérant le comportement des espèces animales (Debinski et Holt 2000; Fahrig 2003; Ryall et Fahrig 2006), les perturbations anthropiques entraînent des réponses négatives variées, tant à l'échelle individuelle que populationnelle (Trombulak et Frissell 2000; Johnson et St-Laurent 2011). En effet, la présence de perturbations anthropiques dans le domaine vital d'un individu peut engendrer un stress chronique (Renaud 2012) que celui-ci tentera d'amoindrir en adaptant son comportement. Dans les cas où la perturbation est majeure, ces impacts peuvent ultimement se répercuter sur les échelons biologiques supérieurs (Johnson et St-Laurent 2011) (Figure 1). Tout dépendant de leur magnitude et de l'échelle spatio-temporelle de leurs effets, les perturbations anthropiques peuvent ainsi engendrer une modification dans la sélection d'habitat (Houle et al. 2010; Polfus et al. 2011), une hausse des coûts énergétiques causée par un déplacement accru (Kolowski et Holekamp 2009) ou par le stress (Tyler 1991; Frid et Dill 2002) ainsi qu'une réduction du temps passé à l'alimentation (Duchesne et al. 2000).

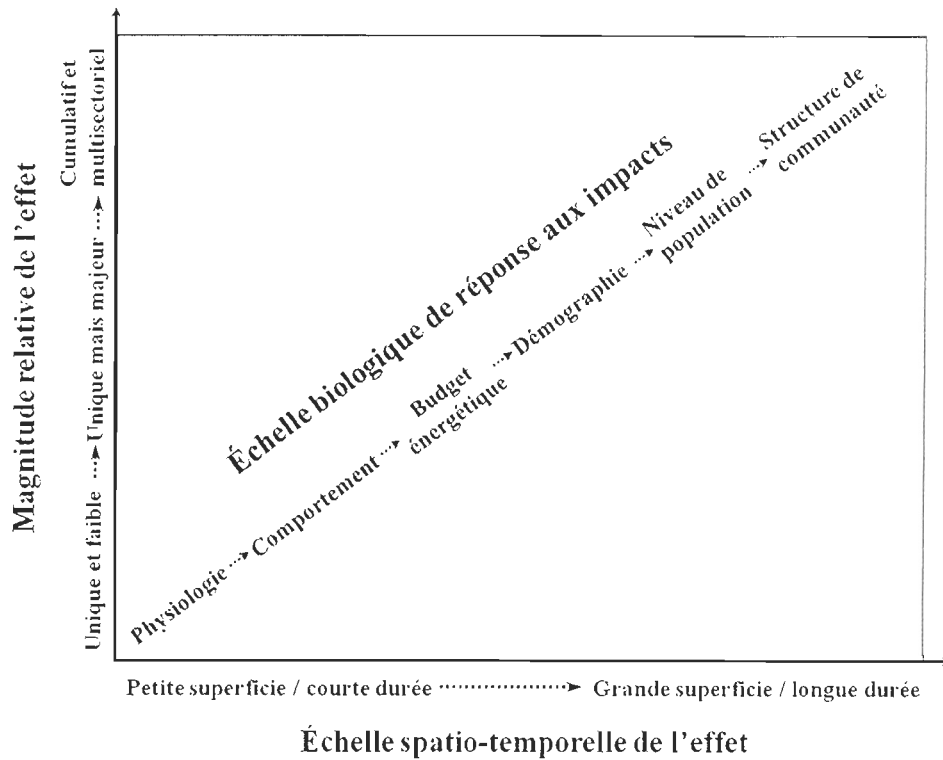


Figure 1. Représentation schématique des répercussions des perturbations anthropiques sur la faune selon la magnitude relative et l'échelle spatiale de l'effet (adapté de Johnson & St-Laurent 2011).

### *Effets cumulés*

Dans ce manuscrit, le terme « effet » est défini comme un changement dans l'environnement induit par une perturbation anthropique tandis que le terme « impact » réfère à la conséquence de ce changement sur une population faunique, ainsi suggéré par Wårnback et Hilding-Rydevik (2009). Lors de l'élaboration des études d'impacts du développement humain sur l'environnement, il est primordial d'évaluer non seulement les impacts du projet en cours mais également ceux de l'activité humaine passée, présente et future (Ross 1998). En effet, l'effet d'une perturbation donnée (i.e., modification de son environnement) peut sembler anodin, mais ce dernier s'ajoute à ceux des autres perturbations environnantes, si bien que leurs effets cumulés peuvent affecter grandement la qualité de l'habitat et engendrer des impacts négatifs de la part de certaines espèces

(Theobald et al. 1997 ; Johnson et St-Laurent 2011). Ces effets cumulés peuvent être de nature additive, multiplicative ou interactive. Pris individuellement, certains effets peuvent avoir des répercussions mineures mais, une fois regroupés, ils ont souvent un impact majeur sur l'environnement (Theobald et al. 1997; Ross 1998; Harriman et Noble 2008). De plus, les effets cumulés peuvent résulter de l'ajout dans un paysage de plusieurs perturbations anthropiques d'un seul type ou de plusieurs types. Ainsi, la prise en compte du plus grand nombre possible de perturbations anthropiques et de leurs effets cumulés améliore notre compréhension de leurs impacts sur le comportement animal et apporte un nouvel éclairage sur ce sujet qui est déjà relativement bien documenté pour plusieurs espèces.

### **Importance des grands carnivores dans les écosystèmes**

L'étude du comportement des grands carnivores revêt une grande importance puisqu'ils remplissent diverses fonctions primordiales de régulation des systèmes biologiques (Hebblewhite et al. 2005; Ripple et Beschta 2006). Comme ils trônent au sommet de la chaîne alimentaire, les prédateurs impactent les proies mais peuvent de plus avoir une forte influence sur les réseaux trophiques complexes en modulant l'abondance des populations de mésoprédateurs (Crooks et Soulé 1999; Hebblewhite et al. 2005). Leur disparition peut, par exemple, affecter les communautés de micromammifères et d'oiseaux par le biais de l'augmentation d'abondance des mésoprédateurs [*e.g.* augmentation du renard roux (*Vulpes vulpes*) ou de l'hermine (*Mustela erminea*) (Palomares et al. 1995; Crooks et Soulé 1999)]. Leurs impacts peuvent également se répercuter indirectement sur la productivité des espèces végétales recherchées par les ongulés herbivores, suite à des phénomènes de cascades trophiques (McLaren et Peterson 1994; Hebblewhite et al. 2005; Ripple et Beschta 2012). À titre d'exemple, lors de leur étude dans le parc national de Yellowstone, Hebblewhite et al. (2005) ont montré que la régénération du saule (*Salix* spp.) et du peuplier (*Populus* spp.) était significativement plus faible dans les secteurs supportant une faible population de loups que dans ceux à forte densité.

## **Impacts des perturbations anthropiques sur les grands carnivores**

À cause de leur grands domaines vitaux qui entrent souvent en conflit avec l'homme, les grands carnivores sont particulièrement influencés par l'augmentation des perturbations anthropiques (Laliberte et Ripple 2004; Ryall et Fahrig 2006). Ces dernières peuvent avoir des impacts sur leur démographie via une hausse de la mortalité (McLellan et al. 1999; Larivière et al. 2000) et sur leur distribution spatiale que ce soit directement par l'ajout de structures humaines (Thurber et al. 1994; Houle et al. 2010) ou indirectement, par le biais de changements dans l'agencement et la composition de la forêt (Courbin et al. 2009; Houle et al. 2010). Ces impacts sont toutefois modulés par la densité des infrastructures et l'intensité des activités humaines présentes à l'intérieur ou à proximité du territoire fréquenté par un individu, une population, une espèce ou une communauté (Hebblewhite et Merrill 2008; Houle et al. 2010; Rogala et al. 2011).

De plus, les perturbations anthropiques peuvent également moduler les relations prédateurs-proies. Par la modification de l'habitat de la proie, du prédateur ou des deux espèces, les perturbations anthropiques peuvent, entre autres, affecter leur distribution spatiale en avantageant un des maillons de la chaîne alimentaire au détriment des autres (Seip 1992; Ryall et Fahrig 2006; Courbin et al. 2009). En effet, les grands carnivores ont la capacité d'ajuster leurs comportements suite à certaines perturbations anthropiques et peuvent même en tirer profit dans leur comportement de chasse (James et Stuart-Smith 2000 ; Whittington et al. 2011). Celles-ci peuvent également engendrer une trappe écologique si la proie maintient sa sélection d'une portion précise du paysage, suite à une modification majeure, malgré que cette portion ne soit plus favorable au succès reproducteur de l'espèce (Schlaepfer et al. 2002; Battin 2004; Fahrig 2007). La modification du paysage peut donc avoir un impact majeur sur les interactions prédateur-proies (Wittmer et al. 2007). Conséquemment, l'étude des grands carnivores, de leur comportement et de leurs besoins en habitat, s'avère essentielle afin de mieux comprendre et planifier l'aménagement et l'exploitation des ressources dans les paysages naturels ainsi que pour assurer la conservation de la biodiversité faunique. Malgré ces considérations, très

peu d'études ont abordé les impacts des perturbations anthropiques sur la sélection d'habitat et la distribution spatiale des grands carnivores dans l'est de l'Amérique du Nord (voir Houle et al. 2010), la majorité ayant été réalisées sur les espèces dites sensibles comme le caribou forestier (*Rangifer tarandus caribou*) (e.g. Duchesne et al. 2000; Leblond et al. 2011).

### **Définition de la sélection d'habitat**

Il est primordial en écologie de bien définir certains concepts qui sont souvent galvaudés et qui peuvent engendrer de la confusion lorsqu'ils sont utilisés de manière inexacte. En écologie spatiale, les concepts d'utilisation de l'espace et de sélection d'habitat sont souvent confondus, malgré leur signification biologique très différente (Hall et al. 1997; Garshelis 2000). Hall et al. (1997) définissent l'utilisation de l'espace comme la manière par laquelle l'individu utilise les différentes composantes biotiques ou abiotiques de son habitat, alors que la sélection se réfère plutôt au choix des différents types de ressources en fonction de leur disponibilité (Johnson 1980).

La notion d'échelle spatiale est essentielle dans l'étude du comportement de sélection d'habitat (Johnson 1980; Mayor et al. 2009; Wheatley et Johnson 2009). Rettie et Messier (2000) ont suggéré qu'il existerait un lien entre l'échelle de sélection et la hiérarchie des facteurs limitants pour une espèce donnée. Ainsi, les éléments influençant le plus la survie seraient pris en compte à grande échelle, alors que les facteurs limitants de second ordre influenceraient les choix faits à plus fine échelle. Ce type de réponse a été étudié chez les ongulés où le risque de prédation, principal facteur limitant, influence la sélection à l'échelle du paysage (Rettie et Messier 2000; Dussault et al. 2005; Gustine et al. 2006; Hins et al. 2009). De plus, le contexte environnemental dans lequel l'individu évolue semble aussi important dans son choix d'habitat que la parcelle où il se retrouve précisément (Leblond et al. 2011). Dans cette optique, il est plausible de croire que l'impact des perturbations anthropiques sur la sélection d'habitat pourrait influencer les choix réalisés à

plusieurs échelles spatiales et que cette influence pourrait être modulée par la qualité de l'habitat environnant.

### **Le loup gris comme modèle d'étude**

En milieu boréal nord-américain, le loup gris remplit le rôle de grand prédateur dans l'écosystème forestier en étant le principal facteur limitant des populations d'orignaux (Peterson 1974; Ballard et al. 1987; Hayes et Harestad 2000) et de caribous (Seip 1992). De par sa distribution généralisée à l'ensemble de l'hémisphère nord (Mech et Boitani 2003), le loup a probablement été le grand carnivore le plus étudié à l'échelle mondiale comme le démontrent les nombreuses études effectuées en Scandinavie (*e.g.* Kaartinen et al. 2005; Sand et al. 2006), en Europe (*e.g.* Ciucci et al. 2003; Theuerkauf et al. 2003; Jedrejewski et al. 2008) et en Amérique du Nord (*e.g.* Mladenoff et al. 1995 ; Jolicoeur 1998; Houle et al. 2010). Sa vie sociale est très développée et hiérarchisée; le loup se regroupe par clan familial, appelé meute, généralement composée du couple reproducteur (alpha), des louveteaux et des jeunes d'un an (Mech 1970; Mech et Boitani 2003). La meute défend et marque un certain territoire et les meutes entrent en compétition entre elles pour l'espace et les ressources (Ballard et al. 1987; Fuller 1989; Mech et Boitani 2003). La tendance des membres alpha à agrandir leur territoire dicte souvent les changements et les ajustements annuels des meutes (Mech et Boitani 2003). Les différentes structures dans le paysage peuvent également influencer la forme et le choix du territoire (Mech et Boitani 2003).

Disparu dans plusieurs régions du monde suite à des campagnes de contrôle de la déprédation sur le bétail (Boitani 2003), il appert que le loup retrouve peu à peu son ancienne distribution géographique, notamment en Amérique du Nord (Fuller 1989; Mech 1995; Hayes et Harestad 2000) et en Europe (Boitani 2003; Jedrejewski et al. 2008). Cette recolonisation ou recrudescence de l'abondance du loup dans des milieux fortement perturbés démontre bien sa capacité à s'adapter à différents environnements (Mech et Boitani 2003). Bien qu'il soit considéré généraliste en termes d'habitats fréquentés (Mech 1970; Mladenoff et al. 1995) et qu'il ait la capacité de survivre dans des endroits marginaux

ou dégradés (Thiel et al. 1998; Mech et Boitani 2003; Gula et al. 2009), le loup montre tout de même certains patrons bien définis de sélection d'habitat. La disponibilité des proies et la présence de perturbations anthropiques sont deux éléments importants influençant le choix de son territoire (Ciucci et al. 2003; Houle et al. 2010; Kaartinen et al. 2010). Ces variables sont ainsi généralement utilisées pour prédire sa distribution à grande échelle (Mladenoff et al. 1995; Rateaud et al. 2001 ; Potvin et al. 2005b).

#### *Facteurs influençant la sélection d'habitat du loup gris*

Outre la disponibilité des proies et les perturbations anthropiques, plusieurs facteurs biophysiques peuvent influencer la sélection d'habitat du loup à plus fine échelle (Ciucci et al. 2003; Houle et al. 2010). En présence d'accumulation de neige, le loup sélectionne généralement, à l'intérieur de son domaine vital, les endroits caractérisés par des pentes faibles et un mince couvert nival (Jolicoeur 1998; Ciucci et al. 2003; Whittington et al. 2005; Houle et al. 2010), potentiellement en lien avec son comportement de chasse (Fuller 1991; Huggard 1993; Kunkel et Pletscher 2000) bien que Tremblay-Gendron (2012) ait observé l'inverse dans la réserve faunique des Laurentides au Québec. Il sélectionne et exploite également les structures linéaires, telles que les chaînes de lacs et les rivières en hiver ainsi que les chemins forestiers en été, afin de se déplacer, marquer son territoire et traquer ses proies (Kunkel et Pletscher 2000; Kuzyk et al. 2004; Whittington et al. 2011). Par contre, sa sélection est rarement orientée vers une composition forestière spécifique (Mech 1970; Ciucci et al. 2003; Mech et Boitani 2003); elle est plutôt guidée par l'abondance et les préférences de ses proies. Dans les milieux dominés par l'orignal, cela se traduit notamment par une sélection des zones contenant une bonne quantité de brouet, telles que les jeunes peuplements en régénération (environ 10 ans) et les peuplements mixtes (environ 50 ans) (Courbin et al. 2009; Houle et al. 2010).

Une étude récente a d'ailleurs démontré que la sélection d'habitat du loup en forêt boréale était influencée par les effets cumulés des perturbations liées à l'exploitation forestière (Houle et al. 2010). Dans cette étude, la sélection des coupes en régénération par

le loup diminuait avec l'augmentation de la densité de routes durant la période d'utilisation de la tanière et la période de rendez-vous. Cependant, les loups sélectionnaient davantage les secteurs à forte densité de structures anthropiques durant les périodes de faible achalandage (e.g. hiver, période nomade; Houle et al. 2010; voir aussi Theuerkauf et al. 2003, Hebblewhite et Merrill 2008). D'autres études ont montré que le loup pouvait dans certains cas développer une relative accoutumance aux activités humaines (Blanco et al. 2005) ou être contraint de sélectionner des secteurs à forte densité humaine lorsque les meilleurs habitats sont déjà occupés ou inexistantes (Hebblewhite et Merrill 2008). Ces comportements expliquent en partie la variation des résultats obtenus dans les différentes études. Il semblerait donc que le loup cherche davantage à éviter la présence humaine et le risque de rencontre avec les humains plutôt que la structure anthropique en elle-même (Hebblewhite et Merrill 2008; Rogala et al. 2011).

Toutefois, les activités humaines ne sont pas toutes perçues de manière négative par le loup. À titre d'exemple, l'apport anthropique de nourriture peut être important et constituer une proportion non négligeable du régime alimentaire de quelques individus (Messier et Crête 1985; Chavez et Gese 2005). Parmi les principales sources anthropiques de nourriture, notons spécialement: 1) les « enclos d'appâtage » où les trappeurs déposent régulièrement de la viande un peu avant et durant la saison de piégeage afin d'attirer les canidés, 2) les « dépôts de carcasses » où les responsables de la voirie disposent les carcasses des grands mammifères victimes d'un accident routier, 3) les dépotoirs et 4) les orignaux blessés et non récupérés à la chasse ainsi que les viscères. Les trois premiers sites représentent un attrait majeur pour un carnivore puisqu'il s'agit de sources continues et prévisibles qui peuvent sembler, d'un point de vue énergétique, plus sécuritaires et rentables que la chasse et la mise à mort d'un orignal (Mech et Nelson 1990; Weaver et al. 1992; Huggard 1993). Considérant que ces sources de nourriture sont généralement à proximité des routes pour en faciliter l'accès par l'homme, leur utilisation peut résulter en une sélection de secteurs qui seraient évités sans cet apport alimentaire allochtone (Chavez et Gese 2005). Il semble que cette réponse du loup à la présence de nourriture d'origine anthropique n'ait pas fait l'objet d'études spécifiques, faute notamment de données



disponibles (i.e., emplacement des enclos d'appâtage, sites de dépôt de carcasses, dépôts de déchets de camps forestiers, etc.). Ainsi, nos connaissances à cet égard demeurent fragmentaires et anecdotiques (Messier et Crête 1985; Chavez et Gese 2005).

### *Impacts des routes sur les déplacements du loup*

Étant reconnues parmi les structures anthropiques les plus invasives des paysages industrialisés (Forman 2000), les routes peuvent avoir d'importantes répercussions sur les populations animales (e.g., perte et fragmentation d'habitat, augmentation de la mortalité) (Forman et Alexander 1998; Trombulak et Frissell 2000). Leurs impacts sur les loups peuvent varier selon la région (Thurber et al. 1994; Blanco et al. 2005) ainsi que la qualité des habitats environnants (Houle et al. 2010). À titre d'exemple, les collisions avec des véhicules routiers représentent un impact de premier ordre (Trombulak et Frissell 2000) et constituent la troisième plus grande source de mortalité chez les loups de la réserve faunique des Laurentides, au Québec (Jolicoeur 1999). Outre cette mortalité directe, la facilité d'accès au territoire forestier peut contribuer à l'augmentation de la pression de piégeage et conséquemment à des mortalités supplémentaires (Person et Russell 2008). Dans la région de Charlevoix, soit la réserve faunique des Laurentides, où la densité de chemins forestiers est par endroit très élevée (atteignant par endroit plus de 4 km/km<sup>2</sup>), la mortalité annuelle moyenne des loups causée par le piégeage était d'environ 22 %, mais pouvait dépasser 30 % certaines années (Jolicoeur 1999; Larivière et al. 2000). Les travaux de voirie en milieu forestier peuvent également restreindre les milieux propices pour l'établissement des tanières et forcer les loups à utiliser des secteurs aux caractéristiques suboptimales (Jolicoeur et al. 1998). En ce sens, plusieurs chercheurs ont suggéré que les loups ne pouvaient s'établir dans des endroits où la densité de routes dépassait un certain seuil spécifique, variable selon la région étudiée (Mech et al. 1988; Thurber et al. 1994; Mladenoff et al. 1995; Rateaud et al. 2001).

Le trafic et le calibre de la route revêtent également une importance dans leur utilisation par la faune. À titre d'exemple, une autoroute à quatre voies clôturée de chaque

côté pourrait représenter un obstacle et une source de dérangement plus important qu'un chemin forestier non pavé. Généralement, les routes secondaires supportant un faible trafic sont moins évitées, voire même sélectionnées à faible densité par les prédateurs puisqu'elles facilitent les déplacements (Whittington et al. 2005; Houle et al. 2010; Rogala et al. 2011) et que les risques de rencontre avec l'homme y sont généralement plus faibles que sur les routes pavées.

Malgré toutes les informations disponibles quant aux impacts des routes, il n'existe aucune étude, à ma connaissance, qui ait identifié les conséquences de la construction ou de la réfection majeure d'une route pavée sur la sélection d'habitat et la distribution spatiale d'un grand prédateur. Pourtant, les loups peuvent parcourir de grandes distances, particulièrement pendant la dispersion (Mech et Boitani 2003). Leurs déplacements risquent d'être entravés par un chantier de même que par un élargissement du corridor routier, ce qui pourrait ultimement confiner les loups dans certaines zones d'un paysage aménagé. Selon l'étude de Whittington et al. (2005) réalisée en Alberta, les loups étaient moins enclins à traverser les routes importantes que les routes à faible débit. Il est donc important de connaître l'influence d'une construction importante sur la perméabilité du paysage aux mouvements des prédateurs.

### **Objectifs et résultats**

L'objectif principal de cette étude était de déterminer l'influence des perturbations anthropiques sur la distribution spatiale et la sélection d'habitat du loup gris. Plus spécifiquement, cette étude visait à 1) décrire la sélection d'habitat du loup gris dans un paysage fortement perturbé par les activités anthropiques en considérant le contexte environnemental et la présence de perturbations humaines et 2) décrire les impacts des différentes étapes d'un chantier routier de grande ampleur, soit l'élargissement de la route 175 dans la réserve faunique des Laurentides, sur la distribution spatiale du loup gris à l'échelle de l'aire d'étude. Concernant le premier objectif, nous avons émis l'hypothèse que la sélection d'habitat du loup est modulée par le contexte environnemental de l'endroit où se retrouve l'animal (voir Leblond et al. 2011 pour un exemple avec le caribou). En

d'autres termes, les loups modifient leur comportement en réaction à l'accumulation des perturbations anthropiques dans le paysage. De plus, nous émettons l'hypothèse que la réaction des loups aux structures anthropiques dépend des risques et des bénéfices perçus par les loups qui les utilisent : ainsi, les loups éviteraient les zones où l'activité humaine et les risques de mortalité sont élevés alors qu'ils sélectionnent les sources de nourritures anthropiques et les structures facilitant l'accès au territoire durant les périodes où l'activité humaine est réduite. L'hypothèse reliée au deuxième objectif stipule que les loups cherchent davantage à éviter la présence humaine et le risque de rencontre plutôt que la structure anthropique en elle-même. Pour les axes routiers, le risque perçu par le loup est directement associé au trafic et à la présence d'un chantier de construction.

La présente étude a permis de démontrer que le comportement de sélection d'habitat du loup gris était influencé par le contexte environnant. Le loup évite les structures anthropiques, particulièrement lorsque l'activité humaine est élevée, mais il semble toutefois plus tolérant envers celles-ci lorsqu'il fréquente des habitats de haute qualité, tels que les peuplements de 20-40 ans d'âge et les milieux ouverts (Chapitre I). En accord avec notre hypothèse, le niveau d'activité humaine a également permis d'expliquer la réaction d'évitement des infrastructures routières par le loup (Chapitre II). La présence d'activité à un chantier de construction a eu un effet négatif sur l'utilisation des sites aux abords de la route et a réduit la fréquence des traversées de la route par le loup.

# CHAPITRE 1

## INFLUENCE DE L'ACTIVITÉ HUMAINE SUR LA SÉLECTION D'HABITAT DU LOUP EN FORÊT BORÉALE AMÉNAGÉE

### 1.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE

Dans la partie sud de la forêt boréale, l'industrie forestière a généré une matrice forestière de jeunes peuplements entrecoupés de quelques peuplements matures et fragmentés par de nombreux chemins forestiers. Ces changements ont modifié l'abondance et la diversité de plusieurs espèces animales et déstabilisé certains réseaux trophiques. Puisque les loups (*Canis lupus*) sont les prédateurs apicaux en forêt boréale, leurs réponses à l'accumulation de perturbations anthropiques peuvent avoir d'importants impacts sur l'ensemble de l'écosystème. Notre objectif était d'évaluer les impacts des perturbations anthropiques sur la sélection d'habitat du loup dans un paysage fortement aménagé. Entre 2005 et 2010, nous avons suivi 22 loups équipés de colliers GPS appartenant à neuf meutes habitant la frange sud de la forêt boréale au Québec. En utilisant des fonctions de sélection des ressources, nous avons déterminé les impacts synergiques des perturbations anthropiques et de la qualité de l'habitat sur la sélection d'habitat. Nos résultats démontrent que les loups sélectionnaient les milieux propices à leurs proies ou susceptibles d'améliorer leur succès de chasse, mais évitaient les structures anthropiques, particulièrement dans les secteurs où l'activité humaine est élevée. De plus, les loups semblaient plus tolérants aux infrastructures lorsqu'ils fréquentaient des habitats de haute qualité. En démontrant ainsi l'influence des perturbations anthropiques sur la sélection d'habitat, nous soulignons que ces modifications comportementales peuvent potentiellement affecter la dynamique prédateur-proie. Les gestionnaires fauniques devraient donc prendre en considération la

réponse des prédateurs aux perturbations liées à l'industrie forestière lorsqu'ils planifient l'aménagement forestier en fonction de proies potentielles du loup.

Cet article a été rédigé en étroite collaboration avec mon directeur Martin-Hugues St-Laurent, professeur en écologie animale à l'Université du Québec à Rimouski, et mon codirecteur, Christian Dussault, chercheur sur la grande faune au Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec. Il a été publié dans la revue *Forest Ecology and Management* (volume 276, pages 125-131). Ces résultats ont également été présentés sous forme d'affiche lors du 13<sup>th</sup> *International Arctic Ungulate Conference* à Yellowknife en août 2011. En tant que premier auteur, j'ai réalisé la totalité des analyses géomatiques et statistiques. Les autres auteurs ont contribué à toutes les étapes de l'élaboration de l'article, et plus particulièrement à l'idée originale, à l'établissement des objectifs et au financement de l'ensemble des étapes du projet.

## 1.2 WOLF HABITAT SELECTION IS SHAPED BY HUMAN ACTIVITIES IN A HIGHLY MANAGED BOREAL FOREST

### ABSTRACT

Throughout the southern part of the boreal forest, timber harvesting has generated a young forest matrix interspersed with mature remnants and fragmented by numerous roads. These changes have modified the abundance and diversity of many animal species and destabilized some trophic networks. Because wolves (*Canis lupus*) are apex predators of the boreal food web, wolf response to cumulative disturbances could have important impacts on the entire ecosystem. Our objective was to assess the impacts of anthropogenic disturbance on wolf habitat selection in a highly disturbed landscape. Between 2005 and 2010, we tracked 22 wolves with GPS collars in nine packs inhabiting the southern fringe of Québec's boreal forest. Using resource selection functions, we assessed the synergistic impacts of anthropogenic disturbances and habitat quality on habitat selection. Wolves selected areas providing food or likely to improve hunting success, but avoided anthropogenic disturbances, especially in areas with high levels of human activity. Interestingly, wolves seemed more tolerant of infrastructure when frequenting high-quality habitats. We demonstrate how anthropogenic disturbances may influence wolf habitat selection. Wildlife managers should take into account predator responses to logging-related disturbances when planning forest management for potential prey species.

**Keywords:** Anthropogenic disturbances, cumulative impacts, forest harvesting, gray wolf, habitat selection

## 1. INTRODUCTION

During the last decade, the impact of human activities on large mammalian carnivores has received increased attention (Houle et al., 2010; Laliberte and Ripple, 2004; Woodroffe, 2011). Many wildlife managers and researchers recognize the high variability in the behavioural responses of large carnivores to anthropogenic disturbances (Hebblewhite and Merrill, 2008; Woodroffe 2000) and their potentially important impacts on community structure (Courbin et al., 2009; Hebblewhite et al., 2005). The ability of large carnivores to persist in human-modified landscapes has been debated (Linnell et al., 2001; Woodroffe, 2000), but anthropogenic disturbances have influenced their current distribution worldwide (Laliberte and Ripple, 2004; Woodroffe, 2000). Anthropogenic disturbances and infrastructure may have both negative and positive impacts on large carnivore distribution. They may favour predators by facilitating their movements (James and Stuart-Smith 2000) and by increasing food availability through anthropogenic food sources, livestock, and the creation of suitable habitats for prey (Chavez and Gese, 2005; Messier and Crête, 1985). On the other hand, they may also be detrimental to large carnivores by modifying behaviours such as movement rate (Kolowski and Holekamp, 2009), dispersal (Riley et al., 2006) and habitat selection (Gibeau et al., 2002; Houle et al., 2010), and ultimately increase mortality rate. This concern about human impacts on large carnivore populations is increasingly relevant due to growing human encroachment within wildlife habitat, an increased footprint insufficiently compensated by conservation-oriented management or protective legislation (Linnell et al., 2001; Manseau et al., 2003; Mech and Boitani, 2003).

Gray wolves (*Canis lupus*) occupy the upper trophic level in North America. Like other large carnivores, wolves have experienced major declines in response to the expansion of human settlements, but some populations have been reintroduced (Mech and Boitani, 2003). Recently, habitat modifications combined with a growing popular interest for recreational activities have increased the density and diversity of anthropogenic disturbances likely to impact wolves, especially at the southern fringe of their distribution

range. Logging is probably one of the most beneficial types of disturbance for wolves, as it creates a forest matrix dominated by early seral stands (Lindenmayer and Franklin, 2003) where prey species such as white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) (Johnson et al., 1995) and moose (*Alces alces*) (Potvin et al., 2005a) thrive. Modern forestry has also generated a complex network of forest roads that wolves may use to facilitate their movements and increase their foraging opportunities (James and Stuart-Smith, 2000; Whittington et al., 2011).

Roads, on the other hand, also represent a risk of vehicle collision mortality for many species (Dussault et al., 2006a; Fuller, 1989). In fact, collisions with vehicles are one of the most important causes of wolf mortality in several regions where wolf hunting and trapping is prohibited (Italy 52 % [Lovari et al., 2007]; Croatia 24 % [Huber et al., 2002]; and Minnesota 11 % [Fuller, 1989]). By increasing accessibility to previously undisturbed areas, roads favour the establishment of cabins within suitable wolf habitat as well as the occurrence of recreational activities such as trapping and hunting that often lead to higher harvest rates (>40 %) (Fuller, 1989; Larivière et al., 2000). In such human-modified landscapes, wolves need to balance selection for food resources with mortality risk associated with human presence, a trade-off that we highlight by investigating wolf responses to various types of anthropogenic disturbances.

Previous studies principally focused on the impacts of roads and/or human density on wolf habitat selection and spatial distribution (Ciucci et al., 2003; Houle et al., 2010; Whittington et al., 2005). In this study, our objective was to investigate wolf responses to human-related habitat modifications, focusing on the impacts of such modifications on habitat selection. We hypothesize that anthropogenic disturbances will influence habitat selection by wolves, and that wolf response will depend on the disturbance density. Because some disturbances might be beneficial to wolves, we believe responses to anthropogenic disturbances and infrastructure to be indicative of a trade-off between the perceived costs and benefits that wolves experience in using them. We expected that wolves will; [1] select areas providing high food availability and/or features that are likely



to increase hunting success like anthropogenic food sources, suitable moose habitat (e.g., mixed-deciduous and young regenerating stands) (Dussault et al. 2005), streams, and low-use roads (James and Stuart-Smith, 2000; Houle et al., 2010); [2] exhibit avoidance of high infrastructure density and [3] be more tolerant toward human infrastructure when using suitable habitat types.

## 2. STUDY AREA

The study area covered 12,907 km<sup>2</sup> and was located near the southern limit of the boreal forest (47° 41'N; -71° 20'W) in the province of Québec (Canada), between the cities of Québec and Saguenay. It encompassed two Québec national parks (Jacques-Cartier and Grands-Jardins) and almost the entire Laurentides Wildlife Reserve. Vegetation in the study area is characterized by coniferous stands, dominated by balsam fir (*Abies balsamea*) and black spruce (*Picea mariana*), interspersed with mixed stands where conifer trees are found together with white birch (*Betula papyrifera*), maples (*Acer* spp.), and trembling aspen (*Populus tremuloides*). Deciduous species were found principally at low altitude and in the northern part of our study area. Elevation ranged from 500 m to 1,000 m above mean sea level. Precipitation amounts were high (1,500 mm/yr), particularly during winter when snow accumulation could be more than 3 m (Robitaille and Saucier, 1998). Other than wolf, the large mammal community is composed of black bear (*Ursus americanus*), moose, woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*), and a few white-tailed deer. Intensive forest harvesting and establishment of the two provincial national parks have created a heterogeneous mosaic of mature forest stands and regenerating cutblocks. The road network developed by forestry companies increased accessibility of the forested landscape to hunters, trappers, and tourists which promoted wolf harvesting (Larivière et al., 2000) and the establishment of infrastructure such as recreational cabins. In addition, several moose-vehicle collisions were recorded along provincial roads in our study area (Dussault et al., 2006a) and wolves could access four roadkill carcass deposits during our study. These carcass deposits received on average approximately 70 big game carcasses each year, mostly during June and July.

### 3. METHODS

#### *3.1. Capture and telemetry*

Between 2005 and 2010, we captured 26 wolves belonging to 9 packs, and fitted them with Global Positioning System (GPS) telemetry collars (model 3300SW from Lotek Engineering Inc., Newmarket, Ontario or model TGW-4580 from Telonics Inc., Mesa, Arizona). We captured animals either by helicopter darting or net-gunning in winter, or foot-hold trapping during summer (Houle et al., 2010) following approval by the Animal Welfare Committees of the Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec (MRNF; certificate # CPA-07-00-02) and the Université du Québec à Rimouski (UQAR; certificate # CPA-27-07-53-R2). GPS collars were programmed to acquire location fixes every 4 hours year-round. We recaptured wolves every year to download data and replace battery packs. We removed pups and wolves with insufficient locations from our dataset which resulted in a total of 22 wolves belonging to 9 packs (27 wolf-years) (Figure 1).

#### *3.2. Annual periods*

We defined three periods based on wolf ecology, hunting behaviour, movement pattern, and reproductive stages during which wolf resource selection was likely to change (Mech and Boitani, 2003). We visually determined beginning and ending dates for each period by looking at abrupt variations in net displacement from capture location (Courbin et al., 2009) and daily movement rate, and used the yearly average beginning and ending dates to delimit each period. The denning period began between 23 April and 6 May, and ended between 1 and 23 July, while the rendezvous period started between 2 and 24 July, and ended between 14 September and 15 November. During the denning period, we could easily identify breeding females as they mostly remained close to the den while other members of the pack patrolled the territory and returned only periodically to the den to feed and protect pups. This behaviour was also observed during the rendezvous period, but instead of one site, we noted several location clusters identified as rendezvous points (Mech

and Boitani, 2003). During the nomadic period, wolves usually moved together as a pack and did not use rendezvous points.

### *3.3. Habitat categories*

We used 1 : 20,000 digital ecoforest maps published by the MRNF to classify available habitat polygons into 10 categories based on cover type and stand age (Table 1). These maps were based on the photo-interpretation of 1 : 15,000 aerial photographs taken in 1998-1999. Using field surveys, Dussault et al. (2001) demonstrated that cover type and age class were the two variables for which the agreement between map information and field measurements was the best, indicating that habitat polygons based on these fields could be suitable to model species-habitat relationships. Minimum mapping unit size was 4 ha for forested polygons and 2 ha for non-forested areas (e.g., water bodies, bogs). We updated maps each year in order to include new cutblocks (no size limit) and natural disturbance polygons (e.g., fires, windthrows, and insect outbreaks). As we aimed to highlight the impacts of human disturbances on wolf habitat selection, we further regrouped all habitat types in one of the following two categories by period: selected or not selected by wolves. To do so, we built resource selection functions (RSF; Manly, 2002) by period using our 10 habitat variables and 'Conifer' stands as the reference category. Variables with positive coefficients and for which the 95 % confidence interval did not include zero were considered as 'Selected habitat types' in further analyses, while all other habitat types were labelled as the 'Other habitat types' category.

We used maps of the study area and a geographic information system (GIS) to determine information relative to slope, altitude, roughness (i.e., the variation of altitude within a given radius), paved and forest roads, streams, and cabins. Other variables (snow depth, roadkill deposits, and trappers' bait sites) were derived from field surveys and modelling (see below). We considered three topographic variables because wolves are known to use valley bottoms to hunt and to generally avoid steep slopes (Ciucci et al., 2003; Kunkel and Pletscher, 2000). We used stream density as an index of beaver presence, because this species may represent a major part of wolf diet during spring and summer

(Tremblay et al., 2001). We recorded the location of the 4 known roadkill carcass deposits and also obtained the location of 33 trappers' baiting sites by visiting clusters of wolf locations during field surveys. We identified clusters of locations where wolves spent >25 % of their time within a 100-m buffer area within a 96-h period using the Find Points Cluster Identification Program, developed to examine the temporal pattern of cluster use (e.g., potential den sites, kill sites) (Gillingham, 2009). Field visits determined which clusters were baiting sites, kill sites, or other types of site. We used trappers' baiting sites as an independent variable during the nomadic period only (which corresponds to the period of trapping activity; legal season started around 15<sup>th</sup> October and ended on 1<sup>st</sup> March; MRNF 2011), and roadkill carcass deposits only during the denning and rendezvous periods because moose-vehicle collisions rarely occur between November and April in our study area and these deposits were not used during winter (Dussault et al., 2006a).

To produce snow maps, we used snow depth data gathered at 31 weather stations managed by the Ministère du Développement durable, de l'Environnement et des Parcs du Québec within or near our study area. We assessed different candidate models to explain variations in snow depth among weather stations using a combination of altitude, latitude, and longitude, as well as their quadratic terms to consider potential non-linear effects. We selected the most parsimonious model for each month using Akaike's Information Criterion for small sample size ( $AIC_c$ ) (Hurvich and Tsai, 1989), and applied the selected model to a 10-m resolution grid covering the study area. We conducted model averaging when two or more models had  $\Delta AIC_c < 2$ . We validated our models on a monthly basis using the adjusted  $R^2$  between observed and predicted values obtained by the most parsimonious models [mean adj- $R^2 = 0.772 \pm 0.109$  (SD)].

### *3.4. Statistical analyses*

Prior to statistical analyses, we calculated the 95% minimum convex polygon (95% MCP) for each wolf and period in order to discard extraterritorial excursions (McLoughlin et al., 2004), and removed all locations falling outside the resulting MCPs. The mean number of locations used in our statistical analyses was 369 (SD = 177), 508 (SD = 281),

and 635 (SD = 511) by wolf for denning, rendezvous and nomadic periods, respectively. We used resource selection functions (RSF; Manly, 2002) to assess habitat selection. For each wolf, we distributed as many random points as we had locations within its 95% MCP in order to obtain a suitable assessment of habitat availability. Colinearity was absent from our datasets (condition index < 14; PROC REG, SAS Institute Inc. 2002). We used mixed logistic regression models (PROC GLIMMIX; SAS Institute Inc. 2002) with robust Sandwich estimator to assess habitat selection by wolves. We considered year and wolf's individual ID (nested within pack) as random factors to consider the non-independence between individuals of the same pack (Gillies et al., 2006).

We calculated the distance between the nearest anthropogenic food source (baiting sites and roadkill carcass deposits) located inside the wolf's territory and each location and random point. We did not consider anthropogenic food sources located outside a wolf's territory as available because of territoriality behaviour (Mech and Boitani, 2003). When a wolf did not have access to an anthropogenic food source within its territory, we attributed a fixed value (corresponding to the highest distance observed between wolf locations and the nearest anthropogenic food sources within the entire dataset) to all its observed and random locations.

Considering habitat characteristics surrounding locations is essential to contextualize the environment in which animals inhabit (Leblond et al., 2011). Because wolf response to roads and clearcuts depends on the density of such disturbances in the landscape (Houle et al., 2010), we expected that responses to other anthropogenic features would also depend on their local abundance. We thus calculated the proportion of recent clearcuts and selected habitat types, the density of roads, cabins, and streams as well as the coefficient of variation in altitude (roughness index) within buffers of varying radii (250, 500, 1,000, 1,500, and 2,000 m). Buffer radii were determined to cover the range of wolf movement distances in our dataset (mean distance travelled by wolves during a 4-hour step  $\approx$  1,800 m). We used a model selection approach and AIC to select the most parsimonious buffer radius for each group of variables (see Leblond et al., 2011). We grouped

anthropogenic disturbances together in a single model selection procedure, and other variables were investigated individually.

Using the landscape context variables, we built a series of candidate models to investigate the influence of human-related variables on wolf habitat selection. Our first candidate model only contained ‘Selected habitat types’ (‘Other habitat types’ was the reference), altitude, slope, stream density, and coefficient of variation in altitude (Table 2). From this baseline model, we developed more complex candidate models by adding human impacts expected to influence wolf behaviour. Interaction terms between anthropogenic disturbances and ‘Selected habitat types’ were also added to determine whether the impacts of human disturbances varied between ‘Selected habitat types’ and ‘Other habitat types’. Because AIC values tend to be minimal for the most complex models whenever sample sizes are high (Schwarz, 1978; Boyce et al., 2002), we used Bayesian Information Criterion (BIC; Johnson and Omland, 2004; Stephens et al., 2006) to select the most parsimonious models. The penalty term for BIC ( $k \times \ln(n)$ ) takes into account both the number of parameters ( $k$ ) in the model and the sample size ( $n$ ) (Schwarz, 1978; Johnson and Omland, 2004).

For each period, we evaluated the robustness of top-ranked model using a k-fold cross-validation (Boyce et al., 2002), i.e., by calculating RSF estimates using a subset of 75 % of our data and withholding 25 % for validation. Then, we ranked RSF scores and distributed them in ten equal bins scaled in percentile classes. For each withheld observation, we calculated their RSF value using the model developed with the training data set. We calculated a Spearman rank correlation ( $r_s$ ) between the ranked RSF-availability bins and the frequency of withheld data occurrence to evaluate model performance (Boyce et al., 2002).

#### 4. RESULTS

The ‘Selected habitat types’ category included ‘20-40 year-old regenerating stands’ and ‘Open stands’ during all annual periods, but also ‘Partial cuts’ and ‘Human’ categories

during the denning period, '6-20 year-old regenerating clearcuts' and 'Human' during the rendezvous period, and 'Deciduous-mixed', 'Natural disturbances' and '6-20 year-old regenerating clearcuts' during the nomadic period. 'Selected habitat types' were frequently used by wolves during all annual periods (mean proportion of locations, denning:  $39.6 \pm 20.9$  %; rendezvous:  $47.5 \pm 10.4$  %; nomadic:  $66.8 \pm 14.1$  %). The buffer size that best explained the influence of landscape-context variables on wolf habitat selection varied with the group of variables and period, but was generally smaller during the denning and rendezvous periods than the nomadic period (Table 3).

Regardless of the period, the complete model with interaction terms offered the best empirical support to our data, followed by the complete model without interaction (Table 4). Indeed, anthropogenic disturbances had a great influence on wolf habitat selection and models including them outclassed models based on natural features alone (Table 4). Throughout the year, wolves exhibited similar responses to several natural habitat features: they always selected low altitudes and gentle slopes (Table 5), and also selected areas with high densities of streams, except during the nomadic period. During winter, they selected areas with high snow accumulation.

Wolf behaviour changed depending on disturbance type. Roads were generally selected (except during the nomadic period), whereas areas including a high proportion of recent cuts or a high cabin density were avoided (except during the denning period) (Table 5). During the rendezvous and nomadic periods, wolves selected sites located closer to anthropogenic food sources (Table 5). Wolf responses to anthropogenic disturbances also depended on the habitat frequented. Indeed, during the nomadic period, wolves' tolerance toward cabins was higher when they used 'Selected habitat types' compared to 'Other habitat types'. In contrast, cabin density had a negative impact on the relative occurrence probability of wolves within both 'Selected habitat types' and 'Other habitat types' during the rendezvous period (Figure 2). Moreover, wolves were more likely to be found in 'Selected habitat types' when patrolling sectors with a high road density.

## 5. DISCUSSION

Consistent with our hypothesis, wolves selected areas that provide suitable habitat for moose and beaver, their main prey in our study area during winter and summer, respectively (Tremblay et al., 2001). They also modified their behaviour in presence of human infrastructure while being more tolerant of human-made infrastructure (roads and cabins) when using 'Selected habitat types'. Wolf response depended on the type of anthropogenic disturbances; they generally selected high road density areas and sites in close proximity to anthropogenic food sources, but avoided cabins and recent clearcuts. The most parsimonious model was the complete model, suggesting that some other important variables which were not included in our candidate models could have improved our assessment of wolf habitat selection in a highly managed boreal forest landscape. Nevertheless, retaining the complete model support our main hypothesis and means that all the anthropogenic disturbances and their cumulative effects that we *a priori* considered as being important to understand wolf behaviour truly influence habitat selection patterns. Previous studies showed that wolf distribution at the landscape scale is influenced primarily by prey availability and human infrastructure (Mladenoff et al., 1995; Rateaud et al., 2001; Potvin et al., 2005b), but we demonstrate that wolf habitat selection pattern at a fine scale is influenced by complex interactions between habitat attributes and human disturbances (see also Ciucci et al., 2003 and Houle et al., 2010).

Wolves are habitat generalists that adapt their habitat selection behaviour to prey species availability (Mech and Boitani, 2003). In our study area, moose was the main prey for wolves, especially during fall and winter (Tremblay et al., 2001), and wolves selected suitable landscape characteristics for moose such as gentle slope (Poole and Stuart-Smith, 2006; Leblond et al., 2010), and young regenerating stands (Dussault et al., 2005; Potvin et al., 2005a). Beaver is also an important component of wolves' diet (Fuller, 1989; Tremblay et al., 2001), which could explain selection of areas at low elevation and with high stream density during the denning and rendezvous periods. Our results also indicate that wolves selected habitat features likely to increase hunting efficiency such as high road density



areas and valleys (Latham et al., 2011; Whittington et al., 2011). Benefits associated with using roads, such as ease of movement and higher hunting efficiency (James and Stuart-Smith, 2000; Whittington et al., 2011), may outweigh the risks associated with vehicle traffic and human presence. Our results also demonstrated a synergistic impact of roads and 'Selected habitat types' (mostly suitable moose habitat) on wolf habitat selection during the rendezvous period, suggesting that wolves selected roads to aid their search for moose, a behavioural strategy previously reported for wolves hunting caribou (James and Stuart-Smith, 2000; Whittington et al., 2011).

On average, wolves stayed closer to anthropogenic food sources during the rendezvous and nomadic periods, likely to benefit from these additional food resources which are regularly supplied with trappers' baits or roadkill ungulate carcasses. Wolves, however, did not change their habitat selection patterns near these anthropogenic food sources, suggesting that they kept seeking potential prey throughout their paths. Because wolf is a social species, the location of these predictable food supplies can also be transmitted amongst pack members. Nevertheless, such predictable food sources may be detrimental to wolves which make repeated use of those sites, making them highly vulnerable to trappers' baits. Larivière et al. (2000) estimated that the wolf harvest rate by trapping in the Laurentides Wildlife Reserve ranged from 0 to 41 %. During our five-year study, 30 out of 78 collared wolves (VHF and GPS telemetry combined) were harvested by trappers, and each harvested individual tracked by GPS had access to an anthropogenic food source in its territory.

Forest areas that were recently logged were generally avoided by wolves, suggesting that they did not provide substantial benefits. We expect that human encounter risk may have been too high near those areas. According to forest harvesting legislation in Québec, cutblocks are often spatiotemporally aggregated and recent cutblocks (<5 year-old) usually offer lower browse availability (Potvin et al., 2005a) and forest cover (Potvin et al., 1999) than older regenerating cutblocks, two important habitat components for moose (Dussault et al., 2006b). Regeneration in recent cutovers likely had not reached the height

needed to attract moose ( $>2$  m, Courtois et al., 1998). Consequently, disturbances induced by logging activity and the low moose availability in recent cutblocks could lower their attractiveness for wolves. In contrast to Houle et al. (2010) who found that increasing proportion of recent cuts in a 1-km landscape tended to decrease the selection of 6-20 year-old cutblocks, our results showed that habitat selection did not depend on the proportion of recent cutblocks, despite a general avoidance of such habitats.

Increasing cabin density also had a negative impact on wolf habitat selection, which suggests, consistent with other results, that wolves avoid human presence rather than human-made infrastructures (Hebblewhite and Merrill, 2008; Musiani and Paquet, 2004). Interestingly, avoidance of cabins was mostly evident during the rendezvous period, the time of the year when human frequentation in our study site peaked because of fishing and moose hunting. Accordingly, avoidance of cabins decreased during the nomadic period likely because human encounter risk also decreased. Thus, for a given infrastructure density, higher human activity coincided with higher wolf avoidance.

## **6. MANAGEMENT IMPLICATIONS**

We demonstrate that anthropogenic disturbances impacted wolf behaviour. Besides showing that wolf behaviour varies with different anthropogenic activities, we explore the influence of increased density of anthropogenic disturbances on wolf habitat selection. We demonstrate wolves' behavioural plasticity through their use of anthropogenic food sources and infrastructure, which provided hunting and movement advantages, at least in areas where human encounter risk was low. Wolf access to baiting sites could make individuals that visit them highly vulnerable to harvest. Trappers' baiting sites established within a high road density area could become a locally attractive sink and negatively impact the long-term persistence of wolf populations, especially in absence of a nearby large wild area that could act as a source (Larivière et al., 2000; Mech, 1989). Our study also shows that the presence of a road network may drive wolves toward suitable habitat types, and that wolf tolerance of human disturbances increased in suitable habitat types. This study underlines the importance of considering the wide diversity of disturbances originating

from logging activities (i.e., roads, cabins and trapping activity), in addition to modifications in forest stand structure and composition to assess the impacts of forest management on animal populations. In addition to inducing negative impacts on species' behaviour and population dynamics, many of these structures are perennial and will likely affect animal behaviour for a long time.

### **Acknowledgement**

Many thanks to M. Fast, D. Binkley and two anonymous reviewers for providing useful comments on an earlier version of this manuscript, and A. Caron for his assistance with statistical and GIS analyses. Collaring the wolves would have been impossible without the excellent technicians on our team: B. Baillargeon, L. Breton, A. Desrosiers, D. Grenier, R. Lemieux, and M. Poulin. This project was funded by the Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, the Fondation de la faune du Québec, the World Wildlife Fund, the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC Discovery Grant to M.-H. St-Laurent) and the Université du Québec à Rimouski (Fonds Institutionnel de Recherche).

**LITERATURE CITED**

- Boyce, M.S., Vernier, P.R., Nielsen, S.E., Schmiegelow, F.K.A., 2002. Evaluating resource selection functions. *Ecol. Model.* 157, 281-300.
- Chavez, A. S., Gese, E.M., 2005. Food habits of wolves in relation to livestock depredations in northwestern Minnesota. *Am. Midl. Nat.* 154, 253-263.
- Ciucci, P., Masi, M., Boitani, L., 2003. Winter habitat and travel route selection by wolves in the northern Apennines, Italy. *Ecography* 26, 223-235.
- Courbin, N., Fortin, D., Dussault, C., Courtois, C., 2009. Landscape management for woodland caribou: the protection of forest blocks influences wolf-caribou co-occurrence. *Landscape. Ecol.* 24, 1375-1388.
- Courtois, R., Ouellet, J.-P., Gagné, B., 1998. Characteristics of cutovers used by moose (*Alces alces*) in early winter. *Alces* 34, 201-211.
- Dussault, C., Poulin, M., Courtois, R., Ouellet, J.-P., 2006a. Temporal and spatial distribution of moose-vehicle accidents in the Laurentides Wildlife Reserve, Quebec, Canada. *Wildl. Biol.* 12, 415-425.
- Dussault, C., Courtois, R., Ouellet, J.-P., 2006b. A habitat suitability index model to assess moose habitat selection at multiple spatial scales. *Can. J. For. Res.* 36, 1097-1107.
- Dussault, C., Courtois, R., Huot, J., Ouellet, J.-P., 2001. The use of forest maps for the description of wildlife habitats: limits and recommendations. *Can. J. For. Res.* 31, 1227-1234.
- Dussault, C., Ouellet, J.-P., Courtois, R., Huot, J., Breton, L., Jolicoeur, H., 2005. Linking moose habitat selection to limiting factors. *Ecography* 28, 619-628.
- Fuller, T.K., 1989. Population dynamics of wolves in north-central Minnesota. *Wildl. Monogr.* 105, 3-41.
- Gibeau, M.L., Clevenger, A.P., Herrero, S., Wierzchowski, J., 2002. Grizzly bear response to human development and activities in the Bow River Watershed, Alberta, Canada. *Biol. Conserv.* 103, 227-236.

- Gillies, C.S., Hebblewhite, M., Nielsen, S.E., Krawchuk, M.A., Aldridge, C.L., Frair, J.L., Saher, D.J., Stevens, C.E., Jerde, C.L., 2006. Application of random effects to the study of resource selection by animals. *J. Anim. Ecol.* 75, 887-898.
- Gillingham, M., 2009. Documentation for using Find Points Cluster Identification Program (version 2). University of Northern British Columbia, Prince George.
- Hebblewhite, M., White, C.A., Nietvelt, C.G., McKenzie, J.A., Hurd, T.E., Frixell, J.M., Bayley, S.E., Paquet, P., 2005. Human activity mediates a trophic cascade caused by wolves. *Ecology* 86, 2135-2144.
- Hebblewhite, M., Merrill, E., 2008. Modelling wildlife-human relationships for social species with mixed-effects resource selection models. *J. Appl. Ecol.* 45, 834-844.
- Houle, M., Fortin, D., Dussault, C., Courtois, R., Ouellet, J.-P., 2010. Cumulative effects of forestry on habitat use by gray wolf (*Canis lupus*) in the boreal forest. *Landscape Ecol.* 25, 419-433.
- Huber, D., Kusak, J., Frkovic, A., Guzvica, G., Gomercic, T., 2002. Causes of wolf mortality in Croatia in the period 1986-2001. *Veterinarski Arhiv* 72, 131-140.
- Hurvich, C.M., Tsai, C.L., 1989. Regression and time series model selection in small samples. *Biometrika* 76, 297.
- James, A.R.C, Stuart-Smith, A.K., 2000. Distribution of caribou and wolves in relation to linear corridors. *J. Wildl. Manag.* 64, 154-159.
- Johnson, A.S., Hale, P.E., Ford, W.M., Wentworth, J.M., French, J.R., Anderson, O.F., Pullen, G.B., 1995. White-tailed deer foraging in relation to successional stage, overstory type and management of southern Appalachian forests. *Am. Midl. Nat.* 133, 18-35.
- Johnson, J.B, Omland K.S., 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends Ecol. Evol.* 19, 101-108.
- Kolowski, J.M., Holekamp, K.E., 2009. Ecological and anthropogenic influences on space use by spotted hyaenas. *J. Zool.* 277, 23-26.
- Kunkel, K.E., Pletscher, D.H., 2000. Habitat factors affecting vulnerability of moose to predation by wolves in southeastern British Columbia. *Can. J. Zool.* 78, 150-157.

- Laliberte, A.S., Ripple, W.J., 2004. Range contractions of North American carnivores and ungulates. *Bioscience* 54, 123-138.
- Larivière, S., Jolicoeur, H., Crête, M., 2000. Status and conservation of the gray wolf (*Canis lupus*) in wildlife reserves of Québec. *Biol. Conserv.* 94, 143-151.
- Latham, A., Latham, M., Boyce, M.S., Boutin, S., 2011. Movement responses by wolves to industrial linear features and its effect on woodland caribou in northeastern Alberta. *Ecol. Appl.* 21, 2854-2865.
- Leblond, M., Dussault, C., Ouellet, J.-P., 2010. What drives fine-scale movements of large herbivores? A case study using moose. *Ecography* 33, 1102-1112.
- Leblond, M., Frair, J., Fortin, D., Dussault, C., Ouellet, J.-P., Courtois, R., 2011. Assessing the influence of resource covariates at multiple spatial scales: an application to forest-dwelling caribou faced with intensive human activity. *Landsc. Ecol.*, 26, 1433-1446.
- Lindenmayer, D.B., Franklin, J.F., 2003. *Towards forest sustainability*. Island Press, Washington.
- Linnell, J.D.C., Swenson, J.E., Anderson, R., 2001. Predators and people: conservation of large carnivore is possible at high human densities if management policy is favourable. *Anim. Conserv.* 4, 345-349.
- Lovari, S., Sforzi, A., Scala, C., Fico, R., 2007. Mortality parameters of the wolf in Italy: does the wolf keep himself from the door? *J. Zool.* 272, 117-124.
- Manly, B. F. J., 2002. *Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies*. Second edition. Kluwer Academic Publishers. 221p.
- Manseau, M., Czertwytynski, S., Lemieux, R., Demers, A., Jolicoeur, H. 2003. Impact des appels de loups faits dans le cadre d'activités écotouristiques sur le comportement de deux meutes de loups dans le massif du lac Jacques-Cartier. *Nat. Can.* 127, 43-54.
- McLoughlin, P.D., Walton, L.R., Cluff, H.D., Paquet, P.C., Ramsay, M.A., 2004. Hierarchical habitat selection by tundra wolves. *J. Mammal.* 85, 576-580.
- Mech, L.D., 1989. Wolf population survival in an area of high road density. *Am. Midl. Nat.* 121, 387-389.

- Mech, L.D., Boitani, L., 2003. *Wolves: Behavior, ecology, and conservation*. University of Chicago Press, Chicago.
- Messier, F., Crête, M., 1985. Moose-wolf dynamics and the natural regulation of moose populations. *Oecologia* 65, 503-512.
- Mladenoff, D.J., Sickley, T.A., Haight, R.G., Wydeven, A.P., 1995. A regional landscape analysis and prediction of favourable gray wolf habitat in the northern Great Lakes region. *Conserv. Biol.* 9, 279-294.
- Musiani, M., Paquet, P.C., 2004. The practices of wolf persecution, protection, and restoration in Canada and the United States. *BioScience* 54, 50-60.
- Poole, K.G., Stuart-Smith, K., 2006. Winter habitat selection by female moose in western interior montane forests. *Can. J. Zool.* 84, 1823-1832.
- Potvin, F., Courtois, R., Bélanger, L., 1999. Short-term response of wildlife to clear-cutting in Quebec boreal forest: multiscale effects and management implications. *Can. J. For. Res.* 29, 1120-1127.
- Potvin, F., Breton, L., Courtois, R., 2005a. Response of beaver, moose, and snowshoe hare to clear-cutting in a Québec boreal forest: a reassessment 10 years after cut. *Can. J. For. Res.* 35, 151-160.
- Potvin, F., Jolicoeur, H., Huot, J., 1988. Wolf diet and prey selectivity during two periods for deer in Quebec: decline versus expansion. *Can. J. Zool.* 66, 1274-1279.
- Potvin, M.J., Drummer, T.D., Vucetich, J.A., Beyer Jr., D.E., Peterson, R.O., Hammill, J.H., 2005b. Monitoring and habitat analysis for wolves in upper Michigan. *J. Wildl. Manag.* 69, 1660-1669.
- Rateaud, W., Jolicoeur, H., Etcheverry, P., 2001. *Habitat du loup dans le sud-ouest du Québec : occupation actuelle et modèles prédictifs*. Direction du développement de la Faune, Société de la faune et des parcs du Québec. 56p.
- Riley, S.P.D., Pollinger, J.P., Sauvajot, R.M., York, E.C., Bromley, C., Fuller, T.K., Wayne, R.K., 2006. A southern California freeway is a physical and social barrier to gene flow in carnivores. *Mol. Ecol.* 15, 1733-1741.

- Robitaille, A, Saucier, J.P., 1998. Paysages régionaux du Québec méridional. Direction de la gestion des stocks forestiers et Direction des relations publiques, ministère des Ressources Naturelles du Québec. Les publications du Québec, Québec.
- Schwarz, G., 1978. Estimating the dimension of a model. *Ann. Stat.* 6, 461-464.
- Stephens, P. A., Buskirk, S. W., Martínez Del Rio, C., 2006. Inference in ecology and evolution. *Trends Ecol. Evol.*, 22: 192-197.
- Tremblay, J.P., Jolicoeur, H., Lemieux, R., 2001. Summer food habits of gray wolves in the boreal forest of the Lac Jacques-Cartier highlands, Québec. *Alces* 37, 1-12.
- Whittington, J., St-Clair, C.C., Mercer, G., 2005. Spatial responses of wolves to roads and trails in mountain valleys. *Ecol. Appl.* 15: 543-553.
- Whittington, J., Hebblewhite, M., DeCesare, N.J., Neufeld, L., Bradley, M., Wilmshurst, Musiani, M., 2011. Caribou encounters with wolves increase near roads and trails: a time-to-event approach. *J. Appl. Ecol.* 48: 1535-1542
- Woodroffe, R., 2000. Predators and people: using human densities to interpret declines of large carnivores. *Anim. Conserv.* 3, 165-173.
- Woodroffe, R., 2011. Ranging behaviour of African wild dog packs in a human-dominated landscape. *J. Zool.* 283, 88-97.



**Table 1.** Description and availability of habitat categories in the study area (Laurentides Wildlife Reserve, Québec, Canada).

Habitat type	Description	Availability (%)
Conifer	Coniferous trees $\geq 75\%$ of total basal area; $\geq 40$ years old	20.5
Deciduous-mixed	Coniferous trees $< 75\%$ of total basal area; $\geq 40$ years old	21.7
Open	Wetlands, non-regenerated stands, open woodland (trees $< 25\%$ of total basal area)	3.3
Regeneration	Forest stands 20-40 years old	21.4
Regenerating cuts	Cut blocks 6-20 years old	9.0
Recent cuts	Cut blocks $\leq 5$ years old	10.2
Partial cuts	Partial cuts $\leq 20$ years old	3.2
Natural disturbances	Burned areas, windfall and insect outbreak stands $\leq 20$ years old	5.2
Water	Lakes, river, flood areas	4.0
Human	Power line, human use lands	1.5

**Table 2.** Description of the candidate models used to explain the impacts of the anthropogenic activities on habitat selection by wolves in the Laurentides Wildlife Reserve (Québec, Canada) between 2005 and 2010.

No	Description	Variables
1	Natural	Selected habitat types + Altitude + Slope + C.V. of altitude + Density of streams + Snow
2	Landscape	Mod. 1 + Proportion of selected habitat types
3	Landscape interactions	Mod. 2 + Selected habitat types * Proportion of selected habitat types
4	Recent cut	Mod. 1 + Proportion of recent cuts
5	Road	Mod. 1 + Density of roads
6	Recent cut interactions	Mod. 4 + Selected habitat types * Proportion of recent cuts
7	Road interactions	Mod. 5 + Selected habitat types * Density of roads
8	Forestry	Mod. 1 + Proportion of recent cuts + Density of roads
9	Recreational activities	Mod. 1 + Density of roads + Density of cabins + Distance of anthropogenic food sources
10	Complete	Mod. 1 + Proportion of recent cuts + Density of roads + Density of cabins + Distance of anthropogenic food sources
11	Complete with interactions	Mod. 10 + Selected habitat types * Proportion of recent cuts + Selected habitat types * Density of roads + Selected habitat types * Density of cabins + Selected habitat types * Distance of anthropogenic food sources

**Table 3.** Buffer radius size used in the most parsimonious models including the landscape context variables affecting resource selection by wolves in the Laurentides Wildlife Reserve (Québec, Canada) between 2005 and 2010. The best buffer size describing wolf selection varied between season for a given habitat feature, and between different feature within a season.

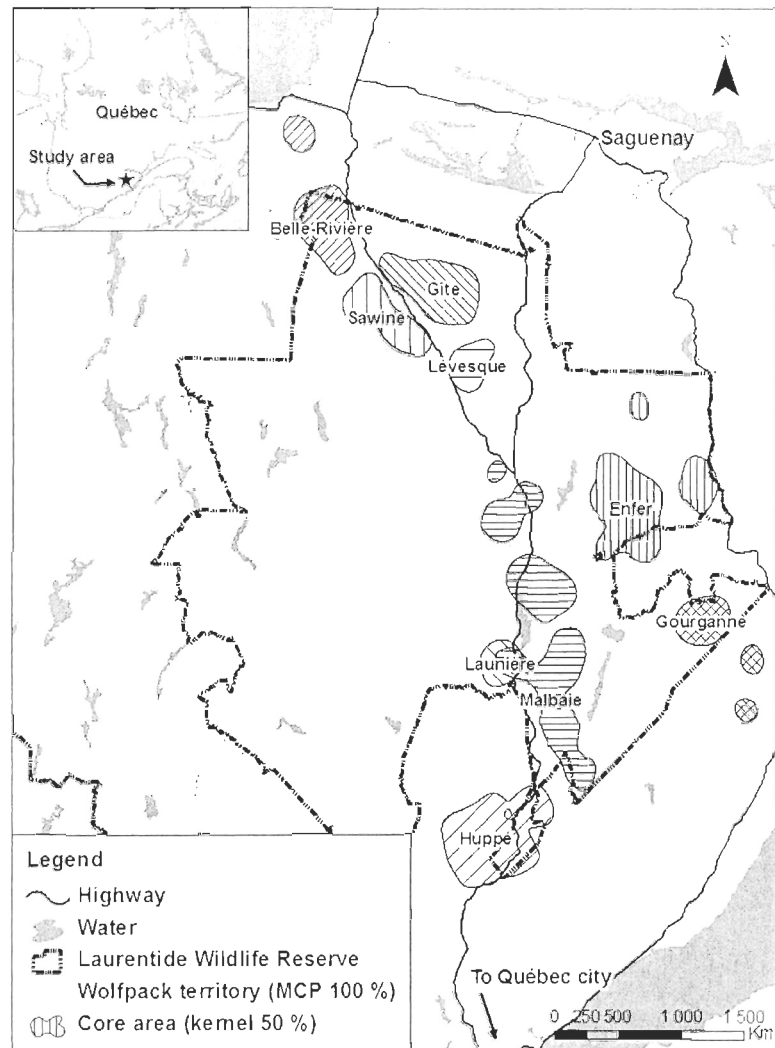
Variables	Buffer radii (m)		
	Denning	Rendezvous	Nomadic
Selected habitat types	500	1000	1000
Stream density	250	250	500
Coefficient of variation of altitude	250	250	2000
Human disturbances	250	250	1000

**Table 4.** Model selection by annual period explaining the impacts of anthropogenic activities on habitat selection by wolves in the Laurentides Wildlife Reserve (Québec, Canada) between 2005 and 2010. We only showed the three most parsimonious models for each period. Candidate models are listed in Table 2.  $K_i$  = Number of parameters, LL = Log-Likelihood,  $\Delta$ BIC = Difference in BIC compared to the most parsimonious model, Spearman  $r_s$  = average Spearman rank coefficient of the k-fold cross validation (10 iterations).

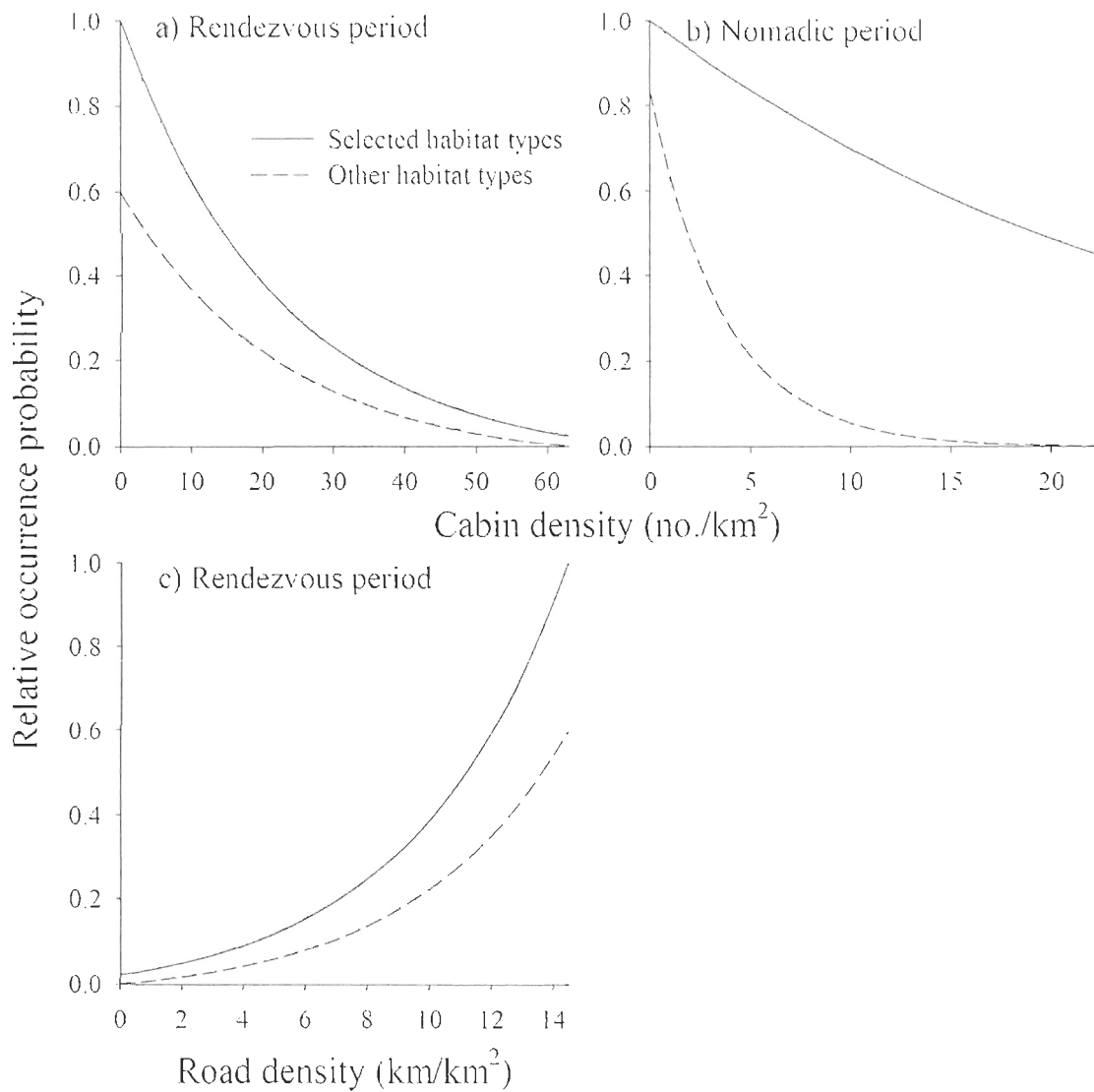
Model	Description	$K_i$	LL	$\Delta$ BIC	Spearman $r_s$
<i>Denning period (n = 18 wolves; 6,652 locations)</i>					
11	Complete + interactions	14	-8,576.24	0	0.945
10	Complete	10	-8,599.41	37.67	
8	Forestry	8	-8,606.44	43.07	
<i>Rendezvous period (n = 22 wolves; 11,105 locations)</i>					
11	Complete + interactions	14	-14,016.51	0	0.692
10	Complete	10	-14,044.86	44.46	
9	Recreational activities	9	-14,061.07	58.05	
<i>Nomadic period (n = 17 wolves; 10,796 locations)</i>					
11	Complete + interactions	14	-13,967.35	0	0.916
10	Complete	10	-14,005.23	64.43	
9	Recreational activities	9	-14,068.41	187.95	

**Table 5.** Results of the best candidate models explaining the impacts of anthropogenic activities on habitat selection by wolves in the Laurentides Wildlife Reserve (Québec, Canada) by annual period between 2005 and 2010. Parameter estimates ( $\beta$ ) and their 95% confidence interval (lower : upper) are shown (coefficients for which 95% CI did not include 0 are indicated in bold and are considered to have a significant influence on habitat selection).

Variables	Denning period		Rendezvous period		Nomadic period	
	$\beta$	95% CI	$\beta$	95% CI	$\beta$	95% CI
Snow depth					<b>0.1232</b>	<b>[0.029 : 0.218]</b>
Selected habitat types (S)	0.1718	[-0.371 : 0.715]	<b>0.4858</b>	<b>[0.231 : 0.740]</b>	1.2085	[-0.644 : 3.061]
Altitude	<b>-3.1833</b>	<b>[-5.315 : -1.5052]</b>	<b>-1.8727</b>	<b>[-3.180 : -0.566]</b>	<b>-1.3023</b>	<b>[-2.391 : -0.214]</b>
Slope	<b>-0.0137</b>	<b>[-0.022 : -0.005]</b>	<b>-0.0288</b>	<b>[-0.035 : -0.023]</b>	<b>-0.0143</b>	<b>[-0.021 : -0.008]</b>
C.V. of altitude	<b>-0.5879</b>	<b>[-0.930 : -0.246]</b>	-0.2642	[-0.616 : 0.088]	<b>2.1434</b>	<b>[1.231 : 3.056]</b>
Density of streams	<b>0.1607</b>	<b>[0.075 : 0.246]</b>	<b>0.1346</b>	<b>[0.078 : 0.192]</b>	0.0987	[-0.005 : 0.203]
Density of roads	<b>0.0882</b>	<b>[0.009 : 0.167]</b>	<b>0.2001</b>	<b>[0.143 : 0.257]</b>	0.1645	[-0.128 : 0.457]
Density of cabins	<b>-0.0542</b>	<b>[-0.094 : -0.014]</b>	<b>-0.0451</b>	<b>[-0.081 : -0.009]</b>	<b>-0.2734</b>	<b>[-0.436 : -0.111]</b>
Anthropogenic food sources	0.0523	[-0.081 : 0.186]	<b>-1.4645</b>	<b>[-2.144 : -0.785]</b>	<b>-0.8335</b>	<b>[-1.209 : -0.458]</b>
Recent cuts	-0.6323	[-1.350 : 0.086]	<b>-0.4048</b>	<b>[-0.711 : -0.098]</b>	<b>-1.9266</b>	<b>[-3.834 : -0.020]</b>
S*Density of roads	0.1274	[-0.033 : 0.288]	<b>-0.1039</b>	<b>[-0.151 : -0.057]</b>	-0.1613	[-0.404 : 0.078]
S*Density of cabins	0.0240	[-0.023 : 0.071]	<b>0.0786</b>	<b>[0.019 : 0.138]</b>	<b>0.2377</b>	<b>[0.104 : 0.371]</b>
S*Recent cuts	-1.0561	[-2.374 : 0.262]	0.2125	[-0.451 : 0.876]	0.9269	[-0.801 : 2.655]
S*Anth. food sources	-0.0168	[-0.209 : 0.176]	-0.0115	[-0.101 : 0.078]	-0.2325	[-0.674 : 0.209]



**Figure 2.** Location of the nine pack territories (shadow polygons) and core areas (dashed polygons) used during the whole study (2005 to 2010).



**Figure 2.** Relationships between relative occurrence probability of wolf and a) cabin density during the rendezvous period, b) cabin density during nomadic period, or c) road density during the rendezvous period in the Laurentides Wildlife Reserve (Québec, Canada) between 2005 and 2010.

## CHAPITRE 2

### IMPACTS D'UN IMPORTANT CHANTIER ROUTIER SUR L'UTILISATION DE L'ESPACE D'UN GRAND CARNIVORE

#### 2.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DU DEUXIÈME ARTICLE

Les grands carnivores utilisent de grands territoires et font ainsi face à différents type de perturbations anthropiques. Malgré que plusieurs espèces aient la capacité d'ajuster leur comportement pour atténuer l'impact des perturbations humaines, il appert que nos connaissances sont limitées relativement aux impacts des routes sur les grands carnivores. Notre objectif était d'évaluer les impacts de l'augmentation du dérangement en lien avec un chantier routier majeur sur les mouvements et la distribution du loup. De 2006 à 2010, la route provinciale 175 qui traverse en son centre la réserve faunique des Laurentides (Canada, Québec), est passée de deux voies contiguës à quatre voies séparées par un terre-plein central. Durant cette période, nous avons suivi par télémétrie GPS 22 loups appartenant à neuf meutes. Les individus suivis étaient susceptibles d'interagir avec les chantiers sur la route en réfection ou avec deux autres routes provinciales non modifiées servant de témoins. Nous avons évalué les impacts de l'élargissement de la route sur la distribution du loup en utilisant des fonctions de sélection des ressources et nous avons également documenté les traversées de loups en fonction de l'état d'avancement des travaux. Nous avons démontré que les loups évitaient davantage la proximité des chantiers de construction actifs par rapport aux secteurs où les travaux n'avaient pas débuté ou étaient temporairement arrêtés. De plus, le taux de traversée diminuait dès le début des travaux et ce, jusqu'à leur achèvement. Les impacts négatifs des routes et des chantiers étaient plus manifestes durant la période de la tanière et s'estompaient avec le vieillissement des louveteaux, soulignant la capacité des loups à ajuster leur comportement



aux perturbations locales en fonction des périodes de leur cycle de vie. Nos résultats démontrent l'importance de l'activité humaine pour expliquer les réactions comportementales des loups envers les perturbations anthropiques.

Ce deuxième article a également été écrit en étroite collaboration avec Martin-Hugues St-Laurent, mon directeur de recherche, et Christian Dussault, mon codirecteur. Il a été soumis à la revue *Landscape and Urban Planning* le 27 février 2012 et est actuellement en révision. En tant que premier auteur, j'ai réalisé l'ensemble des analyses statistiques et géomatiques ainsi que la rédaction de l'article. Tout comme le premier article, mon directeur et mon codirecteur ont contribué à toutes les étapes de l'élaboration de l'article, notamment à l'idée originale, à l'établissement des objectifs et au financement de toutes les étapes du projet. J'ai présenté les résultats de cet article lors du Colloque *Routes et Faune : de la science aux solutions* organisé conjointement à Québec (Canada) par le Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec, le Ministère des Transports du Québec ainsi que l'Université du Québec à Rimouski. Je les ai également présentés lors du 36<sup>e</sup> congrès de la *Société Québécoise pour l'Étude de la Biologie du Comportement* (SQÉBC) tenu à Sherbrooke (Canada) en novembre 2011. Le compte-rendu de la présentation au *Colloque Routes et Faune terrestre : de la science aux solutions* a été publié dans l'édition spéciale (numéro 136, volume 2) de la revue *Le Naturaliste Canadien* en mai 2012.

## 2.2 MAJOR ROADWORK IMPACTS THE SPACE USE BEHAVIOUR OF A LARGE CARNIVORE

### ABSTRACT

Large carnivores have extensive space requirements and their home ranges often include human infrastructure. Although many animals adjust their behaviours to accommodate different types of human disturbances, little is known about how road activity and road type affect large carnivores. We therefore assessed the impacts of increased road-disturbance intensity associated with major roadwork on wolf movements and distribution in the Laurentides Wildlife Reserve, Canada. From 2006 to 2010, the two-lane highway 175 was enlarged to a four-lane divided highway. During this period we GPS-tracked 22 wolves belonging to nine packs, focusing our effort on individuals likely to interact with the highway being modified or with two similar but unmodified highways which served as controls. As roadwork progressed, we assessed the impacts of the road enlargement on wolf distribution using resource selection functions, and documented highway crossing events by wolves. We found that wolf crossing rate decreased from the beginning to the completion of the road enlargement. As expected, wolves stayed farther from active road construction sites than from road segments without roadwork or where roadwork activity had temporarily stopped. All negative impacts were more noticeable during the denning period and faded as pups aged, underlining wolf capacity to adjust behaviour to local disturbances. Our findings also demonstrate that human activity level further helps explain wolf aversion to anthropogenic disturbances.

**Keywords:** Crossings; gray wolf; human activity; road construction; space use.

## 1. INTRODUCTION

Anthropogenic disturbances are important determinants of animal distribution. In forested landscapes, roads are among the most ubiquitous human infrastructure (Frombulak and Frissell, 2000; Forman et al., 2003); these roads may span hundreds of kilometres and act as a significant barrier to movement and cause functional habitat loss for taxa which avoid road disturbance (Ford and Fahrig, 2008; Benitez-Lopez et al., 2010; Leblond et al., 2011). Species less prone to avoid roads may still be affected by road-induced mortalities (e.g., vehicle-collisions, increase in hunting and poaching following access to previously inaccessible habitats) that may be severe enough to alter population dynamics and threaten population persistence (Mladenoff et al., 1995; Carr and Fahrig, 2001). Researchers interested in assessing the impacts of roads often focus on vulnerable taxa, highlighting severe negative behavioural and demographical responses (e.g., amphibians [Eigenbrod et al., 2008] and birds [Benitez-Lopez et al., 2010]). However, several species may also benefit from road networks through increased food availability (e.g., roadkills), lower predation risk (Berger, 2007; Muhly et al., 2011) or improved hunting success (James and Stuart-Smith, 2000; Whittington et al., 2011). Consequently, wildlife responses to roads can vary between species and depend on disturbance intensity (e.g., traffic volume, road density) (Benitez-Lopez et al., 2010; Rogala et al., 2011). Because of their extensive space requirements and high mobility, many large carnivores are likely to interact with roads and be affected by their presence (Noss et al., 1996; Ryall and Fahrig, 2006).

Gray wolf (*Canis lupus*) is a large carnivore likely to benefit from road networks. This species is known to tolerate, and even select, low-use roads (Whittington et al., 2005; Houle et al., 2010; Lesmerises et al., 2012) while tending to avoid human encounters as wolf mortality is mostly human-related (either intentional or not; Potvin, 1986; Fuller, 1989; Jolicoeur, 1999). Like several other large carnivores, wolves exhibit a high daily movement rate in order to hunt and defend their territory. Accordingly, linear features may aid wolf movements and even increase their hunting success (James and Stuart-Smith, 2000; Whittington et al., 2011). Mladenoff et al. (1995) found that wolf packs in Minnesota never occupied territories in areas where road density was  $> 1.0 \text{ km/km}^2$ , suggesting that

human disturbances may strongly impact wolf distribution. Rateaud et al. (2001) reached similar conclusions in southwestern Québec. In addition, Rogala et al. (2011) showed that taking into account the level of human activity on roads (or trails) greatly improved model performance when attempting to predict wolf responses to these infrastructures. While the impacts of traffic volume has been assessed for several species (Gagnon et al., 2007; Rogala et al., 2011), few studies have attempted to characterize wildlife responses to road construction, which could have the highest disturbance intensity for any type of road (but see Klar et al., 2009; Leblond et al., in press). The presence of heavy equipment, loud noises and workers may increase the distance from which individuals perceive or react to the road, even for relatively tolerant species such as wolves.

Our objective was to assess the impacts of increased road-disturbance intensity associated with major roadwork on the movements and distribution of wolves. We had the opportunity to follow the behaviour of wolves equipped with GPS collars during the modifications of a major road that changed from a two-lane to a four-lane divided highway. We hypothesized that the level of human activity was the major factor driving wolf response to road enlargement because of the risk of human encounter (Hebblewhite and Merrill, 2008). We predicted that wolves would 1) avoid active road construction sites, 2) decrease their crossing rate in the presence of construction sites, especially when heavy equipment is used, and 3) respond more intensely to active road construction sites than to the enlarged road after the construction is complete, both in terms of crossing rate and avoidance.

## **2. STUDY AREA**

The study area covered 12,907 km<sup>2</sup> and was located near the southern limit of the boreal forest (47° 41'N; 71° 20'W) in the province of Québec (Canada), between Québec City and Saguenay. The increased traffic level between these two cities as well as recurrent moose-vehicle collisions (Dussault et al., 2006) encouraged the Ministère des Transports du Québec (MTQ) to enlarge Highway 175 and enhance road safety. This highway divides the Laurentides Wildlife Reserve in two parts (Figure 1). Between 2006 and 2011, this

provincial two-lane highway (mean right-of-way width of 30 m) was enlarged to a four-lane divided highway (90 m). The new configuration of Highway 175 also includes two sections of large mammal fences totaling about 70 km in sectors where moose-vehicle collisions were frequent. During our study (2005-2010), the mean annual daily traffic on the Highway 175 was  $5300 \pm 134$  (SD) vehicles, without noticeable increase.

Vegetation in the study area is characterized by coniferous stands dominated by balsam fir (*Abies balsamea*) and black spruce (*Picea mariana*), interspersed with mixed stands where conifer trees are found together with white birch (*Betula papyrifera*), maples (*Acer* sp.) and trembling aspen (*Populus tremuloides*). Deciduous species are mainly found at low altitude and in the northern part of our study area. In addition to wolf, the large mammal community is composed of black bear (*Ursus americanus*), moose (*Alces alces*), woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) and a few white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*).

### 3. METHODS

#### 3.1 Capture and telemetry

Between 2005 and 2010, we captured 26 wolves along the three major roads in our study area. We caught animals either by helicopter darting or net-gunning in winter, or foot-hold trapping during summer (Houle et al., 2010) following approval by the Animal Welfare Committees of the Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec (MRNF; certificate # CPA-07-00-02) and the Université du Québec à Rimouski (UQAR; certificate # CPA-27-07-53-R2). We fitted them with Global Positioning System (GPS) telemetry collars (model 3300SW from Lotek Engineering Inc., Newmarket, Ontario or model GPS-4580 from Telonics Inc., Mesa, Arizona). GPS collars were programmed to acquire location fixes every 4 hours year-round. We recaptured wolves every year to download data and replace battery packs. We removed data from pups and wolves with insufficient locations, as well as wolves whose annual home range did not include a large

paved road (either highway 175 or two unmodified provincial roads that served as controls, see below) from our dataset which resulted in a total of 22 wolves belonging to 9 packs.

### **3.2 Annual periods**

We considered wolf ecology, hunting behaviour, movement patterns, and reproductive stages to select three temporal periods during which wolf response to roadworks was likely to change (Mech and Boitani, 2003). We visually determined beginning and ending dates for each period by looking at abrupt variations in net displacement from capture location (Courbin et al., 2009) and daily movement rate, and used the yearly average beginning and ending dates to delimit each period; the denning period began between 23 April and 6 May, and ended between 1 and 23 July, while the rendezvous period started between 2 and 24 July, and ended between 14 September and 15 November. During the denning period, we could easily identify breeding females as they generally remained close to the den while other members of the pack patrolled the territory and returned only periodically to the den to feed and protect pups. The rendezvous period was characterized by several clusters of locations identified as rendezvous points from which forays were made within their territory. During the nomadic period, wolves usually moved together as a pack through their whole territory without any rendezvous point (Mech and Boitani, 2003). We also divided the day in two periods, day and night. The day period spanned 30 minutes before sunrise and after sunset (NRCC, 2010).

### **3.3 Road enlargement monitoring**

To evaluate the impacts of the road enlargement project on wolf movements and distribution, we compared wolf data before, during and after roadwork completion. We used two other provincial roads (169 and 381) similar in size to Highway 175 before the enlargement as controls. Since there were different construction sites of various lengths that stretched over the 150 km of Highway 175, we divided the road into 1-km segments to which we attributed a roadwork progress state ('Before', 'Inactive construction', 'Active construction', and 'After'). We separated the 'During construction' state into two

categories, Inactive and Active, in order to reflect the intensity of human activity for segments where roadwork was not yet completed. We considered a segment as ‘Active construction’ when workers and heavy equipment were still present on the roadway. Inversely, a segment was considered ‘Inactive construction’ when roadwork had started but was temporarily stopped. We updated the state of each 1-km segment the 1<sup>st</sup> and the 15<sup>th</sup> day of each month using logbooks of the different companies working on the road enlargement project. We classified forest stands in 10 habitat categories (Table 1) using 1 : 20 000 ecoforest maps published by the MRNF, and considered these variables to control their potential confounding effects on the use of road edges by wolves. We updated maps each year in order to include new cutblocks and natural disturbances.

### 3.4 Statistical analyses

We calculated the 95% minimum convex polygon (95% MCP) for each wolf and temporal period to discard extraterritorial excursions (McLoughlin et al., 2004), and removed all locations falling outside the resulting MCPs. We used resource selection functions (RSF; Manly, 2002) to assess the impacts of road construction on wolf distribution. For each wolf, we distributed as many random points as we had GPS locations within its 95% MCP in order to obtain a suitable assessment of habitat availability. We calculated the shortest distance between each location or random point and either Road 169 or 381, depending on which was closest, and Highway 175. As the perception of road-associated disturbance decreases with distance, we truncated the distance to better assess wolf response. We determined *a priori* the most appropriate truncated distances (from 1 to 5 km, using 1-km steps) by conducting preliminary analyses and choosing the best-performing distance using Bayesian Information Criterion (BIC) according to Leblond et al. (2011). We were confident we would capture wolf response within 5 km because the avoidance of anthropogenic disturbances rarely exceeds this limit even for sensitive species such as caribou (Leblond et al., 2011; Polfus et al., 2011). The best performing truncated distances were 5 km for the denning and nomadic periods, and 4 km for the rendezvous period. We tested the interactions between the shortest distance to a paved road (Roads 169

or 381, and Highway 175) and the state of the road at that nearest site ('Before', 'Inactive construction', 'Active construction', 'After', and 'Control'). We used 'Before' as reference, as we aimed to characterize, for a given infrastructure, the changes in wolf behaviour during and following road enlargement. We included the 'Control' state to make sure that wolf responses to the 'Before' state did not change over the study period as the percentage of completed roadworks increased. We also included all habitat categories (conifer as reference) and the daily period ('Day' or 'Night') as covariables to control their potential confounding effects on wolf response to road enlargement. We modeled the influence of habitat covariates using mixed logistic regression models (PROC GLIMMIX; SAS Institute Inc., 2002) with robust Sandwich estimator to take into account the correlation between multiple locations of the same individuals. We considered year and wolf's individual ID (nested within pack) as random factors to account for the non-independence between individuals of the same pack (Gillies et al., 2006).

We also linked successive locations with a straight-line segment and used these steps to determine crossing frequency and crossing locations along Highway 175. We standardized the number of crossings by road length (in km) available for each state per 100 days in each wolf territory. We also included daily period ('Day' or 'Night') to consider potential differences in wolf behaviour between circadian phases (Hebblewhite and Merrill, 2008), and indirectly for reduced night-time traffic levels (approximately 75 % of the traffic was during the day). We used a mixed linear regression with year and wolf's individual ID (nested within pack) as random factors.

#### **4. RESULTS**

On average, wolf distribution was unchanged by roadwork presence except during the rendezvous period where they stayed closer to roads (i.e., Roads 169 and 381, which served as controls, and Highway 175 segments before roadwork) than expected for a random behaviour. However, wolf distribution was influenced by the enlargement of Highway 175, and behavioural reactions varied between annual periods. During the denning period, the positive coefficients of the road state  $\times$  distance indicated that wolves tended to stay farther



away from ‘Active construction’ ( $P = 0.054$ ) and ‘After’ ( $P = 0.072$ ) road segments than from those ‘Before’ (Table 2). During the rendezvous period, wolves seemed to avoid ‘Active construction’ sites ( $P = 0.059$ ), but selected areas near ‘Inactive construction’ segments ( $P < 0.001$ ). During the nomadic period, wolves did not avoid any road construction state.

Between 2005 and 2009, 1552 wolf crossings of Highway 175 were recorded for a mean rate of 0.415 crossings/km/100-days, but variability amongst individuals was high ( $SE = 0.043$ ). Road enlargement did not influence the daily distribution of crossings, which remained more frequent at night. During the denning period, however, crossing rate decreased along ‘Active construction’ ( $t = -2.131$ ;  $P = 0.034$ ) and ‘After’ ( $t = -1.998$ ;  $P = 0.047$ ) road segments, and we observed the same tendency along the ‘Inactive construction’ road segments ( $t = -1.769$ ;  $P = 0.078$ ) (Figure 2).

## 5. DISCUSSION

Our results were consistent with the hypothesis that human activity associated with a road enlargement project would influence wolf response to the road. More specifically, we demonstrated that wolves avoided active roadworks, except during the nomadic period. In addition, road segments that were under construction with heavy equipment present but inactive were apparently not perceived as more disturbing than unmodified segments; wolves even selected those sites during the rendezvous period. During the denning period, consistent with our second prediction, wolf crossing rate decreased from the beginning to the completion of the road enlargement, but this reduction was less noticeable for inactive roadwork segments.

Our BACI (before-after-control-impact) design was the most reliable approach to assess the influence of major roadwork on animal behaviour (Fahrig and Rytwinski, 2009). Roadwork progressed throughout the study period and most wolves that lived long enough had to cope with different roadwork states. We demonstrated that wolf reaction toward a road may change diametrically, supporting previous studies which concluded that wolf

responses are primarily driven by the level of human activity rather than by the presence of the infrastructure itself (Hebblewhite and Merrill, 2008; Rogala et al., 2011).

The impacts of road enlargement on wolf behaviour varied among annual periods. Negative responses were most obvious during denning, a critical period during which pups need parental care, usually resulting in greater avoidance of human infrastructure by females and offspring [see similar findings for grizzly bear *U. arctos* (Suring et al., 2006) and caribou (Dyer et al., 2001)]. Dens are often located in regions with little human infrastructure (Theuerkauf et al., 2003; Kaartinen et al., 2010), and in our study area wolves also avoided human activity and disturbance during this period of higher pup vulnerability (see also Lesmerises et al., 2012). The observed use of areas close to inactive roadwork sites underlined the importance of the intensity of human activity in explaining wolf aversion to anthropogenic disturbances. Our findings are consistent with conclusions obtained by Gagnon et al. (2007) and Rogala et al. (2011) who reported differences in the use of roadsides by wolves and elk between high- and low-traffic periods.

We found that the crossing rate of Highway 175 by wolves decreased as the road enlargement progressed, regardless of human activity levels at the roadwork sites, at least during the denning period. This suggests that deciding whether to cross the road was not simply based on the risk of human encounter or the level of construction disturbance. Interestingly, numerous studies on wildlife crossings demonstrated that large carnivores are more negatively affected by high-use highways than low-use roads (e.g., Gagnon et al., 2007; Whittington et al., 2005). However, most studies confound the effects of traffic level and road type, finding marked responses for high-use highways that were also generally larger. In our study, we monitored wolf responses to inactive and active roadworks on the same road. Consequently, our design allowed us to directly assess the effects of human activity on wolf behaviour. More than simply approaching infrastructure, the crossing of a road implies movement across a hostile environment, and we believe that increased road width following road modifications (+ 300 %) and associated habitat alterations could influence such a decision. Indeed, roadsides were deforested prior to road enlargement.

Many studies which focused on the efficiency of wildlife crossing structures underlined the importance of vegetation cover and suitable habitat near the structure in order to initiate road crossing (Dussault et al., 2007; Lewis et al., 2011). According to Grilo et al. (2008), a drastic reduction in vegetation cover was probably sufficient to discourage wolves to cross a road.

Theuerkauf et al. (2003) suggested that wolves could tolerate human disturbances by taking advantage of available forest cover surrounding anthropogenic infrastructure. This could explain the difference we found in wolf responses between roadside use and road crossings behaviour. Indeed, forest habitat appears particularly important since wolves rarely leave forest cover where human activity reaches high levels (Theuerkauf et al., 2003; Hebblewhite and Merrill, 2008). Our results suggest that wolves were likely to use forested areas as hiding cover near inactive roadworks while still hesitating to cross them.

We assessed road crossing locations assuming that wolves traveled in straight lines between successive locations. Even if crossing locations were not precise, we believe that we could determine the roadwork state at crossing location with adequate precision by using 1-km road segments. However, we were unable to include fine scale habitat and topography variables that might also influence wolf behaviour (Grilo et al., 2008). Also, large mammal fences were not included in our analysis because of their late installation, their relative permeability to wolf movements and the presence of underpasses every ~29 km (Grosman et al., 2012).

## **6. CONCLUSION AND MANAGEMENT IMPLICATIONS**

Our study demonstrated that the wolf, a ubiquitous predator, responds negatively to increased levels of human activity on roads. Accordingly, we recommend that wildlife managers evaluate the impacts of roads not only on species at risk (e.g., woodland caribou) but also on generalist species, especially large carnivores such as wolves which may have a strong influence on the population dynamics of their prey (Fortin et al., 2005; Wittmer et al., 2007). Indeed, predators could take advantage of roads to improve their hunting success

(James and Stuart-Smith, 2000; Whittington et al., 2011), but high levels of human activity on roadways can diminish such benefits (Frid and Dill, 2002). Moreover, our results showed that the avoidance of human activity can lead to functional habitat loss that could be important in some heavily disturbed landscapes such as our study area. To mitigate these impacts, we recommend planning infrastructure construction projects to avoid high disturbance levels during critical wolf periods. Negative impacts of human activity were more pronounced during denning and rearing, and faded as pups were aging. Future studies are needed to assess the impacts of road-associated disturbances on other facets of wolf ecology (e.g., biological scales, *sensu* Johnson and St-Laurent, 2011). Understanding these impacts would allow a better assessment of increased human development and cumulative disturbance effects on wolves, and indirectly, their prey.

### **Acknowledgements**

We thank M. Fast and M. Leblond for providing useful comments on an earlier version of this manuscript, and A. Caron for his assistance with statistical and GIS analyses. We also thank the wolf capture team: B. Baillargeon, L. Breton, A. Desrosiers, D. Grenier, R. Lemieux and M. Poulin. This project was funded by the Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, the Fondation de la faune du Québec, the World Wildlife Fund, the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC Grant to M.-H. St-Laurent) and the Université du Québec à Rimouski (Fonds Institutionnel de Recherche).

**LITTERATURE CITED**

- Benitez-Lopez, A., Alkemade, R., Verweij, P.A., 2010. The impacts of roads and other infrastructure on mammal and bird populations: A meta-analysis. *Biological Conservation*. 143, 1307-1316.
- Berger, J., 2007. Fear, human shields and the redistribution of prey and predators in protected areas. *Biology Letters*. 3, 620–623 and supplement.
- Carr, L.W., Fahrig, L., 2001. Effect of road traffic on two amphibian species of differing vagility. *Conservation Biology*. 15, 1071-1078.
- Courbin, N., Fortin, D., Dussault, C., Courtois, C., 2009. Landscape management for woodland caribou: the protection of forest blocks influences wolf-caribou co-occurrence. *Landscape Ecology*. 24, 1375-1388.
- Dussault, C., Poulin, M., Courtois, R., Ouellet, J.-P., 2006. Temporal and spatial distribution of moose-vehicle accidents in the Laurentides Wildlife Reserve, Quebec, Canada. *Wildlife Biology*. 12, 415-425.
- Dussault, C., Ouellet, J.-P., Laurian, C., Courtois, R., Poulin, M., Breton, L., 2007. Moose movement rates along highways and crossing probability models. *Journal of Wildlife Management*, 71, 2338-2345.
- Dyer, S.J., O'Neill, J.P., Wasel, S.M., Boutin, S., 2001. Avoidance of industrial development by woodland caribou. *Journal of Wildlife Management*. 65, 531-542.
- Eigenbrod, F., Hecnar, S.J., Fahrig, L., 2008. The relative effects of road traffic and forest cover on anuran populations. *Biological Conservation*. 141, 35-46.
- Fahrig, L., Rytwinski, T., 2009. Effects of roads on animal abundance: an empirical review and synthesis. *Ecology and Society*. 14(1), art. 21

- Ford, A.T., Fahrig, L., 2008. Movement patterns of eastern chipmunks (*tamias striatus*) near roads. *Journal of Mammalogy*. 89, 895–903.
- Forman, R.T.T., Sperling, D., Bissonette, J.A., Clevenger, A.P., Cutshall, C.D., Dale, V.H., Fahrig, L., France, R.L., Goldman, C.R., Heanue, K., Jones, J., Swanson, F., Turrentine, T., Winter, T., 2003. *Road ecology: science and solutions*. Island Press, 504 p.
- Fortin, D., Beyer, H.L., Boyce, M.S., Smith, D.W., Duchesne, T., Mao, J.S., 2005. Wolves influence elk movements: behaviour shapes a trophic cascade in Yellowstone National Park. *Ecology*. 86, 1320-1330.
- Frid, A, Dill, L., 2002. Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservation Ecology*. 6, art. 11.
- Fuller, T.K. 1989. Population dynamics of wolves in north-central Minnesota. *Wildlife Monograph*. 105, 3-41.
- Gagnon, J.W., Theimer, T.C., Dodd, N.L., Boe, S., Schweinsburg, R.E., 2007. Traffic volume alters elk distribution and highway crossings in Arizona. *Journal of Wildlife Management*. 71, 2318-2323.
- Gillies, C.S., Hebblewhite, M., Nielsen, S.E., Krawchuk, M.A., Aldridge, C.L., Frair, J.L., Saher, D.J., Stevens, C.E., Jerde, C.L., 2006. Application of random effects to the study of resource selection by animals. *Journal of Animal Ecology*. 75, 887-898.
- Grilo, C., Bissonette, J.A., Santos-Reis, M., 2008. Response of carnivores to existing highway culverts and underpasses: implications for road planning and mitigation. *Biodiversity and Conservation*. 17, 1685-1699.
- Grosman, P.D., Jaeger, J.A.G., Biron, P.M., Dussault, C., Ouellet, J.-P., 2012. Évaluation de l'efficacité des mesures d'atténuation des accidents routiers impliquant l'orignal par

- la modélisation individu-centrée. *Naturaliste Canadien*. 136, xxx-xxx (in press) [in French].
- Hebblewhite, M., Merrill, E., 2008. Modelling wildlife-human relationships for social species with mixed-effects resource selection models. *Journal of Applied Ecology*. 45, 834-844.
- Houle, M., Fortin, D., Dussault, C., Courtois, R., Ouellet, J.-P., 2010. Cumulative effects of forestry on habitat use by gray wolf (*Canis lupus*) in the boreal forest. *Landscape Ecology*, 25, 419-433.
- James, A.R.C., Stuart-Smith, A.K., 2000. Distribution of caribou and wolves in relation to linear corridors. *Journal of Wildlife Management*. 64, 154-159.
- Johnson, C.J., St-Laurent, M.-H., 2011. Unifying framework for understanding impacts of human developments on wildlife, in: Naugle, D.E. (Ed.), *Energy Development and Wildlife Conservation in Western North America.*, Island Press, Washington, pp. 23-54.
- Jolicoeur, H., 1999. Le loup du massif du lac Jacques-Cartier. *Naturaliste Canadien*. 123, 33-40 [in French].
- Kaartinen, S., Luoto, M., Kojola, I., 2010. Selection of den sites by wolves in boreal forests in Finland. *Journal of Zoology*. 281, 99-104.
- Klar, N., Herrmann, M., Kramer-Schadt, S., 2009. Effects and mitigation of road impacts on individual movement behaviour of wildcats. *Journal of Wildlife Management*. 73, 631-638.
- Leblond, M., Frair, J., Fortin, D., Dussault, C., Ouellet, J.-P., Courtois, R., 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.

- Leblond, M., Dussault, C., Ouellet, J.-P., in press. Avoidance of roads by large herbivores and its relation to disturbance intensity. *Journal of Zoology*.
- Lesmerises, F., Dussault, C., St-Laurent, M.-H., 2012. Wolf habitat selection is shaped by human activities in a highly managed boreal forest. *Forest Ecology and Management*. 276, 125-131.).
- Lewis, J.S., Rachlow, J.L., Horne, J.S., Garton, E.O., Wakkinen, W.L., Hayden, J., Zager, P., 2011. Identifying habitat characteristics to predict highway crossing areas for black bears within a human-modified landscape. *Landscape and Urban Planning*. 101, 99-107.
- Manly, B.F.J., 2002. Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies. 2<sup>e</sup> édition. Kluwer Academic Publishers, 221p.
- McLoughlin, P.D., Walton, L.R., Cluff, H.D., Paquet, P.C., Ramsay, M.A., 2004. Hierarchical habitat selection by tundra wolves. *Journal of Mammalogy*. 85, 576-580.
- Mech, L.D., Boitani, L., 2003. *Wolves : behavior, ecology and conservation*. University of Chicago Press, Chicago, 448 p.
- Mladenoff, D.J., Sickley, T.A., Haight, R.G., Wydeven, A.P., 1995. A regional landscape analysis and prediction of favorable gray wolf habitat in the northern Great Lakes Region. *Conservation Biology*. 9, 279-294.
- Muhly, T.B., Semeniuk, C., Massolo, A., Hickman, L., Musiani, M., 2011. Human activity helps prey win the predator-prey space race. *Plos One*. 6, e17050.doi:10.1371/journal.pone.0017050
- National Research Council Canada (NRCC), 2010. Sunrise/Sunset calculator. Online : <http://www.nrc-cnrc.gc.ca/eng/services/hia/sunrise-sunset.html> [Visited 10-02-08].



- Noss, R.F., Quigley, H.B., Hornocker, M.G., Merrill, T., Paquet, P.C., 1996. Conservation biology and carnivore conservation in the Rocky Mountains. *Conservation Biology*. 10, 949-963.
- Polfus, J.L., Hebblewhite, M., Heinemeyer, K., 2011. Identifying indirect habitat loss and avoidance of human infrastructure by northern mountain woodland caribou. *Biological Conservation*. 144, 2637-2646.
- Potvin, F., 1986. *Écologie du loup dans la réserve de Papineau-Labelle*. Direction de la faune terrestre, Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche. 103p.
- Rateaud, W., Jolicoeur, H., Etcheverry, P., 2001. Habitat du loup dans le sud-ouest du Québec : occupation actuelle et modèles prédictifs. Direction du développement de la Faune, Société de la faune et des parcs du Québec. 56p.
- Rogala, J.K., Hebblewhite, M., Whittington, J., White, C.A., Coleshill, J., Musiani, M., 2011. Human activity differentially redistributes large mammals in the Canadian Rockies National Parks. *Ecology and Society*. 16, doi.org/10.5751/ES 04251 160316.
- Ryall, K.L., Fahrig, L., 2006. Response of predators to loss and fragmentation of prey habitat: a review of theory. *Ecology*. 87, 1086-1093.
- Suring, L.H., Farley, S.D., Hilderbrand, G.V., Goldstein, M.I., Howlin, S., Erickson, W.P., 2006. Patterns of landscape use by female brown bears on the Kenai peninsula, Alaska. *Journal of Wildlife Management*. 70, 1580-1587.
- Theuerkauf, J., Rouys, S., Jedrzejewski, W., 2003. Selection of den, rendezvous, and resting sites by wolves in the Bialowieza Forest, Poland. *Canadian Journal of Zoology*. 81, 163-167.
- Trombulak, S.C., Frissell, C.A., 2000. Review of ecological effects of roads on terrestrial and aquatic communities. *Conservation Biology*. 14, 18-30.

- Whittington, J., Hebblewhite, M., DeCesare, N.J., Neufeld, L., Bradley, M., Wilmshurst, J., Musiani, M., 2011. Caribou encounters with wolves increase near roads and trails: a time-to-event approach. *Journal of Applied Ecology*. 48, 1535-1542.
- Whittington, J., St. Clair, C.C., Mercer, G., 2005. Spatial responses of wolves to roads and trails in mountain valleys. *Ecological Applications*. 15, 543-553.
- Wittmer, H.U., McLellan, B.N., Serrouya, R., Apps, C.D., 2007. Changes in landscape composition influence the decline of a threatened woodland caribou population. *Journal of Animal Ecology*. 76, 568-579.

Table 1. Description and availability of habitat categories in the study area between 2005 and 2009, Laurentides Wildlife Reserve, Québec, Canada.

Habitat type	Description	Availability (%)
Conifer	Coniferous trees $\geq 75\%$ of total basal area; $\geq 40$ years old	20.5
Deciduous-mixed	Coniferous trees $< 75\%$ of total basal area; $\geq 40$ years old	21.7
Open	Wetlands, non-regenerated stands, open woodland (trees $< 25\%$ of total basal area)	3.3
Regeneration	Forest stands 20-40 years old	21.4
Regenerating cuts	Cut blocks 6-20 years old	9.0
Recent cuts	Cut blocks $\leq 5$ years old	10.2
Partial cuts	Partial cuts $\leq 20$ years old	3.2
Natural disturbances	Burned areas, windfall and insect outbreak $\leq 20$ years old	5.2
Water	Lakes, river, flood areas	4.0
Human	Power line, human use lands	1.5

Table 2. Coefficients ( $\beta$ ) of the roadwork state by distance to road interaction in the top models explaining resource selection by wolves for each annual period in relation to road enlargement progress in the Laurentides Wildlife Reserve, Québec, Canada, between 2005 and 2009.

Roadwork state	Denning			Rendezvous			Nomadic		
	$\beta$	<i>SE</i>	<i>P</i>	$\beta$	<i>SE</i>	<i>P</i>	$\beta$	<i>SE</i>	<i>P</i>
Before	Reference state								
Inactive construction	0.134	0.405	0.740	-0.269	0.040	< 0.001	0.123	0.136	0.364
Active construction	0.127	0.066	0.054	0.093	0.049	0.059	-0.083	0.183	0.652
After	0.273	0.151	0.072	-0.175	0.159	0.271	-0.158	0.228	0.490
Roads 169 / 381	-0.041	0.080	0.610	0.202	0.125	0.104	-0.234	0.267	0.380

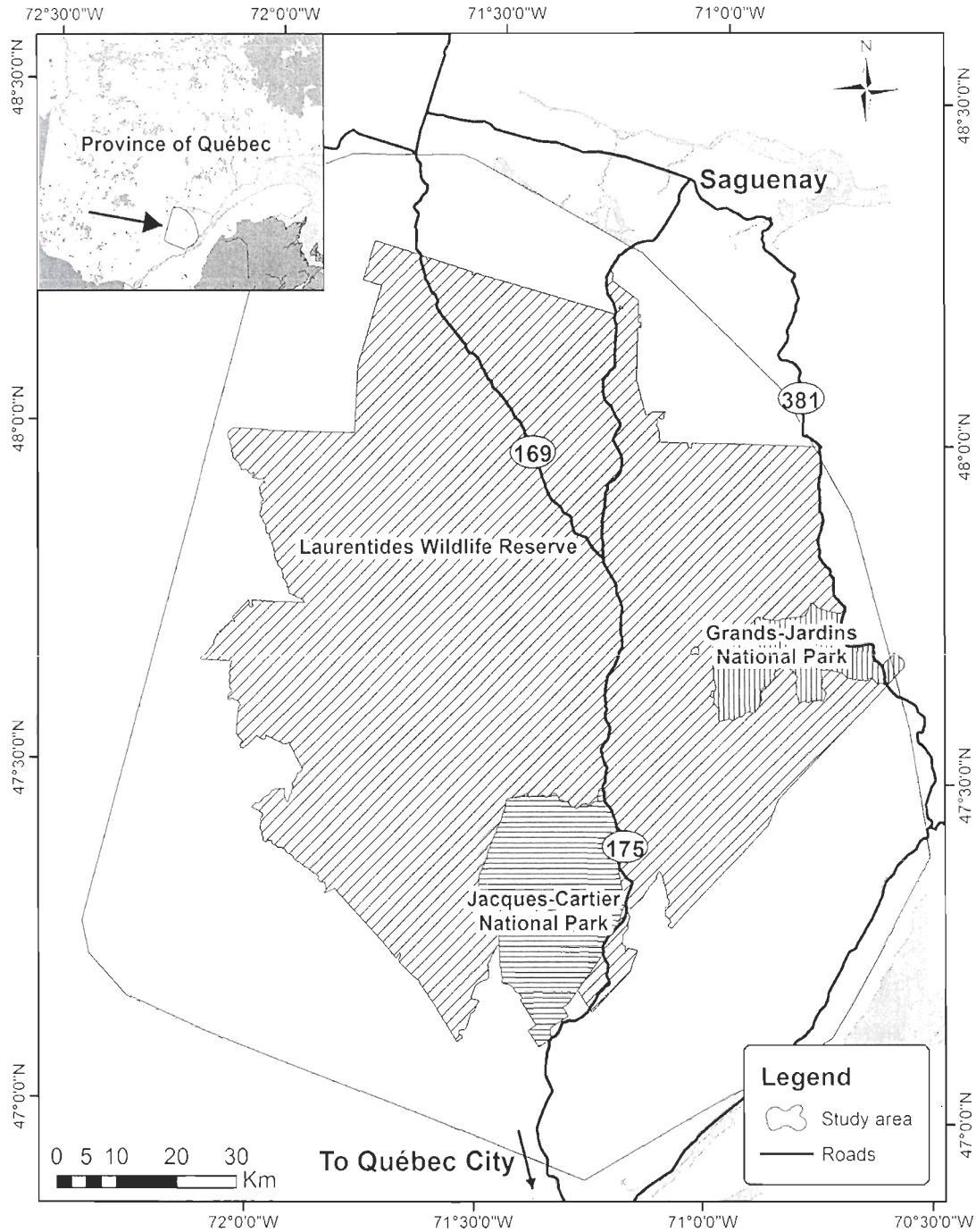


Figure 1. Study area and location of Highway 175 and Roads 169 and 381 in the Laurentides Wildlife Reserve, Québec, Canada.

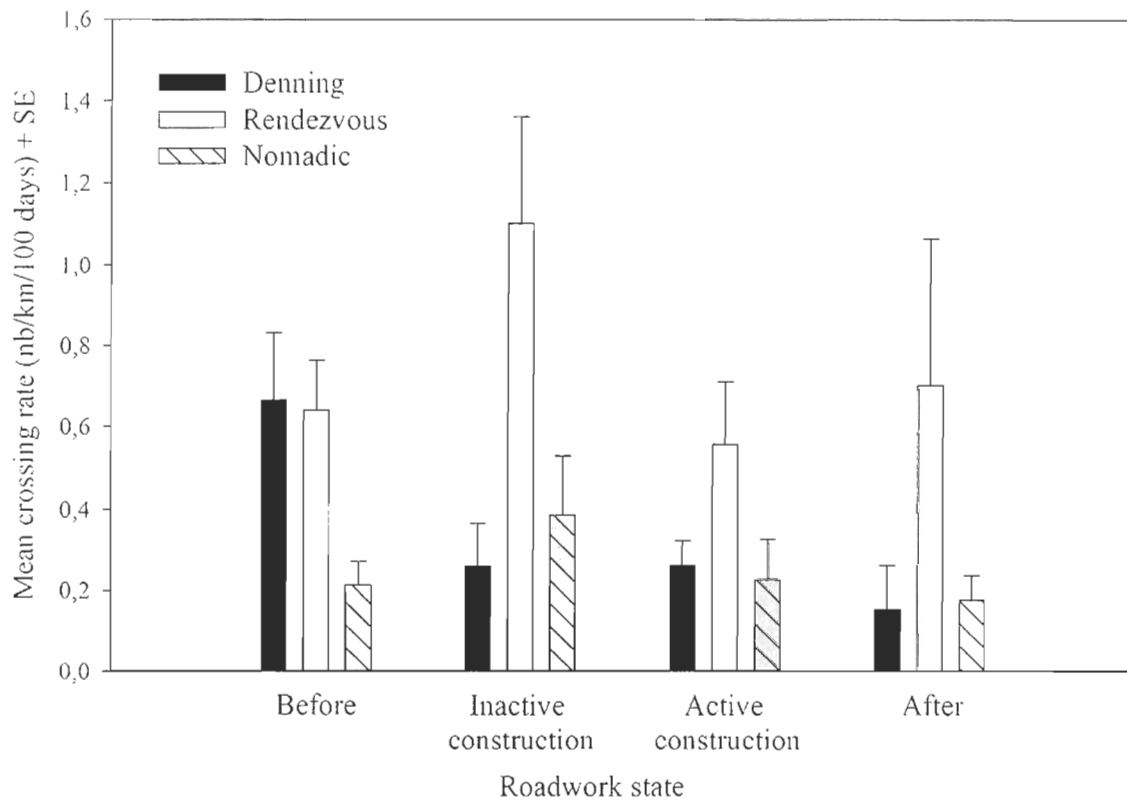


Figure 2. Mean wolf crossing rate (number of crossings/km/100 days)  $\pm$  SE of Highway 175 (Laurentides Wildlife Reserve, Québec, Canada) for each annual period between 2005 and 2009, in relation with the roadwork progress along the road segment where the crossing occurred.



## CHAPITRE 3

### CONCLUSION

L'urbanisation accélérée, l'extraction des ressources naturelles et le développement des activités récréotouristiques sont autant de pressions sur l'équilibre des différentes composantes des écosystèmes forestiers naturels (Lindenmayer et Franklin 2003 ; Kerr et Cihlar 2004). Leurs effets sont extrêmement variés et impactent tous les niveaux des réseaux trophiques. Il s'agit d'un sujet en effervescence dans la communauté scientifique et les connaissances des impacts de l'homme sur les espèces à statut précaire s'accumulent depuis plusieurs années (e.g., Kerr et Cihlar 2004 ; Polfus et al. 2011). Les espèces dites non préoccupantes, cependant, ont reçu relativement très peu d'intérêt jusqu'à tout récemment (voir Houle et al. 2010). Pourtant, puisque certaines de ces espèces ont la capacité d'ajuster leurs comportements en réaction aux perturbations anthropiques et que certaines peuvent même en tirer profit, il est aussi essentiel de les considérer pour bien évaluer les impacts des perturbations anthropiques sur les écosystèmes (Rooney et Waller 2003; Wittmer et al. 2007). En forêt boréale nord-américaine, la situation critique de plusieurs hardes de caribous forestiers (*Rangifer tarandus caribou*) a sonné l'alarme et les chercheurs ont souligné deux facteurs importants du déclin des populations : la modification du paysage par l'homme et la prédation (Seip 1992 ; James et al. 2004 ; Wittmer et al. 2007). En fait, ces deux facteurs sont intimement liés. Tout d'abord, l'industrie forestière a entraîné une augmentation d'abondance des essences feuillues et un rajeunissement des peuplements forestiers, deux caractéristiques propices à l'orignal (*Alces alces*) (Dussault et al., 2005; Potvin et al., 2005a) et au cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) (Johnson et al., 1995). L'abondance de l'orignal et du cerf a d'ailleurs fortement augmenté, exacerbant ainsi le risque de prédation pour le caribou car ces trois espèces ont des prédateurs communs (ce phénomène est appelé compétition apparente)



(Holt 1977; Wittmer et al. 2005). En forêt boréale canadienne, ce type de compétition entre l'orignal et le caribou, par l'entremise de la prédation par le loup gris (*Canis lupus*), serait la cause proximale du déclin de plusieurs populations de caribous (Seip 1992; Vors et Boyce 2009; Festa-Bianchet et al. 2011).

Considérant les interactions étroites entre les niveaux trophiques (Lima 1998), l'étude des grands carnivores est essentielle afin d'élaborer des plans de gestion et de conservation efficaces. Houle et al. (2010) ont été les premiers à s'attarder aux impacts cumulés de la foresterie sur la sélection d'habitat du loup gris au Québec. Toutefois, les résultats présentés dans ce mémoire dépassent du cadre de l'exploitation forestière et démontrent les impacts d'un large éventail de perturbations anthropiques présentes en forêt boréale québécoise sur le comportement du loup. Tout d'abord, nous avons démontré que les loups ont adapté leur sélection d'habitat selon la présence et la densité de différents types de perturbations dans leur environnement. Ainsi, en présence d'habitat propices, i.e. essentiellement des jeunes peuplements en régénération et des milieux ouverts, les loups toléraient une plus grande densité de chalets et de chemins forestiers. Les sources de nourriture d'origine anthropique ont également suscité l'intérêt des loups, lorsque présentes dans leur territoire. Il existe une distinction très nette dans la réponse des loups entre les perturbations anthropiques n'apportant pas ou peu de ressources (i.e. chalets et coupes forestières récentes) et les perturbations riches en ressources alimentaires (i.e. coupes forestières en régénération, sources de nourritures anthropiques et chemins forestiers). Tandis que les premières ont toutes été évitées, les deuxièmes ont quant à elles toujours été sélectionnées. L'utilisation des chemins forestiers lors des déplacements et de la traque des proies, bien que déjà observée dans l'ouest du pays (Whittington et al. 2005; Rogala et al. 2011), souligne l'importance de bien planifier les opérations forestières, particulièrement à proximité des massifs de forêt mature. En effet, il a été démontré par Tremblay-Gendron (2012) que les loups de la région de Charlevoix orientaient leur chasse aux grands ongulés en fonction de la densité locale de proies, de la disponibilité des habitats propices aux proies et de leur vulnérabilité. Par conséquent, l'établissement de chemins forestiers à

proximité des habitats privilégiés par le caribou pourrait augmenter les risques de rencontre, une situation déjà rapportée par Whittington et al. (2011).

Les résultats obtenus suite à l'évaluation des impacts d'un chantier majeur de réfection routière sur les mouvements et l'utilisation de l'espace du loup, démontrent encore une fois la capacité de cette espèce à adapter son comportement aux changements de conditions d'habitat dans son territoire. Nous avons démontré que l'utilisation des secteurs à proximité des chantiers était principalement influencée par la présence de machinerie en activité et que les réponses variaient selon les périodes du cycle vital annuel. Les impacts négatifs de la route 175 se sont manifestés essentiellement durant la période de la tanière, ce qui laisse supposer que la présence de louveteaux semble rendre les adultes plus sensibles au dérangement. L'évitement partiel des zones en chantier ainsi que les effets cumulés plus marqués des chalets sur la qualité des habitats environnant lors des périodes de fortes achalandage (chapitre I) viennent appuyer l'hypothèse émise par plusieurs chercheurs à l'effet que les loups sont davantage dérangés par la présence humaine que par l'infrastructure elle-même (Hebblewhite et Merrill 2008 ; Rogala et al. 2011). Contrairement au caribou forestier habitant le même secteur (Leblond et al. *sous presse*), les loups ont continué à traverser la route 175 dans les secteurs où la construction était débutée, malgré une diminution du taux de traversées lors de la période de la tanière. Une route de fort calibre, même en réfection, n'a donc pas agi comme une barrière infranchissable pour cette espèce. Cependant, la situation était bien différente pour le caribou habitant le même secteur (Leblond et al. *sous presse*) et les loups pourraient potentiellement améliorer leur succès de chasse au caribou si la nouvelle infrastructure concentrait les caribous d'un seul côté ou l'autre de la route dans quelques rares parcelles d'habitat résiduels de bonne qualité (Tremblay-Gendron 2012).

Dans cette étude, nous nous sommes attardés seulement au comportement de sélection d'habitat et d'utilisation de l'espace du loup, ce qui nous a permis de constater une diversité de réponses face aux différentes perturbations anthropiques. Toutefois, l'analyse d'autres facettes de l'écologie de cette espèce serait nécessaire pour approfondir

les impacts réels de l'anthropisation sur le loup. À titre d'exemple, la sélection des chemins forestiers et des sources de nourriture anthropique semble à première vue bénéfique bien qu'il puisse s'agir d'une importante cause de mortalité liée à une plus grande efficacité des trappeurs à couvrir le territoire ainsi qu'à un risque de collision accru avec les véhicules. D'autres études réalisées dans la réserve faunique des Laurentides ont démontré que les appels aux loups effectués dans le cadre d'activités écotouristiques augmentaient la vigilance de la meute et diminuaient le temps passé à chasser (Manseau et al., 2003) Il importerait donc de bien comprendre les implications qu'entraînent la multitude de perturbations anthropiques sur l'écologie du loup avant de statuer sur leurs impacts à long terme. De plus, il serait également souhaitable d'approfondir les connaissances des impacts des perturbations anthropiques sur les interactions prédateurs-proies, d'autant plus que Tremblay-Gendron (2012) a démontré que le loup pouvait ajuster son comportement de chasse à la densité locale des proies.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BALLARD, W.B., J.S. WHITMAN et C.L. GARDNER. 1987. Ecology of an exploited wolf population in south-central Alaska. *Wildlife Monographs* 98:3-54.
- BATTIN, J. 2004. When good animals love bad habitats: ecological traps and the conservation of animal populations. *Conservation Biology* 18: 1482-1491.
- BERGERON, Y., A. LEDUC, B.D. HARVEY et S. GAUTHIER. 2002. Natural fire regime : a guide for sustainable management of the canadian boreal forest. *Silva Fennica* 36: 81-95.
- BLANCO, J. C., Y. CORTES et E. VIRGOS. 2005. Wolf response to two kinds of barriers in an agricultural habitat in Spain. *Canadian Journal of Zoology* 83:312-323.
- BOITANI, L. 2003. Wolf conservation and recovery. Ch. 13 (pp 317-341) in *Wolves : behavior, ecology and conservation*, Mech, L. D. et L. Boitani, 2003. University of Chicago Press, 448p.
- BOUCHER, Y., D. ARSENEAULT et L. SIROIS. 2009. Logging history (1820-2000) of a heavily exploited southern boreal forest landscape : Insights from sunken logs and forestry maps. *Forest Ecology and Management* 258: 1359-1368.
- BRISSON, J. et A. BOUCHARD. 2003. In the past two centuries, human activities have caused major changes in the tree species composition of southern Québec, Canada. *Ecoscience* 10: 236-246.
- BROOKS, T. M., R.A. MITTERMEIER, C.G. MITTERMEIER, G.A.B. DA FONSECA, A.B. RYLANDS, W.R. KONSTANT, P. FLICK, J. PILGRIM, S. OLDFIELD, G. MAGIN et C. HILTON-TAYLOR. 2002. Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. *Conservation Biology* 16: 909-923.
- BURTON, P.J., C. MESSIER, G.G. WEETMAN, E.E. PREPAS, W.L. ADAMOWICZ et R. TITTLER. 2003. The current state of boreal forestry and the drive for change. Pages 1-40 dans *Towards sustainable management of the boreal forest*. Burton, P. J., C. Messier, D. W. Smith, W. L. Adamowicz (Eds.). NRC Research Press, Ottawa, 1039p.
- CHAVEZ, A.S. et E.M. GESE. 2005. Food habits of wolves in relation to livestock depredations in northwestern Minnesota. *American Midland Naturalist* 154: 253-263.

- CIUCCI, P., M. MASI et L. BOITANI. 2003. Winter habitat and travel route selection by wolves in the northern Apennines, Italy. *Ecography* 26:223-235.
- COURBIN, N., D. FORTIN, C. DUSSAULT et R. COURTOIS. 2009. Landscape management for woodland caribou : the protection of forest blocks influences wolf-caribou co-occurrence. *Landscape Ecology* 24: 1375-1388.
- CROOKS, K.R. et M.E. SOULE. 1999. Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system. *Nature* 400: 563-566.
- DEBINSKI, D.M. et R.D. HOLT. 2000. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology* 14: 342-355.
- DUCHESNE, M., S.D. COTE et C. BARRETTE. 2000. Response of woodland caribou to winter ecotourism in the Charlevoix Biosphere Reserve, Canada. *Biological Conservation* 96: 311-317.
- DUSSAULT, C., J-P OUELLET, R. COURTOIS, J. HUOT, L. BRETON et H. JOLICOEUR. 2005. Linking moose habitat selection to limiting factors. *Ecography* 28: 619-628.
- FAHRIG, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34: 487-515.
- FAHRIG, L. 2007. Non-optimal animal movement in human-altered landscape. *Functional Ecology* 21: 1003-1015.
- FESTA-BIANCHET, M., J.C. RAY, S. BOUTIN, S.D. CÔTÉ et A. GUNN. 2011. Conservation of caribou (*Rangifer tarandus*) in Canada: an uncertain future. *Canadian Journal of Zoology* 89: 419-434.
- FORMAN, R.T.T. 2000. Estimate of the area affected ecologically by the road system in the United States. *Conservation Biology* 14: 31-35.
- FORMAN, R.T.T. et L.E. ALEXANDER. 1998. Roads and their major ecological effects. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 207-231.
- FOSTER, D.R., J.D. ABER, J.M. MELILLO, R.D. BOWDEN et F.A. BAZZAZ. 1997. Forest response to disturbance and anthropogenic stress. *Bioscience* 47: 437-445.
- FRID, A. et L. DILL. 2002. Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservation Ecology*, 6, Article 11.
- FULLER, T.K. 1989. Population dynamics of wolves in north-central Minnesota. *Wildlife Monographs* 105: 3-41.

- FULLER, T.K. 1991. Effect of snow depth on wolf activity and prey selection in north central Minnesota. *Canadian Journal of Zoology* 69: 283-287.
- GARSHELIS, D.L. 2000. Delusions in habitat evaluation: measuring use, selection and importance. Ch. 4 (pp 111-164) in *Research techniques in animal ecology: controversies and consequences*, Boitani, L. et T. K. Fuller, 2000. Columbia University Press, 442p.
- GULA, R., R. HAUSKNECHT et R. KUEHN. 2009. Evidence of wolf dispersal in anthropogenic habitats of the Polish Carpathian Mountains. *Biodiversity and Conservation* 18: 2173-2184.
- GUSTINE, D.D., K.L. PARKER, R.J. LAY, M.P. GILLINGHAM et D.C. HEARD. 2006. Interpreting resource selection at different scales for woodland caribou in winter. *Journal of Wildlife Management* 70: 1601-1614.
- HALL, L.S., P.R. KRAUSMAN et M.L. MORRISON. 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin* 25: 173-182.
- HARRIMAN, J.A.E. et B.F. NOBLE. 2008. Characterizing project and strategic approaches to regional cumulative effects assessment in Canada. *Journal of Environmental Assessment Policy and Management*, 10: 25-50.
- HAYES, R.D. et A.S. HARESTAD. 2000. Demography of a recovering wolf population in the Yukon. *Canadian Journal of Zoology* 78: 36-48.
- HEBBLEWHITE, M. et E. MERRILL. 2008. Modelling wildlife-human relationships for social species with mixed-effects resource selection models. *Journal of Applied Ecology* 45: 834-844.
- HEBBLEWHITE, M., C.A. WHITE, C.G. NIETVELT, J.A. MCKENZIE, T.E. HURD, J.M. FRYXELL, S.E. BAYLEY et P.C. PAQUET. 2005. Human activity mediates a trophic cascade caused by wolves. *Ecology* 86: 2135-2144.
- HINS, C., J-P OUELLET, C. DUSSAULT et 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.
- HOLT, R.D. 1997. Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology*, 12: 197-229
- HOULE, M., D. FORTIN, C. DUSSAULT, R. COURTOIS et J-P OUELLET. 2010. Cumulative effects of forestry on habitat use by gray wolf (*Canis lupus*) in the boreal forest. *Landscape Ecology* 25: 419-433

- HUGGARD, D. J. 1993. Prey selectivity of wolves in Banff National Park. I. Prey species. *Canadian Journal of Zoology*, 71: 130-139.
- JAMES, A.R.C., S. BOUTIN, D.M. HEBERT et A.B. RIPPIN. 2004. Spatial separation of caribou from moose and its relation to predation by wolves. *Journal of Wildlife Management* 68: 799-809.
- JAMES, A.R.C. et A.K. STUART-SMITH. 2000. Distribution of caribou and wolves in relation to linear corridors. *Journal of Wildlife Management* 64: 154-159.
- JEDRZEJEWKI, W., B. JEDRZEJEWSKA, B. ZAWADZKA, T. BOROWIK, S. NOWAK et R. W. MYSLAJEK. 2008. Habitat suitability model for Polish wolves based on long-term national census. *Animal Conservation* 11: 377-390.
- JOHNSON, D. H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61: 65-71.
- JOHNSON, A.S., HALE, P.E., FORD, W.M., WENTWORTH, J.M., FRENCH, J.R., ANDERSON, O.F., PULLEN, G.B. 1995. White-tailed deer foraging in relation to successional stage, overstory type and management of southern Appalachian forests. *American Midland Naturalist*. 133: 18-35.
- JOHNSON, C.J. et M.-H. ST-LAURENT. 2011. Unifying framework for understanding impacts of human developments on wildlife, in: Naugle, D.E. (Ed.), *Energy Development and Wildlife Conservation in Western North America.*, Island Press, Washington, pp. 23-54.
- JOLICOEUR, H. 1998. Le loup du massif du lac Jacques-Cartier. Direction de la faune et de ses habitats. 132 p.
- JOLICOEUR, H. 1999. Le loup du massif du lac Jacques-Cartier. *Le Naturaliste Canadien*, 123: 33-40.
- KAARTINEN, S., I. KOJOLA et A. COLPAERT. 2005. Finnish wolves avoid roads and settlements. *Annales Zoologici Fennici* 42: 523-532.
- KAARTINEN, S., M. LUOTO et I. KOJOLA. 2010. Selection of den sites by wolves in boreal forests in Finland. *Journal of Zoology*, 281: 99-104.
- KERBIRIOU, C., I. LEVIOL, F. JIGUET et R. JULLIARD. 2008. The impact of human frequentation on coastal vegetation in a biosphere reserve. *Journal of Environmental Management*, 88: 715-728.
- KERR, J.T. et J. CIHLAR. 2004. Patterns and causes of species endangerment in Canada. *Ecological Application*, 14: 743-753.

- KOŁOWSKI, J.M. et K.E. HOLEKAMP. 2009. Ecological and anthropogenic influences on space use by spotted hyaenas. *Journal of Zoology*, 277: 23-36.
- KUNKEL, K. et D.H. PLETSCHER. 2000. Habitat factors affecting vulnerability of moose to predation by wolves in southeastern British Columbia. *Canadian Journal of Zoology* 78: 150-157.
- KUZYK, G.W., J. KNETEMAN et F.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.
- LALIBERTE, A.S. et W.J. RIPPLE. 2004. Range contractions of north American carnivores and ungulates. *Bioscience* 54: 123-138.
- LARIVIERE, S., H. JOLICOEUR et M. CRETE. 2000. Status and conservation of the gray wolf (*Canis lupus*) in wildlife reserves of Québec. *Biol. Conserv.* 94, 143-151.
- LEBLOND, M., J. FRAIR, D. FORTIN, C. DUSSAULT, J.-P. OUELLET et 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. Ecol.*, 26, 1433-1446.
- LEBLOND, M., C. DUSSAULT et J.-P. OUELLET, *sous presse*. Avoidance of roads by large herbivores and its relation to disturbance intensity. *Journal of Zoology*.
- 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.
- LINDENMAYER, D.B. et J.F. FRANKLIN. 2003. *Towards forest sustainability*. Island Press, Washington. 244p
- MAYOR, S.J., D.C. SCHNEIDER, J.A. SCHAEFER et S.P. MAHONEY. 2009. Habitat selection at multiple scale. *Écoscience* 16: 238-247.
- MANSEAU, M., S. CZERTWERTYNSKI, R. LEMIEUX, A. DEMERS et H. JOLICOEUR. 2003. Impact des appels de loups faits dans le cadre d'activités écotouristiques sur le comportement de deux meutes de loups dans le massif du lac Jacques-Cartier. *Le Naturaliste Canadien* 127, 43-54.
- MCLELLAN, B.N., F.W. HOVEY, R.D. MACE, J.G. WOODS, D.W. CARNEY, M.L. GIBEAU, W.L. WAKKINEN et W.F. KASWORM. 1999. Rates and causes of grizzly bear mortality in the interior mountains of British Columbia, Alberta, Montana, Washington, and Idaho. *Journal of Wildlife Management*, 63: 911-920.
- MCLAREN, B.E. et R.O. PETERSON. 1994. Wolves, Moose and tree rings on isle Royale. *Science*, 266: 1555-1558.



- MECH, L.D. 1970. The wolf: the ecology and behavior of an endangered species. University of Minnesota Press, 384p.
- MECH, L.D. 1995. The challenge and opportunity of recovering wolf populations. *Conservation Biology* 9: 270-278.
- MECH, L.D. et L. Boitani. 2003. Wolves : behavior, ecology and conservation. University of Chicago Press, 448p.
- MECH, L.D. et M.E. NELSON. 1990. Evidence of prey-caused mortality in three wolves. *American Midland Naturalist* 123: 207-208.
- MECH, L.D., S.H. FRITTS, G.L. RADDE et W. J. PAUL. 1988. Wolf distribution and road density in Minnesota. *Wildlife Society Bulletin* 16: 85-87.
- MESSIER, F. et M. CRÊTE. 1985. Moose-wolf dynamics and the natural regulation of moose populations. *Oecologia* 65: 503-512.
- MLADENOFF, D.J., T.A. SICKLEY, R.G. HAIGHT et A.P. WYDEVEN. 1995. A regional landscape analysis and prediction of favorable gray wolf habitat in the northern great lakes region. *Conservation Biology* 9: 279-294.
- ÖSTLUND, L., O. ZACKRISSON et A.-L. AXELSSON. 1997. The history and transformation of a Scandinavian boreal forest landscape since the 19<sup>th</sup> century. *Canadian Journal of Forest Research* 27: 1198-1206.
- PALOMARES, F., P. GAONA, P. FERRERAS et M. DELIBES. 1995. Positive effects on game species of top predators by controlling smaller predator populations : an example with lynx, mongoose and rabbits. *Conservation Biology* 9: 295-305.
- PERSON, D.K. et A.L. RUSSELL. 2008. Correlates of mortality in an exploited wolf population. *Journal of Wildlife Management* 72: 1540-1549.
- PETERSON, R.O. 1974. Wolf ecology and prey relationships on isle Royale. Thèse de doctorat, Université de Purdue. 368p.
- POLFUS, J.L., M. HEBBLEWHITE et K. HEINEMEYER. 2011. Identifying indirect habitat loss and avoidance of human infrastructure by northern mountain woodland caribou. *Biological Conservation*. 144: 2637-2646.
- POTVIN, F., L. BRETON et R. COURTOIS. 2005a. Responses 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.
- POTVIN, M.J., T.D. DRUMMER, J.A. VUCETICH, D.E. BEYER Jr., R.O. PETERSON et J.H. HAMMILL. 2005b. Monitoring and habitat analysis for wolves in upper Michigan. *Journal of Wildlife Management* 69: 1660-1669.

- RATEAUD, W., H. JOLICOEUR et P. ETCHEVERRY. 2001. Habitat du loup dans le sud-ouest du Québec : occupation actuelle et modèles prédictifs. Direction du développement de la Faune, Société de la faune et des parcs du Québec. 56p.
- RENAUD, L. 2012. Impacts de l'aménagement forestier et des infrastructures humaines sur les niveaux de stress du caribou forestier. Département de biologie, chimie et géographie, Université du Québec à Rimouski. Mémoire de maîtrise: 73p.
- RESSOURCES NATURELLES DU CANADA (RNC), page consultée le 25 février 2010. Atlas du Canada : la forêt boréale. [En ligne], URL : [http://atlas.nrcan.gc.ca/site/english/learningresources/theme\\_modules/borealforest/index.html/#eco](http://atlas.nrcan.gc.ca/site/english/learningresources/theme_modules/borealforest/index.html/#eco)
- RETTIE, W.J. et F. MESSIER. 2000. Hierarchical habitat selection by woodland caribou: its relationship to limiting factors. *Ecography*, 23: 466-478.
- ROGALA, J.K., M. HEBBLEWHITE, J. WHITTINGTON, C.A. WHITE, J. COLESHILL et M. MUSIANI. 2011. Human activity differentially redistributes large mammals in the Canadian Rockies National Parks. *Ecology and Society*. 16, doi.org/10.5751/ES-04251-160316.
- ROONEY T.P. et D.M. WALLER. 2003. Direct and indirect effects of white-tailed deer in forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 181: 165-176.
- RIPPLE, W.J. et 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. et R.L. BESCHTA. 2012. Trophic cascades in Yellowstone: The first 15 years after wolf reintroduction. *Biological Conservation*, 145: 205-213.
- ROSS, W.A. 1998. Cumulative effects assessment: learning from Canadian case studies. *Impact Assessment and Project Appraisal*: 16: 267-276.
- RYALL, K.L. et L. FAHRIG. 2006. Response of predators to loss and fragmentation of prey habitat : a review of theory. *Ecology* 87: 1086-1093.
- SAND, H., C. WIKENROS, P. WABAKKEN et O. LIBERG. 2006. Effects of hunting group size, snow depth and age on the success of wolves hunting moose. *Animal Behaviour* 72: 781-789.
- SCHLAEPFER, M.A., M.C. RUNGE et P.W. SHERMAN. 2002. Ecological and evolutionary traps. *Trends in Ecology & Evolution*, 117: 474-480.
- 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.

- THEOBALD, D.M., J.R. MILLER et N. THOMPSON HOBBS. 1997. Estimating the cumulative effects of development on wildlife habitat. *Landscape and Urban Planning*, 39: 25-36.
- THEUERKAUF, J., S. ROUYS et W. JEDRZEJEWSKI. 2003. Selection of den, rendezvous, and resting sites by wolves in the Bialowieza Forest, Poland. *Canadian Journal of Zoology* 81: 163-167.
- THIEL, R.P., S. MERRILL et L.D. MECH. 1998. Tolerance by denning wolves, *Canis lupus*, to human disturbance. *Canadian Field-Naturalist* 112: 340-342.
- THURBER, J.M., R.O. PETERSON, T.D. DRUMMER et S.A. THOMAS. 1994. Gray wolf response to refuge boundaries and roads in Alaska. *Wildlife Society Bulletin* 22: 61-68.
- TREMBLAY-GENDRON, S. 2012. Influence des proies sur le déplacement d'un prédateur: étude du système loup-orignal-caribou. Département de biologie, chimie et géographie, Université du Québec à Rimouski. Mémoire de maîtrise: 68p.
- TROMBULAK, S.C. et C.A. FRISSELL. 2000. Review of ecological effects of roads on terrestrial and aquatic communities. *Conservation Biology* 14: 18-30.
- TYLER, N.J.C. 1991. Short-term behavioural responses of Svalbard reindeer *Rangifer tarandus platyrhynchus* to direct provocation by a snowmobile. *Biological Conservation*, 56: 179-194.
- VORS, L.S. et M.S. BOYCE. 2009. Global declines of caribou and reindeer. *Global Change Biology*, 15: 2626-2633.
- WÄRNBACK, A. et T. HILDING-RYDEVIK. 2009. Cumulative effects in Swedish EIA practice – difficulties and obstacles. *Environmental Impact Assessment Review*, 29:107-115.
- WEAVER, J. L., C. ARVIDSON et P. WOOD. 1992. Two wolves, *Canis lupus*, killed by a moose, *Alces alces*, in Jasper National Park, Alberta. *Canadian Field-Naturalist* 106: 126-127.
- WHEATLEY, M. et C. JOHNSON. 2009. Factors limiting our understanding of ecological scale. *Ecological Complexity* 6: 150-159.
- WHITTINGTON, J., M. HEBBLEWHITE, N.J. DECESARE, L. NEUFELD, M. BRADLEY, J. WILMSHURST et M. MUSIANI. 2011. Caribou encounters with wolves increase near roads and trails: a time-to-event approach. *Journal of Applied Ecology*. 48: 1535-1542.
- WHITTINGTON, J., C.C. ST.-CLAIR et G. MERCER. 2005. Spatial responses of wolves to roads and trails in mountain valleys. *Ecological Applications* 15: 543-553.

- WITTMER, H.U., B.N., MCLELLAN, R. SERROUYA et C.D. APPS. 2007. Changes in landscape composition influence the decline of a threatened woodland caribou population. *Journal of Animal Ecology*. 76: 568-579.
- WITTMER, H.U., A.R.E. SINCLAIR et B.N. MCLELLAN. 2005. The role of predation in the decline and extirpation of woodland caribou. *Oecologia*, 144: 257-267.





