



VARIABILITÉ TEMPORELLE DU COMPORTEMENT DE SÉLECTION D'HABITAT DU LOUP FACE AUX STRUCTURES RÉCRÉOTOURISTIQUES

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 maître ès sciences

PAR

© **KIMBERLY MALCOLM**

Février 2018

Composition du jury :

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

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

**Marianne Cheveau, codirectrice de recherche, Ministère des Forêts, de la Faune et des
Parcs**

Fanie Pelletier, examinatrice externe, Université de Sherbrooke

Dépôt initial le 26 octobre 2018

Dépôt final le 15 février 2019

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.

To Mom. Thank you for
always believing in me.

REMERCIEMENTS

Tout d'abord, je tiens à remercier Martin-Hugues St-Laurent, mon directeur de recherche, pour son support et ses précieux conseils tout au long de mon parcours de maîtrise. MH, ton expertise, ta patience, ta disponibilité et tes encouragements ont été essentiels à mon succès. Je me considère très chanceuse d'avoir eu un directeur de recherche aussi dévoué envers ses étudiants. Je tiens aussi à remercier Marianne Cheveau, ma codirectrice, pour ses précieux commentaires sur mon manuscrit, ainsi que pour ses encouragements tout au long du processus.

Merci à toute l'équipe de terrain, sans qui le projet n'aurait jamais pu se réaliser. Hugues Tennier, Dominic Grenier, Gaétan Fournier, Nicolas Trudel, Émilie Dorion et Jacques Tremblay, votre expertise, détermination et dévouement ont fait de ce terrain un succès, peu importe les obstacles rencontrés. Un merci tout spécial à Christian Dussault (MFFP) et Hugues Tennier (SÉPAQ) pour leur implication dans l'élaboration de ce projet de recherche avec mon directeur. Je tiens aussi à remercier les membres du laboratoire de gestion de la faune : Frédéric, Rémi, Jérôme, Sophie, Pascal, Alexandre, Virginie, Ève, Mathieu et Jeanne. Non seulement votre expertise et passion pour la biologie ont grandement enrichi mon parcours professionnel, mais votre support et compagnie en ont fait une expérience exceptionnelle.

Je tiens aussi à remercier mes amis et ma famille qui m'ont encouragée tout au long du processus. Roxanne, Mathieu et Vincent, merci pour toutes les soirées improvisées, les brunchs du dimanche et les conversations parfois étranges lors de nos nombreux dîners. Misha, merci d'être là pour moi et de toujours me faire sourire, même après une journée difficile. Andy, papa et maman, merci de m'avoir encouragée dans les bons et les mauvais

moments, d'avoir répondu à tous mes appels de panique, et de toujours croire en moi. Il est précieux de savoir que je suis entourée d'une si belle famille.

Merci à la ZEC Lavigne et la Réserve Faunique Rouge Matawin pour avoir fourni de l'information terrain et de la documentation, et à Alain Caron et Frédéric Lesmerises pour avoir répondu à mes nombreuses questions de statistiques ou de géomatique lors de l'élaboration de mon devis et l'analyse des données. Ce projet a été financé par le Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, la Société des Établissements de Plein Air du Québec, 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 Dominique Berteaux et Fanie Pelletier, respectivement président de jury et examinatrice externe de ce mémoire, pour toutes les recommandations et les commentaires apportés à ce manuscrit.

RÉSUMÉ

Chez les grands prédateurs, une trop grande proximité avec les humains peut mener à des conflits comportant de sérieux risques pour le public, surtout lorsque ces prédateurs s'habituent à la présence humaine. Ceci s'applique particulièrement aux secteurs comportant de hauts niveaux d'activités récréatives, où la probabilité d'entrer en contact avec la faune est élevée. Dans cette optique, l'objectif de ce mémoire était d'explorer la relation entre les loups et les perturbations anthropiques dans un secteur caractérisé par une forte présence récréotouristique. Plus spécifiquement, nous avons étudié la sélection d'habitat des loups avec une attention particulière aux structures linéaires (routes et sentiers) et d'hébergement dans un parc national et ses environs. Dans un premier temps, nous avons caractérisé le comportement des loups durant trois périodes biologiques en utilisant des fonctions de sélection des ressources. Nous avons émis l'hypothèse que les structures récréatives dans l'aire d'étude affecteraient les comportements de sélection d'habitat; par conséquent, il est attendu que les loups éviteraient les structures d'hébergement, mais sélectionneraient les structures linéaires. En accord avec nos prédictions, nous avons montré que les loups sélectionnaient les structures linéaires durant les périodes de tanière et de rendez-vous, mais les évitaient durant la période nomade. De plus, les loups évitaient les structures d'hébergement durant toutes les périodes, supportant que ces structures représentent une perturbation pour le loup. Ensuite, nous avons décrit comment la sélection de ces deux types de structures variait au cours d'une période touristique. Nous avons émis l'hypothèse que les loups s'habituerait aux perturbations récréatives au cours d'une période touristique, les évitant davantage au début de la période (mai) que vers la fin (fin octobre). Ce patron a été observé durant l'année 2016, et pourrait être causé par une variation de tolérance saisonnière associée à la vulnérabilité des louveteaux plutôt qu'à de l'habituation. Le patron n'a toutefois pas été observé en 2017, suggérant que d'autres facteurs tels que la variabilité interindividuelle ou la différence d'intensité de perturbation, référant tous deux aux différences de composition de l'échantillon dans le temps, peuvent jouer un rôle important dans les comportements observés. Bien que d'autres travaux soient nécessaires, ce projet de recherche a permis d'approfondir notre compréhension de la dynamique temporelle de la tolérance des loups envers les structures anthropiques dans un milieu récréatif.

Mots clés : Sélection d'habitat, habituation, habituation apparente, *Canis lupus*, RSF, activité récréative, parc national

ABSTRACT

Conflicts involving serious risks for public safety can occur when large predators come into proximity to human activity, especially when these predators habituate to human presence. This especially applies to areas with strong levels of recreational activity, as the odds of encountering wildlife are increased. With this in mind, the aim of this thesis was to shed light on the relationship between wolves and anthropogenic disturbances in an area characterized by strong levels of recreational activity. More specifically, we observed habitat selection with respect to linear (roads and trails) and housing structures in a national park and its surrounding area. First, we observed wolf behaviour during three biological periods using resource selection functions. We hypothesized that recreational structures within the study area would affect habitat selection, and thus predicted that wolves would select linear but avoid housing structures. In line with our predictions, we found that wolves selected linear structures during the denning and rendezvous periods, but avoided them during the nomadic period. Wolves also avoided housing structures during all periods, supporting that these structures represent a disturbance for wolves. Second, we observed how selection of these two types of structures changed over the course of a touristic period to determine how a prolonged exposure to such a disturbance affects wolf behaviour. We hypothesized that wolves would habituate to recreational disturbance over the course of a touristic period, avoiding them more at the beginning (May) than at the end (late October). This pattern was observed during the 2016 touristic period, and could likely be caused by seasonal variations in tolerance associated with pup vulnerability rather than habituation. However, the pattern was not repeated in 2017. This implies that other factors such as interindividual variability or differences in disturbance intensity, both caused by changes in sample composition in time, may be affecting the observed behaviours. While further research remains necessary, this project increases our understanding of the temporal dynamics of wolf tolerance of anthropogenic structures in recreational areas.

Keywords: Habitat selection, habituation, apparent habituation, *Canis lupus*, RSF, recreational activity, national park

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	ix
RÉSUMÉ.....	xi
ABSTRACT	xiii
TABLE DES MATIÈRES	xiv
LISTE DES TABLEAUX.....	xvi
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
CHAPITRE 1 SÉLECTION D’HABITAT DU LOUP ET VARIATION TEMPORELLE DE L’ÉVITEMENT DES STRUCTURES RÉCRÉATIVES DANS UN PARC NATIONAL	12
1.1 Résumé en français de l’article.....	12
1.2 Wolf habitat selection and temporal avoidance of recreational structures in a national park.....	14
Abstract	14
Introduction	16
Methods.....	20
Results	26
Discussion	30
Acknowledgements	36
Literature cited	37
SUPPLEMENTARY MATERIAL	51

CONCLUSION GÉNÉRALE	58
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	69

LISTE DES TABLEAUX

Table 1. Description of the various candidate models used to characterize wolf habitat selection near recreational structures in the Parc National du Mont-Tremblant and its surrounding area (Québec, Canada) between 2015 and 2017.	45
Table 2. Most parsimonious models explaining wolf habitat selection near recreational structures in the Parc National du Mont-Tremblant and its surrounding area (Québec, Canada) between 2015 and 2017. Presented below are the 3 top-ranking models for each annual period with the number of parameters (K), log-likelihood (-LL) and difference in AICc ($\Delta AICc$) compared to the most parsimonious model.	46
Table 3. Coefficients (β) and p values of the most parsimonious mixed logistic regression model explaining wolf habitat selection during each annual period near recreational structures in the Parc National du Mont-Tremblant and its surrounding area between 2015 and 2017. Coefficients and p values that are struck out are not considered significant.	47
Table S1. Description, range and mean value with 95% CI of all variables included in the most parsimonious models explaining wolf habitat selection near recreational structures in the Parc National du Mont-Tremblant and its surrounding area (Québec, Canada) between 2015 and 2017. Ranges and means are calculated from the average availability of all seasonal home ranges. Values of landcover variables are in percentage, whereas all other variables have their respective units.	51
Table S2. Most parsimonious α values for the decaying function and most parsimonious buffer radii (m) for infrastructure and road density for distance to infrastructure and roads for each period, determined by selecting the smallest AICc.	53
Table S3. Mean density and 95% CI of linear and housing structures in wolf home ranges of the part of the denning period with only 3 wolves in 2016 (start of April to end of May) and the corresponding period in 2017 (4-6 wolves) in the Parc National du Mont-Tremblant and its surrounding area (Québec, Canada).	54

LISTE DES FIGURES

- Figure 1.** Study area situated in Québec, Canada, which includes the Parc National du Mont-Tremblant and most of the Rouge Matawin wildlife reserve and the ZEC Lavigne. The red line shown on the map is a 100% MCP of all the wolf territories included in the study.48
- Figure 2.** Wolf relative occurrence probability in function of distance (km) to linear and housing structures for the denning (left) and rendezvous (right) periods in the Parc National du Mont-Tremblant area between 2016 and 2018. Solid lines represent high structure densities of 5 km/km² (a) and 7.44 km/km² (b) for linear structures and of 80 units/km² (c) and 46 units/km² (d) for housing structures. Dotted lines represent low structure densities of 0.02 km/km² for linear structures (a, b), of 0.318 units/km² (c) and (0.14 units/km² (d) for housing structures. Finally, dashed lines represent mean densities of 1.23 km/km² (a) and 1.31 km/km² (b) for linear structures.49
- Figure 3.** Temporal variation of the coefficient of a) distance to linear structures ($\alpha = 1000$) and b) distance to housing structures ($\alpha = 250$) of wolves in the Parc National du Mont-Tremblant and its surrounding area during the touristic periods of 2016 and 2017. Each point represents the coefficient for a two-week period, and points and lines in grey do not differ significantly from zero.50
- Figure S1.** Temporal variation of the coefficient of a) linear structure density (radius = 1500m) and b) housing structure density (radius = 1500m) of wolves in the Parc National du Mont-Tremblant and its surrounding area during the touristic periods of 2016 and 2017. Each point represents the coefficient for a two-week period, and points and lines in grey do not differ significantly from zero.55
- Figure S2.** Temporal variation of the coefficient of a) linear structure density (radius = 1500m) and b) housing structure density (radius = 1500m) during the touristic period of 2016 of the 3 wolves monitored during the entire 2016 period in the Parc National du Mont-Tremblant and its surrounding area. Each point represents the coefficient for a two-week period, and points and lines in grey do not differ significantly from zero.56

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Cohabitation avec la faune, un enjeu de conservation

La cohabitation entre les populations humaines et animales est un élément crucial à considérer en gestion et en conservation de la faune. Les conséquences du dérangement humain sur la faune sont bien résumées par l'hypothèse de Frid & Dill (2002), qui stipule que les animaux perçoivent ces dérangements (p. ex. bruits anthropiques, proximité d'humains, de véhicules) comme étant des risques de prédation. Par conséquent, les perturbations humaines peuvent induire des épisodes de stress (Creel *et al.*, 2002 ; Walker, Dee Boersma & Wingfield, 2006) et des changements de comportement chez certaines populations animales exposées à celles-ci (Beale, 2007 ; Lesmerises *et al.*, 2018a ; Lesmerises, Johnson & St-Laurent, 2018b), ce qui peut ultimement affecter la survie et la reproduction (Ellenberg *et al.*, 2007 ; Gill, 2007 ; Leclerc, Dussault & St-Laurent, 2014). Ces effets peuvent être observés autant chez les espèces proies que prédatrices ; en effet, Wam *et al.* (2012) ont noté que les loups réagissent à l'approche d'humains comme une proie réagirait à l'approche d'un prédateur.

Plusieurs études ont été réalisées afin de caractériser et quantifier les effets de la présence humaine sur la faune. Ellenberg *et al.* (2007) ont déterminé que les pressions touristiques exercées sur certaines populations de manchots antipodes (*Megadyptes antipodes*), une espèce endémique à la Nouvelle-Zélande, induisaient un stress élevé chez les individus adultes, entraînant un succès reproducteur inférieur à la normale. Ce phénomène a également été observé chez d'autres espèces comme la crécerelle d'Amérique (*Falco sparverius* ; Strasser & Heath, 2013), l'otarie de Californie (*Zalophus californianus* ; French *et al.*, 2011) et le wapiti (*Cervus elaphus* ; Phillips &

Allredge, 2000). Toujours en Nouvelle-Zélande, Constantine, Brunton & Dennis (2004) ont montré que les excursions touristiques d'observation du grand dauphin (*Tursiops truncatus*) engendraient des réductions du temps de repos des dauphins observés, ce qui pourrait potentiellement impacter leur budget énergétique. Du côté des prédateurs terrestres, des études ont montré que certaines populations de loups (*Canis lupus* ; Theuerkauf *et al.*, 2003) et de lynx roux (*Lynx rufus* ; George & Crooks, 2006) évitaient l'activité humaine en sélectionnant et en évitant des secteurs bien circonscrits de leurs domaines vitaux à des moments précis de la journée. Les perturbations humaines peuvent affecter la faune à différents niveaux biologiques comme le comportement, la physiologie, la population ou la communauté (Johnson & St-Laurent, 2011). La magnitude de l'impact de ces perturbations dépend de l'amplitude des perturbations dans le temps et l'espace, ainsi que des efforts investis aux différents niveaux biologiques pour en atténuer les impacts (Johnson & St-Laurent, 2011).

Dans un monde dominé par la présence humaine, la faune doit rapidement s'ajuster à ce type de perturbation. Bien que certaines espèces comme le renard (*Vulpes vulpes* ; Wandeler *et al.*, 2003) et le coyote (*Canis latrans* ; Grindler & Krausman, 2001) arrivent à bien survivre – voire à prospérer – dans des habitats fortement perturbés par la présence humaine, trouver le juste compromis demeure une tâche peu aisée à accomplir. En effet, un évitement prononcé des infrastructures anthropiques et de l'activité humaine peut mener à une perte indirecte d'habitat (Polfus, Hebblewhite & Heinemeyer, 2011), aussi appelée perte fonctionnelle d'habitat (*sensu* Wasser *et al.*, 2011). L'intensité de cette perte d'habitat varie selon le type et l'intensité de la perturbation (Sawyer, Kauffman & Nielson, 2009 ; Polfus *et al.*, 2011). À l'inverse, un trop faible évitement de l'activité et des structures anthropiques peut mener à la mort de l'animal, par exemple lors de collisions entre véhicules et animaux (Dussault *et al.*, 2006).

Parcs nationaux : le défi de concilier conservation, éducation et récréation

La création d'aires protégées, dont font partie les parcs nationaux, est une stratégie employée pour favoriser la conservation de la faune et de la flore (Margules & Pressey, 2000). Outre la protection du patrimoine culturel, les parcs nationaux ont été créés avec deux objectifs principaux qui peuvent sembler contradictoires, à savoir de préserver les écosystèmes pour la jouissance des générations futures tout en favorisant l'éducation et l'appréciation du public envers la nature (Manning, Anderson & Pettengill, 2017 ; Parc Canada, 2017). Cette double mission des parcs suscite de la controverse quant à déterminer s'il est réellement possible d'à la fois utiliser les aires protégées *et* d'en préserver les espèces et les processus écologiques (Dilsaver, 2009 ; Orr & Humphreys, 2012). D'un côté, les parcs contribuent de manière importante à l'éducation du public en ce qui concerne la nature (Dilsaver, 2009), permettant aux visiteurs d'en apprendre davantage sur les phénomènes naturels qui ont façonné les paysages, les écosystèmes et les communautés animales et végétales qui nous entourent (Parc Canada, 2017). Ce faisant, les gens apprennent aussi à apprécier la nature et à mieux la protéger. Toutefois, la présence accrue de visiteurs et de structures récréatives dans les parcs nationaux peut grandement affecter la faune et la flore locale (Monz *et al.*, 2016). En effet, même les activités touristiques non motorisées, que l'on pourrait croire pratiquées dans le respect de la nature, peuvent perturber la faune (Boyle & Samson, 1985 ; Lesmerises *et al.*, 2018a, 2018b). Par exemple, des wapitis (*Cervus canadensis*) à Yellowstone se sont vus déplacés par des adeptes de ski de fond (Cassirer, Freddy & Ables, 1992). En Utah, des bisons (*Bison bison*), des cerfs-mulets (*Odocoileus hemionus*) et des antilopes d'Amérique (*Antilocapra americana*) fuyaient la majorité du temps au passage de randonneurs sur un sentier situé à moins de 100 mètres des animaux (Taylor & Knight, 2003). Au Montana, la présence d'alpinistes à proximité de sites d'alimentation de grizzlis (*Ursus arctos horribilis*) entraînait davantage de déplacements et de comportements agressifs chez les ours tout en diminuant le temps qu'ils passaient à se nourrir (White, Kendall & Picton, 1999). Outre l'activité humaine, la

présence d'infrastructures anthropiques affecte aussi l'écologie de plusieurs espèces animales. Par exemple, la présence de sentiers de randonnée peut changer la composition en espèces aviaires d'un habitat donné suite à l'augmentation de la proportion de bordures qui sont sélectionnées par certaines espèces et évitées par d'autres (Miller, Knight & Miller, 1998 ; Wolf, Hagenloh & Croft, 2013). De plus, la forte utilisation des systèmes routiers dans les parcs peut occasionner des collisions entre faune et véhicules (Ament *et al.*, 2008 ; Garriga *et al.*, 2012). Ainsi, l'aménagement et l'usage récréatif des parcs nationaux peuvent affecter la survie et induire des changements de comportement chez la faune (Thompson, 2015 ; Manning *et al.*, 2017) malgré les objectifs de préservation et de conservation mis de l'avant par les parcs.

L'habitation chez la faune

Bien que plusieurs animaux cherchent à éviter le dérangement et les infrastructures humaines (Karlsson, Eriksson & Liberg, 2007 ; Rogala *et al.*, 2011), certains individus ou groupes d'individus manifestent une habitation envers celle-ci (Whittaker & Knight, 1998 ; Kloppers, St. Clair & Hurd, 2005), ce qui peut avoir des conséquences sur la démographie des populations en question (Griffin *et al.*, 2007). L'habitation est une diminution de l'intensité des réactions comportementales face à un stimulus qui résulte d'une exposition répétée à ce stimulus et qui n'est pas induite par une adaptation sensorielle ni par une fatigue motrice ou sensorielle (Whittaker & Knight, 1998 ; Rankin *et al.*, 2009). Il importe toutefois de ne pas confondre l'habitation avec la tolérance, qui est plutôt l'intensité d'une perturbation qu'un individu tolère sans réagir d'une manière définie (Nisbet 2000), par exemple par la vigilance, la fuite ou l'agressivité. Ainsi, l'habitation représente une augmentation de la tolérance dans le temps induite par un processus spécifique (Bejder *et al.*, 2009). En écologie comportementale et en psychologie, l'habitation peut inclure un aspect d'apprentissage, un animal pouvant apprendre à ignorer

les stimuli considérés inoffensifs (Cyr & Romero, 2009). Ce phénomène représente un atout important pour la survie, en permettant à un animal d'identifier rapidement les perturbations inoffensives (Blumstein, 2016) et, par le fait même, de porter davantage attention à celles qui représentent un réel danger (Raderschall, Magrath & Hemmi, 2011 ; Bateman & Fleming, 2014). Ce faisant, l'animal en question peut rapidement déterminer si la perturbation justifie l'interruption de comportements d'acquisition de ressources, de repos ou de reproduction en faveur de comportements de survie (Rodríguez-Prieto, Martín & Fernández-Juricic, 2010a ; Raderschall *et al.*, 2011) comme la vigilance ou la fuite (Baruzzi, Lovari & Fattorini, 2017 ; Bonnot *et al.*, 2017).

Occasionnellement, un individu (ou une population) peut exprimer des réponses comportementales de type « habituation » qui découlent toutefois d'un phénomène nommé « habituation apparente » (Bejder *et al.*, 2009 ; Higham & Shelton, 2011). Lorsqu'une augmentation de la tolérance face aux perturbations est observée, il est important de considérer l'habituation apparente comme hypothèse alternative à l'habituation dite « classique » (Bejder *et al.*, 2009). L'habituation apparente a lieu lorsque des situations laissent croire que des individus (ou populations) ont « perdu » leur peur des humains, mais ce comportement n'est pas fondamentalement la résultante d'un processus d'habituation. Certains mécanismes pouvant causer un tel phénomène incluent l'attraction (c.-à-d. lorsque des animaux recherchent les infrastructures ou la présence humaine après l'avoir associée à la nourriture ; voir Mattson, Blanchard & Knight, 1992 ; Whittaker & Knight, 1998) ou encore la variation de tolérance saisonnière (c.-à-d. lorsque le niveau de tolérance d'individus ou d'une population varie selon la période de l'année ; voir Stankowich, 2008 ; Higham & Shelton, 2011). D'autres exemples incluent les comportements exploratoires, par exemple lorsque de jeunes individus sont davantage curieux que les individus adultes (Hall *et al.*, 2018), ou les stimuli discriminatifs, c.-à-d. lorsqu'un animal semble répondre à un certain stimulus identifié par les expérimentateurs alors qu'il répond plutôt à un stimulus qui est associé à celui identifié comme étant la cause (Higham & Shelton, 2011).

L'habituation chez la faune est un phénomène bien étudié en laboratoire tant au niveau physiologique que comportemental, mais les mécanismes qui participent à son développement en milieu naturel demeurent peu connus (Raderschall *et al.*, 2011). En laboratoire, les conditions expérimentales sont contrôlées et simplifiées, permettant aux chercheurs d'exposer spécifiquement les animaux à l'étude au stimulus d'intérêt à une fréquence et une intensité prédéterminées. En milieu naturel, les animaux font toutefois face à une multitude de stimuli, et ce, de manière parfois simultanée et souvent dans un ordre très imprévisible (Hemmi & Merkle, 2009). Ainsi, l'étude de l'habituation en milieu naturel représente un important défi principalement lié à notre capacité à réduire (ou contrôler) les sources de variations confondantes qui peuvent brouiller les réponses comportementales observées. La majorité des études s'intéressant à l'habituation de la faune face à divers stimuli sont réalisées à l'aide de l'observation directe, en observant la réponse comportementale d'animaux suite à la présentation du stimulus étudié (voir les exemples de Carew & Kupfermann, 1974 ; Coleman *et al.*, 2008 ; Hemmi & Merkle, 2009 ; Rodríguez-Prieto *et al.*, 2010a ; Biedenweg *et al.*, 2011 ; Raderschall *et al.*, 2011). D'autres études mettent en évidence un phénomène d'habituation à un niveau physiologique par l'étude de la production d'hormones de stress (Walker *et al.*, 2006 ; Ellenberg, Mattern & Seddon, 2009). Plusieurs travaux portant sur l'habituation à la présence humaine utilisent le « *flight initiation distance* » (FID), c.-à-d. la distance minimale tolérée par un animal avant que celui-ci ne s'éloigne d'un humain qui s'approche (Magle, Zhu & Crooks, 2005 ; Wam, Eldegard & Hjeljord, 2014). Une telle mesure permet entre autres de mettre en évidence si les animaux tolèrent davantage la proximité humaine suite à des approches répétées. D'autres études s'intéressent à la variation de la position géographique des animaux étudiés face à une perturbation fixe dans l'espace. Avec cette méthode, Haskell & Ballard (2008) ont observé l'évolution temporelle de la proximité des caribous par rapport aux champs pétrolifères durant la période de mise bas en Alaska. Les auteurs n'ont toutefois trouvé aucune preuve permettant de supporter l'existence d'un phénomène d'habituation au fil des

années. Par contre, ils ont déterminé que les caribous se réhabituèrent à chaque année à la présence et la proximité des champs pétroliers durant la période de mise bas.

Dans certains contextes, l'habituation de la faune à la présence humaine est un phénomène encouragé, voire activement recherché. À titre d'exemple, habituer la faune à la présence d'observateurs scientifiques permet de réduire l'effet de l'observateur sur le comportement de l'espèce à l'étude ; un tel processus est souvent incorporé dans les études sur le comportement des primates (p. ex. Williamson & Feistner, 2003). De plus, réduire l'effet de la présence humaine sur la faune peut être souhaitable dans un contexte d'écotourisme, afin de réduire le stress vécu par certaines populations animales fréquemment visitées par des touristes et ainsi favoriser l'observation de la faune par le public (Higham & Shelton, 2011).

L'habituation chez le loup

Dans le cas des espèces prédatrices, une habituation envers la présence et les infrastructures humaines peut mener à des conflits comportant de sérieux risques pour la sécurité publique (Linnell *et al.*, 2002) et pour la survie des animaux impliqués (Treves & Karanth, 2003). C'est le cas chez les grands canidés, pour lesquels il a été montré que les probabilités d'attaques sur les humains augmentent lorsque les loups et les coyotes (*Canis latrans*) ont perdu leurs craintes envers les gens (Linnell *et al.*, 2002 ; McNay, 2002 ; White & Gehrt, 2009). En effet, les loups ne sont pas réputés pour attaquer lors de leur première rencontre avec des humains et plusieurs rencontres sont souvent nécessaires avant de déclencher une réponse agressive (Heilhecker, Thiel & Hall, 2007). De plus, plusieurs cas d'agressivité chez les grands canidés sont associés à du conditionnement alimentaire, qu'il soit direct (c.-à-d. un animal directement nourri par un humain) ou indirect (p. ex. un animal qui se nourrit de déchets) (Linnell *et al.*, 2002 ; White & Gehrt, 2009). Cette

capacité de perdre sa peur des humains chez le loup n'est peut-être pas surprenante si l'on considère que son proche cousin, le chien (*Canis lupus familiaris*), a vu le jour suivant la domestication d'un ancêtre du loup (Vilà *et al.*, 1977). Heureusement, les attaques de loups provoquent très rarement des mortalités humaines en Amérique du Nord (McNay, 2002). Cependant, les cas d'attaques décrits par Linnell *et al.* (2002) se terminent souvent par l'abattage de l'animal coupable. Malgré les risques évidents que posent les loups « familiers » pour le public et pour eux-mêmes, le processus d'habituation face à la présence humaine demeure très peu documenté (Wam *et al.*, 2014).

Les loups du parc national du Mont-Tremblant

Plusieurs incidents impliquant des loups présentant des comportements agressifs ont été rapportés dans divers parcs. Les activités de plein air pratiquées dans des milieux fréquentés par le loup favorisent davantage de contacts entre ces derniers et le public. De telles situations ont été documentées dans les parcs provinciaux Vargas Island (en Colombie-Britannique) et Algonquin (en Ontario ; voir Linnell *et al.*, 2002 pour les détails). De son côté, le parc national du Mont-Tremblant (ci-après PNMT), situé à environ 120 km au nord de Montréal (Québec), accueille des dizaines de milliers de visiteurs par année et abrite plusieurs espèces de grands canidés, dont le loup. En accord avec la Loi sur les parcs (chap. P-9, RLRQ, 1977), la chasse et l'exploitation des ressources sont interdites dans le PNMT, mais elles sont permises dans les zones périphériques. Depuis les années 1990, le PNMT a vécu trois épisodes de loups « familiers » (en 1993, 2002-2004 et 2005-2007 ; Tennier, 2009). Certains loups circulaient librement le long des routes malgré la présence de voitures à proximité, alors que d'autres entraient dans les campings et harcelaient les campeurs afin d'obtenir de la nourriture. Bien qu'aucune interaction agressive n'ait été rapportée dans ce parc jusqu'à présent, certains loups aux comportements plus problématiques ont été abattus afin d'assurer la sécurité des visiteurs du parc. Afin de

favoriser la cohabitation entre les visiteurs et les loups d'une manière qui respecte les objectifs de conservation des parcs nationaux, il importe de mieux comprendre l'effet des activités humaines récréatives sur le comportement des loups et le processus d'habituation de ces derniers envers la présence accrue des humains.

Objectifs, hypothèses et prédictions de l'étude

La majorité des études portant sur l'habituation à la présence humaine se basent sur des observations directes, où les réponses comportementales d'un animal sont décrites lorsqu'il est approché par des humains. Considérant cette méthodologie, l'obtention de résultats positifs (c.-à-d. une augmentation de la tolérance à l'approche d'un humain) implique que l'observateur induirait de l'habituation à la présence humaine chez les individus à l'étude. Cependant, contribuer au développement d'une habituation chez un grand prédateur dans un milieu où il entre en conflit avec les humains est contre-productif lorsque l'objectif consiste à réduire les conflits entre la faune et le public. De plus, l'observation directe d'une espèce de grand carnivore peut présenter plusieurs difficultés (Löttker *et al.*, 2009 ; Cristescu, Stenhouse & Boyce, 2015), ces animaux étant généralement présents à plus faible densité et ayant souvent des comportements cryptiques et de grands territoires, les rendant difficiles à localiser (Balme, Hunter & Slotow, 2009 ; Cristescu *et al.*, 2015). Une fois localisés, il faut être en mesure de les approcher dans un habitat suffisamment ouvert pour permettre l'observation sans que les animaux fuient (Löttker *et al.*, 2009). Ainsi, plusieurs outils comme les caméras à déclenchement automatique ou les colliers télémétriques offrent la possibilité d'étudier le comportement animal à distance (Löttker *et al.*, 2009 ; Lührs & Kappeler, 2013). En particulier, les colliers GPS permettent d'étudier le comportement et les déplacements d'animaux sur de grandes superficies et pendant une longue période de temps (Oleksy, Racey & Jones, 2015) sans nécessiter la présence d'un observateur (Hebblewhite & Haydon, 2010). Ainsi,

l'emploi de colliers GPS peut permettre d'étudier de manière plus naturelle le processus d'habitation de grands prédateurs se trouvant à proximité d'activités et d'infrastructures humaines.

Par conséquent, ce mémoire de maîtrise vise à mettre en lumière la relation entre les loups et la présence et les infrastructures humaines dans une optique d'habitation et d'habitation apparente en utilisant des données télémétriques de loups présents dans un environnement caractérisé par une forte présence d'activités récréotouristiques saisonnières. Plus spécifiquement, le premier objectif de l'étude consistait à décrire la sélection d'habitat du loup au troisième ordre de sélection de Johnson (1980) dans un parc national et ses environs, en accordant une attention particulière à la sélection des structures récréatives linéaires (c.-à-d. routes et sentiers) et ponctuelles (c.-à-d. chalets, campings et installations de service). En effet, des études ont révélé que les loups sélectionnaient les structures linéaires afin de faciliter leurs déplacements et la recherche de proies (Jędrzejewski *et al.*, 2004 ; Whittington *et al.*, 2011) et qu'ils évitaient les endroits caractérisés par une forte présence humaine (Lesmerises, Dussault & St-Laurent, 2012). L'hypothèse sous-jacente à cet objectif est que la présence des infrastructures récréatives influence les comportements de sélection d'habitat du loup dans l'aire d'étude. J'ai donc émis la prédiction que les loups sélectionneraient les structures linéaires, conformément aux résultats d'études précédentes, et éviteraient les structures d'hébergement.

Le second objectif était de déterminer si les loups développent de l'habitation face à la présence humaine au cours d'une saison touristique et, le cas échéant, à déterminer si l'achalandage dans l'aire d'étude affecte le processus d'habitation. À cet effet, l'hypothèse sous-jacente stipule que les loups font preuve d'une réhabitation annuelle à l'égard des structures anthropiques (*sensu* Haskell & Ballard, 2008) et que l'achalandage a un effet positif sur cette réhabitation. Mes prédictions associées sont que l'intensité de l'évitement des structures anthropiques diminuerait au cours d'une saison touristique, et que cette

diminution d'évitement serait positivement influencée par le nombre de personnes ayant fréquenté l'aire d'étude.

Survol des principaux résultats

En accord avec ma première prédiction, la sélection d'habitat du loup dans l'aire d'étude a révélé que ces derniers sélectionnaient les structures linéaires durant toutes les périodes biologiques sauf la période nomade, et évitaient les structures d'hébergement durant toutes les périodes, suggérant que les structures d'hébergement représentent une perturbation pour le loup en milieux récréotouristiques.

Pour le deuxième objectif, une augmentation de la tolérance des loups envers les structures récréatives a pu être observée pour la période touristique de 2016. Bien que cette variation de tolérance puisse être causée par de l'habituation, il est probable qu'elle soit plutôt induite par une variation de tolérance saisonnière associée – dans ce cas – à la vulnérabilité des louveteaux. Toutefois, le patron observé était absent en 2017. Ce manque de répétabilité pourrait être attribué à la variation interindividuelle ou à une différence d'intensité de perturbation entre les deux années, induites par une composition d'échantillon différente entre les années. Malgré que d'autres travaux sur le sujet soient nécessaires, ce projet de recherche a permis d'approfondir notre compréhension de la dynamique temporelle de la tolérance des loups envers les structures anthropiques dans un milieu caractérisé par la forte présence d'activités récréotouristiques.

CHAPITRE 1

SÉLECTION D'HABITAT DU LOUP ET VARIATION TEMPORELLE DE L'ÉVITEMENT DES STRUCTURES RÉCRÉATIVES DANS UN PARC NATIONAL

1.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DE L'ARTICLE

Bien que la plupart des espèces de prédateurs évitent la présence humaine, certains individus vont s'y habituer. L'habituation à la présence et aux infrastructures humaines par des prédateurs comme les loups peut mener à des conflits impliquant des risques pour la sécurité du public et pour la survie des animaux impliqués. Par conséquent, ce projet de recherche vise à explorer la relation entre les loups et les structures récréatives dans une perspective d'habituation et d'habituation apparente en utilisant des données télémétriques de loups récoltées dans le parc national du Mont-Tremblant et ses environs. Pour ce faire, nous avons utilisé des fonctions de sélection des ressources (RSF) pour caractériser la sélection d'habitat du loup durant trois périodes biologiques (tanière, rendez-vous et nomade), puis à plus fine échelle temporelle (c.-à-d. par période de deux semaines) durant la haute saison touristique. Nos résultats indiquent que les loups sélectionnent les structures linéaires durant les périodes de tanière et de rendez-vous, mais les évitent durant la période nomade. Ils évitent aussi les structures d'hébergement durant toutes les périodes biologiques, suggérant que ces structures représentent une perturbation pour le loup. Nos résultats suggèrent aussi que les loups éviteraient moins les infrastructures humaines au cours de la haute saison touristique, un comportement probablement causé non pas par l'habituation mais plutôt par une variation de tolérance associée à la vulnérabilité des jeunes. Cependant, ces résultats n'ont été observés que pendant une période touristique sur

deux (2016 et non 2017), ne permettant pas de généraliser le phénomène observé. Cette différence pourrait être attribuée au changement de la composition de l'échantillon (en termes d'individus suivis) entre les deux années ainsi qu'au cours de l'année 2016. Ce faisant, les patrons observés pourraient être affectés par la variabilité interindividuelle ou la différence d'intensité de perturbation entre les domaines vitaux des loups. Bien que davantage d'efforts de recherche sur le sujet demeurent nécessaires, ce projet a permis d'approfondir nos connaissances sur la variation de tolérance à fine échelle temporelle des loups envers les structures récréatives.

Cet article a été rédigé en collaboration avec mon directeur de recherche Martin-Hugues St-Laurent, professeur à l'Université du Québec à Rimouski, et ma codirectrice Marianne Cheveau, chercheure au Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs. Il sera soumis en vue de publication au *Journal of Zoology*, une revue révisée par les pairs. En tant que première auteure, j'ai réalisé les analyses statistiques et géomatiques, ainsi que la rédaction de l'article. Martin-Hugues St-Laurent, Hugues Tennier (responsable du service de la conservation et de l'éducation du parc national du Mont-Tremblant – SÉPAQ) et Christian Dussault (MFFP) ont développé l'idée originale du projet et contribué au financement du projet, alors que Marianne Cheveau a coordonné la mise en place du suivi télémétrique et des activités de terrain. Marianne et Martin-Hugues ont de plus pris part à l'élaboration des objectifs et à la révision de l'article.

1.2 WOLF HABITAT SELECTION AND TEMPORAL AVOIDANCE OF RECREATIONAL STRUCTURES IN A NATIONAL PARK

ABSTRACT

Although most predators usually avoid anthropogenic activity, some individuals will habituate to it instead. Habituation to human presence and infrastructure by predator species such as wolves may lead to conflicts implicating serious risks for public safety and for the survival of the animals involved. Therefore, this research project aims to shed light on the relationship between wolves and recreational infrastructures from habituation and apparent habituation perspectives using telemetry data from wolves collected in the Parc National du Mont-Tremblant and its surrounding area. Using resource selection functions (RSF), we first observed wolf selection of these structures during three biological periods (denning, rendezvous and nomadic). Then, we observed how wolf selection of recreational structures varied at a finer temporal scale (i.e. every two weeks) during the park's touristic high season. Our results revealed that wolves selected linear structures during the denning and rendezvous periods, but avoided them during the nomadic period. They also avoided housing structures during all biological periods, suggesting these structures represent a disturbance for wolves. Interestingly, our results also suggested that wolves avoided recreational structures less over the course of the high season, a behaviour that seems to be attributed to seasonal variations in tolerance associated with pup vulnerability rather than to habituation. However, we cannot generalize the observed behaviour, as these results differed in the second year of study (2017). This lack of repeatability could be caused by the change in sample composition (individual wolves) between both years and during the 2016 high season. By changing sample composition, the behavioural patterns observed could be affected by interindividual variability or the different disturbance intensities found in the different wolf home ranges. While further research remains necessary, this project

contributes to our understanding of the fine scale temporal dynamics of wolf tolerance of recreational structures.

Keywords. Habitat selection, habituation, apparent habituation, *Canis lupus*, RSF, national park

INTRODUCTION

Human and wildlife cohabitation is an important element to consider in wildlife management and conservation, as the presence of human structures and activity can greatly impact wildlife behaviour (Beale, 2007), reproduction and survival (Kerley *et al.*, 2002; Leclerc *et al.*, 2014). According to the risk-disturbance hypothesis proposed by Frid & Dill (2002), animals perceive human disturbance as a predation risk. Therefore, non-lethal anthropogenic disturbances can affect individuals and populations at various levels, as demonstrated by the extensive research on the subject; increased stress caused by human disturbance can affect reproductive success for multiple species like the yellow-eyed penguin (*Megadyptes antipodes*; Ellenberg *et al.*, 2007), American kestrel (*Falco sparverius*; Strasser & Heath, 2013), California sea lion (*Zalophus californianus*; French *et al.*, 2011) and elk (*Cervus canadensis*; Phillips & Alldredge, 2000). Moreover, human disturbance can increase vigilance, aggressiveness, or flight behaviour in animals to the detriment of feeding, resting or mating activities (Freddy, Bronaugh & Fowler, 1986; White *et al.*, 1999; Duchesne, Côté & Barrette, 2000), and it has been shown to spatially or temporally modify habitat selection as well (Gibeau *et al.*, 2002; Theuerkauf *et al.*, 2003a; George & Crooks, 2006), potentially leading to indirect habitat loss (Polfus *et al.*, 2011).

Although anthropogenic disturbance can have negative impacts on wildlife (Taylor & Knight, 2003; Theuerkauf *et al.*, 2003a; Polfus *et al.*, 2011), some individuals or groups of individuals habituate to it instead (Whittaker & Knight, 1998; Klopppers *et al.*, 2005). Habituation is defined as a decrease in behavioural response to a specific stimulus following repeated exposure to this stimulus (Rankin *et al.*, 2009). From a behavioural ecology perspective, habituation often includes learning, as animals learn to recognize harmless stimuli (Cyr & Romero, 2009). This learning has an important adaptive value, as it allows wildlife to quickly discriminate harmless stimuli from harmful ones and respond accordingly (Raderschall *et al.*, 2011). Occasionally, individuals or populations may

display apparent habituation, a phenomenon where habituation-type responses are observed, but these responses originate from different mechanisms altogether (Bedjer *et al.*, 2009; Higham & Shelton, 2011). These mechanisms include attraction (Mattson *et al.*, 1992; Whittaker & Knight, 1998), seasonal variations in tolerance (Stankowich, 2008; Fernández-Juricic *et al.*, 2009; Higham & Shelton, 2011) or discriminative stimuli (i.e. when an animal seems to respond to a certain stimulus but it is actually responding to an associated stimulus; Higham & Shelton, 2011). When increased tolerance to disturbance is observed, it is important to consider apparent habituation as a potential alternate hypothesis to true habituation (Bedjer *et al.*, 2009).

Previous studies on wildlife habituation often use direct observation of wildlife behaviour when exposed to a specific stimulus (see Carew & Kupfermann, 1974; Coleman *et al.*, 2008, Hemmi & Merkle, 2009; Rodríguez-Prieto, Martín & Fernández-Juricic, 2010a; Biedenweg *et al.*, 2011; Raderschall, Magrath & Hemmi, 2011 for examples). Haskell & Ballard (2008), meanwhile, observed the temporal variation in distance between individuals (in this case caribou, *Rangifer tarandus granti*) and a fixed disturbance (oilfields). Interestingly, this study showed that caribou did not habituate to the oilfields present in their calving grounds over the years, but instead exhibited annual rehabituation. Indeed, caribou underwent a new habituation process every year, avoiding anthropogenic disturbance more at the beginning of each calving period (period when exposed to disturbance) than at the end of it. Habituation-type responses can be a management goal in cases where proximity to wildlife is desired (Higham & Shelton, 2011) or inevitable (Blumstein, 2016), but minimal impact on their behaviour and welfare is needed. These behaviours, however, often result in conflict with people, especially when expressed by predator species (McCullough, 1982; Linnell *et al.*, 2002; Inskip & Zimmermann, 2009). These problematic behaviours frequently cause conflict in urban and suburban environments (Lewis *et al.*, 2015; Baker & Timm, 2017), but they can also do so in recreational settings (McCullough, 1982; Schirokauer & Boyd, 1998).

The gray wolf (*Canis lupus*) is a top predator found throughout the northern hemisphere (Mech & Boitani, 2003). Although wolves generally avoid areas of greater human activity (Massolo & Meriggi, 1998; Theuerkauf *et al.*, 2003a), they have been known to use man-made linear structures (Whittington, St Clair & Mercer, 2005; Lesmerises *et al.*, 2012; Dickie *et al.*, 2017) and various anthropogenic food sources (Ciucci, Masi & Boitani, 2003; Ehlers, Johnson & Seip, 2014) when presented with the opportunity. Occasionally, wolves may come in close proximity to humans and engage in antagonistic behaviours when they lose their fear of people, a phenomenon observed for other predator species as well (Linnell *et al.*, 2002). This type of behaviour has been observed in some national parks (e.g. Vargas Island, BC, and Algonquin Provincial Park, ON; see Linnell *et al.*, 2002 for details), where recreational activities in wolf habitat can increase contact between people and wolves. When wolves lose their fear of people, this increased contact can represent serious risk not only to public safety (Linnell *et al.*, 2002; McNay, 2002), but also to the survival of the animals involved. Predators that display habituation behaviours are usually put down (Sillero-Zubiri & Laurenson, 2001), often in a relatively non-targeted manner (Treves & Karanth, 2003), which does not fall in line with the conservation goals promoted by national parks. Regardless of these threats, the mechanisms involved in the development of habituation behaviours in wolves remain unclear (Wam *et al.*, 2014), thus more efforts should be invested in understanding how wolves respond to human activity and recreational structures in order to better understand how habituation behaviours develop over time.

Most researchers studying habituation of wildlife to human presence observe the behavioural response of wildlife repeatedly approached by humans. By doing so, the observer is purposely trying to develop habituation in the studied individuals. However, instigating habituation in large predators is counterproductive when the goal is to reduce conflict between humans and wildlife. Therefore, this paper aims to shed light on the relationship between wolves and recreational human structures and activity from

habituation and apparent habituation perspectives using the telemetry data from wolves living in an area characterized by high levels of recreational activity. More specifically, the objectives of our study were to 1) describe seasonal wolf habitat selection at the third order of selection (i.e. within the home range; *sensu* Johnson, 1980) with particular attention to selection of recreational features (in this case roads, trails, campsites and cabins), 2) determine whether wolves habituate to human activity over the course of the touristic high season and if they do, 3) determine if the number of visitors affects the habituation process.

Previous research on wolf habitat selection has revealed that wolves preferentially select lower road densities (Thiel, 1985; Kohn, Thiel & Hansen, 2001; Llana, López-Bao & Sazatornil, 2011) and lower-use roads (Whittington *et al.*, 2005). At the fine scale, however, they have been shown to select linear structures to facilitate travel and increase prey encounter rates (Jędrzejewski *et al.*, 2004; Whittington *et al.*, 2005, 2011). Research also showed that they avoid areas with greater levels of human activity (Theuerkauf *et al.*, 2003a; Lesmerises *et al.*, 2012). Therefore, we hypothesized that anthropogenic features induce behavioural responses in habitat selection in wolves within the study area. We predicted that wolves would select linear (roads and trails combined) and avoid housing (campsites, cabins and park facilities combined) features in all seasons. We also hypothesized that wolves would exhibit annual rehabilitation to anthropogenic features, predicting that wolves would greatly avoid these features in May (start of the touristic high season) and avoid them less over the course of the high season. We believe this annual rehabilitation process would be positively influenced by the number of visitors in the study area, acting as proxy of the frequency of encounter with people, and therefore predicted that a decrease in avoidance would correspond to an increased number of visitors in the study area.

METHODS

Study area

The study area (Fig. 1) encompasses the Parc National du Mont-Tremblant (1 510 km²; hereafter PNMT) and its surrounding area, including most of the Rouge-Matawin Wildlife Reserve (1 394 km²) and the ZEC (*Zone d'exploitation contrôlée*) Lavigne (406 km²) in Québec (Canada). Located in the remnants of an old mountain range in the southern Laurentians, the study area has a hilly landscape and an average altitude of 460 metres. The study area is located at the northern limit of the deciduous forest, at the border between the deciduous and mixedwood forests. It is mostly in the sugar maple – yellow birch bioclimatic domain, but its northern portion is found in the balsam fir – yellow birch domain (Saucier *et al.*, 2011). Both domains are characterized by the presence of deciduous species like maple (*Acer spp.*) and yellow birch (*Betula alleghaniensis*), as well as coniferous species such as balsam fir (*Abies balsamea*) and spruce (*Picea spp.*). The study area has a continental subarctic climate with a mean annual precipitation of approximately 1 000 mm and a mean annual temperature of 2.5 °C (Robitaille & Saucier, 1998). The study area is also heavily used by people for recreational purposes – the PNMT alone has a yearly attendance of approximately 500 000 visitor-days – thus representing an opportunity to test our hypotheses in an area where recreational levels are high and where we can observe a gradient of polygonal and linear feature disturbances. Among others, popular activities include camping, hiking, biking and fishing. While hunting and trapping are banned in the PNMT, they are permitted in the ZEC Lavigne and the Rouge-Matawin Wildlife Reserve. Visitors are mostly present in study area from May to November, with peak attendance occurring in from the end of June and to the end of August, followed by a second, smaller peak in early October. The ZEC and the reserve are closed during winter, while the PNTM remains open with reduced attendance and limited road access.

The study area is home to two large canid species, i.e. the gray wolf and the eastern coyote (*Canis latrans*), and to wolf-coyote hybrids. The eastern wolf (*Canis lycaon*), whose status as a species is still debated, has also been mentioned in the area. Wolf-favoured prey found in the area include moose (*Alces americanus*), white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) and American beaver (*Castor canadensis*).

Over the past decades, the PNMT encountered a few problematic wolves that seemed habituated to human presence (Tennier, 2008). These individuals would not flee when approached by vehicles or people, and some would even harass people in campgrounds in search of food. Although no aggressive encounters have been reported so far, wolves presenting problematic behaviours have been euthanized to prevent potential altercations (Tennier, 2008).

Capture and telemetry

Ten adult wolves (5 males, 5 females) were captured between September 2015 and May 2017 using certified leg-hold traps (models Livestock Protection EZ Grip #7, Alaskan Bridger #5 and MB 750 Alaskan) lured with commercial lures, wolf or coyote urine and wolf, dog, or coyote feces. Once physically restrained (without the use of drugs), the wolves were fitted with Telonics TGW-4470-4 GPS/Iridium telemetry collars that were programmed to acquire location every 3 hours for a period of 12 months, after which the collars automatically fell off (i.e. drop-off devices). All manipulations were approved by the Animal Welfare Committee of the Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs (MFFP; certificate numbers CPA 15-16, CPA 16-08 and CPA 17-17). Among the 10 wolves, one female was captured a few days after losing her first collar and was fitted with a new one, thus supplying two years of data.

Annual periods

We established three annual periods based on wolf biology and behaviour: denning, rendezvous and nomadic (see Houle *et al.*, 2010; Lesmerises *et al.*, 2012). The beginning and the end dates of each period varied depending on individual and year and were determined using graphs of wolf distance to their respective capture site over time (Courbin *et al.*, 2009; Tremblay-Gendron, 2012). Individuals exhibiting denning behaviour showed a distinct plateau, indicating they spent multiple weeks in the same area. For females, this visual observation was supplemented by a graph of the number of successful GPS locations per day in order to validate or add precision to the start date of the denning period; periods with low fix-location success rates were attributed to females remaining at the den (Swanepoel, Dalerum & Hoven, 2010), which can block GPS reception.

The denning period covered the months of April/May – June/July during which wolves centre their activity around the den, where the pups are found (Hénault & Jolicoeur, 2003; Mech & Boitani, 2010; Milakovic *et al.*, 2011). We attributed the mean beginning and ending dates to individuals that did not exhibit denning behaviour. The purpose of this was not to categorize absent denning behaviour, but rather to observe wolf behaviour during biological periods that are relevant to the population. The rendezvous period spans from June/July to October and was marked by the end of the denning period. During this period, pups are more mobile and are moved to various rendezvous sites where pack mates regularly gather (Hénault & Jolicoeur, 2003; Theuerkauf, Rouys & Jędrzejewski, 2003b). Finally, during the nomadic period the whole pack travels and hunts together (Hénault & Jolicoeur, 2003; Lesmerises *et al.*, 2012).

Geomatic and statistical analyses

Habitat selection

We removed the first 6 hours of data following capture to account for stress reactions to capture and manipulation that may not be representative of normal behaviour. Northrup, Anderson Jr. & Wittenmyer (2014) recommend removing the first 24 hours of data following their study on roe deer, in which deer were drugged and transported, but we chose to remove less because we were working with a predator species, no drugs were administered during manipulations and the animals were only manipulated for approximately 15 minutes. Individual home ranges were delineated for each period using 95% minimum convex polygons (MCPs; Bowen, 1982; McLoughlin *et al.*, 2004) in order to exclude extraterritorial excursions (Kays, Gompper & Ray, 2008; Lesmerises *et al.*, 2012). GPS locations found outside the seasonal MCPs were then discarded from further analyses. Of the ten wolves captured, two individuals (1 male, 1 female) who left the study area during dispersal were discarded from the analyses for the period in which dispersal occurred. Based on visual observations of home range overlap, we established that our 10 wolves belonged to 7 separate packs.

We determined wolf habitat selection for each period at Johnson's third order of selection (Johnson, 1980) using resource selection functions (RSF; Boyce *et al.*, 2002; Manly *et al.*, 2007), with individual and year as random variables. Using cartographic information, we compared attributes at wolf locations with those of an equal number of random locations distributed within each wolf's seasonal home range in order to build candidate models predicting the relative probability of wolf occurrence based on a set of predictor variables. All models were analyzed using mixed logistic regression (Boyce *et al.*, 2002).

Several variables were included in the candidate models (Table S1). Environmental variables were extracted directly from wolf location and included landcover type, elevation

and slope, the latter two being variables known to influence wolf habitat selection throughout literature (Singleton, 1995; Theuerkauf *et al.*, 2003b; Milakovic *et al.*, 2011; Lesmerises *et al.*, 2012). Anthropogenic variables were the Euclidean distance to the nearest linear structure (roads or hiking trails) and to the nearest housing structures (campsites, cabins, visitor centres and park facilities), the linear structure density, the housing structures density as well as interactions between distance to a given feature and its density. The interaction terms were included as wolves are likely to avoid areas with greater levels of anthropogenic disturbance (i.e. greater structure densities) than areas with lower disturbance levels (i.e. lower structure densities).

We categorized habitats in eight landcover types (conifer, deciduous, mixed, regeneration, clearcuts < 20 years-old, partial cuts < 20 years-old, water bodies, other; see Table S1 for description) using 1: 20 000 ecoforest maps produced in 2010 and updated in 2015 and 2016 (Ministry of Forests, Wildlife and Parks, Québec, Canada). The minimum polygon size was 4 ha for forested stands and 2 ha for non-forested areas (e.g., lakes, bare rock). We first performed a RSF using only landcover categories as variables and a reference category (i.e. most neutral selection; use/availability ratio ~ 1). Finally, we classified landcover categories that had coefficients significantly greater than 0 as ‘selected landcovers’ and the other categories were classified as ‘other landcovers’ (following Lesmerises *et al.* 2012). We obtained slope and elevation data from GeoGratis (Natural Resources Canada), while the PNMT, Rouge-Matawin Wildlife Reserve and the ZEC Lavigne supplied maps of roads, hiking trails and recreational facilities found in their respective area. We transformed Euclidian distances to linear and housing structures into decay distances using the equation $decay = e^{\left(\frac{-\alpha}{dist}\right)}$ (Nielsen, Cranston & Stenhouse, 2009; Carpenter, Aldridge & Boyce, 2010), where α is a value that varies depending on annual period and was selected using the Akaike information criterion corrected for small sample sizes (AICc; Burnham & Anderson, 2003) following Lesmerises *et al.* (2012) and Beauchesne, Jaeger & St-Laurent (2014) (Table S2). While the values of all other variables

were extracted directly from wolf locations, we calculated linear and housing structure densities for five different buffer radii (250, 500, 1000, 1500, 2000 m), selecting the most parsimonious radius for each period using the AICc (Table S2).

We built multiple candidate models representing our various habitat selection hypotheses (Table 1). We selected the most parsimonious model for each period using the AICc and confirmed the absence of a multicollinearity problem between variables using both the variance inflation factor ($VIF < 10$; Chatterjee & Price, 1977; Graham, 2003; Kaartinen, Antikainen & Kojola, 2015) and the condition index ($CI < 30$; Belsley, Kuh & Welsch, 2005). All analyses were performed using R 3.3.3 (R Core Team, 2017) and ArcGIS 10.4.1 (ESRI, 2016).

Temporal variation of selection of human features

To observe the temporal variation of the habitat selection patterns toward human features during the touristic periods of 2016 and 2017 (April-December), we first split the data into two-week periods. For each two-week period, we determined selection of human features using a reduced RSF model incorporating a binary selected/non-selected habitats variable, either distance to housing or linear structures or density of housing or linear structures, and individual as a random variable. We used a reduced model for this analysis due to limitations in degrees of freedom: as the data was divided in two-week periods, the number of individuals was reduced to how many wolves were collared during that specific time interval. We then plotted the different values of the coefficient of the human structure variable against time. Finally, we determined the relationship between the coefficient and the number of visitors per two-week period in the study area using linear regression. The number of visitors is based on the number of daily accesses sold in the Rouge-Matawin Reserve and the PNMT during each two-week period (ranging from ~1 500 total accesses sold over two weeks in March and November to ~45 000 total accesses during peak

attendance in July/August). Data from the ZEC Lavigne was left out, as they charged fees only for vehicle entry and thus did not have precise data on visitor attendance. We also used linear regression to link variations in coefficient observed between two-week periods with variations in number of visitors.

RESULTS

Habitat selection

The reference landcover category for the denning and rendezvous periods was ‘partial’, whereas it was ‘mixed’ for the nomadic period. For all periods, the landcover categories ‘coniferous’, ‘regeneration’, ‘cuts’, ‘water’ and ‘other’ were significantly selected compared to the reference category. The model validations for the denning and rendezvous periods were satisfying, with Spearman $r_s = 0.89 \pm 0.07$ (SD) and $r_s = 0.89 \pm 0.06$, respectively, and it was even better for the nomadic period with $r_s = 0.98 \pm 0.03$.

As we are seeking to highlight wolf response to recreational disturbances, we tested various competing models after reclassifying the landcover categories into ‘selected’ or ‘other’ landcovers. The complete model was the most parsimonious one for each period (Table 2). For the nomadic period, we excluded the full model with interactions from our analyses, as the number of variables was greater than the number of individuals. Model validation varied according to periods, with Spearman r_s of 0.81 ± 0.16 (SD) (denning), 0.86 ± 0.11 (rendezvous) and 0.95 ± 0.05 (nomadic). For the denning period, the most parsimonious model included housing structure density as calculated from a radius of 1000 m (Table S2). However, a relatively low percentage (12.8%) of wolf locations had density values (> 0) in such a small radius. The model using housing structure density in a

2000-m radius had a greater percentage (33.2%) and a similar AICc value ($\Delta\text{AICc} = 0.6$) when compared to the most parsimonious model. When using this larger radius, all the coefficients were very similar to the most parsimonious model, but housing structure density was not significant, although a trend can be observed ($P = 0.097$). We then chose to keep the most parsimonious model (the one using housing density in a 1000-m radius), keeping in mind that housing density may only be significant because of the structure of the dataset (i.e. small percentage of wolf locations with housing density values > 0 help contrasting observed GPS locations and random points in the logistic regression).

Unsurprisingly, ‘Selected landcovers’ were selected throughout all periods (Table 3), during which wolves also avoided high elevations and stronger slopes. During the denning and rendezvous periods, the interactions between the linear structure variables and the housing structure variables (distance to and density) were significant (Table 3). Interpreting this interaction for linear structures revealed that the relative occurrence probability of wolves decreased with increasing distance to linear structures much faster when structure densities were high than when they were at intermediate levels during the denning period (Fig. 2a) or at low levels during the rendezvous period (Fig. 2b). During the denning period, selection of proximity to linear structures switches to avoidance when these structures are found at low densities. This may simply be caused by their lower availability, and the persistent selection at low densities during the rendezvous period may indicate that wolves seek out linear structures more during this period. The interaction between proximity to housing structures and housing structure density revealed that wolves avoid proximity to areas with greater densities of housing structures (Fig. 2c, 2d) during both biological periods. Our small sample size limited the number of variables that could be included in our models during the nomadic period, so we had to forego the interaction effect among the anthropogenic variables. Therefore, we only looked at the main effects, which reveal that wolves avoided proximity to and greater densities of both housing and linear structures. However, we must interpret these results with caution, as the interactions

tested for the other two biological periods revealed some differences in selection compared to the main effects alone.

Temporal variation of selection of human features

During the touristic period of 2016, we can observe a decrease in the coefficients of both ‘distance to linear structures’ (Fig. 3a; $F_{1, 18} = 53.35$, $p < 0.001$, $R^2 = 0.75$) and ‘distance to housing structures’ (Fig. 3b; $F_{1, 18} = 23.29$, $p < 0.001$, $R^2 = 0.56$). Wolves avoided proximity to linear structures before switching to selection mid-July. The temporal variation of the selection of linear structure densities reflected the same pattern as for proximity to linear structures (Fig. S1a). For housing structures (Fig. 3b), a period of strong avoidance (mean = 2.56, 95% CI = [1.44; 3.67]) occurs from the end of April to mid-June, corresponding to the first half of the denning period, followed by coefficients that mostly do not significantly differ from zero. However, we can observe a slightly intermediate avoidance level (mean = 0.71, 95% CI = [0.46; 0.96]) from July to September, corresponding to most of the rendezvous period, followed by an even more neutral use of housing structures (mean = 0.29, 95% CI = [-0.15; 0.73]) from September to December during the end of the rendezvous and the beginning of the nomadic period. The temporal variation of housing structure densities is mostly not significant, but slightly reflects the patterns observed for distance to housing structures (Fig. S1b). While the switch from avoidance to more a neutral use of recreational structures during the denning period does correspond to an increase in sample size (from three to four wolves early June 2016, then seven wolves late June 2017), it is not associated with this change in sample size. Indeed, the same analyses conducted only on the three wolves monitored during the entire year reveal the same switch in behaviour. It is also worth mentioning that the decay distance used for housing structures in this analysis is very conservative: using an α of 250 means distances plateau around 2.5 km. Considering the small availability of housing structures in

the study area, wolves and random locations are often found far from these structures, therefore cancelling out their effect and producing coefficients hovering around zero. This is not an issue for linear structures, as the use of an α of 1000 means that distances begin to plateau at around 5 km, a distance that is never reached due to the greater availability of these structures in the landscape.

However, these patterns were not repeated in 2017. The most notable difference occurs during the months of April and May: while wolves significantly avoided proximity to recreational structures (linear and housing) during these months in 2016, they did not significantly select housing structures in 2017, and they significantly selected proximity to linear structures. Surprisingly, we did not observe any variance between individuals in the RSFs for most of the two-week periods (variance of ID as random factor ~ 0). That said, these RSFs included few variables and individuals over a short period of time, which may explain why no, or very little, interindividual variability was detected. Indeed, variance between individuals was observed in the models used for the first analysis (habitat selection by biological period), which included more variables and individuals over a longer time period.

Finally, we found no relationship between the coefficient of selection toward recreational structures and the number of people (Linear: $F_{1, 17} = 3.488$, $p = 0.08$, $R^2 = 0.170$; Housing: $F_{1, 17} = 2.341$, $p = 0.14$, $R^2 = 0.121$), nor between the variation of in coefficient ($\Delta\beta$) and the variation in number of people (Δ number visitors) between consecutive two-week periods (Linear: $F_{1, 16} = 1.427$, $p = 0.25$, $R^2 = 0.082$; Housing: $F_{1, 16} = 0.059$, $p = 0.81$, $R^2 = 0.004$).

DISCUSSION

Habitat selection

Our results suggest that anthropogenic recreational structures in the Parc National du Mont-Tremblant and its surrounding area affected habitat selection in wolves. The complete model was the most parsimonious, indicating that wolf habitat selection is affected not only by environmental characteristics, but also by anthropogenic ones. This may also suggest that some important variables influencing wolf habitat selection in our study area are missing from the model. Such variables likely include slope aspect and prey density, as wolves are known to select southern and western facing slopes (Singleton, 1995; Arjo, Pletscher & Ream, 2002) and areas with greater prey availability (Massolo & Meriggi, 1998; Eggermann *et al.*, 2011). We excluded slope aspect and the quadratic term for elevation from our models due to limitations in degrees of freedom, and prey availability data was unavailable within the study area. The decision to remove slope as opposed to another environmental variable was based on AICc values. That said, wolves selected regenerating stands and cutblocks, coinciding with the preferences of moose (Crête, 1988; Bergeron *et al.*, 2011), and lower elevations, and gentler slopes, coinciding with the preferences of both moose and white-tailed deer (Pauley, Peek & Zager, 1993; Gillingham & Parker, 2008), two ungulate species present in the study area. They also selected bodies of water, which harbour beavers, an important prey of wolves during the summer (Potvin, Jolicoeur & Huot, 1988; Hénault & Jolicoeur, 2003; Gable *et al.*, 2018; Popp *et al.*, 2018).

Wolves in this study selected for proximity to linear features during the denning and rendezvous periods, especially when there are greater densities of linear structures (Fig. 2a, 2b). Wolves have been known to select linear features to facilitate travel (James & Stuart-Smith, 2000; Whittington *et al.*, 2005, 2011; Dickie *et al.*, 2017) and increase prey encounter rates (Frid & Dill, 2002). They can travel 2 to 3 times faster on linear features

than in the forest (Zimmermann *et al.*, 2014; Dickie *et al.*, 2017); by doing so, they can increase their daily movement rates, consequently increasing prey search rates as well (Dickie *et al.*, 2017). Our results also suggest that wolves may not select proximity to or greater densities of linear structures during the nomadic period (Table 3). However, we must be cautious when interpreting these results, as the interaction between both variables, significant for the other two biological periods, was not tested for the nomadic period due to sample size constraints. Droghini & Boutin (2017) found that wolves select linear features during winter because they offer better snow conditions for travel. However, as many roads and trails in the study area are closed during winter and are therefore not compacted by the passage of vehicles, snowmobilers or people practising winter sports (snowshoeing, cross-country skiing), they may become much less attractive to wolves.

Finally, wolves avoided housing structures during all seasons (Fig. 2c, 2d, Table 3). Considering that wolves often avoid areas of increased human activity (Massolo & Meriggi, 1998; Theuerkauf *et al.*, 2003a) and that campgrounds and cabins are areas with concentrated human activity and disturbance, it would be expected that wolves avoid these areas. However, two previous studies have provided contradicting results concerning wolf avoidance of cabins in recreational areas (Houge, Tyers & Swenson, 2010; Lesmerises *et al.*, 2012). Therefore, our study supports that housing structures affect wolf habitat selection in recreational areas and thus represent a disturbance to the species.

Temporal variation of selection of human features

Our results showed that wolf avoidance of recreational structures decreased in the study area over the course of the 2016 touristic season (Fig. 3a). Wolves avoided linear structures during the denning period before switching to selection for the rest of the touristic period, while avoidance of housing structures decreased during the high season as well. However, general levels of wolf tolerance to human activity in our study area seem to

vary according to biological periods, with the greatest avoidance occurring during the first part of the denning period. Therefore, this may be caused by seasonal variations in tolerance, i.e. when an individual's or a population's tolerance to a specific disturbance varies with the period of the year according to varying vulnerability levels (Stankowich, 2008; Fernández-Juricic *et al.*, 2009; Higham & Shelton, 2011), rather than habituation. Considering that peak avoidance of recreational structures occurs during the first half of the denning period, the observed variation in tolerance is most likely associated with offspring vulnerability (Stankowich & Blumstein, 2005; Gavin & Komers, 2006; Ciuti *et al.*, 2008; Stankowich, 2008; Wam *et al.*, 2014). Previous research has revealed that wolves segregate from humans at the den and at rendezvous sites (Theuerkauf *et al.*, 2003; Szatormil *et al.*, 2016), and that breeding wolves were more tolerant to the proximity of people when site-dependant pups did not accompany them (allowed an observer 1.5x closer; Wam *et al.*, 2014). Consequently, it is likely that the observed results reflect the variations in risk perception associated with offspring vulnerability (Stankowich & Blumstein, 2005) and the selection of den sites located further away from recreational structures, which are characterized by stronger levels of anthropogenic disturbance.

Although we believe the observed results may be caused by seasonal variations in tolerance, habituation cannot be dismissed as a potential cause. Habituation is known to develop for temporally and spatially predictable disturbances (Harris *et al.*, 2014). Recreational structures are obviously spatially predictable disturbances, but they are also temporally predictable throughout the year (May-October), week (weekends), and somewhat day (quieter during early morning, late evening and night), making it possible for wolves to habituate. Moreover, although we expected to see a relationship between the number of visitors in the study area and wolf selection of housing structures, a lack of relationship could be unimportant. Indeed, Harris *et al.* (2014) determined that the amount of time and area covered by recreation are more important than its intensity.

The presence of deer acting as a discriminative stimulus (Higham & Shelton, 2011) is another mechanism of apparent habituation that could potentially explain the results we observed for the 2016 season. In this scenario, deer move into their summer grounds in April/May (Hoskinson & Mech, 1976; Sabine *et al.*, 2002) and rehabilitate to (or becoming attracted to) human disturbance within the study area until November, when they move back to their wintering grounds. While wolves would appear to habituate to human activity, they would actually be following their prey within the landscape. Although we cannot dismiss this scenario based on our results, we must keep in mind that beavers are an important part of a wolf's diet during spring and summer (Tremblay, Jolicoeur & Lemieux, 2001; Benson, Mills & Patterson, 2015). Therefore, using areas characterized by strong anthropogenic use to follow deer may not be worth the risk when another important prey type can be found.

Regardless of these potential explanations for the decrease in avoidance of recreational structures observed in 2016, the observed patterns are not repeated in 2017. Instead, we can observe a short period of selection of linear structures followed by neutral use (i.e. coefficients are not statistically significant) in early May, and a generally neutral use of housing structures with only a few periods of avoidance. This discrepancy could be explained by a difference in sample composition between both years. First, in 2016, the strong avoidance of recreational structures during the denning period was based on three wolves that showed investment in denning activities and were located in the PNMT's main touristic areas. Indeed, these wolves had a greater density of housing structures in their two-week home ranges in April and May compared to the wolves included in the analysis during the corresponding period in 2017 (non-significant difference between mean densities, Table S3). The opposite is observed for linear structures (significantly greater density in 2017), but the density of linear structures does not necessarily reflect intensity of use by tourists: the increased density of housing structures suggests that roads and trails in the same area may be more heavily used. Two of the three wolves that displayed strong

avoidance in 2016 were absent from the 2017 analysis; therefore, the denning period of 2017 is mostly based on reproductive individuals found in areas less disturbed by tourists and on individuals that did not display denning behaviours. As wolves are known to select den sites far from human disturbance (Theuerkauf *et al.*, 2003; Sazatornil *et al.*, 2016), reproductive individuals found in areas of greater disturbance may present an increased avoidance of anthropogenic activity. Therefore, it is likely that the different disturbance levels wolves are exposed to (Jayakody *et al.*, 2008) combined with their reproductive status affect their respective tolerance of these structures. This lends support to our hypothesis that the observed behaviours are induced by seasonal variations in tolerance, as individuals exposed to tourists seem to adapt their behaviour to the disturbance, while individuals less exposed to tourist activity do not. Moreover, if the individuals included in the 2017 analysis were simply always located far from housing structures, their observed and random locations would cancel out due to the use of a conservative decay distance, resulting in coefficients that hover near zero.

Second, as habituation is an individual learning process (Raderschall *et al.*, 2011), changing sample composition (i.e. individual wolves) between years may change the patterns observed during the period of interest. While our analyses indicated that there is mostly no variance between individuals in the two-week period RSFs, the short time-period and low number of individuals may cause this lack of variance. Indeed, variance was observed between individuals in the larger habitat selection models by biological period. Moreover, previous studies have shown the importance of interindividual behavioural variability in habitat selection studies (e.g. Duchesne, Fortin & Courbin, 2010; Leclerc *et al.*, 2016; Lesmerises & St-Laurent, 2017), where behavioural variability can be driven by multiple factors such as sex, age, reproductive status and body condition (Lesmerises & St-Laurent, 2017). Interindividual variability has also been shown to have an impact on the rate at which habituation occurs not only in wolves (Wam *et al.*, 2014), but also in various species like lizards (Rodríguez-Prieto *et al.*, 2010b), yellow-eyed penguins (Ellenberg *et*

al., 2009) and threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*; Bell & Peeke, 2012), where habituation rates can be affected by personality, sex or previous experiences with the source of disturbance. The discrepancy could also be caused by intraindividual plasticity, with individuals expressing different behaviours between years depending on changes in habitat conditions or disturbances present in the environment (Dale & Christiansen, 2010; Dias *et al.*, 2011; Eggeman *et al.*, 2016). However, it could also be caused by completely different mechanisms altogether, stressing the importance of repeatability in habitat selection in order to understand the drivers of habitat selection in wildlife (Leclerc *et al.*, 2016).

Implications for wildlife management

Our results show the importance of observing fine-scale temporal variations in habitat selection. Looking at our results over a broader time period shows that wolves avoid housing structures in the study area, but a fine-scale study of their behaviour towards these structures reveals that their tolerance increases over a short time period. Observing such variations in wolf avoidance of anthropogenic structures over time can help further understand the temporally dynamic relationship between wildlife and anthropogenic disturbances, which can be affected by habituation or apparent habituation mechanisms like seasonal variation in tolerance. If confounding effects can be accounted for, our study presents a potential method to observe and quantify wildlife habituation to anthropogenic disturbance without using direct observation. This is especially relevant for predators, as direct observation using flight initiation distance implies habituating them to human presence (if positive results are obtained), which goes against management objectives when trying to reduce conflict between wildlife and humans. Because we believe seasonal variations in tolerance rather than habituation better explain the decreased avoidance observed in our study, our ability to make recommendations to managers dealing with seemingly habituating wolves is limited. Nonetheless, increasing public awareness and

applying aversive conditioning at the beginning of the rendezvous period, when avoidance of recreational structures begins to decrease, could help maintain avoidance behaviour in wolves throughout the touristic season. Hopefully, such measures could help prevent increased tolerance of structures during the late rendezvous and early nomadic periods, as this tolerance may lead to increased contacts between wolves and humans, ultimately leading to greater levels of conflict.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank D. Grenier, G. Fournier and N. Trudel (MFFP), É. Dorion and J. Tremblay (SÉPAQ) for capturing and collaring wolves. We also thank F. Lesmerises and A. Caron (UQAR) for statistical advice. Thanks to H. Tennier (SEPAQ-PNMT) and C. Dussault (MFFP) for their involvement in the beginning of the wolf telemetry monitoring program and the logistical and financial support. Funding for this research was provided by the SÉPAQ, the MFFP, the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (research grant to M.-H. St-Laurent) and the Université du Québec à Rimouski (Fonds Institutionnel de Recherche).

LITERATURE CITED

- Arjo, W.M., Pletscher, D.H. & Ream, R.R. (2002). Dietary overlap between wolves and coyotes in northwestern Montana. *J. Mammal.* **83**, 754–766.
- Baker, R.O. & Timm, R.M. (2017). Coyote attacks on humans, 1970-2015: implications for reducing the risks. *Human-Wildlife Interact.* **11**, 120.
- Beale, C.M. (2007). The behavioural ecology of disturbance responses. *Int. J. Comp. Psychol.* **20**.
- Beauchesne, D., Jaeger, J.A.G. & St-Laurent, M.-H. (2014). Thresholds in the capacity of boreal caribou to cope with cumulative disturbances: Evidence from space use patterns. *Biol. Conserv.* **172**, 190–199.
- Bejder, L., Samuels, A., Whitehead, H., Finn, H. & Allen, S. (2009). Impact assessment research: use and misuse of habituation, sensitisation and tolerance in describing wildlife responses to anthropogenic stimuli. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **395**, 177–185.
- Bell, A.M. & Peeke, H.V.S. (2012). Individual variation in habituation: behaviour over time toward different stimuli in threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Behaviour* **149**, 1339–1365.
- Belsley, D.A., Kuh, E. & Welsch, R.E. (2005). *Regression diagnostics: Identifying influential data and sources of collinearity*. John Wiley & Sons.
- Benson, J.F., Mills, K.J. & Patterson, B.R. (2015). Resource selection by wolves at dens and rendezvous sites in Algonquin park, Canada. *Biol. Conserv.* **182**, 223–232.
- Bergeron, D.H., Pekins, P.J., Jones, H.F. & Leak, W.B. (2011). Moose browsing and forest regeneration: a case study in northern New Hampshire. *Alces A J. Devoted to Biol. Manag. Moose* **47**, 39–51.
- Biedenweg, T.A., Parsons, M.H., Fleming, P.A. & Blumstein, D.T. (2011). Sounds scary? Lack of habituation following the presentation of novel sounds. *PLoS One* **6**, e14549.
- Blumstein, D.T. (2016). Habituation and sensitization: new thoughts about old ideas. *Anim. Behav.* **120**, 255–262.
- Bowen, W.D. (1982). Home range and spatial organization of coyotes in Jasper National Park, Alberta. *J. Wildl. Manage.* 201–216.
- Boyce, M.S., Vernier, P.R., Nielsen, S.E. & Schmiegelow, F.K.A. (2002). Evaluating resource selection functions. *Ecol. Modell.* **157**, 281–300.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2003). *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer Science & Business Media.
- Carew, T.J. & Kupfermann, I. (1974). The influence of different natural environments on habituation in *Aplysia californica*. *Behav. Biol.* **12**, 339–345.
- Carpenter, J., Aldridge, C. & Boyce, M.S. (2010). Sage-grouse habitat selection during winter in Alberta. *J. Wildl. Manage.* **74**, 1806–1814.

- Chatterjee, S. & Price, B. (1977). *Regression analysis by example*. New York: John Wiley & Sons.
- Ciucci, P., Masi, M. & Boitani, L. (2003). Winter habitat and travel route selection by wolves in the northern Apennines, Italy. *Ecography (Cop.)*. **26**, 223–235.
- Ciuti, S., Pipia, A., Ghiandai, F., Grignolio, S. & Apollonio, M. (2008). The key role of lamb presence in affecting flight response in Sardinian mouflon (*Ovis orientalis musimon*). *Behav. Processes* **77**, 408–412c.
- Coleman, A., Richardson, D., Schechter, R. & Blumstein, D.T. (2008). Does habituation to humans influence predator discrimination in Gunther's dik-diks (*Madoqua guentheri*)? *Biol. Lett.* **4**, 250–252.
- Courbin, N., Fortin, D., Dussault, C. & Courtois, R. (2009). Landscape management for woodland caribou: the protection of forest blocks influences wolf-caribou co-occurrence. *Landsc. Ecol.* **24**, 1375.
- Crête, M. (1988). Forestry practices in Québec and Ontario in relation to moose population dynamics. *For. Chron.* **64**, 246–250.
- Cyr, N.E. & Romero, L.M. (2009). Identifying hormonal habituation in field studies of stress. *Gen. Comp. Endocrinol.* **161**, 295–303.
- Dale, S. & Christiansen, P. (2010). Individual flexibility in habitat selection in the ortolan bunting *Emberiza hortulana*. *J. Avian Biol.* **41**, 266–272.
- Dias, M.P., Granadeiro, J.P., Phillips, R.A., Alonso, H. & Catry, P. (2011). Breaking the routine: individual Cory's shearwaters shift winter destinations between hemispheres and across ocean basins. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **278**, 1786 LP-1793.
- Dickie, M., Serrouya, R., McNay, R.S. & Boutin, S. (2017). Faster and farther: wolf movement on linear features and implications for hunting behaviour. *J. Appl. Ecol.* **54**, 253–263.
- Droghini, A. & Boutin, S. (2017). Snow conditions influence grey wolf (*Canis lupus*) travel paths: the effect of human-created linear features. *Can. J. Zool.* **96**, 39–47.
- Duchesne, M., Côté, S.D. & Barrette, C. (2000). Responses of woodland caribou to winter ecotourism in the Charlevoix Biosphere Reserve, Canada. *Biol. Conserv.* **96**, 311–317.
- Duchesne, T., Fortin, D. & Courbin, N. (2010). Mixed conditional logistic regression for habitat selection studies. *J. Anim. Ecol.* **79**, 548–555.
- Eggeman, S.L., Hebblewhite, M., Bohm, H., Whittington, J. & Merrill, E.H. (2016). Behavioural flexibility in migratory behaviour in a long-lived large herbivore. *J. Anim. Ecol.* **85**, 785–797.
- Eggermann, J., da Costa, G.F., Guerra, A.M., Kirchner, W.H. & Petrucci-Fonseca, F. (2011). Presence of Iberian wolf (*Canis lupus signatus*) in relation to land cover, livestock and human influence in Portugal. *Mamm. Biol. Für Säugetierkd.* **76**, 217–221.

- Ehlers, L.P.W., Johnson, C.J. & Seip, D.R. (2014). Movement ecology of wolves across an industrial landscape supporting threatened populations of woodland caribou. *Landsc. Ecol.* **29**, 451–465.
- Ellenberg, U., Mattern, T. & Seddon, P.J. (2009). Habituation potential of yellow-eyed penguins depends on sex, character and previous experience with humans. *Anim. Behav.* **77**, 289–296.
- Ellenberg, U., Setiawan, A.N., Cree, A., Houston, D.M. & Seddon, P.J. (2007). Elevated hormonal stress response and reduced reproductive output in Yellow-eyed penguins exposed to unregulated tourism. *Gen. Comp. Endocrinol.* **152**, 54–63.
- ESRI 2016. ArcGIS Desktop: Release 10.4. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.
- Fernández-Juricic, E., Zahn, E., Parker, T. & Stankowich, T. (2009). California's endangered Belding's Savannah Sparrow (*Passerculus sandwichensis beldingi*): tolerance of pedestrian disturbance. *Avian Conserv. Ecol.* **4**.
- Freddy, D.J., Bronaugh, W.M. & Fowler, M.C. (1986). Responses of mule deer to disturbance by persons afoot and snowmobiles. *Wildl. Soc. Bull.* **14**, 63–68.
- French, S.S., González-Suárez, M., Young, J.K., Durham, S. & Gerber, L.R. (2011). Human disturbance influences reproductive success and growth rate in California sea lions (*Zalophus californianus*). *PLoS One* **6**, e17686.
- Frid, A. & Dill, L. (2002). Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conserv. Ecol.* **6**.
- Gable, T.D., Windels, S.K., Romanski, M.C. & Rosell, F. (2018). The forgotten prey of an iconic predator: a review of interactions between grey wolves *Canis lupus* and beavers *Castor* spp. *Mamm. Rev.* **48**, 123–138.
- Gavin, S.D. & Komers, P.E. (2006). Do pronghorn (*Antilocapra americana*) perceive roads as a predation risk? *Can. J. Zool.* **84**, 1775–1780.
- George, S.L. & Crooks, K.R. (2006). Recreation and large mammal activity in an urban nature reserve. *Biol. Conserv.* **133**, 107–117.
- 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.
- Gillingham, M.P. & Parker, K.L. (2008). Differential habitat selection by moose and elk in the Besa-Prophet area of northern British Columbia. *Alces A J. Devoted to Biol. Manag. Moose* **44**, 41–63.
- Graham, M.H. (2003). Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology* **84**, 2809–2815.
- Harris, G., Nielson, R.M., Rinaldi, T. & Lohuis, T. (2014). Effects of winter recreation on northern ungulates with focus on moose (*Alces alces*) and snowmobiles. *Eur. J. Wildl. Res.* **60**, 45–58.

- Haskell, S.P. & Ballard, W.B. (2008). Annual re-habituation of calving caribou to oilfields in northern Alaska: implications for expanding development. *Can. J. Zool.* **86**, 627–637.
- Hemmi, J.M. & Merkle, T. (2009). High stimulus specificity characterizes anti-predator habituation under natural conditions. *Proc. R. Soc. London B Biol. Sci.* rspb20091452.
- Hénault, M. & Jolicoeur, H. (2003). *Les loups au Québec : meutes et mystères*. Société de la faune et des parcs du Québec.
- Higham, J.E.S. & Shelton, E.J. (2011). Tourism and wildlife habituation: Reduced population fitness or cessation of impact? *Tour. Manag.* **32**, 1290–1298.
- Hoskinson, R.L. & Mech, L.D. (1976). White-tailed deer migration and its role in wolf predation. *J. Wildl. Manage.* **40**, 429–441.
- Houge, G., Tyers, D.B.B. & Swenson, J.E. (2010). Distribution of gray wolves in response to habitat and human presence in the Absaroka-Beartooth Wilderness, Montana. *Intermt. J. Sci.* **16**, 27–36.
- 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. *Landsc. Ecol.* **25**, 419–433.
- Inskip, C. & Zimmermann, A. (2009). Human-felid conflict: a review of patterns and priorities worldwide. *Oryx* **43**, 18–34.
- James, A. & Stuart-Smith, A.K. (2000). Distribution of caribou and wolves in relation to linear corridors. *J. Wildl. Manage.* **64**, 154–159.
- Jayakody, S., Sibbald, A.M., Gordon, I.J. & Lambin, X. (2008). Red deer *Cervus elephus* vigilance behaviour differs with habitat and type of human disturbance. *Wildlife Biol.* **14**, 81–91.
- Jędrzejewski, W., Niedziałkowska, M., Nowak, S. & Jędrzejewska, B. (2004). Habitat variables associated with wolf (*Canis lupus*) distribution and abundance in northern Poland. *Divers. Distrib.* **10**, 225–233.
- Johnson, D.H. (1980). The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* **61**, 65–71.
- Kaartinen, S., Antikainen, H. & Kojola, I. (2015). Habitat model for a recolonizing wolf (*Canis lupus*) population in Finland. In *Annales Zoologici Fennici*: 77–89. BioOne.
- Kays, R.W., Gompper, M.E. & Ray, J.C. (2008). Landscape ecology of eastern coyotes based on large-scale estimates of abundance. *Ecol. Appl.* **18**, 1014–1027.
- Kerley, L.L., Goodrich, J.M., Miquelle, D.G., Smirnov, E.N., Quigley, H.B. & Hornocker, M.G. (2002). Effects of roads and human disturbance on Amur tigers. *Conserv. Biol.* **16**, 97–108.
- Kloppers, E.L., St. Clair, C.C. & Hurd, T.E. (2005). Predator-resembling aversive conditioning for managing habituated wildlife. *Ecol. Soc.* **10**.

- Kohn, B.E., Thiel, R. & Hansen, J.L. (2001). Road density as a factor in habitat selection by wolves and other carnivores in the Great Lakes Region. *Carniv. Conserv. Twenty-first Century* **97**, 110.
- Leclerc, M., Dussault, C. & St-Laurent, M.-H. (2014). Behavioural strategies towards human disturbances explain individual performance in woodland caribou. *Oecologia* **176**, 297–306.
- Leclerc, M., Vander Wal, E., Zedrosser, A., Swenson, J.E., Kindberg, J. & Pelletier, F. (2016). Quantifying consistent individual differences in habitat selection. *Oecologia* **180**, 697–705.
- Lesmerises, F., Dussault, C. & St-Laurent, M.-H. (2012). Wolf habitat selection is shaped by human activities in a highly managed boreal forest. *For. Ecol. Manage.* **276**, 125–131.
- Lesmerises, F., Dussault, C. & St-Laurent, M.-H. (2013). Major roadwork impacts the space use behaviour of gray wolf. *Landsc. Urban Plan.* **112**, 18–25.
- Lesmerises, R. & St-Laurent, M.-H. (2017). Not accounting for interindividual variability can mask habitat selection patterns: a case study on black bears. *Oecologia* **185**, 415–425.
- Lewis, D.L., Baruch-Mordo, S., Wilson, K.R., Breck, S.W., Mao, J.S. & Broderick, J. (2015). Foraging ecology of black bears in urban environments: guidance for human-bear conflict mitigation. *Ecosphere* **6**, 1–18.
- Linnell, J., Andersen, R., Andersone, Z., Balciuskas, L., Blanco, J.C., Boitani, L., Brainerd, S., Breitenmoser, U., Kojola, I. & Liberg, O. (2002). The fear of wolves: A review of wolf attacks on humans. *NINA Oppdragsmeld.* **731**, 1–65.
- Llaneza, L., López-Bao, J. V & Sazatornil, V. (2011). Insights into wolf presence in human-dominated landscapes: the relative role of food availability, humans and landscape attributes. *Divers. Distrib.* **18**, 459–469.
- Manly, B.F.L., McDonald, L., Thomas, D.L., McDonald, T.L. & Erickson, W.P. (2007). *Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies*. Springer Science & Business Media.
- Massolo, A. & Meriggi, A. (1998). Factors affecting habitat occupancy by wolves in northern Apennines (northern Italy): a model of habitat suitability. *Ecography (Cop.)*. **21**, 97–107.
- Mattson, D.J., Blanchard, B.M. & Knight, R.R. (1992). Yellowstone grizzly bear mortality, human habituation, and whitebark pine seed crops. *J. Wildl. Manage.* **56**, 432–442.
- McCullough, D.R. (1982). Behavior, bears, and humans. *Wildl. Soc. Bull.* **10**, 27–33.
- 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.
- McNay, M.E. (2002). Wolf-human interactions in Alaska and Canada: a review of the case history. *Wildl. Soc. Bull.* **30**, 831–843.

- Mech, L.D. & Boitani, L. (2010). *Wolves: behavior, ecology, and conservation*. University of Chicago Press.
- Milakovic, B., Parker, K.L., Gustine, D.D., Lay, R.J., Walker, A.B.D. & Gillingham, M.P. (2011). Habitat selection by a focal predator (*Canis lupus*) in a multiprey ecosystem of the northern Rockies. *J. Mammal.* **92**, 568–582.
- Northrup J.M., Anderson Jr. C.R. & Wittemyer G. (2014). Effects of helicopter capture and handling on movement behavior of mule deer. *J. Wildl. Manage.* **78**, 731–738.
- Nielsen, S.E., Cranston, J. & Stenhouse, G.B. (2009). Identification of priority areas for grizzly bear conservation and recovery in Alberta, Canada. *J. Conserv. Plan.* **5**, 38–60.
- Pauley, G.R., Peek, J.M. & Zager, P. (1993). Predicting white-tailed deer habitat use in northern Idaho. *J. Wildl. Manage.* **57**, 904–913.
- Phillips, G.E. & Alldredge, A.W. (2000). Reproductive success of elk following disturbance by humans during calving season. *J. Wildl. Manage.* **64**, 521–530.
- Polfus, J.L., Hebblewhite, M. & Heinemeyer, K. (2011). Identifying indirect habitat loss and avoidance of human infrastructure by northern mountain woodland caribou. *Biol. Conserv.* **144**, 2637–2646.
- Popp, J.N., Hamr, J., Larkin, J.L. & Mallory, F.F. (2018). Black bear (*Ursus americanus*) and wolf (*Canis spp.*) summer diet composition and ungulate prey selectivity in Ontario, Canada. *Mammal Res.* **63**, 433–441.
- 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.
- R Core Team. (2017). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Raderschall, C.A., Magrath, R.D. & Hemmi, J.M. (2011). Habituation under natural conditions: model predators are distinguished by approach direction. *J. Exp. Biol.* **214**, 4209–4216.
- Rankin, C.H., Abrams, T., Barry, R.J., Bhatnagar, S., Clayton, D.F., Colombo, J., Coppola, G., Geyer, M.A., Glanzman, D.L. & Marsland, S. (2009). Habituation revisited: an updated and revised description of the behavioural characteristics of habituation. *Neurobiol. Learn. Mem.* **92**, 135–138.
- Robitaille, A. & Saucier, J.-P. (1998). *Paysages régionaux du Québec méridional*. Publications du Québec.
- Rodríguez-Prieto, I., Martín, J. & Fernández-Juricic, E. (2010a). Habituation to low-risk predators improves body condition in lizards. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **64**, 1937–1945.
- Rodríguez-Prieto, I., Martín, J. & Fernández-Juricic, E. (2010b). Individual variation in behavioural plasticity: direct and indirect effects of boldness, exploration and sociability on habituation to predators in lizards. *Proc. R. Soc. London B Biol. Sci.* **rsbp20101194**.

- Sabine, D.L., Morrison, S.F., Whitlaw, H.A., Ballard, W.B., Forbes, G.J. & Bowman, J. (2002). Migration behavior of white-tailed deer under varying winter climate regimes in New Brunswick. *J. Wildl. Manage.* **66**, 718–728.
- Saucier, J.-P., Robitaille, A., Grondin, P., Bergeron, J.-F. & Gosselin, J. (2011). Les régions écologiques du Québec méridional (4e version).
- Sazatornil, V., Rodríguez, A., Klaczek, M., Ahmadi, M., Álvares, F., Arthur, S., Blanco, J.C., Borg, B.L., Cluff, D. & Cortés, Y. (2016). The role of human-related risk in breeding site selection by wolves. *Biol. Conserv.* **201**, 103–110.
- Schirokauer, D.W. & Boyd, H.M. (1998). Bear-human conflict management in Denali National Park and Preserve, 1982-94. *Ursus* **10**, 395–403.
- Sillero-Zubiri, C. & Laurenson, M.K. (2001). Interactions between carnivores and local communities: Conflict or co-existence? In *Carnivore Conservation*: 282–312. Gittleman, J.L., Funk, S.M., MacDonald, D.W. & Wayne, R.K. (Eds.). Cambridge University Press.
- Singleton, P.H. (1995). *Winter habitat selection by wolves in the North Fork of the Flathead River Basin Montana and British Columbia*. University of Montana.
- Stankowich, T. (2008). Ungulate flight responses to human disturbance: A review and meta-analysis. *Biol. Conserv.* **141**, 2159–2173.
- Stankowich, T. & Blumstein, D.T. (2005). Fear in animals: a meta-analysis and review of risk assessment. *Proc. R. Soc. London B Biol. Sci.* **272**, 2627–2634.
- Strasser, E.H. & Heath, J.A. (2013). Reproductive failure of a human-tolerant species, the American kestrel, is associated with stress and human disturbance. *J. Appl. Ecol.* **50**, 912–919.
- Swanepoel, L.H., Dalerum, F. & Hoven, W. van. (2010). Factors affecting location failure of GPS collars fitted to African leopards (*Panthera pardus*). *South African J. Wildl. Res.* **40**, 10–15.
- Taylor, A.R. & Knight, R.L. (2003). Wildlife responses to recreation and associated visitor perceptions. *Ecol. Appl.* **13**, 951–963.
- Tennier, H. (2008). *Lignes directrices pour la prévention et la gestion des loups familiers au parc national du Mont-Tremblant*. Parc Natl. du Mont-Tremblant. Lac Supérieur.
- Theuerkauf, J., Jędrzejewski, W., Schmidt, K. & Gula, R. (2003a). Spatiotemporal segregation of wolves from humans in the Białowieża Forest (Poland). *J. Wildl. Manage.* **67**, 706–716.
- Theuerkauf, J., Rouys, S. & Jędrzejewski, W. (2003b). Selection of den, rendezvous, and resting sites by wolves in the Białowieża Forest, Poland. *Can. J. Zool.* **81**, 163–167.
- Thiel, R.P. (1985). Relationship between Rrad densities and wolf habitat suitability in Wisconsin. *Am. Midl. Nat.* **113**, 404–407.
- 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.

- Tremblay-Gendron, S. (2012). *Influence des proies sur le déplacement d'un prédateur : étude du système loup-orignal-caribou*. Université du Québec à Rimouski.
- Treves, A. & Karanth, K.U. (2003). Human-carnivore conflict and perspectives on carnivore management worldwide. *Conserv. Biol.* **17**, 1491–1499.
- Vilà, C., Savolainen, P., Maldonado, J.E., Amorim, I.R., Rice, J.E., Honeycutt, R.L., Crandall, K.A., Lundeberg, J., Wayne, R.K. 1977. Multiple and Ancient Origins of the Domestic Dog. *Science* **276**, 1687-1689.
- Wam, H.K., Eldegard, K. & Hjeljord, O. (2014). Minor habituation to repeated experimental approaches in Scandinavian wolves. *Eur. J. Wildl. Res.* **60**, 839–842.
- White, D.J., Kendall, K.C. & Picton, H.D. (1999). Potential energetic effects of mountain climbers on foraging grizzly bears. *Wildl. Soc. Bull.* **27**, 146–151.
- Whittaker, D. & Knight, R.L. (1998). Understanding wildlife responses to humans. *Wildl. Soc. Bull.* **26**, 312–317.
- Whittington, J., Hebblewhite, M., DeCesare, N.J., Neufeld, L., Bradley, M., Wilmschurst, J. & Musiani, M. (2011). Caribou encounters with wolves increase near roads and trails: a time-to-event approach. *J. Appl. Ecol.* **48**, 1535–1542.
- 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.
- Zimmermann, B., Nelson, L., Wabakken, P., Sand, H. & Liberg, O. (2014). Behavioral responses of wolves to roads: scale-dependent ambivalence. *Behav. Ecol.* **25**, 1353–1364.

Table 1. Description of the various candidate models used to characterize wolf habitat selection near recreational structures in the Parc National du Mont-Tremblant and its surrounding area (Québec, Canada) between 2015 and 2017.

#	Model name	Variables
1	Natural	Selected landcover + Elevation + Slope
2	Infrastructure, no interaction	Model 1 + Decay distance to infrastructure + Infrastructure density
3	Infrastructure, interaction	Model 1 + Decay distance to infrastructure*Infrastructure density
4	Linear structures, no interaction	Model 1 + Decay distance to linear structure + Linear structure density
5	Linear structures, interaction	Model 1 + Decay distance to linear structure*Linear structure density
6	Distance to human structure	Model 1 + Decay distance to infrastructure + Decay distance to linear structure
7	Human structure density	Model 1 + Infrastructure density + Linear structure density
8	Human, no interaction	Decay distance to infrastructure + Infrastructure density + Decay distance to linear structure + Linear structure density
9	Human, interactions	Decay distance to infrastructure*Infrastructure density + Decay distance to linear structure*Linear structure density
10	Full model, no interaction	Model 2 + Decay distance to linear structure + Linear structure density
11	Full model, interaction	Model 3 + Decay distance to linear structure*Linear structure density

Table 2. Most parsimonious models explaining wolf habitat selection near recreational structures in the Parc National du Mont-Tremblant and its surrounding area (Québec, Canada) between 2015 and 2017. Presented below are the 3 top-ranking models for each annual period with the number of parameters (K), log-likelihood (-LL) and difference in AICc (Δ AICc) compared to the most parsimonious model.

Model name	K	-LL	Δ AICc
<i>Denning</i> (n=10)			
Full model, interactions	9	4940.6	0
Full model, no interactions	7	4959.8	34.35
Distance to human structures	5	4964.7	39.97
<i>Rendezvous</i> (n = 10)			
Full model, interactions	9	10505.9	0
Full model, no interactions	7	10542.7	69.59
Distance to human structures	5	10550.7	81.47
<i>Nomadic</i> (n = 8)			
Full model, no interactions	7	16291.8	0
Density of human structures	5	16331.0	55.54
Distance to human structures	5	16332.3	61.08

Table 3. Coefficients (β) and p values of the most parsimonious mixed logistic regression model explaining wolf habitat selection during each annual period near recreational structures in the Parc National du Mont-Tremblant and its surrounding area between 2015 and 2017. Coefficients and p values that are struck out are not considered significant.

Variable	Denning		Rendezvous		Nomadic	
	β	p	β	p	β	p
Selected habitat	0.7309	<0.0001	0.3876	<0.0001	0.5086	<0.0001
Elevation (km)	-2.5255	<0.0001	-1.0062	<0.0001	-6.3124	<0.0001
Slope (°)	-0.0322	<0.0001	-0.0540	<0.0001	-0.0051	0.019
Decay dist. to housing	1.3330	<0.0001	1.0342	<0.0001	0.4610	<0.0001
Decay dist. to linear	1.2041	<0.0001	0.0019	0.985	0.3360	<0.0001
Housing density	-0.0714	0.0017	-0.0257	0.0083	-0.0345	<0.0001
Linear density	0.1160	0.0054	0.2030	<0.0001	-0.0431	<0.0001
Dist. housing*Housing density	0.1079	0.0083	0.0457	0.011	—	—
Dist. linear*Linear density	-1.6766	<0.0001	-0.8054	<0.0001	—	—

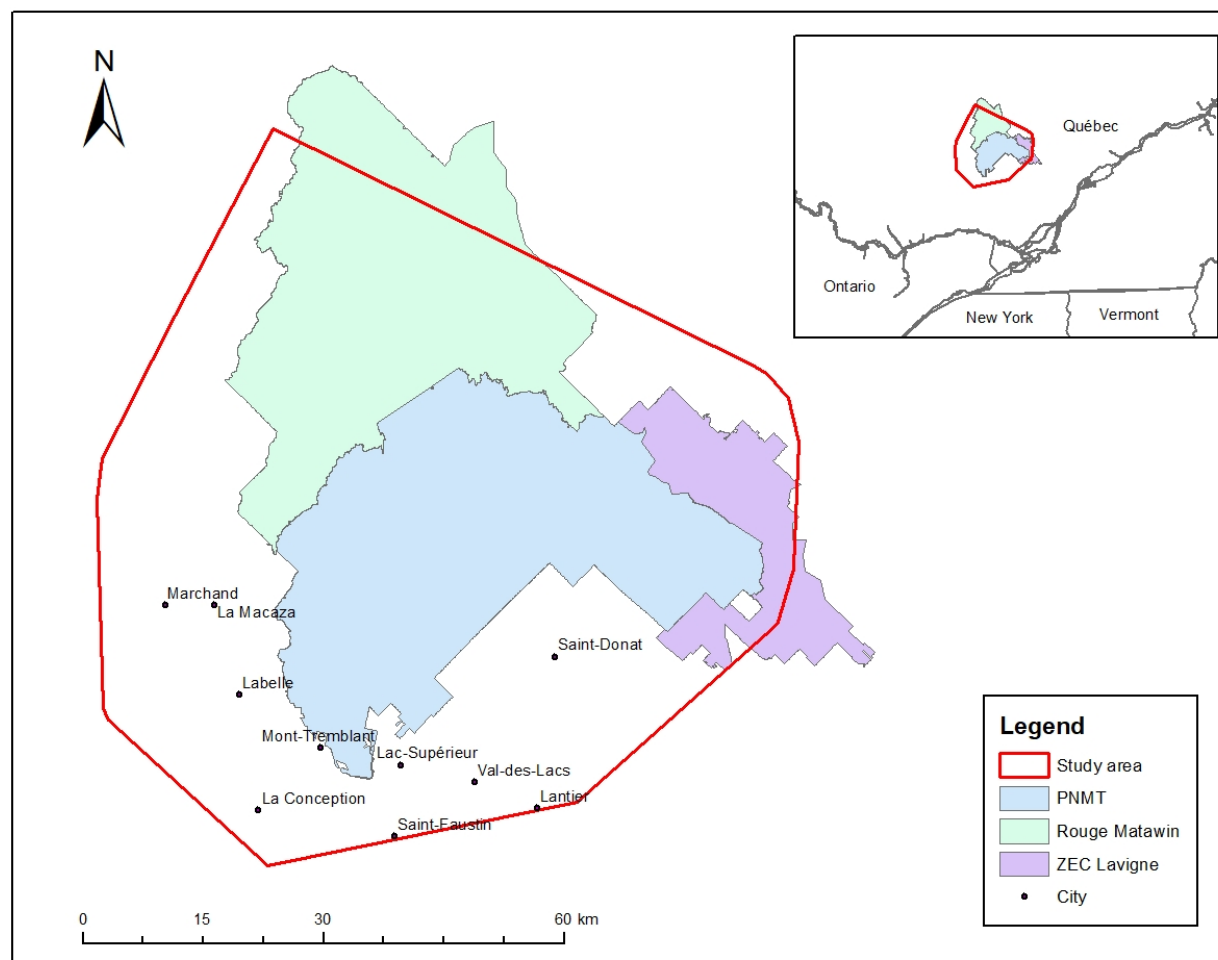


Figure 1. Study area situated in Québec, Canada, which includes the Parc National du Mont-Tremblant (PNMT) and most of the Rouge Matawin wildlife reserve and the ZEC Lavigne. The red line shown on the map is a 100% MCP of all the wolf territories included in the study.

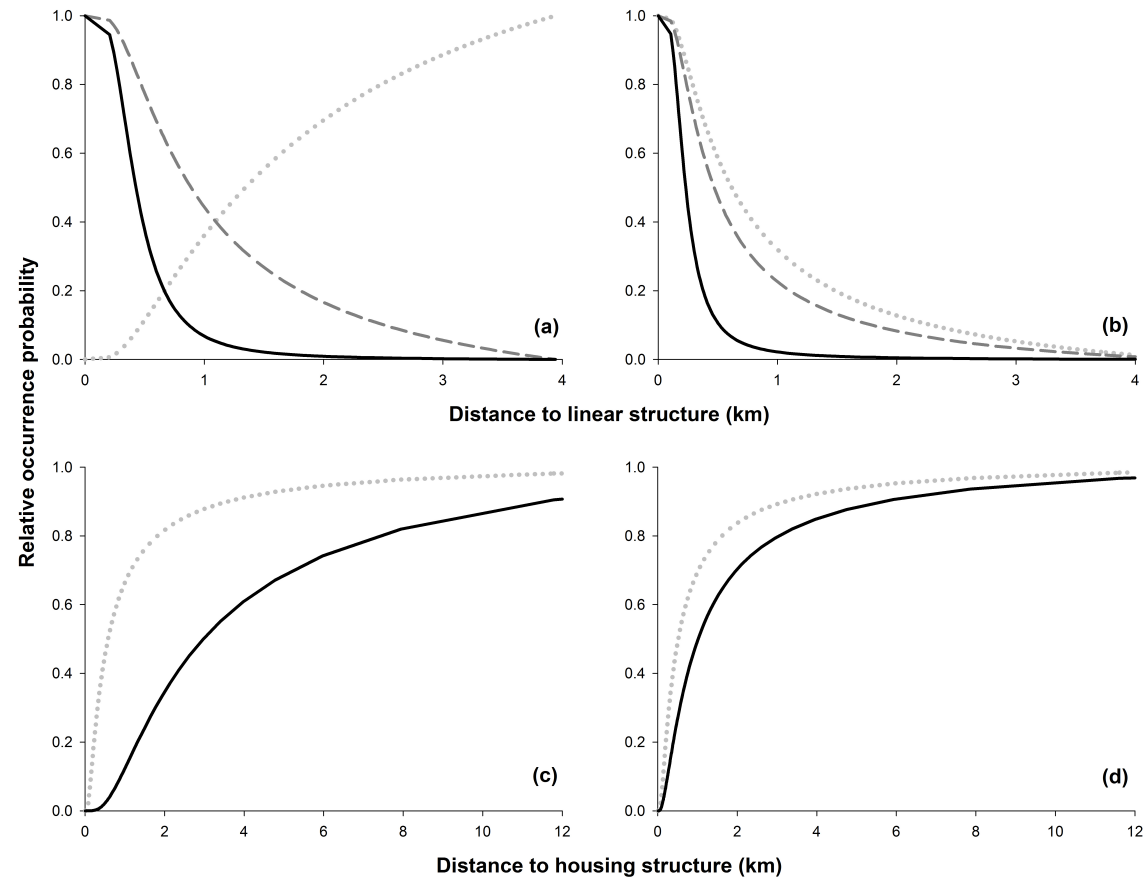


Figure 2. Wolf relative occurrence probability in function of distance (km) to linear and housing structures for the denning (left) and rendezvous (right) periods in the Parc National du Mont-Tremblant area between 2016 and 2018. Solid lines represent high structure densities of 5 km/km² (a) and 7.44 km/km² (b) for linear structures and of 80 units/km² (c) and 46 units/km² (d) for housing structures. Dotted lines represent low structure densities of 0.02 km/km² for linear structures (a, b), of 0.318 units/km² (c) and (0.14 units/km² (d) for housing structures. Finally, dashed lines represent mean densities of 1.23 km/km² (a) and 1.31 km/km² (b) for linear structures.

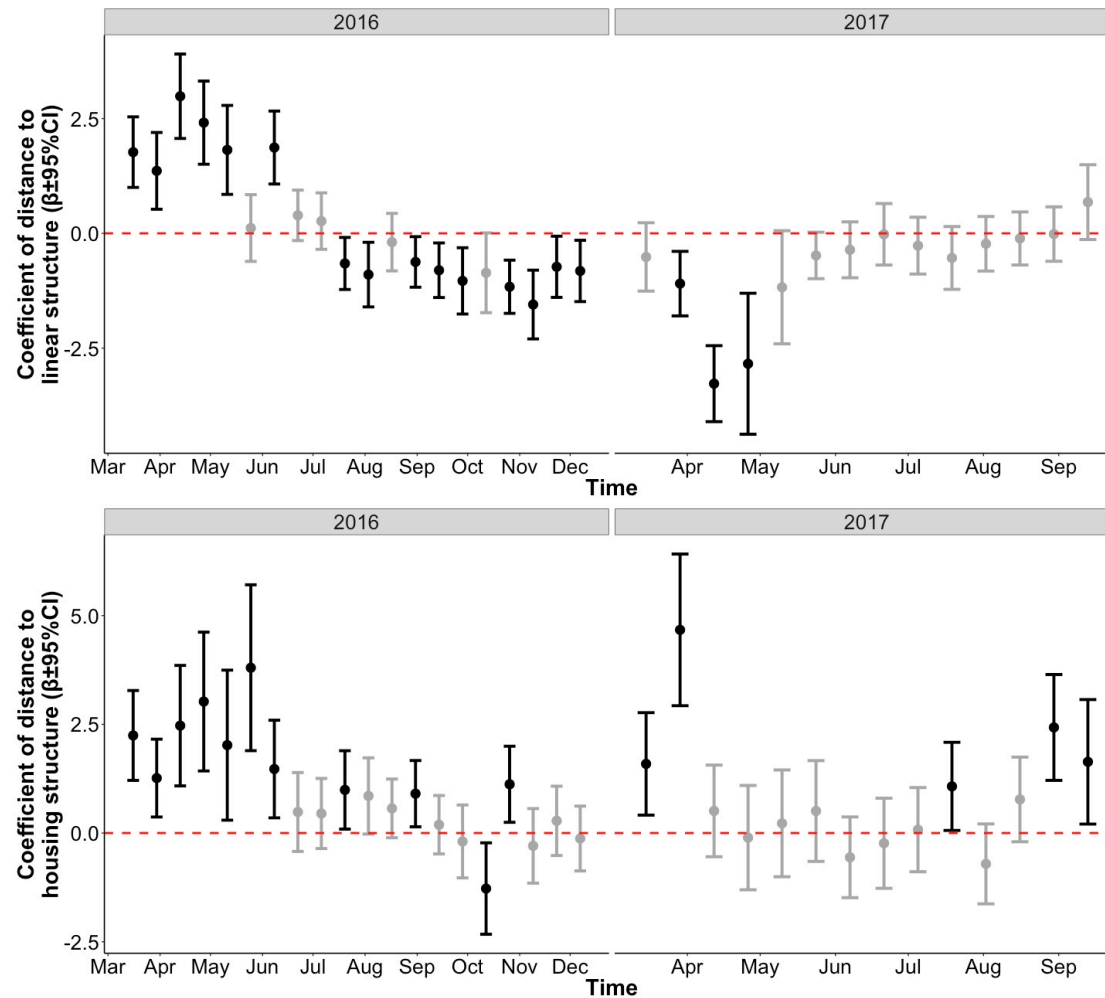


Figure 3. Temporal variation of the coefficient of a) distance to linear structures ($\alpha = 1000$) and b) distance to housing structures ($\alpha = 250$) of wolves in the Parc National du Mont-Tremblant and its surrounding area during the touristic periods of 2016 and 2017. Each point represents the coefficient for a two-week period, and points and lines in grey do not differ significantly from zero.

SUPPLEMENTARY MATERIAL

Table S1. Description, range and mean value with 95% CI of all variables included in the most parsimonious models explaining wolf habitat selection near recreational structures in the Parc National du Mont-Tremblant and its surrounding area (Québec, Canada) between 2015 and 2017. Ranges and means are calculated from the average availability of all seasonal home ranges. Values of landcover variables are in percentage, whereas all other variables have their respective units.

Variable		Description	% of study area	Range		Mean	
				min	max	Value	95% CI
Landcover variables							
Conifer		>40 year-old stands dominated by coniferous species (> 75% cover)	8.08	4.373	14.201	8.94	[8.06; 9.82]
Deciduous		>40 year-old stands dominated by deciduous species (> 75% cover)	29.47	16.402	39.067	28.60	[26.31; 30.88]
Mixed		>40 year-old stands dominated by both deciduous and coniferous species (25–75% coniferous)	25.51	10.674	41.349	27.40	[24.94; 29.86]
Regeneration		Stands dominated by 20–40 year-old age class and 10 year-old stands originating from >20 year-old cuts	11.31	5.805	29.057	13.96	[12.02; 15.09]
Clearcuts		All clearcuts <20 years old (harvest >75%)	5.01	0.000	10.825	3.34	[2.41; 4.28]
Partial cuts		All partial cuts <20 years old (harvest <75%)	6.22	0.000	31.461	7.02	[4.57; 9.47]
Water		Lakes, rivers and inundated sites	9.23	2.809	12.674	8.18	[7.15; 9.20]
Other		Underrepresented classes, including human use lands, natural disturbances and open habitat	5.18	0.000	5.279	2.55	[2.09; 3.01]
Selected habitat		Binary variable of landcover categories selected in a preliminary RSF	38.81	22.667	55.951	36.98	[34.23; 39.73]

Variable	Description	% of study area	Range <i>min</i>	<i>max</i>	Mean <i>Value</i>	95% <i>CI</i>
<i>Other variables</i>						
Elevation	Topographical elevation in kilometres as obtained from GeoGratis (Natural Resources Canada)	-	0.354	0.521	0.48	[0.46; 0.49]
Slope	Slope of terrain expressed in degrees, as obtained from GeoGratis (Natural Resources Canada)	-	3.973	10.300	7.33	[6.71; 7.95]
Dist. to housing, $\alpha = 250$	Decay distance of wolf or random location to nearest housing structure using an alpha value of 250	-	0.783	0.949	0.87	[0.85; 0.86]
Dist. to housing, $\alpha = 1000$	Decay distance of wolf or random location to nearest housing structure using an alpha value of 1000	-	0.469	0.817	0.63	[0.60; 0.67]
Dist. to linear, $\alpha = 50$	Decay distance of wolf or random location to nearest linear structure using an alpha value of 50	-	0.614	0.872	0.74	[0.72; 0.76]
Dist. to linear, $\alpha = 500$	Decay distance of wolf or random location to nearest linear structure using an alpha value of 500	-	0.082	0.492	0.27	[0.24; 0.31]
Dist. to linear, $\alpha = 1000$	Decay distance of wolf or random location to nearest linear structure using an alpha value of 1000	-	0.019	0.320	0.15	[0.12; 0.17]
Housing dens., $r = 1000\text{m}$	Density of housing structures in a buffer zone with a radius of 1000m (units/km ²)	-	0.002	1.33	0.95	[0.57; 1.33]
Housing dens., $r = 1500\text{m}$	Density of housing structures in a buffer zone with a radius of 1500m (units/km ²)	-	0.002	3.628	0.92	[0.57; 1.28]
Housing dens., $r = 2000\text{m}$	Density of housing structures in a buffer zone with a radius of 2000m (units/km ²)	-	0.003	3.457	0.88	[0.55; 1.20]
Linear dens., $r = 250\text{m}$	Density of linear structures in a buffer zone with a radius of 250m (km/km ²)	-	0.396	2.244	1.30	[1.16; 1.44]
Linear dens., $r = 1500\text{m}$	Density of linear structures in a buffer zone with a radius of 1500m (km/km ²)	-	0.438	2.288	1.30	[1.16; 1.43]
Linear dens., $r = 2000\text{m}$	Density of linear structures in a buffer zone with a radius of 2000m (km/km ²)	-	0.437	2.287	1.29	[1.16; 1.43]

Table S2. Most parsimonious α values for the decaying function and most parsimonious buffer radii (m) for infrastructure and road density for distance to infrastructure and roads for each period, determined by selecting the smallest AICc.

Periods	α values		Buffer radii (m)	
	Housing structures	Linear structures	Housing structures	Linear structures
Denning	250	1000	1000	1500
Rendezvous	250	500	1500	2000
Nomadic	1000	50	2000	250

Table S3. Mean density and 95% CI of linear and housing structures in wolf home ranges of the part of the denning period with only 3 wolves in 2016 (start of April to end of May) and the corresponding period in 2017 (4-6 wolves) in the Parc National du Mont-Tremblant and its surrounding area (Québec, Canada).

Variable	2016		2017	
	Mean	95% CI	Mean	95% CI
Linear density	0.99	[0.72; 1.26]	1.37	[1.04; 1.70]
Housing density	1.13	[0.54; 1.71]	0.54	[0.24; 0.85]

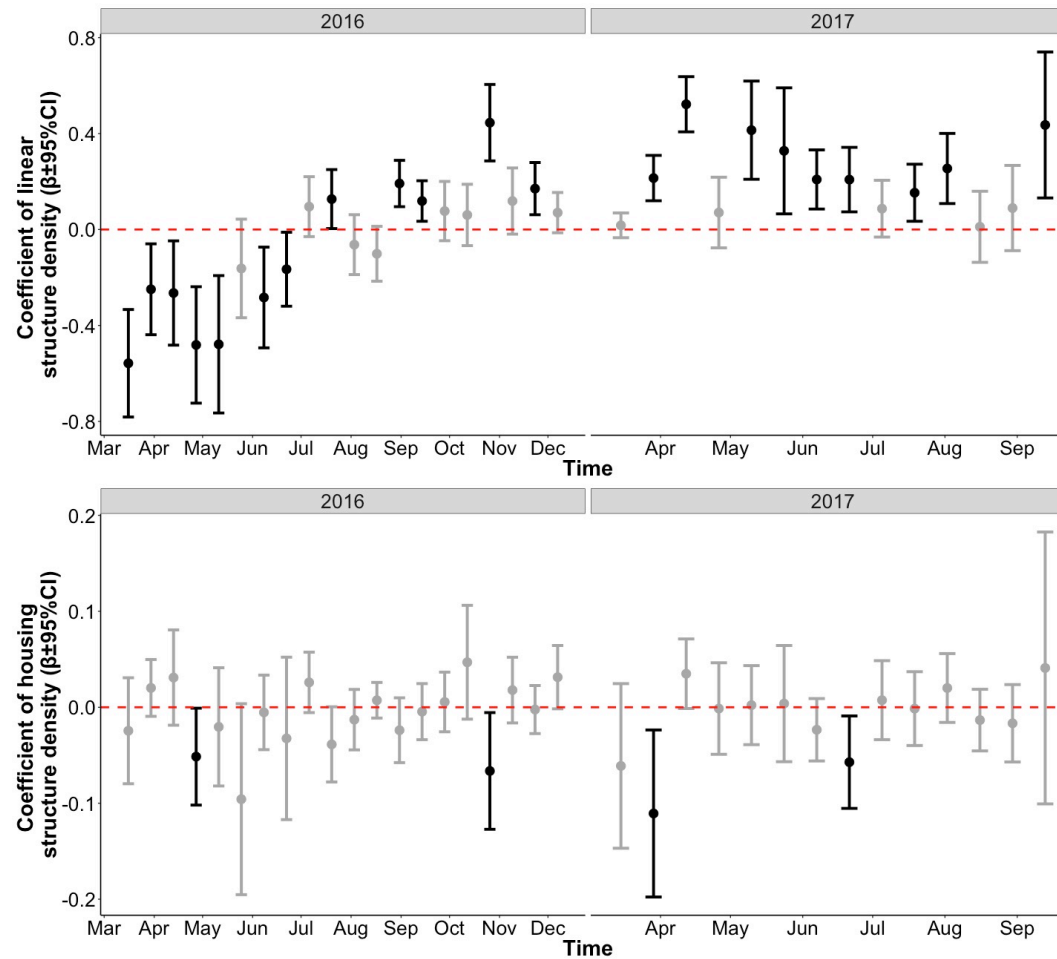


Figure S1. Temporal variation of the coefficient of a) linear structure density (radius = 1500m) and b) housing structure density (radius =1500m) of wolves in the Parc National du Mont-Tremblant and its surrounding area during the touristic periods of 2016 and 2017. Each point represents the coefficient for a two-week period, and points and lines in grey do not differ significantly from zero.

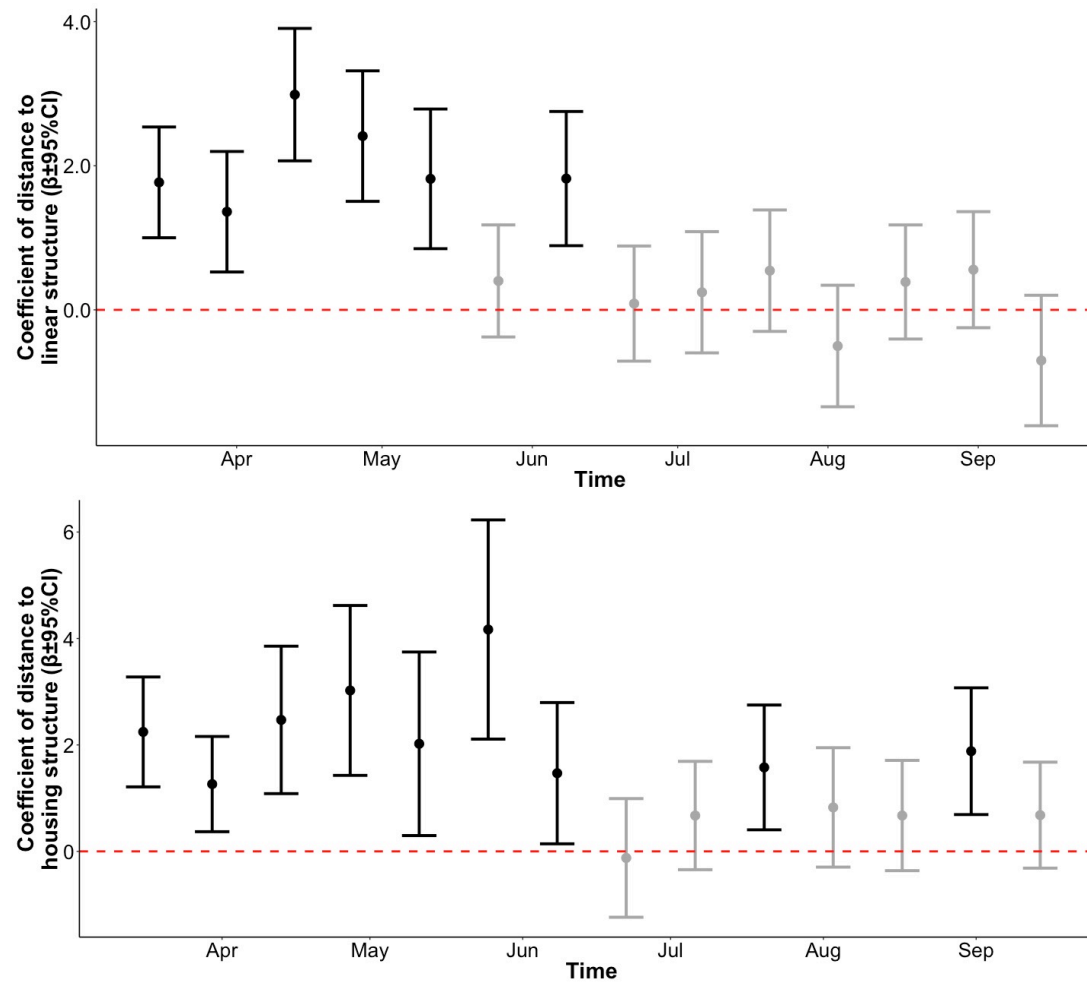


Figure S2. Temporal variation of the coefficient of a) linear structure density (radius = 1500m) and b) housing structure density (radius = 1500m) during the touristic period of 2016 of the 3 wolves monitored during the entire 2016 period in the Parc National du Mont-Tremblant and its surrounding area. Each point represents the coefficient for a two-week period, and points and lines in grey do not differ significantly from zero.

CONCLUSION GÉNÉRALE

La cohabitation entre les espèces de grands carnivores et les humains demeure un enjeu important en gestion et en conservation de la faune, considérant non seulement l'expansion continue du développement anthropique (Linnell, Swenson & Anderson, 2006 ; Evans *et al.*, 2018), mais aussi la popularité des activités récréotouristiques (Penteriani *et al.*, 2016 ; Baker & Leberg, 2018 ; Ladle *et al.*, 2018). Bien que les parcs nationaux aient été conçus pour favoriser la conservation et la préservation de la faune et de la flore (Manning *et al.*, 2017 ; Parc Canada, 2017), leur second objectif de favoriser l'appréciation du public envers la nature implique que le dérangement humain est bien présent dans ces lieux (Dilsaver, 2009 ; Orr & Humphreys, 2012). Alors que les perturbations anthropiques récréatives peuvent avoir des effets négatifs sur plusieurs espèces (voir la revue de Boyle & Samson, 1985 ; mais aussi Cassirer *et al.*, 1992 pour les wapitis ; Miller *et al.*, 1998 pour les oiseaux ; White *et al.*, 1999 pour les grizzlis ; Duchesne, Côté & Barrette, 2000 ; Lesmerises *et al.*, 2018a pour les caribous), d'autres espèces ou individus peuvent s'y habituer (Whittaker & Knight, 1998 ; Kloppers *et al.*, 2005).

L'habituation, caractérisée par une perte de réaction envers un stimulus inoffensif lorsque ce stimulus est répété (Rankin *et al.*, 2009), peut avoir des impacts sur la valeur adaptative de certains individus, permettant aux animaux d'apprendre à ignorer les stimuli bénins présents dans leur environnement (Cyr & Romero, 2009 ; Raderschall *et al.*, 2011). À l'inverse, l'habituation peut aussi nuire à la faune si l'augmentation de la tolérance induit davantage d'interactions pouvant mener à des conflits avec les humains (McCullough, 1982 ; Linnell *et al.*, 2002 ; Inskip & Zimmermann, 2009). Lorsque des espèces prédatrices comme le loup s'habituent à la présence humaine, la sécurité du public

peut être remise en question. En effet, les loups qui ont perdu leur peur des humains sont plus susceptibles de présenter des comportements agressifs envers ces derniers (Linnell *et al.*, 2002).

Le parc national du Mont-Tremblant, situé au Québec, a connu plusieurs épisodes de loups « familiers » qui étaient indifférents à (voire même attirés par) la présence humaine et les infrastructures anthropiques situées dans le parc (Tennier, 2008). Certains loups présentant des comportements problématiques ont dû être abattus afin d'éviter des situations potentiellement dangereuses pour les visiteurs du parc. Comme l'habituation est un phénomène généralement étudié par le biais d'observations directes (Carew & Kupfermann, 1974 ; Coleman *et al.*, 2008 ; Hemmi & Merkle, 2009 ; Rodríguez-Prieto *et al.*, 2010a ; Biedenweg *et al.*, 2011 ; Raderschall *et al.*, 2011), une approche difficile à appliquer à une espèce mobile et cryptique telle que le loup, explorer ce phénomène en utilisant la télémétrie est une avenue intéressante permettant d'observer le comportement des loups à distance.

Objectifs de l'étude et principaux résultats

L'objectif général de ce projet de recherche était de mettre en lumière la relation entre les loups, l'activité humaine récréative et les infrastructures récréatives dans une optique d'habituation et d'habituation apparente au dérangement humain. Plus spécifiquement, le premier objectif consistait à décrire la sélection d'habitat du loup au troisième ordre de Johnson (1980) dans un parc national en portant une attention particulière à la sélection de structures récréatives (routes, sentiers ainsi que terrains de camping, chalets et installations de service). Nos résultats indiquent que les loups sélectionnaient les structures linéaires durant les périodes de tanière et de rendez-vous, particulièrement les endroits présentant une plus forte densité de ces structures. Durant la saison nomade, ils semblaient plutôt

éviter les structures linaires. Conformément à notre prédiction, nos résultats indiquent aussi que les loups évitaient les structures d'hébergement dans l'aire d'étude, ce qui concorde avec les préférences des loups à éviter les endroits soutenant un haut niveau de perturbations anthropiques (Massolo & Meriggi, 1998 ; Theuerkauf *et al.*, 2003).

Le second objectif visait à déterminer si les loups s'habituèrent à l'activité humaine et aux infrastructures humaines au cours d'une saison touristique. Nos résultats indiquent la présence de variabilité temporelle dans la sélection de structures récréatives durant une des deux saisons touristiques à l'étude : en 2016, les loups évitaient de moins en moins les structures récréatives au cours de la saison. Bien que ce phénomène puisse être attribué à de l'habituation, il semblerait davantage causé par une variation de tolérance saisonnière induite par la vulnérabilité des louveteaux. Ce patron n'a toutefois pas été répété en 2017. Le manque de répétabilité pourrait être attribué à la composition d'échantillon différente entre les deux années : en effet, le début de la période touristique en 2016, durant laquelle on observe un évitement prononcé des structures récréatives, est basé sur des individus qui présentaient des comportements de tanière et qui étaient situés dans les secteurs plus achalandés de l'aire d'étude, à savoir les secteurs touristiques du PNMT. Ainsi, il se peut que les différents niveaux de perturbations (Jayakody *et al.*, 2008) combinés au statut reproducteur des loups influencent leur tolérance face aux infrastructures humaines. De plus, le manque de répétabilité pourrait être causé par la variabilité interindividuelle. En effet, des études ont démontré que la variabilité interindividuelle peut affecter le comportement de sélection d'habitat (Lesmerises & St-Laurent, 2017) et le potentiel d'habituation chez la faune (Ellenberg *et al.*, 2009 ; Rodríguez-Prieto *et al.*, 2010b ; Bell & Peeke, 2012 ; Wam *et al.*, 2014).

Contributions théoriques et appliquées

Alors que les comportements de loups envers les structures linéaires concordent généralement avec la littérature, ce projet de recherche a permis de révéler que les loups évitent les structures d'hébergement récréatives. Une précédente étude a révélé que les loups évitaient les chalets durant la période touristique (Lesmerises *et al.*, 2012), alors qu'une autre étude a montré que les loups n'évitaient pas ce type de structures (Houge *et al.*, 2010). Cependant, la seconde étude s'est déroulée dans un lieu très protégé dans lequel le dérangement anthropique et le nombre de visiteurs sont limités de manière importante. Par conséquent, l'effet des campements et des chalets pourrait être moindre dans cette portion de l'aire d'étude. Néanmoins, ce projet supporte l'hypothèse selon laquelle les structures d'hébergement en milieu récréatif représentent une perturbation pour le loup.

Mon projet de recherche souligne aussi l'importance de caractériser la sélection d'habitat à fine échelle temporelle. Effectivement, bien que caractériser la sélection d'habitat par saison biologique offre déjà une image adéquate des comportements saisonniers, réduire la fenêtre temporelle permet d'observer les variations temporelles des patrons de sélection d'habitat à plus fine échelle et ainsi de discerner des variations comportementales en réponse aux changements de l'environnement. Plusieurs études ont observé le comportement de la faune (Haskell & Ballard, 2008 ; Sawyer *et al.*, 2009 ; Côté *et al.*, 2013 ; Knopff *et al.*, 2014) et plus spécifiquement des loups (Whittington *et al.*, 2005 ; Houge *et al.*, 2010 ; Lesmerises *et al.*, 2012 ; Wam *et al.*, 2014 ; Dickie *et al.*, 2017) en réponse aux perturbations anthropiques ; cependant, la majorité de ces études ont observé ces comportements sur une plus grande période, permettant d'en obtenir une vision globale où seules les grandes tendances sont mises en évidence. Le présent projet a permis d'observer que le loup modifie son comportement aux perturbations présentes dans l'environnement au cours d'une période biologique.

De plus, ce projet constitue un exemple intéressant d'une méthode pour étudier le phénomène d'habituation autrement que par l'observation directe. En effet, l'habituation est souvent étudiée par le biais d'observations directes de la réponse comportementale d'un individu lorsque celui-ci est confronté à une perturbation (voir Carew & Kupfermann, 1974 ; Coleman *et al.*, 2008 ; Hemmi & Merkle, 2009 ; Rodríguez-Prieto *et al.*, 2010a ; Biedenweg *et al.*, 2011 ; Raderschall *et al.*, 2011). Une précédente étude réalisée par Wam *et al.* (2014) s'est intéressée à l'habituation des loups à l'approche d'un humain à l'aide de colliers télémétriques VHF. Bien que cette méthode permettait d'observer le comportement du loup à plus grande distance, les interactions entre les loups et les humains étaient provoquées et donc peu représentatives des conditions présentes en milieux touristiques. L'utilisation de la télémétrie GPS, à distance, offre l'opportunité de suivre le comportement d'habituation sur une longue période de temps, durant toutes les phases du jour et les saisons, le tout dans des conditions naturellement présentes dans l'aire d'étude. Nous avons donc pu remarquer que les canidés sont confrontés à diverses situations qu'ils peuvent choisir d'éviter, par exemple en gardant leur distance face aux sites d'hébergement ou aux sentiers et aux routes.

D'un point de vue appliqué, ce projet de recherche offre aux territoires confrontés à des problématiques de loups importuns des informations nouvelles quant au niveau de tolérance des loups retrouvés sur le territoire lorsque ces derniers font face au dérangement humain. Durant la haute saison 2016, une variation temporelle du niveau de tolérance des loups face aux structures récréatives a pu être observée, bien qu'elle puisse davantage être attribuée à la vulnérabilité des louveteaux qu'à un réel processus d'habituation. En effet, la perception du risque chez la faune est souvent influencée par la présence de jeunes (Stankowich & Blumstein, 2005 ; Gavin & Komers, 2006 ; Ciuti *et al.*, 2008 ; Stankowich, 2008 ; Wam *et al.*, 2014). Ainsi, l'évitement prononcé des structures récréatives durant la première partie de la période tanière de 2016 reflète une perception du risque accrue associée à vulnérabilité des louveteaux. Cette hypothèse est supportée par le

fait que cet évitement prononcé est observé seulement l'année qui comporte davantage de loups qui présentaient des comportements de tanière et qui se retrouvaient dans les secteurs les plus touristiques. Selon nos résultats, les loups éviteraient moins les structures d'hébergement au cours de la haute saison, présentant une sélection neutre pour la majeure partie de la saison (juillet à novembre), et iraient même jusqu'à sélectionner les structures linéaires pendant la saison touristique. Des comportements neutres ou d'attraction envers les structures récréatives ne sont pas souhaitables si l'objectif est de limiter les conflits entre la faune et les récréotouristes. L'indifférence à la présence humaine peut mener à des contacts plus fréquents entre faune et humains, augmentant la probabilité d'incidents (Herrero *et al.*, 2010) et de développement de comportements importuns (McNay, 2002 ; Heilhecker *et al.*, 2007).

Comme la variation de tolérance observée dans cette étude semble attribuée à la vulnérabilité des louveteaux, notre capacité d'émettre des recommandations concernant la gestion de l'habitation est limitée. Néanmoins, l'augmentation de la tolérance des loups observée au début de la saison de rendez-vous nous permet de recommander aux parcs faisant face à la problématique de loups « familiers » d'insister sur l'éducation du public relativement à la gestion des déchets et aux comportements à adopter en présence de loups, et d'appliquer davantage de mesures d'effarouchement dès le début de la période de rendez-vous (fin juin). L'application de ces mesures permettrait de maintenir les comportements d'évitement chez les loups le plus longtemps possible et d'ainsi réduire le développement de comportements importuns pendant les périodes de grand achalandage. À la lumière des résultats obtenus en 2017, il importe d'appliquer des mesures préventives comme l'effarouchement, la sensibilisation du public envers les comportements à adopter en présence de la faune et surtout la gestion des déchets afin d'éviter d'éventuels conflits avec les loups « familiers ». Ceci s'applique également aux structures linéaires, puisque les loups oscillent entre un faible évitement et une sélection de la proximité à ces structures.

Augmenter la sensibilisation du public et adopter une gestion de déchets plus stricte permettrait de réduire la possibilité de conditionnement alimentaire dans le parc. L'effarouchement, aussi appelé conditionnement négatif (ou aversif), permettrait de maintenir la peur des humains chez les loups qui commencent à présenter des comportements importuns. Le parc national de Yellowstone a aussi été confronté à la problématique de loups au comportement familial (Povilitis, 2015). Dans le cadre de leur plan de gestion de l'habitation des loups, des employés du parc ont effarouché les loups à l'aide de diverses méthodes comme courir vers les loups, leur lancer des objets (sans les atteindre) et utiliser de poivre de Cayenne et des munitions non létales. Ces méthodes ont aussi été employées pour effaroucher les coyotes présents en milieu urbain (Worcester & Boelens, 2007 ; White & Delaup, 2012). Suivant l'application de telles mesures, les loups quittaient généralement le site d'effarouchement (Povilitis, 2015). Cependant, plusieurs cas de loups « récidivistes » ont été observés, ce qui rappelle l'importance d'appliquer les mesures d'effarouchement dès que les premiers signes de comportement familiaux se présentent. Effectivement, des études sur d'autres espèces prédatrices ont révélé que l'effarouchement n'est pas efficace contre les individus déjà conditionnés à la nourriture anthropique (ours noir (*Ursus americanus*) ; Mazur, 2010) ou qui présentent un comportement agressif ou trop audacieux (coyotes en milieu urbain ; Timm *et al.*, 2004 ; Breck *et al.*, 2017).

Limites du projet de recherche

La puissance statistique de ce projet de recherche et notre capacité à tester l'effet de différentes variables ont été fortement limitées par le nombre d'individus suivis, tant au niveau du nombre total que du nombre d'individus suivis simultanément. Comme le comportement des loups était aussi observé pour des périodes de deux semaines, le nombre de loups suivis de manière simultanée affectait la taille d'échantillon de ces fenêtres

temporelles réduites. De plus, accès restreint à certaines portions du territoire causé par la quantité limitée de chemins carrossables dans l'aire d'étude a limité l'accès à certaines meutes qui n'ont pas été capturées, mais dont on suspectait la présence selon les observations de terrain. La présence de récréotouristes dans l'aire d'étude limitait aussi les opportunités de capture puisque des pièges et autres engins ne pouvaient se trouver dans les secteurs trop fréquentés par les utilisateurs du parc (p. ex. en milieu ouvert ou sur des chemins fortement utilisés par les visiteurs). Cela dit, les territoires des loups suivis recouvraient majoritairement l'aire d'étude d'intérêt. Capturer davantage de loups faisant partie des mêmes meutes n'aurait pas réglé ce problème (puisque ces loups auraient été des pseudoréplicats), quoique davantage de puissance aurait permis de mieux cibler la variabilité entre les individus d'une même meute. Par conséquent, le nombre de degrés de liberté de nos analyses statistiques était restreint, réduisant le nombre de variables pouvant être incluses dans chaque modèle. Nous avons donc été contraints de regrouper les sentiers pédestres, les routes pavées et les routes non pavées en une seule variable (c.-à-d. les structures linéaires) et les campings, les chalets et les installations de service en une autre (c.-à-d. les structures d'hébergement). Il aurait été intéressant de différencier l'effet de chacun de ces types de structures sur le comportement du loup. Effectivement, il est possible que la stabilité temporelle de la sélection des structures linéaires ait été plus forte si nous avions considéré les deux types de structures linéaires séparément, par exemple en ne considérant que la sélection des routes utilisées par des véhicules. Une étude par Dickie *et al.* (2017) a révélé que les loups sélectionnaient les structures linéaires, mais pas les sentiers pédestres. L'hypothèse à cet effet était que les loups préféraient les structures longues et droites (alors que les sentiers sont étroits et sinueux) qui permettent un trajet direct et une bonne visibilité.

Les loups suivis par télémétrie se sont avérés utiliser principalement trois aires distinctes quant à leur achalandage par les touristes. Les loups du PNMT se trouvaient dans un milieu où les visiteurs sont abondants, alors que les loups de la réserve faunique et de la

ZEC étaient exposés à un niveau moins important de récréotouristes. Ces variations dans le niveau d'achalandage pourraient avoir influencé l'expression du comportement de tolérance ainsi que la perception du risque des loups face au dérangement humain. Effectivement, les loups présents dans des milieux plus perturbés pourraient être moins tolérants des sources de perturbations humaines, un phénomène observé chez le cerf élaphe (*Cervus elephus*; Jayakody *et al.*, 2008). Ce phénomène pourrait être attribué à une perception du risque plus grande associée à ces milieux plus perturbés (Frid & Dill, 2002). À l'inverse, les animaux présents dans des milieux perturbés pourraient être plus tolérants des perturbations humaines s'ils avaient développé une habitude à celle-ci, comme observée dans une population de chiens de prairie à queue noire (*Cynomys ludovicianus*; Magle *et al.*, 2005) et possiblement observé dans une population de Bruants des prés de la sous-espèce Belding (*Passerculus sandwichensis belgingi*; Fernández-Juricic *et al.*, 2009). De plus, certains loups ont fait des excursions exploratoires à l'extérieur du PNMT, de la réserve et de la ZEC vers des secteurs résidentiels, des endroits riches en perturbations anthropiques. Les structures linéaires ceinturant l'aire d'étude ciblée étaient incluses dans les analyses, mais les résidences en milieu urbain et périurbain ne l'étaient pas, faute de données disponibles. Ainsi, bien que ces loups s'éloignaient des structures d'hébergement récréatives, ils s'approchaient d'autres perturbations anthropiques au même moment. Nous avons toutefois vérifié l'effet de ce biais potentiel en retirant ces excursions de la base de données, et avons obtenu des résultats fortement similaires, suggérant que ces excursions n'avaient pas un effet important sur les comportements observés dans les aires récréatives. Néanmoins, il est possible que ces excursions aient contribué à un processus de désensibilisation face au dérangement humain d'une manière qui n'est pas reflétée dans nos résultats et dans leur interprétation.

Perspectives de recherche sur l'impact du récréotourisme sur le comportement faunique

Ce projet de recherche a permis d'illustrer l'importance de la variation temporelle de la tolérance d'une espèce carnivore face aux structures linéaires et d'hébergement dans un environnement perturbé par le récréotourisme. Cependant, il serait intéressant d'étudier comment chaque type de structures influence la variation de la tolérance chez les loups. Comme ces structures présentent différents types et intensités de perturbation, des attributs qui peuvent affecter le processus d'habituation chez la faune (Rankin *et al.*, 2009), la tolérance et sa variation chez les loups envers de telles structures pourraient varier. À titre d'exemple, Dickson, Jenness & Beier (2012) ont démontré que les cougars (*Puma concolor*) répondent différemment aux différents types de routes (pavée, non pavée) lors de leurs déplacements. D'autres études ont révélé que les lynx roux (*Lynx rufus*) évitent les sentiers pédestres plus achalandés (George & Crooks, 2006), alors que les grizzlis évitent les routes plus passantes (Northrup *et al.*, 2012). Du côté des loups, certaines études ont déterminé que le niveau de circulation sur les routes affectait leur utilisation par les canidés (Whittington *et al.*, 2005) et que la sélection des sentiers pédestres différait de la sélection des routes (Whittington, St. Clair & Mercer, 2004 ; Dickie *et al.*, 2017). Une autre étude menée par Houge *et al.* (2010) a démontré que les loups réagissaient de manière similaire envers les campings et les chalets. Cependant, leur étude a aussi révélé que les loups n'évitaient pas ces structures, contrairement aux loups étudiés dans notre projet. Il serait donc possible que les loups fréquentant le PNMT et ses environs, qui évitent la proximité aux structures d'hébergement, réagissent différemment envers les deux types d'hébergements récréatifs.

Une autre avenue de recherche intéressante serait d'observer l'effet de la variabilité interindividuelle sur la variation de tolérance des loups envers les structures récréatives. Malgré que nos fonctions de sélection des ressources (ci-après FSR) réalisées par période de deux semaines indiquaient qu'il n'y avait généralement pas de variation entre les

individus, ce manque de variation pourrait être causé par la courte période d'analyse (2 semaines) et la petite taille d'échantillon. En effet, nos analyses (FSR) réalisées à plus grande échelle spatiale indiquaient qu'il y avait de la variation dans les comportements de sélection d'habitat entre les individus. De plus, de précédentes études ont révélé que la variation de tolérance envers le dérangement humain chez la faune est affectée par des caractéristiques individuelles comme le sexe, la personnalité et l'historique d'exposition à la perturbation étudiée (Ellenberg *et al.*, 2009 ; Rodríguez-Prieto *et al.*, 2010b ; Bell & Peeke, 2012). Plus spécifiquement chez le loup, Wam *et al.* (2014) ont trouvé un effet important de la variabilité interindividuelle sur la tolérance des loups à l'approche d'un observateur. De plus, une autre étude menée sur l'ours noir a démontré que la sélection d'habitat est aussi influencée par des caractéristiques individuelles comme le sexe, l'âge, le statut reproducteur et la condition corporelle (Lesmerises & St-Laurent, 2017). Ainsi, mieux comprendre comment la variabilité interindividuelle affecte le comportement faunique face aux structures récréatives pourrait permettre une gestion ciblée de la faune afin de limiter le développement de comportements importuns qui pourraient mener à des conflits avec les récréotouristes. Plusieurs études portant sur la faune urbaine ont déterminé que la flexibilité comportementale et la personnalité jouent un rôle important dans la capacité d'une espèce ou d'un individu à s'adapter à la vie en milieu urbain (voir la revue de Lowry, Lill & Wong, 2013). L'importance de telles caractéristiques individuelles pourrait s'appliquer à la faune présente dans des milieux comportant une forte présence d'activités récréatives. Par conséquent, la variabilité interindividuelle pourrait expliquer pourquoi l'augmentation de tolérance observée en 2016 n'était pas répétée en 2017 ; changer la composition de l'échantillon pour observer un tel phénomène pourrait affecter les résultats observés.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Ament, R., Clevenger, A.P., Yu, O. & Hardy, A. (2008). An assessment of road impacts on wildlife populations in US National Parks. *Environ. Manage.* **42**, 480.
- Baker, A.D. & Leberg, P.L. (2018). Impacts of human recreation on carnivores in protected areas. *PLoS One* **13**, e0195436.
- Balme, G.A., Hunter, L.T.B. & Slotow, R. (2009). Evaluating methods for counting Cryptic carnivores. *J. Wildl. Manage.* **73**, 433–441.
- Baruzzi, C., Lovari, S. & Fattorini, N. (2017). Catch me if you can: antipredatory behaviour of chamois to the wolf. *Ethol. Ecol. Evol.* **29**, 589–598.
- Bateman, P.W. & Fleming, P.A. (2014). Does human pedestrian behaviour influence risk assessment in a successful mammal urban adapter? *J. Zool.* **294**, 93–98.
- Beale, C.M. (2007). The behavioural ecology of disturbance responses. *Int. J. Comp. Psychol.* **20**.
- Bejder, L., Samuels, A., Whitehead, H., Finn, H. & Allen, S. (2009). Impact assessment research: use and misuse of habituation, sensitisation and tolerance in describing wildlife responses to anthropogenic stimuli. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **395**, 177–185.
- Bell, A.M. & Peeke, H.V.S. (2012). Individual variation in habituation: behaviour over time toward different stimuli in threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Behaviour* **149**, 1339–1365.
- Biedenweg, T.A., Parsons, M.H., Fleming, P.A. & Blumstein, D.T. (2011). Sounds scary? Lack of habituation following the presentation of novel sounds. *PLoS One* **6**, e14549.
- Blumstein, D.T. (2016). Habituation and sensitization: new thoughts about old ideas. *Anim. Behav.* **120**, 255–262.

- Bonnot, N.C., Hewison, A.J.M., Morellet, N., Gaillard, J.-M., Debeffe, L., Couriot, O., Cargnelutti, B., Chaval, Y., Lourtet, B., Kjellander, P. & Vanpé, C. (2017). Stick or twist: roe deer adjust their flight behaviour to the perceived trade-off between risk and reward. *Anim. Behav.* **124**, 35–46.
- Boyle, S.A. & Samson, F.B. (1985). Effects of nonconsumptive recreation on wildlife: a review. *Wildl. Soc. Bull.* **13**, 110–116.
- Carew, T.J. & Kupfermann, I. (1974). The influence of different natural environments on habituation in *Aplysia californica*. *Behav. Biol.* **12**, 339–345.
- Cassirer, E.F., Freddy, D.J. & Ables, E.D. (1992). Elk responses to disturbance by cross-country skiers in Yellowstone National Park. *Wildl. Soc. Bull.* **20**, 375–381.
- Ciuti, S., Pipia, A., Ghiandai, F., Grignolio, S. & Apollonio, M. (2008). The key role of lamb presence in affecting flight response in Sardinian mouflon (*Ovis orientalis musimon*). *Behav. Processes* **77**, 408–412c.
- Coleman, A., Richardson, D., Schechter, R. & Blumstein, D.T. (2008). Does habituation to humans influence predator discrimination in Gunther's dik-diks (*Madoqua guentheri*)? *Biol. Lett.* **4**, 250–252.
- Constantine, R., Brunton, D.H. & Dennis, T. (2004). Dolphin-watching tour boats change bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*) behaviour. *Biol. Conserv.* **117**, 299–307.
- Côté, S.D., Hamel, S., St-Louis, A. & Mainguy, J. (2013). Do mountain goats habituate to helicopter disturbance? *J. Wildl. Manage.* **77**, 1244.
- Creel, S., Fox, J.E., Hardy, A., Sands, J., Garrott, B. & Peterson, R.O. (2002). Snowmobile activity and glucocorticoid stress responses in wolves and elk. *Conserv. Biol.* **16**, 809–814.
- Cristescu, B., Stenhouse, G.B. & Boyce, M.S. (2015). Predicting multiple behaviors from GPS radiocollar cluster data. *Behav. Ecol.* **26**, 452–464.
- Cyr, N.E. & Romero, L.M. (2009). Identifying hormonal habituation in field studies of stress. *Gen. Comp. Endocrinol.* **161**, 295–303.

- Dickie, M., Serrouya, R., McNay, R.S. & Boutin, S. (2017). Faster and farther: wolf movement on linear features and implications for hunting behaviour. *J. Appl. Ecol.* **54**, 253–263.
- Dickson, B.G., Jenness, J.S. & Beier, P. (2012). Influence of vegetation, topography, and roads on cougar movement in southern California. *J. Wildl. Manage.* **69**, 264–276.
- Dilsaver, L.M. (2009). Research perspectives on national parks. *Geogr. Rev.* **99**, 268–278.
- Droghini, A. & Boutin, S. (2017). Snow conditions influence grey wolf (*Canis lupus*) travel paths: the effect of human-created linear features. *Can. J. Zool.* **96**, 39–47.
- Duchesne, M., Côté, S.D. & Barrette, C. (2000). Responses of woodland caribou to winter ecotourism in the Charlevoix Biosphere Reserve, Canada. *Biol. Conserv.* **96**, 311–317.
- 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 Biol.* **12**, 415–425.
- Ellenberg, U., Mattern, T. & Seddon, P.J. (2009). Habituation potential of yellow-eyed penguins depends on sex, character and previous experience with humans. *Anim. Behav.* **77**, 289–296.
- Ellenberg, U., Setiawan, A.N., Cree, A., Houston, D.M. & Seddon, P.J. (2007). Elevated hormonal stress response and reduced reproductive output in Yellow-eyed penguins exposed to unregulated tourism. *Gen. Comp. Endocrinol.* **152**, 54–63.
- Evans, M.J., Rittenhouse, T.A.G., Hawley, J.E., Rego, P.W. & Eggert, L.S. (2018). Spatial genetic patterns indicate mechanism and consequences of large carnivore cohabitation within development. *Ecol. Evol.* **8**, 4815–4829.
- Fernández-Juricic, E., Zahn, E., Parker, T. & Stankowich, T. (2009). California's endangered Belding's Savannah Sparrow (*Passerculus sandwichensis beldingi*): tolerance of pedestrian disturbance. *Avian Conserv. Ecol.* **4**.
- French, S.S., González-Suárez, M., Young, J.K., Durham, S. & Gerber, L.R. (2011). Human disturbance influences reproductive success and growth rate in California sea lions (*Zalophus californianus*). *PLoS One* **6**, e17686.

- Frid, A. & Dill, L. (2002). Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conserv. Ecol.* **6**.
- Garriga, N., Santos, X., Montori, A., Richter-Boix, A., Franch, M. & Llorente, G.A. (2012). Are protected areas truly protected? The impact of road traffic on vertebrate fauna. *Biodivers. Conserv.* **21**, 2761–2774.
- Gavin, S.D. & Komers, P.E. (2006). Do pronghorn (*Antilocapra americana*) perceive roads as a predation risk? *Can. J. Zool.* **84**, 1775–1780.
- George, S.L. & Crooks, K.R. (2006). Recreation and large mammal activity in an urban nature reserve. *Biol. Conserv.* **133**, 107–117.
- Gill, J.A. (2007). Approaches to measuring the effects of human disturbance on birds. *Ibis (Lond. 1859)*. **149**, 9–14.
- Griffin, S.C., Valois, T., Taper, M.L. & Scott Mills, L. (2007). Effects of tourists on behavior and demography of Olympic marmots. *Conserv. Biol.* **21**, 1070–1081.
- Grinder, M.I. & Krausman, P.R. (2001). Home range, habitat use, and nocturnal activity of coyotes in an urban environment. *J. Wildl. Manage.* **65**, 887–898.
- Hall, B.A., Melfi, V., Burns, A., McGill, D.M. & Doyle, R.E. (2018). Curious creatures: a multi-taxa investigation of responses to novelty in a zoo environment. *PeerJ* **6**, e4454.
- Haskell, S.P. & Ballard, W.B. (2008). Annual re-habituation of calving caribou to oilfields in northern Alaska: implications for expanding development. *Can. J. Zool.* **86**, 627–637.
- Hebblewhite, M. & Haydon, D.T. (2010). Distinguishing technology from biology: a critical review of the use of GPS telemetry data in ecology. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* **365**, 2303 LP-2312.
- Heilhecker, E., Thiel, R.P. & Hall, W. (2007). Wolf, *Canis lupus*, behavior in areas of frequent human activity. *Can. Field-Naturalist* **121**, 256–260.
- Hemmi, J.M. & Merkle, T. (2009). High stimulus specificity characterizes anti-predator habituation under natural conditions. *Proc. R. Soc. London B Biol. Sci.* rspb20091452.

- Herrero, S., Smith, T., DeBruyn, T.D., Gunther, K. & Matt, C.A. (2010). From the Field: Brown bear habituation to people—safety, risks, and benefits. *Wildl. Soc. Bull.* **33**, 362–373.
- Higham, J.E.S. & Shelton, E.J. (2011). Tourism and wildlife habituation: Reduced population fitness or cessation of impact? *Tour. Manag.* **32**, 1290–1298.
- Houge, G., Tyers, D.B.B. & Swenson, J.E. (2010). Distribution of Gray Wolves in Response to Habitat and Human Presence in the Absaroka-Beartooth Wilderness, Montana. *Intermt. J. Sci.* **16**, 27–36.
- Inskip, C. & Zimmermann, A. (2009). Human-felid conflict: a review of patterns and priorities worldwide. *Oryx* **43**, 18–34.
- Jayakody, S., Sibbald, A.M., Gordon, I.J. & Lambin, X. (2008). Red deer *Cervus elephus* vigilance behaviour differs with habitat and type of human disturbance. *Wildlife Biol.* **14**, 81–91.
- Jędrzejewski, W., Niedziałkowska, M., Nowak, S. & Jędrzejewska, B. (2004). Habitat variables associated with wolf (*Canis lupus*) distribution and abundance in northern Poland. *Divers. Distrib.* **10**, 225–233.
- Johnson, C.J. & St-Laurent, M.-H. (2011). Unifying framework for understanding impacts of human developments on wildlife BT - Energy development and wildlife conservation in Western North America. In: 27–54. Naugle, D.E. (Ed.). Washington, DC: Island Press/Center for Resource Economics.
- Johnson, D.H. (1980). The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* **61**, 65–71.
- Karlsson, J., Eriksson, M. & Liberg, O. (2007). At what distance do wolves move away from an approaching human? *Can. J. Zool.* **85**, 1193–1197.
- Kloppers, E.L., St. Clair, C.C. & Hurd, T.E. (2005). Predator-resembling aversive conditioning for managing habituated wildlife. *Ecol. Soc.* **10**.
- Knopff, A.A., Knopff, K.H., Boyce, M.S. & St. Clair, C.C. (2014). Flexible habitat selection by cougars in response to anthropogenic development. *Biol. Conserv.* **178**, 136–145.

- Ladle, A., Steenweg, R., Shepherd, B. & Boyce, M.S. (2018). The role of human outdoor recreation in shaping patterns of grizzly bear-black bear co-occurrence. *PLoS One* **13**, e0191730.
- Leclerc, M., Dussault, C. & St-Laurent, M.-H. (2014). Behavioural strategies towards human disturbances explain individual performance in woodland caribou. *Oecologia* **176**, 297–306.
- Lesmerises, F., Déry, F., Johnson, C.J. & St-Laurent, M.-H. (2018a). Spatiotemporal response of mountain caribou to the intensity of backcountry skiing. *Biol. Conserv.* **217**, 149–156.
- Lesmerises, F., Dussault, C. & St-Laurent, M.-H. (2012). Wolf habitat selection is shaped by human activities in a highly managed boreal forest. *For. Ecol. Manage.* **276**, 125–131.
- Lesmerises, F., Johnson, C.J. & St-Laurent, M.-H. (2018b). Landscape knowledge is an important driver of the fission dynamics of an alpine ungulate. *Anim. Behav.* **140**, 39–47.
- Lesmerises, R. & St-Laurent, M.-H. (2017). Not accounting for interindividual variability can mask habitat selection patterns: a case study on black bears. *Oecologia* **185**, 415–425.
- Linnell, J., Andersen, R., Andersone, Z., Balciuskas, L., Blanco, J.C., Boitani, L., Brainerd, S., Breitenmoser, U., Kojola, I. & Liberg, O. (2002). The fear of wolves: A review of wolf attacks on humans. *NINA Oppdragsmeld.* **731**, 1–65.
- Linnell, J.D.C., Swenson, J.E. & Anderson, R. (2006). Predators and people: conservation of large carnivores is possible at high human densities if management policy is favourable. *Anim. Conserv.* **4**, 345–349.
- Löttker, P., Rummel, A., Traube, M., Stache, A., Šustr, P., Müller, J. & Heurich, M. (2009). New possibilities of observing animal Behaviour from a distance using activity sensors in GPS-collars: an attempt to calibrate remotely collected activity data with direct behavioural observations in red deer *Cervus elaphus*. *Wildlife Biol.* **15**, 425–434.
- Lowry, H., Lill, A. & Wong, B.B.M. (2013). Behavioural responses of wildlife to urban environments. *Biol. Rev.* **88**, 537–549.

- Lührs, M.L. & Kappeler, P.M. (2013). Simultaneous GPS tracking reveals male associations in a solitary carnivore. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **67**, 1731–1743.
- Magle, S., Zhu, J. & Crooks, K.R. (2005). Behavioral responses to repeated human intrusion by black-tailed prairie dogs (*Cynomys ludovicianus*). *J. Mammal.* **86**, 524–530.
- Manning, R.E., Anderson, L.E. & Pettengill, P. (2017). *Managing outdoor recreation: case studies in the national parks*. CABI.
- Margules, C.R. & Pressey, R.L. (2000). Systematic conservation planning. *Nature* **405**, 243.
- Massolo, A. & Meriggi, A. (1998). Factors affecting habitat occupancy by wolves in northern Apennines (northern Italy): a model of habitat suitability. *Ecography (Cop.)*. **21**, 97–107.
- Mattson, D.J., Blanchard, B.M. & Knight, R.R. (1992). Yellowstone grizzly bear mortality, human habituation, and whitebark pine seed crops. *J. Wildl. Manage.* **56**, 432–442.
- Mazur, R.L. (2010). Does aversive conditioning reduce human-black bear conflict? *J. Wildl. Manage.* **74**, 48–54.
- McCullough, D.R. (1982). Behavior, bears, and humans. *Wildl. Soc. Bull.* **10**, 27–33.
- 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.
- McNay, M.E. (2002). Wolf-human interactions in Alaska and Canada: a review of the case history. *Wildl. Soc. Bull.* **30**, 831–843.
- Miller, S.G., Knight, R.L. & Miller, C.K. (1998). Influence of recreational trails on breeding bird communities. *Ecol. Appl.* **8**, 162–169.
- Monz, C., D’Antonio, A., Lawson, S., Barber, J. & Newman, P. (2016). The ecological implications of visitor transportation in parks and protected areas: Examples from research in US National Parks. *J. Transp. Geogr.* **51**, 27–35.
- Nisbet I.C.T. 2000. Disturbance, habituation, and management of waterbird colonies. *Waterbirds* **23**, 312–332.

- Northrup, J.M., Pitt, J., Muhly, T.B., Stenhouse, G.B., Musiani, M. & Boyce, M.S. (2012). Vehicle traffic shapes grizzly bear behaviour on a multiple-use landscape. *J. Appl. Ecol.* **49**, 1159–1167.
- Oleksy, R., Racey, P.A. & Jones, G. (2015). High-resolution GPS tracking reveals habitat selection and the potential for long-distance seed dispersal by Madagascan flying foxes *Pteropus rufus*. *Glob. Ecol. Conserv.* **3**, 678–692.
- Orr, S.K. & Humphreys, R.L. (2012). Mission rivalry: use and preservation conflicts in national parks policy. *Public Organ. Rev.* **12**, 85–98.
- Parc Canada. (2017). Parcs nationaux [WWW Document]. *Gouv. du Canada*. URL <https://www.pc.gc.ca/fr/pn-np/introduction>
- Penteriani, V., Delgado, M. del M., Pinchera, F., Naves, J., Fernández-Gil, A., Kojola, I., Härkönen, S., Norberg, H., Frank, J., Fedriani, J.M., Sahlén, V., Støen, O.-G., Swenson, J.E., Wabakken, P., Pellegrini, M., Herrero, S. & López-Bao, J.V. (2016). Human behaviour can trigger large carnivore attacks in developed countries. *Sci. Rep.* **6**, 20552.
- Phillips, G.E. & Alldredge, A.W. (2000). Reproductive success of elk following disturbance by humans during calving season. *J. Wildl. Manage.* **64**, 521–530.
- Polfus, J.L., Hebblewhite, M. & Heinemeyer, K. (2011). Identifying indirect habitat loss and avoidance of human infrastructure by northern mountain woodland caribou. *Biol. Conserv.* **144**, 2637–2646.
- Povilitis T. (2015). Preserving a natural wolf population in Yellowstone National Park, USA. *The George Wright Forum* **32**, 25-34.
- Raderschall, C.A., Magrath, R.D. & Hemmi, J.M. (2011). Habituation under natural conditions: model predators are distinguished by approach direction. *J. Exp. Biol.* **214**, 4209–4216.
- Rankin, C.H., Abrams, T., Barry, R.J., Bhatnagar, S., Clayton, D.F., Colombo, J., Coppola, G., Geyer, M.A., Glanzman, D.L. & Marsland, S. (2009). Habituation revisited: an updated and revised description of the behavioural characteristics of habituation. *Neurobiol. Learn. Mem.* **92**, 135–138.

- Rodríguez-Prieto, I., Martín, J. & Fernández-Juricic, E. (2010a). Habituation to low-risk predators improves body condition in lizards. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **64**, 1937–1945.
- Rodríguez-Prieto, I., Martín, J. & Fernández-Juricic, E. (2010b). Individual variation in behavioural plasticity: direct and indirect effects of boldness, exploration and sociability on habituation to predators in lizards. *Proc. R. Soc. London B Biol. Sci.* rspb20101194.
- 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. *Ecol. Soc.* **16**.
- Sawyer, H., Kauffman, M.J. & Nielson, R.M. (2009). Influence of well pad activity on winter habitat selection patterns of mule deer. *J. Wildl. Manage.* **73**, 1052–1061.
- Schirokauer, D.W. & Boyd, H.M. (1998). Bear-human conflict management in Denali National Park and Preserve, 1982-94. *Ursus* 395–403.
- Stankowich, T. (2008). Ungulate flight responses to human disturbance: A review and meta-analysis. *Biol. Conserv.* **141**, 2159–2173.
- Stankowich, T. & Blumstein, D.T. (2005). Fear in animals: a meta-analysis and review of risk assessment. *Proc. R. Soc. London B Biol. Sci.* **272**, 2627–2634.
- Strasser, E.H. & Heath, J.A. (2013). Reproductive failure of a human-tolerant species, the American kestrel, is associated with stress and human disturbance. *J. Appl. Ecol.* **50**, 912–919.
- Taylor, A.R. & Knight, R.L. (2003). Wildlife responses to recreation and associated visitor perceptions. *Ecol. Appl.* **13**, 951–963.
- Tennier, H. (2008). *Lignes directrices pour la prévention et la gestion des loups familiers au parc national du Mont-Tremblant*. Parc Natl. du Mont-Tremblant. Lac Supérieur.
- Tennier, H. (2009). Le problème des loups familiers au parc national du Mont-Tremblant. *Le Nat. Can.* **133**.
- Theuerkauf, J., Jędrzejewski, W., Schmidt, K. & Gula, R. (2003a). Spatiotemporal segregation of wolves from humans in the Białowieża Forest (Poland). *J. Wildl. Manage.* **67**, 706–716.

- Thompson, B. (2015). Recreational trails reduce the density of ground-dwelling birds in protected areas. *Environ. Manage.* **55**, 1181–1190.
- Treves, A. & Karanth, K.U. (2003). Human-carnivore conflict and perspectives on carnivore management worldwide. *Conserv. Biol.* **17**, 1491–1499.
- Walker, B.G., Dee Boersma, P. & Wingfield, J.C. (2006). Habituation of adult Magellanic penguins to human visitation as expressed through behavior and corticosterone secretion. *Conserv. Biol.* **20**, 146–154.
- Wam, H.K., Eldegard, K. & Hjeljord, O. (2012). From overlooking to concealed: predator avoidance in an apex carnivore. *Eur. J. Wildl. Res.* **58**, 1001–1003.
- Wam, H.K., Eldegard, K. & Hjeljord, O. (2014). Minor habituation to repeated experimental approaches in Scandinavian wolves. *Eur. J. Wildl. Res.* **60**, 839–842.
- Wandeler, P., Funk, S.M., Largiader, C.R., Gloor, S. & Breitenmoser, U. (2003). The city-fox phenomenon: genetic consequences of a recent colonization of urban habitat. *Mol. Ecol.* **12**, 647–656.
- Wasser, S.K., Keim, J.L., Taper, M.L. & Lele, S.R. (2011). The influences of wolf predation, habitat loss, and human activity on caribou and moose in the Alberta oil sands. *Front. Ecol. Environ.* **9**, 546–551.
- White, D.J., Kendall, K.C. & Picton, H.D. (1999). Potential energetic effects of mountain climbers on foraging grizzly bears. *Wildl. Soc. Bull.* **27**, 146–151.
- White, L.A. & Gehrt, S.D. (2009). Coyote attacks on humans in the United States and Canada. *Hum. Dimens. Wildl.* **14**, 419–432.
- White, L.A. & DeLaup, A.C. (2012). A new technique in coyote conflict management: changing coyote behavior through hazing in Denver, Colorado. Proceeding of the 14th WDM Conference.
- Whittaker, D. & Knight, R.L. (1998). Understanding wildlife responses to humans. *Wildl. Soc. Bull.* **26**, 312–317.
- Whittington, J., St. Clair, C.C. & Mercer, G. (2004). Path tortuosity and the permeability of roads and trails to wolf movement. *Ecol. Soc.* **9**.

- 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. *J. Appl. Ecol.* **48**, 1535–1542.
- 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.
- Williamson, E.A. & Feistner, A.T.C. (2003). Habituating primates: processes, techniques, variables and ethics. *F. Lab. methods Primatol. A Pract. Guid.* 25–39.
- Wolf, I.D., Hagenloh, G. & Croft, D.B. (2013). Vegetation moderates impacts of tourism usage on bird communities along roads and hiking trails. *J. Environ. Manage.* **129**, 224–234.
- Worcester, R.E. & Boelens, R. (2007). The co-existing with coyotes program in Vancouver, B.C. Wildlife Damage Management Conferences – Proceedings. 79.

