

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

**Sélection des milieux ouverts par le caribou forestier de
Charlevoix, Québec:
Compromis entre risque de prédation et ressources alimentaires**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en Gestion de la faune et de ses habitats
en vue de l'obtention du grade de M. Sc. maître ès sciences

PAR

© **Jo-Annie Charbonneau**

Avril 2011

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

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

Composition du jury :

**Dr Martin-Hugues Saint-Laurent, président du jury, Université du Québec à
Rimouski**

Dr Jean-Pierre Ouellet, directeur de recherche, université du Québec à Rimouski

**Dr Christian Dussault, codirecteur de recherche, Ministère des Ressources naturelles
et de la Faune du Québec**

Dr Mathieu Côté, examinateur externe, Parc National Forillon

Dépôt initial le 16 novembre 2010

Dépôt final le 8 avril 2011

À Sol Liam, mon fils, petit ange

REMERCIEMENTS

Depuis mon entrée au baccalauréat en biologie à Rimouski à l'hiver 2004, mon objectif était d'en arriver à monter un projet de recherche et à le mener à terme de façon indépendante en travaillant sur une problématique impliquant la faune et l'*Homo sapiens*. Au terme de cette folle aventure, je veux commencer par remercier mon directeur de recherche, le grand Dr Jean-Pierre Ouellet, celui qui m'a donné le goût et la chance de travailler sur ce grand ongulé à l'allure à la fois majestueuse et malhabile qu'est le caribou. Merci à toi, cher Jean-Pierre. Merci de m'avoir donné ma chance. Merci d'avoir cru en moi. Merci d'être cet homme au grand cœur et à l'habileté magique d'un grand pacificateur qui réussit toujours à unir les gens et les divergences d'opinions dans le plus grand respect de chacun (incluant les étudiantes obstinées, rebelles et parfois trop intenses dans mon genre). Merci pour ta considération, ces quelques fois où tu as su me faire entendre raison sans me faire douter de moi. En deuxième lieu, je veux remercier chaleureusement mon co-directeur, Christian Dussault. Cher cher Christian, je ne peux m'empêcher de sourire en repensant à la fois où je t'ai rencontré pour la première fois. Depuis, j'ai appris à connaître un grand scientifique, un chercheur plein de génie, un homme dévoué et à l'écoute. Merci Christian du support professionnel et inconditionnel que tu m'as donné tout au long de cette aventure. Un jour tu m'as dit très humblement que je devais apprendre à te faire confiance... Cela a pris du temps à mon esprit obstiné à s'ouvrir, mais aujourd'hui, j'ai une reconnaissance entière et profonde de la qualité de l'homme et du chercheur que tu es. Merci Christian d'avoir enduré l'étudiante difficile que j'ai pu être par moments. Merci d'avoir reconnu mes forces autant que ma sensibilité, merci de croire en moi.

Mener à terme une maîtrise en recherche est un processus long où l'on connaît des hauts et des bas. La qualité des amis-collègues avec lesquels j'ai vécu cette aventure m'a permis d'y

vivre des moments inoubliables. Ma chère Caroune, c'est avec toi que toute cette folie de caribou a commencé en 2005, en route pour un été particulièrement intense dans la forêt boréale du camp Sablon. Cela fait aujourd'hui cinq ans ma belle clownette d'amour que j'ai trouvé en toi une grande sœur, une complice. Nos folies d'autrefois se sont transformées en souvenirs, mais dans mon cœur tu as ta place pour toujours. Ma chère Véroune, toi et moi on a tout fait ensemble, côte à côte, en parallèle. Toi qui es l'organisation, la douceur et la sagesse incontestées, ma belle Véroune, je t'ai toujours tellement admirée ! Je crois que c'est notamment grâce à la complémentarité de nos deux personnalités que j'ai passé à travers cette aventure folle de maîtrise et de caribou. Tes belles qualités brillaient sur moi et de te savoir toujours là me rendait meilleure je crois. Merci ma chère Véroune d'avoir toujours été là avec moi et pour moi, en amie. Ma chère Ge, toi et ta belle personnalité équilibrée m'avez beaucoup inspirée ! Merci pour ces nombreuses et longues discussions sur le caribou, la recherche, la bio...et aussi sur la vie, la famille, la culture de la terre et autres babioles qui rendent la vie si merveilleuse. Ma chère amie Elise, tu as été ma révélation de l'année au moment où tu es entrée à l'UQAR. Je t'adore. Merci pour tous ces breuvages chauds pris sur notre passerelle suspendue au dessus des érables de la cour intérieure, merci d'avoir partagé tes longueurs d'ondes avec moi, merci d'être mon amie femme. Cher Martin, pour moi, tu as d'abord été un ami, puis un professeur, puis un *partner* de terrain, puis un membre de mon jury, bref, tu as profondément marqué mon passage à l'UQAR. De tous les professeurs que j'ai eus, tu as été le plus important, celui qui m'a appris la démarche et la rigueur scientifique. Ta passion pour ce que tu fais est contagieuse, tu m'as donné le goût d'aller toujours plus loin, tu m'as beaucoup inspirée, un gros merci, *Dude* ! Je ne pourrais non plus quitter l'UQAR sans remercier le célèbre Alain Caron, l'homme aux ressources infinies. Tu dois être l'homme le plus remercié de l'université, mais encore une fois dans mon cas, tu mérites toute cette reconnaissance. Merci Alain pour ton support en analyses spatiales et statistiques. Éternel pince-sans-rire, je te remercie, cher Alain, pour l'ensemble de ton œuvre. Par ailleurs, je tiens également à souligner l'homme sympathique et intègre que tu es. J'ai eu un plaisir énorme à discuter

avec toi des imperfections du système dans lequel nous vivons. Merci pour ton sens de la justice et ta complicité.

Parmi les autres amis-collègues qui m'ont endurée et avec lesquels j'ai eu un immense plaisir à travailler, je remercie Frank Lamothe, Philippe Chamberland et Julie Leblanc (dite *Julinette*), trois têtes de cochon comme la mienne, trois trippeux, trois chums de terrain avec lesquels il faisait bon être dans le bois à mesurer des tiges de BOP ! Un gros merci énorme très spécial à Rolland Lemieux pis sa gang de p'tits gars qui m'ont donné des amis merveilleux et m'ont fait vivre des expériences folles en m'accueillant *Aux fourches* les bras ouverts année après année ! Merci Ti-Marc, merci Mathieu, merci Nico, merci Marc, je vous adore ! Mon cher Rolland, merci pour ton expérience abracadabrante avec la faune, merci pour ta passion du contact avec la nature, merci pour ces expériences merveilleuses partagées et merci pour la complicité spéciale qu'on avait toi et moi.

En dernier lieu, j'aimerais remercier mon homme, l'amour de ma vie, Guillaume et mon petit ange, Sol. Merci Coco de m'endurer, de m'aimer et de m'inspirer depuis toutes ces années. Merci mon bébé de veiller sur moi et de m'avoir donné la force m'ayant permis de me rendre jusqu'au bout de ce projet.

Finalement, je tiens à remercier l'Université du Québec à Rimouski, le ministère des Ressources naturelles et de la Faune et le ministère des Transports du Québec, ainsi que la Fondation héritage faune de la Fédération québécoise des chasseurs et pêcheurs du Québec pour leur support financier au projet sans lequel celui-ci n'aurait pu être possible.

AVANT-PROPOS

Le présent mémoire de maîtrise est présenté sous la forme d'article scientifique. Il comporte une introduction générale et une conclusion générale de même qu'un article scientifique rédigé en anglais et intitulé « *Selection of open-habitats by forest-dwelling caribou in Charlevoix, Québec : trade-off between predation risk and foraging resources* ». Celui-ci sera soumis pour publication à la revue *Journal of Wildlife Management*. Il est co-signé par Christian Dussault et Jean-Pierre Ouellet, lesquels ont fourni l'idée originale et agi en tant que superviseurs au cours de toutes les étapes du projet. L'essentiel du travail relatif à celui-ci, soit la rédaction du devis de recherche et des protocoles, la cueillette et la manipulation des données, les analyses statistiques ainsi que la rédaction de l'article, a été réalisé par l'étudiante, Jo-Annie Charbonneau.

L'introduction présente une revue de littérature sur l'utilisation des milieux ouverts par le caribou ainsi que sur l'utilité du projet de recherche dont l'objectif était d'étudier la relation entre le caribou forestier et les milieux ouverts dans la région de Charlevoix au Québec. En réalisant des analyses de sélection d'habitat à trois échelles spatiales différentes et en considérant les variations saisonnières et l'effet de la présence du faon sur le comportement des femelles suivies, nous avons pu mettre en lumière le compromis entre le risque de prédation et la disponibilité des ressources alimentaires qui régit l'utilisation des milieux ouverts par le caribou en forêt aménagée. Les résultats de ce projet de recherche fournissent des éléments de réponse importants dans la compréhension générale de l'utilisation de l'habitat de cette espèce à statut précaire dans un paysage anthropisé.

RÉSUMÉ

Les milieux ouverts constituent des habitats contrastés qui peuvent aussi bien présenter des coûts que des bénéfices pour les ongulés boréaux qui les utilisent. D'une part, certains milieux ouverts productifs peuvent supporter d'importantes biomasses de ressources alimentaires, mais fournir peu de couvert de protection contre les prédateurs. D'autre part, l'ouverture du couvert peut permettre à une proie de détecter plus facilement les menaces potentielles. Dans la mesure où l'ouverture du paysage forestier boréal est aujourd'hui régie par les activités anthropiques (e.g. coupes forestières, contrôle des incendies, reforestation des sites improductifs), nous avons voulu étudier la relation entre le caribou forestier et les milieux ouverts. Pour ce faire, vingt femelles ont été suivies par télémétrie GPS entre 2004 et 2007 dans la région de la Réserve faunique des Laurentides au Québec, Canada. Afin de mettre en lumière l'influence des facteurs limitants sur la sélection d'habitat et le compromis potentiellement fait par le caribou en forêt boréale aménagée, nous avons testé l'effet de la période annuelle (saison) et celui de la présence du faon (statut maternel) sur les patrons de sélection des milieux ouverts. Des analyses de sélection d'habitat réalisées à trois échelles spatiales ont permis d'identifier des variations dans la sélection des milieux ouverts entre les saisons et entre les individus.

Dans Charlevoix, le caribou se situe à la limite sud de son aire de répartition en Amérique du Nord. Dans un tel environnement fortement modifié par les activités humaines, le caribou forestier a sélectionné les milieux ouverts à plusieurs échelles spatiales et à différentes périodes de l'année, un comportement plutôt inusité pour cet écotype. Tous les individus suivis ont montré une sélection pour les milieux ouverts aux trois échelles spatiales considérées. À l'échelle du paysage, les domaines vitaux annuels des caribous étaient situés dans des secteurs hétérogènes où l'abondance relative des pessières ouvertes à lichen, des brûlis et des coupes forestières récentes était particulièrement élevée par rapport à l'aire d'étude. À l'échelle du domaine vital, les patrons de sélection des femelles non suitées (sans faon) semblaient plus orientés vers la diversité et la quantité des ressources alimentaires que ceux des femelles suitées qui sélectionnaient plutôt les habitats les plus ouverts. Ces différences ont été observées pendant la mise bas, l'été, le rut et l'hiver. À fine échelle, les sites utilisés par l'ensemble des individus présentaient un couvert latéral plus faible et étaient généralement situés plus près d'un peuplement forestier que les sites aléatoires. Par ailleurs, alors que les femelles suitées n'ont sélectionné que le lichen en hiver et les graminées durant la mise bas, *i.e.* les périodes critiques où les ressources alimentaires sont plus limitantes, les femelles non suitées ont sélectionné des ressources alimentaires variées tout au long de l'année. Les variations saisonnières observées entre les patrons de sélection des milieux ouverts des

femelles suitées et non suitées suggèrent que l'utilisation des milieux ouverts par le caribou correspondrait à un compromis entre le risque de prédation et la disponibilité des ressources alimentaires. Cependant, le risque de prédation semble être le principal facteur limitant régissant les patrons de sélection observés. À grande échelle, le caribou sélectionne ainsi des habitats qui sont moins susceptibles d'être utilisés par l'orignal et son prédateur, le loup, alors qu'à fine échelle il sélectionne des caractéristiques d'habitat favorisant la détection visuelle des menaces potentielles et la probabilité de fuite. Lorsque le risque de prédation est plus élevé, *i.e.* en présence d'un faon, la sélection pour les milieux riches en ressources alimentaires diminue. Nous croyons que ce comportement inusité de sélection des milieux ouverts constitue une adaptation comportementale du caribou forestier de Charlevoix à un milieu fortement modifié par les coupes forestières.

Mots clés : caribou forestier, compromis, milieux ouverts, patrons saisonniers, paysage forestier aménagé, *Rangifer tarandus caribou*, ressources alimentaires, risque de prédation, sélection d'habitat, statut maternel.

ABSTRACT

The use of open habitats (i.e., an environment with few or no canopy and/or ground cover) by ungulate species inhabiting the boreal forest may result in both costs and benefits. While open habitats often provide relatively good foraging opportunities, these areas may offer fewer hiding places to shelter from predators. Alternatively, some highly-opened habitats could allow a prey to detect an approaching predator more easily or facilitate escape behaviour. The dynamics of open habitats is now mostly driven by anthropogenic activities (e.g., forest management, fire control, reforestation of unproductive stands). We therefore investigated the relationship between forest-dwelling caribou and open habitats. We followed twenty females using GPS telemetry collars between 2004 and 2007 in the Laurentides Wildlife Reserve, Québec, Canada. We tested the impact of the annual period (season) and of calf presence (maternal status) on the selection patterns of open habitats by females, in order to highlight the influence of limiting factors on habitat selection and the possible trade-off made by caribou in a highly-managed boreal forest. Habitat selection analyses was conducted at three spatial scales and allowed us to identify inter-seasonal and inter-individual variations in the selection of open habitats.

In our study area, which is located at the southern limit of caribou range in North America and is deeply impacted by human activities, we found forest-dwelling caribou selected open habitats at multiple scales and during all seasons which is an unexpected behaviour for this ecotype. At the landscape scale, annual home ranges were located in heterogeneous landscapes with relatively high proportions of open lichen woodlands, burnt areas and recent clear-cuts. At the home-range scale, selection patterns of solitary females appeared more oriented toward foraging resources than those of females with a calf, which mostly selected for highly-opened habitats. These differences were observed during calving, summer, rut and winter. At fine scale, all individuals selected for sites with lower lateral cover that were located near a forest stand edge compared to random locations. However, while females with calves only selected for lichen in winter and grasses during calving, i.e., critical periods when food resources were likely more limiting, solitary females selected for various food resources all year long. The seasonal differences between selection patterns of females with and without calves suggest that the use of open habitats could correspond to a trade-off between predation risk and food abundance. Predation risk, however, seemed to be the most important limiting factor driving the observed selection patterns. At larger scale, caribou selected open habitats that were less likely to be used by moose and its predator, the wolf, and at finer scale they selected habitat features that likely favoured visual detection of potential threats. When predation risk is higher, i.e., in the

presence of a calf, selection of foraging resources appeared to decrease. We believe that the unusual selection of open habitats by caribou in Charlevoix could be a behavioural adaptation in a landscape highly impacted by forestry practices.

Keywords : foraging resources, forest-dwelling caribou, habitat selection, open habitats, predation risk, managed landscape, maternal status, *Rangifer tarandus caribou*, seasonal pattern, trade-off.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	IX
RÉSUMÉ	XV
ABSTRACT.....	XVII
TABLE DES MATIÈRES.....	XIX
LISTE DES TABLEAUX.....	XXI
LISTE DES FIGURES	XXIII
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
CHAPITRE I SÉLECTION DES MILIEUX OUVERTS PAR LE CARIBOU FORESTIER DE CHARLEVOIX, QUÉBEC : COMPROMIS ENTRE RISQUE DE PRÉDATION ET RESSOURCES ALIMENTAIRES	11
RÉSUMÉ	11
SELECTION OF OPEN HABITATS BY FOREST-DWELLING CARIBOU IN CHARLEVOIX, QUEBEC: TRADE-OFF BETWEEN PREDATION RISK AND FORAGING RESOURCES	13
CHAPITRE II CONCLUSION GÉNÉRALE.....	55
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	65

LISTE DES TABLEAUX

Table 1. Mean characteristics (SE) of open habitats available to caribou (<i>Rangifer tarandus</i>) in Charlevoix, Québec, Canada, based on field surveys (n = 15 sample plots per habitat type).....	35
Table 2. Number of caribou (<i>Rangifer tarandus</i>) females accompanied by a calf or solitary, total number of locations and proportion of locations recorded in open habitats by year and season, as determined by GPS telemetry between 2004 and 2007 in Charlevoix, Québec, Canada.....	37
Table 3. Results of the resource selection functions used to assess habitat features seasonally selected by <i>females with a calf</i> and <i>solitary females</i> caribou (<i>Rangifer tarandus</i>), when using open habitats between 2004 and 2007 in Charlevoix, Québec, Canada. Odds-ratios are shown with their 90% confidence intervals. Bold characters indicate significant selection ($p < 0.1$).....	39

LISTE DES FIGURES

- Figure 1.** Map of the study area defined as the 100% MCP encompassing all caribou locations collected between 2004 and 2007 in Charlevoix, Québec, Canada.....41
- Figure 2.** Habitat selection by caribou at the landscape scale ($n = 47$) determined by comparing proportions of each habitat type in individuals' home range to their availability in the study area, Charlevoix, Québec, Canada, 2004 to 2007. We used an asterisk to indicate significant selection or avoidance ($p < 0.1$). Habitat types are: C<5 = <5 years-old clear-cuts; C6-10 = 6-10 years-old clear-cuts; C11-20 = 11-20 years-old clear-cuts; BURN = Burnt areas; OPW = Open lichen woodlands; PEAT = Peatlands; PWL = Powerlines; FOR = Forested stands; OTH = Other open areas.....43
- Figure 3.** Habitat selection of caribou (*Rangifer tarandus*) at the home-range scale determined by comparing the proportion of locations in each habitat type to their proportion available in individuals' home range, Charlevoix, Québec, Canada, 2004 to 2007. Blacks and grey bars respectively represent *females with a calf* and *solitary females*. We used an asterisk to indicate significant selection or avoidance ($p < 0.1$).....45

INTRODUCTION GÉNÉRALE

L'ouverture du paysage forestier boréal

En milieu forestier boréal, la dynamique inhérente à l'ouverture naturelle des peuplements et des paysages est régie par les feux, les épidémies d'insectes et les chablis (Attiwill, 1994). En modifiant la nature de la canopée, la hauteur et la composition des différentes strates végétales ainsi que la densité de tiges et la surface terrière associée, ces perturbations génèrent l'ouverture du couvert forestier (Attiwill, 1994). Leurs effets sur les caractéristiques structurales des peuplements dépendent de la sévérité, de l'intensité et de la superficie touchée par la perturbation, mais également de la nature de celle-ci. Par ailleurs, quelque soit le type de perturbation, celle-ci confère à la superficie touchée de nouveaux attributs forestiers auxquels s'associe une communauté faunique particulière qui évolue au fil de la succession végétale (Crête et al., 1995; Gentry et Vierling, 2007).

Il semble qu'aujourd'hui, l'équilibre de cette dynamique naturelle soit modifié par l'aménagement forestier, et ce, autant du point de vue végétal que du point de vue faunique (Burton et al., 1999). Plusieurs travaux ont montré d'importants changements de qualité (Sendak et al., 2003; Kenefic et al., 2005), de composition (De Grandpre et al., 2000; Archambault et al., 2006; Boucher et al., 2006) et de structure (Belle-Isle et Kneeshaw, 2007) chez les peuplements touchés par la coupe forestière. À grande échelle, plusieurs auteurs se sont penchés sur l'ouverture des paysages forestiers aménagés due au système d'agglomération des coupes et aux types de coupe usuels sans rétention (CT; CPRS) (Franklin et Forman, 1987). D'un point de vue faunique, l'ensemble des mesures préconisées par ce type d'aménagement forestier tend à modifier le ratio d'habitat fermé et/ou mature disponible par rapport à l'habitat ouvert et/ou jeune. Au Québec, notamment,

les conséquences de ces modifications à petite et moyenne échelle sur les communautés fauniques ont fait l'objet de diverses études (Potvin et Bertrand, 2004; St-Laurent et al., 2007; St-Laurent et al., 2009).

Impact de l'ouverture du couvert forestier sur la dynamique de la grande faune boréale

Dépendamment de sa sélection de l'habitat (espèce d'intérieur, espèce de bordure), de son mode d'utilisation des ressources (généraliste, spécialiste) ou encore de sa position dans la chaîne trophique (proie, prédateur), une espèce peut répondre différemment aux modifications de son habitat (Andren, 1994). De toutes les espèces de grands mammifères en forêt boréale, le caribou forestier (*Rangifer tarandus caribou*) serait le plus affecté par l'ouverture anthropique du paysage forestier. Cela est notamment dû au fait que son habitat préférentiel correspond au type de milieu principalement recherché par l'industrie forestière, i.e. les peuplements résineux matures. De nombreux auteurs ont étudié l'effet des activités forestières sur l'utilisation de l'espace et la dynamique des populations de caribou (Courtois et al., 2007; Brown et al., 2007; Schaefer et Mahoney, 2007). Il a notamment été démontré que le caribou évitait généralement les milieux perturbés et qu'il avait tendance à y occuper des domaines vitaux plus grands auxquels il était moins fidèle (Courtois et al., 2007; Faille et al., 2010). Il semble également qu'en milieux fragmentés par l'ouverture du paysage, la survie des adultes et la densité des populations soient diminuées (Courtois, 2003a; Wittmer et al., 2007)

Or, qu'elles soient d'ordre numérique (abondance), démographique (reproduction, survie) ou comportementale (déplacements, sélection d'habitat), les réponses d'une espèce aux perturbations dans son habitat sont susceptibles de modifier ses interactions avec d'autres espèces. Ainsi, il peut arriver qu'une modification telle l'ouverture de l'habitat forestier puisse affecter certains processus écologiques à grande échelle comme, par exemple, les relations prédateurs-proies. En forêt boréale, par exemple, l'ouverture du

paysage serait responsable d'une modification des relations entre le caribou et ses prédateurs. Le rajeunissement de la forêt crée une cascade d'événements impliquant l'orignal (*Alces alces*), le loup gris (*Canis lupus*) et le caribou (Seip, 1992; Cumming et al., 1996; Rettie et Messier, 1998). Qu'elle soit due à l'aménagement forestier ou à la construction de structures linéaires (routes, lignes de transport d'énergie et pipelines), l'ouverture anthropique du milieu forestier implique le rajeunissement de la forêt et l'augmentation des habitats de bordure au détriment des habitats d'intérieur. À moyen terme, il a été démontré que ces paysages perturbés favorisaient l'orignal (Schwartz et Franzmann, 1991; Rempel et al., 1997). Celui-ci supporterait alors de plus grandes populations de loup qui induiraient ainsi une plus grande pression de prédation sur le caribou (Cumming, 1992; Seip, 1992). De plus, il est reconnu que l'ours noir (*Ursus americanus*), un prédateur potentiel des faons de cervidés, prospère dans les milieux ouverts (Brodeur et al., 2008). L'ouverture du paysage forestier boréal pourrait ainsi défavoriser le caribou forestier dont la situation est précaire à l'échelle de son aire de répartition (espèce *menacée* au Canada : COSEPAC, 2002; espèce *vulnérable* au Québec : MRNF, 2008).

La prédation est généralement reconnue comme le facteur limitant le plus important pour le caribou forestier. Il a par conséquent été proposé que le caribou utiliserait l'habitat de façon à minimiser le risque de prédation (Bergerud et Ballard, 1988; Seip, 1992; Stuart-Smith et al., 1997). Plusieurs comportements comme la dispersion printanière et l'isolement intraspécifique en période de mise bas correspondraient à des stratégies d'atténuation du risque de prédation (Ouellet et al., 1996; Rettie et Messier, 1998). En considérant le phénomène de « compétition apparente » entre les deux ongulés, l'hypothèse de la ségrégation spatiale du caribou par rapport à l'orignal pour minimiser les probabilités de rencontre avec leur prédateur commun apparaît comme un élément clé de la compréhension de la sélection de l'habitat et de l'utilisation de l'espace chez le caribou (Rettie et Messier, 1998, 2000; James et al., 2004).

Le caribou forestier et les milieux ouverts

Dans le contexte forestier actuel et considérant le statut précaire du caribou forestier, il est essentiel de s'intéresser à l'utilisation de l'espace par le caribou en forêt aménagée. L'importance des peuplements forestiers résineux matures et surannés pour le caribou est, à ce jour, bien documentée en période hivernale (Fuller et Keith, 1981; Terry et al., 2000; Johnson et al., 2004). Par contre, les connaissances sur l'importance des milieux ouverts sont relativement limitées, ce qui est particulièrement problématique considérant la croissance rapide de l'importance relative de ces milieux dans l'aire de répartition du caribou forestier. Dans les études antérieures, ces milieux ont souvent été inclus dans une catégorie plus générale où il devenait impossible d'en évaluer l'importance réelle. Par ailleurs, en territoires aménagés, les travaux qui font état de la relation entre le caribou et les milieux ouverts suggèrent une utilisation variable selon les populations (Debellefeuille, 2001).

L'ouverture de l'habitat s'observe à deux échelles spatiales, soit celle du peuplement et celle du paysage. À l'échelle du peuplement, on distingue les milieux ouverts correspondant à des associations végétales ou types forestiers particuliers (e.g. les tourbières); et les peuplements perturbés d'origine naturelle (e.g. les chablis) ou anthropique (e.g. les coupes forestières). À l'échelle du paysage, l'ouverture du couvert forestier se traduit plutôt par la proportion et la distribution des différentes parcelles d'habitat ouvert sur un territoire donné créant ainsi des patrons plus ou moins hétérogènes à grande échelle. Dans le cas du caribou, cette échelle apparaît particulièrement importante puisque son domaine vital chevauche une multitude de types forestiers et que ses patrons de déplacements et d'utilisation de l'espace sont directement associés à l'hétérogénéité du paysage comme c'est le cas pour d'autres grands ongulés (Morales et al., 2005; Courtois et al., 2007).

Les milieux ouverts : terrains forestiers improductifs

En milieu forestier aménagé, les « terrains forestiers improductifs » sont caractérisés par un rendement inférieur à 30 mètres cubes par hectare (OIFQ, 2008). Ils sont catégorisés selon le drainage de leur sol. Les « dénudés secs » sont des milieux très bien drainés. Il s'agit en fait d'une sous-catégorie de pessières noires matures dont la densité du couvert arborescent est inférieur à 25% (OIFQ, 2008). Leur importance en termes d'habitat d'hiver du caribou est maintenant bien documentée à l'échelle canadienne, en raison des biomasses élevées de lichens terricoles et arboricoles (ressource alimentaire) qui y sont associées (Rettie et al., 1997; Gustine et al., 2006a).

À l'opposé, l'appellation « dénudés humides » comprend tous les milieux forestiers mal drainés, qu'il s'agisse d'aulnaies, de tourbières ou de marécages. L'utilisation de ces milieux par le caribou est généralement limitée aux différents types de tourbières, les minérothropes (*fens*) et les ombrothropes (*bogs*), plus ou moins boisées. Il s'agirait d'un type d'habitat fréquenté notamment en période de rut puisqu'il constitue de grandes étendues dégagées recherchées par les individus en quête d'un partenaire sexuel (Rettie et Messier, 1998). Dans l'ouest canadien, diverses études ont également interprété l'utilisation des dénudés humides boisés par le caribou comme un moyen d'augmenter le temps de recherche des prédateurs durant le printemps et l'été, périodes incluant la mise bas et l'élevage des jeunes (Stuart-Smith et al., 1997; Rettie et Messier, 1998). Dans le nord de l'Alberta, le caribou forestier vit en très faible densité presque exclusivement dans de grands complexes de tourbières. Plusieurs études ont montré une forte sélection pour les tourbières et un évitement des peuplements mieux drainés, préférés par l'orignal (Bradshaw et al., 1995; Rettie et Messier, 2000; James et al., 2004). Ce comportement pourrait permettre l'évitement des prédateurs puisqu'il se traduit en un taux de survie supérieur (McCloughlin et al., 2005).

Les milieux ouverts : perturbations naturelles et anthropiques récentes

Qu'il s'agisse de perturbations naturelles (feux, épidémies d'insectes, chablis) ou anthropiques (coupes, routes, lignes de transport électrique), toutes les perturbations créent des ouvertures, modifient le stade de succession végétale et relancent les processus de régénération forestière. À court terme, il semble que le comportement du caribou vis-à-vis les parterres incendiés et les parterres de coupe (les deux types de perturbations les plus importants en milieu forestier boréal aménagé) soit comparable : le caribou délaisserait ces territoires à cause de la destruction *in situ* du tapis lichénique (Joly et al., 2003; Rupp et al., 2006; Dalerum et al., 2007). Toutefois, il est possible que cette interprétation soit incomplète puisque plusieurs travaux portant sur l'effet des perturbations sur l'utilisation de l'espace par le caribou se sont concentrés sur les comportements durant l'hiver (Joly et al., 2003). À moyen terme, les jeunes peuplements issus des perturbations constituent généralement des milieux productifs où la disponibilité des ressources alimentaires est accrue, notamment à la fin de l'hiver et au printemps, à cause de la disponibilité hâtive des plantes vasculaires et, à l'été, à cause de l'établissement rapide des arbustes feuillus et de diverses plantes herbacées consommées par le caribou. Or, il semble que le caribou tende généralement à éviter ces peuplements productifs. Ce comportement serait, encore une fois, attribuable à l'augmentation de leur fréquentation par l'orignal à cause de la régénération qui s'établit (15-40 ans selon Schwartz et Franzmann, 1991; Rettie et Messier, 2000; Vors et al., 2007).

Contrairement aux perturbations naturelles pour lesquelles les relations avec la faune sont plus rarement étudiées en raison de leur plus faible fréquence et surtout des plus petites superficies touchées en général, les perturbations anthropiques ont fait l'objet de nombreuses études. Plusieurs travaux se sont notamment intéressés aux effets de la construction de structures linéaires comme les routes, les lignes de transport d'énergie et les pipelines sur le caribou. Au Canada et en Norvège, plusieurs études ont montré un effet de barrière partiel de ces structures sur les déplacements et l'utilisation de l'espace par

Rangifer (Vistnes et Nellemann, 2001; Dyer et al., 2002; Mahoney et Schaefer, 2002; Vistnes et al., 2004). En Norvège, les routes, les lignes de transport d'énergie et autres infrastructures ont fragmenté l'habitat du renne (*Rangifer tarandus tarandus*) au point de créer quelque vingt-cinq sous-groupes d'individus entre lesquels les échanges sont aujourd'hui rares voir nuls (Nellemann et al., 2001). Dans un autre ordre d'idée, il semble que, dépendamment du danger associé, certaines de ces structures linéaires soient utilisées par les prédateurs comme le loup gris (Thurber et al., 1994). En Alberta, James et Stuart-Smith (2000) ont notamment montré que le caribou évitait généralement les structures linéaires alors que le loup tendait à les utiliser et qu'effectivement les sites de mortalité de caribou par le loup étaient situés à proximité de ces structures.

Utilisation de l'espace et de l'habitat

D'une manière générale, les individus devraient utiliser l'espace et l'habitat leur permettant de combler l'ensemble de leurs besoins vitaux. Selon certains auteurs, la grande variabilité observée à l'échelle canadienne quant à l'utilisation de l'espace par le caribou en territoire aménagé pourrait traduire une sélection d'habitat à différentes échelles spatiales et temporelles (Ferguson et Elkie, 2005). Selon la théorie de la hiérarchie des facteurs limitants associés aux échelles de sélection de l'habitat de Rettie et Messier (2000), la sélection d'habitat d'un individu devrait viser à réduire l'impact du facteur limitant le plus important à l'échelle spatiale et/ou temporelle la plus grande. Ce patron de sélection devrait être observé aux échelles plus fines, jusqu'à ce qu'un autre facteur limitant devienne plus important à une échelle donnée. À partir de cette échelle, le patron de sélection devrait favoriser les habitats permettant d'éviter le second facteur limitant en importance ou à combler un besoin vital différent. Il apparaît donc essentiel d'étudier la sélection de l'habitat à plusieurs échelles spatiales pour mieux comprendre les mécanismes de sélection (Hins et al., 2009 ; Briand et al., 2009). De plus, l'ordre de priorité des besoins vitaux étant susceptible de varier au courant de l'année, il apparaît important d'étudier l'utilisation de

l'habitat en considérant les différentes périodes biologiques de l'espèce au cours d'une année.

Le caribou de Charlevoix et les milieux ouverts

Les derniers travaux portant sur la population de caribou de Charlevoix, réintroduite au début des années 1970, ont noté une tendance à la sélection de certains milieux ouverts, notamment les sites récemment perturbés (Sebbane et al., 2002; Lefort et al., 2006). Le comportement du caribou de Charlevoix par rapport aux milieux ouverts a donc récemment soulevé des questionnements chez les scientifiques et les gestionnaires fauniques désireux de maintenir l'espèce dans la région. Étant donné la situation précaire et isolée de cette population, son maintien constitue un objectif de conservation spécifique au sein du plan québécois de rétablissement du caribou forestier 2005-2012 (MRNF, 2008).

La gestion des milieux ouverts : implications

Les caractéristiques biologiques et la distribution spatiale des milieux ouverts en forêt boréale sont aujourd'hui régies par les activités anthropiques et les décisions de gestion qui s'y rapportent. D'une part, les milieux ouverts issus de *perturbations anthropiques*, à savoir les coupes forestières, le réseau de chemins forestiers et grands axes routiers ainsi que les grandes lignes de transport d'énergie, occupent de plus en plus d'espace au sein des matrices forestières. D'autre part, l'intégrité écologique de certains milieux ouverts considérés par l'industrie comme des *terres forestières improductives* pourrait être modifiée pour des fins de remise en production des sites.

La compréhension des mécanismes de sélection qui sous-tendent l'utilisation des milieux ouverts par le caribou devrait nous permettre d'évaluer leur importance relative

pour le caribou, ce qui est pertinent du point de vue de la gestion puisque ceux-ci sont régis par les activités anthropiques. Les résultats de ce travail pourraient témoigner des effets directs et indirects d'un développement anthropique intense et de la gestion actuelle de l'ouverture du milieu sur le comportement d'une population de caribou en situation précaire, et qui n'a pas la possibilité de se déplacer vers le nord ou un autre milieu refuge. L'importance des milieux ouverts pour le caribou de Charlevoix pourrait donc servir de référence dans le dossier général du maintien du caribou forestier et de la bonne santé de son habitat dans le paysage québécois où les milieux ouverts de nature anthropique progressent rapidement vers le nord.

Le principal objectif de ce projet était d'étudier la relation entre le caribou forestier et les milieux ouverts. Afin de tester nos hypothèses, nous avons suivi vingt femelles de la population de Charlevoix par télémétrie GPS entre 2004 et 2007 dans la région de la Réserve faunique des Laurentides. En conduisant nos analyses de sélection d'habitat à trois échelles spatiales et en testant l'effet de la période annuelle (saison) et de la présence du faon (statut maternel) sur les patrons de sélection observés, nous avons tenté d'identifier les facteurs limitants qui incitent le caribou à utiliser les milieux ouverts en forêt boréale aménagée. Fort de la prémisse selon laquelle les femelles accompagnées de leur faon adopteraient une stratégie d'utilisation de l'habitat plus orientée sur l'évitement du risque de prédation, nous avons utilisé les différences entre les patrons de sélection des femelles suitées et des femelles non suitées afin de tester l'hypothèse selon laquelle le caribou utiliserait les milieux ouverts comme stratégie anti-prédatrice lui permettant de s'isoler de l'orignal et par le fait même du loup. Considérant la prémisse qui veut que les milieux ouverts puissent constituer des habitats productifs présentant une abondance élevée de ressources alimentaires, nous avons également considéré l'hypothèse alternative voulant que le caribou sélectionnerait davantage les milieux ouverts où les ressources alimentaires étaient particulièrement abondantes. Nous avons également envisagé la possibilité d'un

compromis par lequel les caribous utiliseraient les milieux ouverts sûrs où les ressources alimentaires sont adéquates.

CHAPITRE I

**SÉLECTION DES MILIEUX OUVERTS PAR LE CARIBOU FORESTIER DE
CHARLEVOIX, QUÉBEC : COMPROMIS ENTRE RISQUE DE PRÉDATION
ET RESSOURCES ALIMENTAIRES**

RÉSUMÉ

Les milieux ouverts constituent des habitats contrastés dont l'utilisation par les ongulés peut représenter autant de coûts que de bénéfices. Il s'agit souvent de milieux productifs où les ressources alimentaires abondent, mais où la faible disponibilité du couvert forestier limite les opportunités de se cacher des prédateurs et de les fuir lorsque détecté. Par ailleurs, l'ouverture du milieu pourrait faciliter la détection visuelle et olfactive des sources de danger potentielles. Nous avons étudié la relation entre le caribou forestier et les milieux ouverts dans le contexte d'une population isolée à statut précaire occupant un territoire aménagé. Vingt femelles ont été suivies par télémétrie GPS entre 2004 et 2007 dans la région de la Réserve des Laurentides, Québec, Canada. Dans ce secteur, le caribou se situe à la limite sud de son aire de répartition en Amérique du Nord. Dans un tel environnement fortement modifié par les activités humaines, le caribou forestier a sélectionné les milieux ouverts à plusieurs échelles spatiales et à différentes périodes de l'année, un comportement plutôt inusité pour cet écotype. Des analyses de sélection réalisées à trois échelles spatiales ont permis d'observer des variations dans les patrons de sélection des milieux ouverts en fonction des saisons et du statut maternel des femelles, *i.e.* selon qu'elles étaient accompagnées de leur faon ou non. À l'échelle du paysage, les domaines vitaux des individus étaient situés dans des milieux hétérogènes où les milieux ouverts, plus particulièrement les pessières ouvertes à lichen et les environnements perturbés (e.g. zones incendiées et coupes forestières) étaient relativement plus abondants qu'en moyenne dans le paysage. À l'échelle du domaine vital, les femelles non suivies ont passé plus de temps dans des peuplements où les ressources alimentaires étaient plus diversifiées et abondantes (e.g. zones incendiées, coupes forestières de 6-10 ans) que les femelles suivies qui ont plutôt sélectionné les habitats les plus ouverts (e.g. coupes forestières de moins de 5 ans, lignes de transport d'énergie) et ce durant la majorité de l'année. À fine échelle, tous les individus ont

sélectionné les sites situés à proximité du couvert forestier où le couvert latéral était plus faible que dans les sites aléatoires. Par ailleurs, les différences observées entre les patrons de sélection des femelles suitées et non suitées suggèrent que l'utilisation des milieux ouverts par le caribou constitue un compromis entre le risque de prédation et la disponibilité des ressources alimentaires. Cependant, le risque de prédation semble être le principal facteur limitant régissant les patrons de sélection observés. À grande échelle, le caribou sélectionne ainsi des habitats qui sont moins susceptibles d'être utilisés par l'orignal et son prédateur, le loup, alors qu'à fine échelle il sélectionne des caractéristiques d'habitat favorisant la détection des menaces potentielles et la probabilité de fuite. Les milieux ouverts sélectionnés offraient une quantité appréciable de ressources alimentaires, particulièrement chez les femelles non suitées. Ainsi, lorsque le risque de prédation est moins élevé, *i.e.* en absence d'un faon, la sélection de sites plus riches en ressources alimentaires serait possible. Nous croyons que ce comportement inusité de sélection des milieux ouverts constitue une adaptation comportementale du caribou à un milieu fortement modifié par les coupes forestières.

Mots clés : caribou forestier, compromis, milieux ouverts, patrons saisonniers, paysage forestier aménagé, *Rangifer tarandus caribou*, ressources alimentaires, risque de prédation, sélection d'habitat, statut maternel.

**SELECTION OF OPEN HABITATS BY FOREST-DWELLING CARIBOU IN CHARLEVOIX,
QUÉBEC: TRADE-OFF BETWEEN PREDATION RISK AND FORAGING RESOURCES**

Jo-Annie Charbonneau¹, Christian Dussault² and Jean-Pierre Ouellet¹

¹ Département de biologie, chimie et géographie, Université du Québec à Rimouski, 300 Allée des Ursulines, Rimouski, Québec, Canada, G5L 3A1.

² Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec, Direction de l'expertise sur la faune et ses habitats, 880 chemin Sainte-Foy, Québec, Québec, Canada, G1S 4X4.

Keywords : foraging resources, forest-dwelling caribou, habitat selection, managed landscape, maternal status, open habitats, predation risk, *Rangifer tarandus caribou*, seasonal pattern, trade-off.

INTRODUCTION

The use of open habitats (i.e., those areas with little to no canopy or ground cover) by ungulate species inhabiting the boreal forest may result in both costs and benefits (Myysterud et Ostbye, 1999; Pierce et al., 2004; Dussault et al., 2005a). Indeed, while open habitats often provide relatively good foraging opportunities (Peek, 1982; Myysterud et al., 1999) they may also offer fewer hiding-places to reduce detection by predators (Myysterud et Ostbye, 1999). Some highly-opened habitats could, however, allow a prey to detect an approaching predator more easily or facilitate escape behaviours (Myysterud et Ostbye, 1999). Ecological implications of using open habitats might also vary seasonally. During winter, open environments support a deeper snow layer which impedes locomotion (Peek et al., 1982) and limits access to terrestrial feeding resources (e.g., lichen, Johnson et al., 2001; grasses, Christianson et Creel, 2007). The spring green-up, however, is most likely earlier in open habitats where direct solar radiation accentuates snowmelt (Johnson et al., 1995).

Open habitats can be of natural or anthropogenic origin. While boreal ungulates have evolved in an environment dominated by natural disturbances, including forest fires, insect outbreaks and windthrows, the situation has changed in many regions as the boreal forest dynamic is now driven by anthropogenic disturbances such as forestry activities and industrial development (Attiwill, 1994). Species reactions towards open habitats of natural and anthropogenic origin might differ because of increased human activity in the latter (Wolfe et al., 2000). Resulting changes in forest composition might furthermore affect the entire boreal predator-prey dynamic (Seip, 1992; Rettie et Messier, 1998; Courbin et al., 2009). Open habitats therefore may appear as highly contrasted environments. Studying the reactions of a species to a range of open habitats having different characteristics in terms of food and cover availability, and predation risk could help to highlight the trade-offs or the limiting factors most influencing that species' habitat selection (Dussault et al., 2005b; Rettie et Messier, 2000).

Woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) uses various habitats throughout its range. Its adaptable behaviour has resulted this subspecies being categorised into ecotypes according to life history traits and particular habitat use (Mallory et Hillis, 1998). The barren-ground ecotype migrates through the tundra and taiga in herds that can reach several thousand individuals (Messier et al., 1988). Populations of the mountain ecotype conduct altitudinal movements between winter and summer ranges from boreal forest stands up to alpine tundra (Ouellet et al., 1996). The forest-dwelling ecotype, or boreal caribou, thrives in the boreal forest where it is known to prefer old-growth coniferous stands during the winter and disperse to various habitat types during the calving period (Courtois, 2003; Seip, 1992). Beyond these ecological differences, all woodland caribou's habitat requirements vary throughout the year and, they all use open habitats to meet particular vital needs during their annual cycle.

It has been suggested that the wide diversity of habitat-use patterns shown by woodland caribou across populations inhabiting managed landscapes could reflect our general misunderstanding of caribou habitat requirements at any scale (Ferguson et Elkie, 2005). According to the theory linking hierarchical habitat selection to limiting factors, individuals should respond to the influence of the most important limiting factors at larger scales, when possible, and concentrate on other limiting factors at finer scales (Rettie et Messier, 2000). The use of highly contrasted habitat types in habitat selection analyses, such as open habitats, could be a way towards a more general and widely applicable understanding of caribou behaviour.

The relationship between woodland caribou and open habitats varies both spatially and temporally. Open lichen woodlands are generally known to be used by forest-dwelling caribou in winter because of the high arboreal and terrestrial lichen biomass present (Rettie

et al., 1997; Gustine et al., 2006a; Briand et al., 2010). In the short term, caribou seem to abandon recently burnt areas which could be related to the destruction of the terrestrial lichen cover (Joly et al., 2003; Rupp et al., 2006; Dalerum et al., 2007). Over the time, disturbed areas may become food-rich habitats, characterized by high densities of deciduous shrubs, grasses, forbs and ericaceous species (Johnson et al., 1995) which are part of the varied summer diet of caribou (Skogland, 1984; Rettie et Messier, 2000). In western Canada, use of peatlands during calving has been interpreted as a strategy for caribou to increase predator search time (Rettie et al., 1997; Stuart-Smith et al., 1997). The use of peatlands during the rut may be due to the fact that they offer large open areas facilitating finding a sexual partner (Fuller et Keith, 1981; Rettie et Messier, 1998). In Northern Alberta, several studies observed a clear selection by caribou for large bog complexes (Bradshaw et al., 1995; Stuart-Smith et al., 1997; Rettie et Messier, 2000; James et al., 2004).

While some open habitats might be used by caribou to isolate themselves from predators and their alternate ungulate prey species (Seip, 1992; Stuart-Smith et al., 1997; Rettie et Messier, 1998), other types of open habitats might be risky to use. Caribou usually avoid early seral-stage stands probably because they provide high food availability for moose (*Alces alces*) (Dussault et al., 2005b; Schwartz et Franzmann, 1991; Rempel et al., 1997). Avoidance of these areas might minimize a caribou's chance of encountering their main predator, the grey wolf (*Canis lupus*) and predation risk for caribou has been found to increase in clear-cut areas (Wittmer et al., 2007) as well as near linear corridors, such as powerlines, which are commonly used by wolves (James et Stuart-Smith, 2000). In Norway, several studies showed particular avoidance of these structures by reindeer (Nellemann et al., 2001; Vistnes et Nellemann, 2001; Vistnes et al., 2004; Reimers et al., 2007).

In the Laurentides Wildlife Reserve, Québec, Canada, caribou were reintroduced in the 1970s (Crête et al., 1990). Since 2004, the population seemed to be stable with about 80 individuals (2 caribou/100 km²; MRNF, 2008). Previous habitat selection studies revealed a tendency for individuals in this population to select open habitats (Sebbane et al., 2002; Lefort et al., 2006). The objective of this study was to investigate caribou's seasonal and inter-individual variations in open-habitat selection in light of the limiting factors to which the species is exposed. Based on the literature, we hypothesised that caribou would adopt a habitat selection pattern to reduce predation risk (*anti-predator strategy*) at all scales (Rettie and Messier, 2001). We therefore expected caribou to select open habitat types which would isolate them from predators or facilitate the visual detection of approaching predators. Because caribou calves rapidly become agile and are known to adopt a follower strategy (Parker, 1989), according to the follower-hider dichotomy proposed by Lent (1974), we assumed that selecting habitats with little lateral cover could be a good strategy for females with calves because they rely on flight rather than hiding to escape predation. We also considered two other alternative hypotheses to explain the variation in the use of open habitats by caribou: caribou might also use open habitats to gather food (*foraging strategy*) or because they offer both a relatively abundant food supply and a low predation risk (*trade-off strategy*).

Because habitat selection by caribou is scale-dependent, we conducted our analyses at three spatial scales; the landscape scale, the home-range scale and the fine scale. We investigated a potential seasonal variation by considering five annual periods based on the caribou life cycle. We grouped open habitats in categories that reflected their respective food value and cover availability. We used maternal status (i.e., *female with calves* or *solitary females*) as an individual characteristic related to predation risk, assuming that females with calves would be more protective, hence more “prudent” (Main et al., 1996; Boving and Post, 1997). By examining the reaction of caribou to open habitats across seasons and between *females with calves* and *solitary females*, we intended to highlight the

influence of food resources and predation risk on habitat selection and the possible trade-off made by caribou in a highly-managed boreal landscape.

STUDY AREA

Our study area (approximately 6000 km²) was located north of Québec City in the Laurentides Wildlife Reserve between 47°10' and 48°00' N, and 70°30' and 71°50' W. The area also included the Grands-Jardins National Park, as well as sections of the Jacques-Cartier and Hautes-Gorges National Parks (Figure 1). Because of the relatively high altitude of the territory (up to 1000 m a.s.l.), the Laurentides Wildlife Reserve has a wet sub-polar climate characterized by an average annual temperature of 0.59°C and a vegetation growth season of around 165 days. This region also receives the highest amount of precipitations in the province of Québec (1333 mm/ year; 40% as snow) (Gerardin et Mckenney, 2001). The area lies in the balsam fir-white birch domain of the boreal forest where balsam fir (*Abies balsamea*)-white birch (*Betula-papyrifera*) stands and balsam fir-black spruce (*Picea mariana*) stands dominate the landscape. The shrub layer is generally composed of black spruce, balsam fir and white birch, and is more diversified in mixed and deciduous stands also with yellow birch (*B. alleghaniensis*), maples (*Acer spp.*), willows (*Salix spp.*), rough alder (*Alnus rugosa*) and mountain ash (*Sorbus americana*).

Natural disturbances in the area were mainly due to spruce budworm epidemics (*Choristoneura fumiferana*) with the last severe outbreak creating major openings in the canopy about 30 year ago. Three large fires also affected the north-east portion of the study area in 1991 (23 km²), 1997 (24 km²) and 1999 (45 km²), but forest harvesting has been the most important source of habitat disturbance during the last decades and also contributed to creating a mosaic of young and mature forest stands. During the study period (2004-2007), approximately 140 km² were logged in the region.

Caribou was reintroduced in the Grands-Jardins National Park by the Québec government in the late 1960s after their extirpation at the beginning of the 20th century (Jolicoeur, 1993). Moose is also found in the area at a density of 21 to 45 individuals/100 km² depending on habitat quality (Laurian et al., 2000). Potential predators of caribou in the study area are wolf (*Canis lupus*, 0.44 individual/100 km²; Jolicoeur, 1998) and black bear (*Ursus americanus*, 22 individuals/100 km²; Lamontagne et al., 2006).

METHODS

Capture and telemetry

We captured twenty different adult female caribou, fourteen in April 2004, four in February 2005 and two in March 2006. We captured caribou using a net-gun fired from a helicopter following the techniques approved by the Animal Welfare Committee of the Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec (certificates no. 04-00-02 and 05-00-04). We equipped all individuals with GPS (*Global Positioning System*) collars (model TGW-3600 or TGW-3680 from Telonics Inc., Mesa, AZ) that were programmed to record one location every one, two or four hours depending on the season. As part of another study (Pinard et al., submitted), we also captured the calves of marked females >12 hours after birth and fitted them with VHF (*Very High Frequency*) collars to monitor their survival. We located adult females and their calves by plane at least every two weeks from June to August each year to detect dead individuals. After this period of high calf vulnerability, we flew telemetry flights about 1 month apart (Courtois et al., 2003). We used that information to determine whether females were solitary or accompanied by a calf in each season (see below for definition of seasons used).

Habitat characterization

We assessed open-habitat selection at three different spatial scales: the landscape scale (2nd order of Johnson, 1980), the home-range scale (3rd order) and the fine scale. We used digital forest maps provided by the Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec to determine habitat characteristics for the landscape and home-range scales, we conducted field surveys to collect the data needed for the fine scale analysis. We defined nine habitat categories based on their characteristics in terms of food and cover availability and origin (anthropogenic or natural). We identified two naturally opened stands: 1) open lichen woodlands (OPW) and 2) peatlands (PEAT); one naturally disturbed stand: 3) burnt areas that did not regenerate (BURN); four types of disturbed stands due to human activity: 4) clear-cuts <5 year-old (C<5), 5) clear-cuts 6 to 10 year-old (C6-10), 6) clear-cuts 11 to 20 year-old (C11-20) and 7) powerlines (PWL). We grouped other open habitat areas including water bodies in the other category (OTH). Finally we decided to group all forested stands regardless of tree species composition, age or density in a single category (FOR) to allow a direct comparison between open and forested habitat types.

We conducted vegetation surveys in July and August 2007 and 2008 to characterize the sites used by caribou within open habitats in term of food availability and predator concealment quality (fine scale). We visited 300 caribou GPS locations (60 per season) and 60 control sites. For each season, sampled caribou locations were randomly selected among all caribou locations recorded within open-habitat types. Characteristics of sites used by caribou were compared to random locations drawn within open habitats according to their proportional availability in the study area. We sampled additional random plots in each open-habitat type to obtain a minimal sample of 15 plots in each type (total $n = 421$) which allowed us to describe available conditions in the different open-habitat types.

To estimate food availability, we assessed percent ground cover (10% classes) of grasses, forbs and terrestrial lichens (*Cladina spp.*) in five 1 m × 1 m quadrats placed in the

center of the plot and 15 m from the plot center in each cardinal direction. We also measured terrestrial lichen height in each 1 m² quadrat to assess *terrestrial lichen biomass* (B, g/0.25m²) using the following equation proposed by Crête et al. (1990):

$$B = 0.012 \times C^2 + 0.683 \times H^2$$

Where C is the percent ground cover and H is the average lichen height (cm).

To estimate *predator concealment quality*, we measured deciduous shrubs density (as a measure of moose habitat quality, Dussault et al., 2006) by counting non-commercial deciduous stems (10 mm < diameter at breast height, DBH < 90 mm) in five 5 m × 1 m rectangular quadrats placed in the center of the plot and at 10 m from plot center in each cardinal direction. We also estimated *lateral cover* by evaluating the proportion of visual obstruction (10 % classes) provided by vegetation on a 30 cm × 200 cm board deployed at 15 m from plot center in each cardinal direction (Nudds, 1977). We may have overestimated lateral cover available to caribou during winter by conducting field surveys during the summer. However, we are confident that this bias had no major impact on our conclusions since our objective was to obtain a relative measurement to compare between open habitats.

Data analysis

We followed individual caribou during one ($n = 4$), two ($n = 5$) or three ($n = 11$) years until March 2007 for a total of 47 individuals-years. We retained all locations with a PDOP < 10 for an estimated location accuracy of 20 m (Dussault et al., 2001). In order to obtain a constant sampling effort among seasons, we subsampled the database and randomly kept four locations per individual per day. For each season, we attributed a maternal status to all females based on whether they calved or not and on calf survival determined from the telemetry surveys (see above). All calves that died during the study were killed during the calving or summer season (Pinard et al., submitted; see below for definition of seasons

used). When the calf died during the calving season, we only kept the mother's locations recorded previous to its death. When the calf died during summer, we only kept the mother's locations recorded following its death. Doing so allowed us to avoid mixing the behaviour of females with and without a calf within a given season.

We divided caribou annual cycle into five seasons that reflected annual changes in caribou behaviour and relative importance of limiting factors on caribou behaviour. We based season beginning and ending dates on recent studies conducted in nearby areas (Courtois, 2003; Hins et al., 2009): Calving (May 21st to June 20th), Summer (June 21st to September 14th), Rut (September 15th to October 31st), Winter (November 1st to April 14th), and Spring (April 15th to May 20th, which included spring dispersion). We assumed that predation risk was highest during calving and summer for females with a calf (Gustine et al., 2006b), and that food was more limiting during the winter period when caribou feeds exclusively on lichens (Johnson et al., 2001).

We used the 100% minimum convex polygon method (MCP; Mohr, 1947) to delineate the study area and individual home ranges. At the landscape scale, we subtracted proportions of each habitat type within the study area to their proportions within each individual annual home range to obtain an *utilisation-availability* matrix. A preliminary MANOVA analysis revealed no year effect ($F = 1.466$; $p = 0.202$). We then performed a Hotelling's T^2 test (Abissher et al., 1993) to test the statistical hypothesis of no difference between habitat use and availability, using *rrcov* package of the statistical software R version 5.1.2. (R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria). When the Hotelling's T^2 test revealed a non-random use of habitats, we used *post-hoc* t-tests for each habitat type testing for the null hypothesis of no difference between utilisation (%) and availability (%). In these analyses, we used individuals as random factor which allowed us to control for temporal pseudoreplication (Hins et al., 2009).

At the home-range scale, we subtracted the proportion of locations within each habitat type for a given season from their proportion within the individual annual home range. A preliminary MANOVA revealed no year effect ($F = 1.537$; $p = 0.128$). We then pooled all 47 individuals-years to conduct a MANOVA in SAS 9.2 (SAS Institute inc., Cary, North Carolina, USA) with season, maternal status and the season \times maternal status interaction as independent variables, and individuals as random factor.

At the fine scale we compared habitat characteristics found at caribou locations to those measured in random plots to determine whether caribou selected for some particular habitat features within open habitats. We measured the *Distance* between used and random plots and the nearest forest stand edge (FOR) on digitised maps in ArcGIS 9.2 (ESRI, Redlands, California, USA) and classified each plot according to its topographic position (valley bottom, gentle slope, steep slope, hill top) in a 300-m radius buffer (half average distance between two successive caribou locations) using the Topographic index extension for ArcView 3.2 (Jenness Enterprises, 2006; Flagstaff, AZ, 86004, USA). We used Resource Selection Functions (RSF) to test the influence of grasses cover, forbs cover, terrestrial lichen biomass, deciduous shrubs density, lateral cover, distance to nearest forested stand and topographic position index on site selection by caribou, by season and maternal status. We performed all RSFs using the epicalc package for the statistical software R 5.1.2. We used a significance level of $p < 0.10$ in all analyses because of the small sample sizes.

RESULTS

Characteristics of open habitats

Habitat characteristics varied considerably between open-habitat types (Table 1). On average, open lichen woodland supported the highest biomass of terrestrial lichens while burnt areas, peatlands and 11-20 year-old had similar but lower values. Grasses ground cover was relatively high in power lines and peatlands habitats and was a bit lower in 6-10 and 11-20 year-old clear-cut habitats. Forbs were primarily found in disturbed habitats i.e., power lines, < 5 and 6-10 year-old clear-cuts, and burnt areas. Six-ten year-old clear-cuts supported the highest density of deciduous shrubs, on average, but shrub density was statistically comparable in <5 year-old clear-cuts, burnt areas, 11-20 year-old clear-cuts and power lines because of high variability in shrub density. Deciduous shrub density was much lower in open lichen woodlands and peatlands. The abundant regeneration in 6-10 and 11-20 year-old clear-cuts resulted in high lateral cover. Lateral cover, however, was on average lowest in <5 year-old clear-cuts and powerlines (Table 1).

Habitat selection

On average, 79% of the females gave birth to a calf during the study, but about 50% of the calves died soon after calving each year (Table 2). The proportion of locations recorded in open habitats was >50% in most seasons for both females with calves and solitary females.

At the landscape scale, habitat use by caribou differed from availability ($T^2 = 18.2$; $p < 0.001$; Figure 2). Caribou selected areas with higher proportions of <5 year-old and 6-10 year-old clear-cuts ($t = 2.6$; $p = 0.014$ and $t = 1.737$; $p = 0.089$), burnt areas ($t = 4.0$; $p < 0.001$), open lichen woodlands ($t = 3.2$; $p = 0.002$), and peatlands ($t = 2.8$; $p = 0.007$). The proportion of power lines and forested stands, however, was lower within caribou home

ranges compared to their availability in the study area ($t = -11.3$; $p < 0.001$ and $t = -7.3$; $p < 0.001$; Figure 2).

At the home-range scale, selection of open habitats by caribou was influenced by season (Wilk's = 0.27; $p < 0.001$), maternal status (Wilk's = 0.90; $p = 0.025$) and their interaction (Wilk's = 0.77; $p = 0.068$; Figure 3). All females avoided forested stands and other open areas (including water bodies), and selected for open lichen woodlands (particularly females with calves) in all seasons. Burnt areas were always avoided except by solitary females in winter (Figure 3).

During calving, *females with calves* selected for <5 year-old clear-cuts and powerlines while *solitary females* did not. During summer and rut, both groups of females selected for <5 year-old clear-cuts and peatlands. During summer, *solitary females* also selected for 6-10 year-old clear-cuts and power lines while *females with calves* did not. In winter, *solitary females* avoided <5 year-old clear-cuts and selected burnt areas and peatlands. We did not observe any effect of calf presence in spring when all females selected for <5 and 6-10 year-old clear-cuts and open lichen woodlands (Figure 3).

Lateral cover had the most obvious and consistent influence on site selection by caribou in open habitats (Table 3), with selection decreasing as lateral cover increased from calving to rut for females with calves, and from summer to spring for solitary females. In winter, all caribou selected sites with high terrestrial lichen biomass. Food availability appeared to have a higher influence on site selection by solitary females. They selected sites with higher deciduous shrub densities during summer and rut, and with higher grasses cover during calving, rut and spring. Females with calves only selected for higher grasses cover during calving. The sites selected by caribou within open habitats were closer to the

forest edge compared to control sites during calving for females with a calf and during calving, summer and rut for solitary females. At the site scale, caribou position relative to surrounding topography (i.e., topographic position index) rarely differed between caribou and control sites but there was a tendency for females with calves and solitary females to avoid steep slopes during calving and winter, respectively.

DISCUSSION

By focusing on the selection of highly contrasted habitats, i.e., open habitats at multiple scales, we intended to highlight the influence of limiting factors on habitat selection by caribou and the possible trade-off that could have been made by individuals inhabiting a highly-managed boreal landscape. At the southern limit of their range, in a landscape shaped by human disturbances, caribou exhibited rather unusual habitat selection patterns. As reported elsewhere, they selected for peatlands and open lichen woodlands but, unexpectedly, they also selected for human-disturbed habitat types such as <5 year-old clear-cuts and power lines. After careful analysis of the results, however, we think that these seemingly counter-intuitive results support our hypothesis that parturient caribou adopt habitat selection patterns aiming at reducing predation risk even at the finer scales, while solitary females traded-off predation risk and food resources.

Caribou in our study area selected a wide variety of open habitats which is generally uncommon for forest-dwelling caribou. We observed a clear selection for open habitats at all investigated scales. At the larger scale, individuals established their home range in heterogeneous landscapes with relatively higher availabilities of various open-habitat types. Within their home ranges, individuals were more often located in open habitats than expected based on their availability. Furthermore, within open habitats, caribou selected lower lateral cover and shrub density, which likely provided increased surrounding

visibility. As we expected, habitat selection pattern of caribou also varied among seasons (Rettie et Messier, 2000; Ferguson et Elkie, 2004; Marell et Edenius, 2006).

Our results suggest that inter-seasonal variations in habitat-use of forest-dwelling caribou were driven by predation risk (Fryxell et al., 1988) and the availability of high-quality food (Albon et Langvatn, 1992). Moreover, our results are indicative of a trade-off between predation risk and foraging opportunities, but they also suggest that predation risk was the limiting factor most influencing habitat selection of caribou at the home-range scale. Indeed, we observed a selection towards less risky habitat types in females with calves while solitary females showed a higher selection for open habitat types supporting high food availability. We furthermore observed a similar selection pattern at the fine scale. While solitary females selected for various foraging resources including browse all year long, females with calves selected for sites with abundant lichen in winter and grasses during calving. Differences in selection patterns towards food-rich patches between parturient and non-parturient females have already been observed during calving and post calving periods but not during winter or rut (Barten et al., 2001; Gustine et al., 2006a). In these studies, females with a calf were using sites with lower forage abundance than females without young which is consistent with our results at both the home-range and the fine scales.

At the landscape scale, open lichen woodlands was the most selected habitat overall. Open lichen woodlands support the highest terrestrial lichen biomass, the preferred food item of caribou during winter across its distribution range (Antoniak, 1996; Johnson et al., 2004). The ubiquitous presence of wolf in the Laurentides Wildlife Reserve (Houle et al., 2010) might limit the capacity of the caribou to spatially avoid wolf territories at the landscape scale. Therefore avoidance of predation risk, the most important factor limiting

woodland caribou populations, might not be possible at large scale, forcing caribou to adopt predator-avoidance behaviours at finer scales e.g., home-range and fine scales.

Caribou home ranges also contained higher proportions of other habitat types. In Alberta, selection of peatlands by caribou has been related to their avoidance of well-drained habitats used by moose (Bradshaw et al., 1995; Stuart-Smith et al., 1997; Rettie et Messier, 2000; James et al., 2004). It has been demonstrated that this behaviour allows caribou to reduce predation risk (McLoughlin et al., 2005). The inter-individual and inter-seasonal variation in habitat selection patterns of caribou that we observed in Charlevoix suggest that caribou did not only select for open lichen woodlands and peatlands, but also other open habitats such as recent clear-cuts and powerlines to reduce predation risk.

At the home-range scale, food appeared to be driving habitat selection during winter because both females with calves and solitary females selected for open lichen woodlands. During winter, however, solitary females also selected for burnt areas that also supported high lichen biomass in our study area, in addition to having moderate shrub density. This suggests that solitary females are more willing to visit riskier sites to access food resources, and possibly to vary their diet since lichens are rich in carbohydrates and secondary compounds but poor in proteins (Albon and Langvatn, 1992). This strategy may allow caribou to avoid overgrazing lichen patches which may have significant positive implications considering the availability of open lichen woodlands in the study area was quite low (<3%). Females with calves selected for open lichen woodlands during each season even if they do not rely on lichens during other seasons, suggesting that food was not a dominant factor for selection this habitat in all seasons.

After feeding on lichens throughout the winter, caribou selected for habitat types offering more diversified food items, possibly to restore their nutritional deficit. It has been suggested that migratory behaviour of ungulates could serve to gain access to high-quality food (Albon et Langvatn, 1992). This kind of timing between caribou migration and spring green-up has already been documented in Western-Canada (Oosenburg and Theberge, 1980). This could explain the selection for <5 and 6-10 year-old clear-cuts in spring at the home-range scale. Selection for highly open habitats in spring has also been observed in red deer (*Cervus elaphus*), another intermediate feeder (Godvik et al., 2009). The low canopy cover in early-seral stands enhances snow melting which accelerates green-up of the vegetation (Skogland, 1984; Johnson et al., 1995). Highly nutritious food resources therefore appears to be the priority for most caribou in spring when body condition is likely at the lowest and calves are much less vulnerable.

During calving, when predation appears to be the most important limiting factor for females with calves because of the high vulnerability of their calf (Seip, 1992; Wittmer et al., 2006), we expected these females to avoid risky habitat types. During calving, the differences between habitat use of females with and without a calf were similar to winter; solitary females appeared to select habitat types providing better foraging opportunities while females with a calf selected more opened habitat types (< 5 year-old clear-cuts and power lines). Initially, these results seem surprising since caribou are usually known to avoid clear-cuts (Chubbs et al., 1993; Rettie et Messier, 2000; Hins et al., 2009) as well as industrial linear structures such as powerlines (Nellemann et al., 2001; Vistnes et Nellemann, 2001; Reimers et al., 2007). However, the capacity of caribou to detect an approaching predator might be enhanced in these highly opened habitat patches, both through visual and olfactory cues (Johnson et al., 1995; Mysterud et Ostbye, 1999). Furthermore, <5 year-old clear-cuts, which were dominated by forbs and ericaceous species, are not very attractive to moose, who prefer to browse on deciduous stems of a certain height and needs a minimum vegetated shelter during the growing season (Courtois

et al., 1998; Dussault et al., 2005a,b). In our study area, young clear-cuts and power lines might have appeared as safe habitats for caribou before the regeneration reaches the needed height, density, and composition to attract moose and its associated predator, the wolf (Maier et al., 2005; Kittle et al., 2008).

Eleven-to-twenty year old clear-cuts, however, supported high density of deciduous shrubs and likely provided enough cover to be frequented by moose (Rempel et al., 1997; Vors et al., 2007). In agreement with preceding studies, we found caribou to use 11-20 year-old clear-cuts in proportion with their availability or to avoid them in all seasons. We observed the same tendency for 6-10 year-old clear-cuts except in summer by solitary females and in spring when all females selected them possibly to gain access to high-quality food items sooner.

Management Implications

In Charlevoix, large patches of undisturbed conifer forest are no longer available, and moose and wolves are relatively abundant and ubiquitous (Houle et al., 2010). We hypothesise that caribou have adapted to this highly managed landscape by selecting open sites facilitating predator detection. Alternatively, caribou may show fidelity to ranges that formerly offered suitable habitat features (Faille et al. 2010). By selecting for unproductive open habitats or recent clear-cuts, caribou may successfully segregate from moose at fine spatial scale thereby reducing the probability of encountering a wolf. However, open habitat types such as recent clear-cuts and power lines are attractive for black bear (Brodeur et al. 2008) especially in spring and early summer before berries become available. A recent study has shown that the black bear is responsible of most caribou calf predation events (Pinard et al., submitted) in Charlevoix. Our study shed some light on the mechanisms explaining the great impact of black bear on caribou calves in a highly-managed landscape. Even if most black bears are not actively searching for caribou calves

(Bastille-Rousseau et al., 2010), their increased density in regenerating areas and their high mobility across the landscape probably results into high predation risk for caribou calves.

Although caribou selected for clear-cuts and powerlines, which was surprising, we also observed that selection for clear-cuts decreased with the age of the clear-cuts. This negative relationship between selection and age of clear-cuts was even more obvious for parturient females. In fact, 6-10 year-old clear-cuts were only selected in spring while 11-20 year-old clear-cuts were never selected and were even avoided during winter. Contrary to clear-cuts, open lichen woodlands and peatlands were selected for almost all year despite their limited foraging value. These naturally open habitat types are scarce in the boreal forest matrix and particular efforts should be deployed to protect them as a caribou conservation measure. A suitable caribou habitat management plan should also consider protecting the areas surrounding peatlands and open lichen woodlands from silvicultural activities (including plantation) and road construction, to maintain connectivity of these important habitat types within the forest matrix. Since recruitment is the proximate limiting factor to caribou population growth, the forest-dwelling caribou's strategy of using open habitats to reduce predation risk might not be sufficient to ensure its survival in the long term, especially in a boreal forest like Charlevoix that has been highly modified by logging activities. Maintaining forest-dwelling caribou in the landscape requires planned logging operations in order to maintain proportions of young forests (6-30 year-old) under the thresholds that may result in increased moose, grey wolf, and black bear populations.

Acknowledgements

This project has been funded by Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec, Ministère des Transports du Québec, Université du Québec à Rimouski, and Fondation héritage faune. We want to thank Rolland Lemieux and Laurier Breton for

caribou collaring and telemetry surveys as well as Philippe Chamberland, François Lamothe, Julie Leblanc and Véronique Pinard for the vegetation surveys.

Table 1. Mean characteristics (SE) of open habitats available to caribou (*Rangifer tarandus*) in Charlevoix, Québec, Canada, based on field surveys (n = 15 sample plots per habitat type).

Open habitats	Lichen biomass (g/m ²)	Grasses (%)	Forbs (%)	Deciduous shrubs density (stems/ha)	Lateral cover (0-2 m; %)
Clear-cuts 0-5 year-old	3.0 (2.8) ^{BC}	2.4 (1.1) ^{CD}	15.6 (4.5) ^A	6600 (1900) ^A	67 (5) ^B
Clear-cuts 6-10 year-old	0.0 (0.0)	7.0 (2.4) ^{BC}	14.2 (4.6) ^A	9900 (3300) ^A	87 (4) ^A
Clear-cuts 11-20 year-old	3.2 (2.3) ^{AB}	9.3 (4.2) ^{BC}	4.3 (2.5) ^B	5600 (2100) ^A	90 (2) ^A
Burnt areas	7.6 (4.4) ^{AB}	0.9 (0.6) ^D	10.4 (4.5) ^A	5600 (1700) ^A	74 (6) ^{AB}
Open lichen woodlands	21.4 (7.4) ^A	1.0 (0.7) ^D	6.3 (6.5) ^B	300 (200) ^B	71 (7) ^{AB}
Peatlands	4.5 (2.6) ^{AB}	17.7 (5.3) ^{AB}	2.0 (2.0) ^B	200 (200) ^B	72 (7) ^{AB}
Powerlines	0.1 (0.1) ^{BC}	28.4 (6.5) ^A	24.8 (7.4) ^A	3100 (1600) ^A	47 (7) ^B

Table 2. Number of caribou (*Rangifer tarandus*) females accompanied by a calf or solitary, total number of locations and proportion of locations recorded in open habitats by year and season, as determined by GPS telemetry between 2004 and 2007 in Charlevoix, Québec, Canada.

Season	Maternal Status	2004			2005			2006		
		No. of individuals	No. of GPS locations	% in open habitats	No. of individuals	No. of GPS locations	% in open habitats	No. of individuals	No. of GPS locations	% in open habitats
Calving	Calf	9	1080	49	14	1650	53	14	1580	45
	Solitary	5	593	51	2	239	63	3	356	60
Summer	Calf	4	1090	59	8	1876	50	4	1140	81
	Solitary	10	2715	68	8	2577	78	13	3544	65
Rut	Calf	4	1008	53	8	613	73	4	1903	51
	Solitary	10	1342	56	8	1909	54	13	5732	49
Winter	Calf	4	1903	51	8	4013	40	4	1663	59
	Solitary	10	5732	49	8	5110	59	13	5583	55
Spring	Calf	4	474	65	8	831	56	4	443	67
	Solitary	10	1187	57	8	1060	56	13	1529	61

Table 3. Results of the resource selection functions used to assess habitat features seasonally selected by *females with a calf* and *solitary females* caribou (*Rangifer tarandus*), when using open habitats between 2004 and 2007 in Charlevoix, Québec, Canada. Odds-ratios are shown with their 90% confidence intervals. Bold characters indicate significant selection ($p < 0.1$).

	Calving		Summer		Rut		Winter		Spring	
	Calf	Solitary	Calf	Solitary	Calf	Solitary	Calf	Solitary	Calf	Solitary
Constant	-9.8 (1.70->10)	2.64 (0.21->10)	7.38 (0.73->10)	<10 (<10->10)	>10 (1.75->10)	>10 (6.05->10)	na	3.97 (0.48->10)	na	5.42 (0.90->10)
Lichen biomass	-0.99 (0.98-1.00)	-1.00 (0.99-1.01)	na	-0.99 (0.98-1.00)	-0.96 (0.72-0.99)	-0.99 (0.98-1.00)	1.03 (1.01-1.07)	1.01 (1.01-1.02)	-0.98 (0.78-1.00)	-0.99 (0.98-1.00)
Grasses cover	1.03 (1.01-1.06)	1.04 (1.00-1.08)	1.06 (0.98-1.14)	1.03 (0.99-1.07)	1.04 (1.00-1.11)	1.04 (1.00-1.07)	-0.59 (0.23-0.89)	-1.00 (-0.97-1.03)	-0.92 (0.76-1.02)	1.03 (1.00-1.07)
Forbs cover	-0.99 (0.97-1.02)	1.00 (0.97-1.03)	-0.98 (0.93-1.03)	-0.96 (0.93-0.99)	1.02 (0.98-1.06)	-0.98 (0.69-1.01)	-0.96 (0.90-1.00)	1.01 (0.92-1.70)	1.02 (0.98-1.07)	1.00 (0.98-1.02)
Browse density	-0.98 (0.47-1.89)	-0.71 (0.18-2.07)	1.39 (0.58-3.04)	2.76 (1.46-5.48)	-0.15 (0.01-1.20)	2.21 (1.26-4.01)	-0.33 (0.05-1.68)	-0.87 (0.41-1.00)	1.31 (0.56-2.93)	-1.00 (0.58-1.65)
Lateral cover	-0.98 (0.96-1.00)	-0.98 (0.95-1.00)	-0.96 (0.93-0.99)	-0.93 (0.91-1.00)	-0.95 (0.92-0.98)	-0.95 (0.92-0.97)	-0.97 (0.91-1.03)	-0.98 (0.95-0.99)	0.99 (1.03)	-0.98 (0.96-1.00)
Distance to forest	-0.99 (0.97-1.00)	-0.98 (0.97-1.00)	1.00 (1.00-1.01)	-0.99 (0.98-1.00)	1.00 (0.99-1.00)	-0.99 (0.98-1.00)	1.00 (0.99-1.02)	1.00 (0.99-1.01)	1.00 (1.01)	-1.00 (0.99-1.00)
Topographic index										
Valley bottom ^a	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Gentle slope	-0.92 (0.30-2.83)	1.00 (0.14-8.18)	-0.18 (0.02-1.20)	0.29 (0.06-1.23)	-0.35 (0.05-2.60)	-0.68 (0.16-2.78)	na	-0.25 (0.06-0.99)	na	-0.68 (0.20-2.24)
Steep slope	-0.25 (0.07-0.82)	-0.53 (0.07-4.63)	-0.31 (0.05-1.81)	0.27 (0.07-1.04)	-0.24 (0.03-2.12)	-0.43 (0.11-1.74)	na	-0.21 (0.05-0.77)	na	-0.45 (0.14-1.36)
Hill top	-0.40 (0.09-1.53)	4.20 (0.65->10)	-0.56 (0.08-3.41)	-0.52 (0.11-2.39)	-0.04 (0.00-0.65)	-0.93 (0.19-4.42)	na	1.65 (0.46-6.08)	na	-1.46 (0.44-4.95)

^a Valley bottom was the reference category for topographic index; na = when the reference category was not present in the sample.

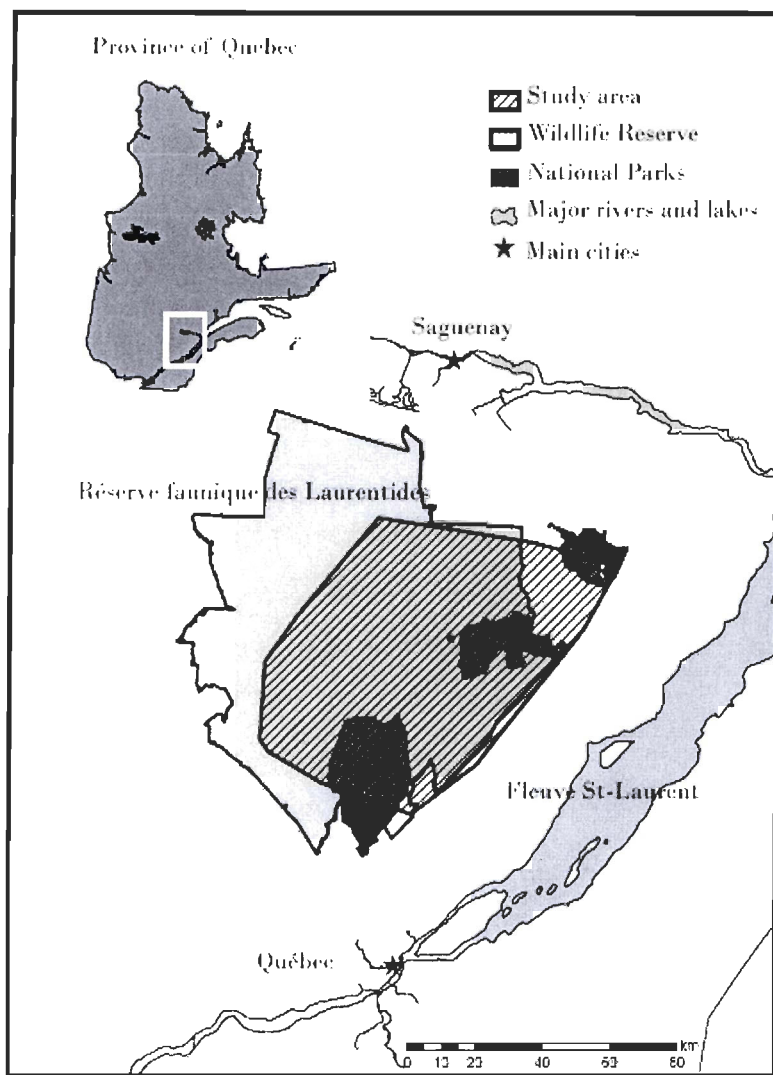


Figure 1. Map of the study area defined as the 100% MCP encompassing all caribou locations collected between 2004 and 2007 in Charlevoix, Québec, Canada.

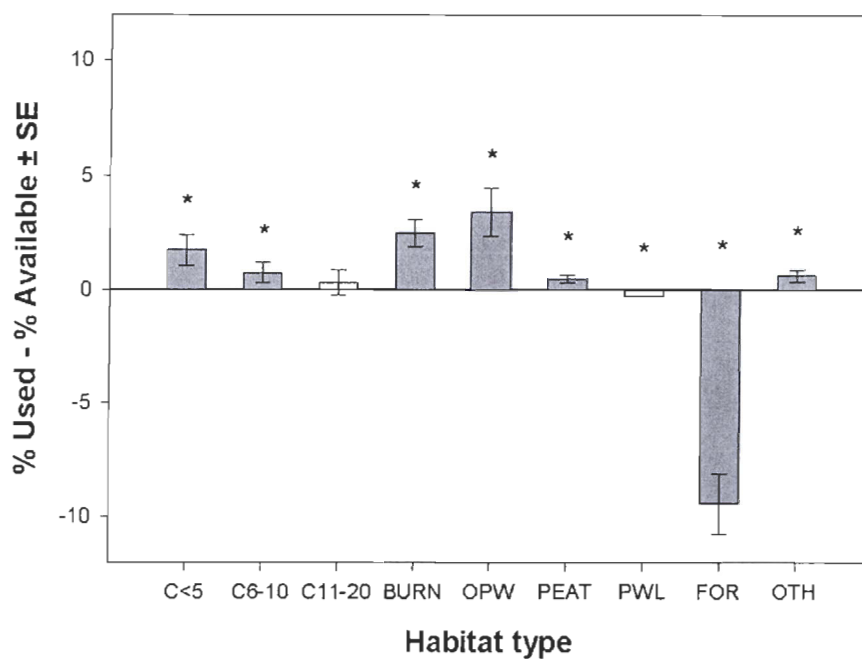


Figure 2. Habitat selection by caribou at the landscape scale ($n = 47$) determined by comparing proportions of each habitat type in individuals' home range to their availability in the study area, Charlevoix, Québec, Canada, 2004 to 2007. We used an asterisk to indicate significant selection or avoidance ($p < 0.1$). Habitat types are: C<5 = <5 years-old clear-cuts; C6-10 = 6-10 years-old clear-cuts; C11-20 = 11-20 years-old clear-cuts; BURN = Burnt areas; OPW = Open lichen woodlands; PEAT = Peatlands; PWL = Powerlines; FOR = Forested stands; OTH = Other open areas.

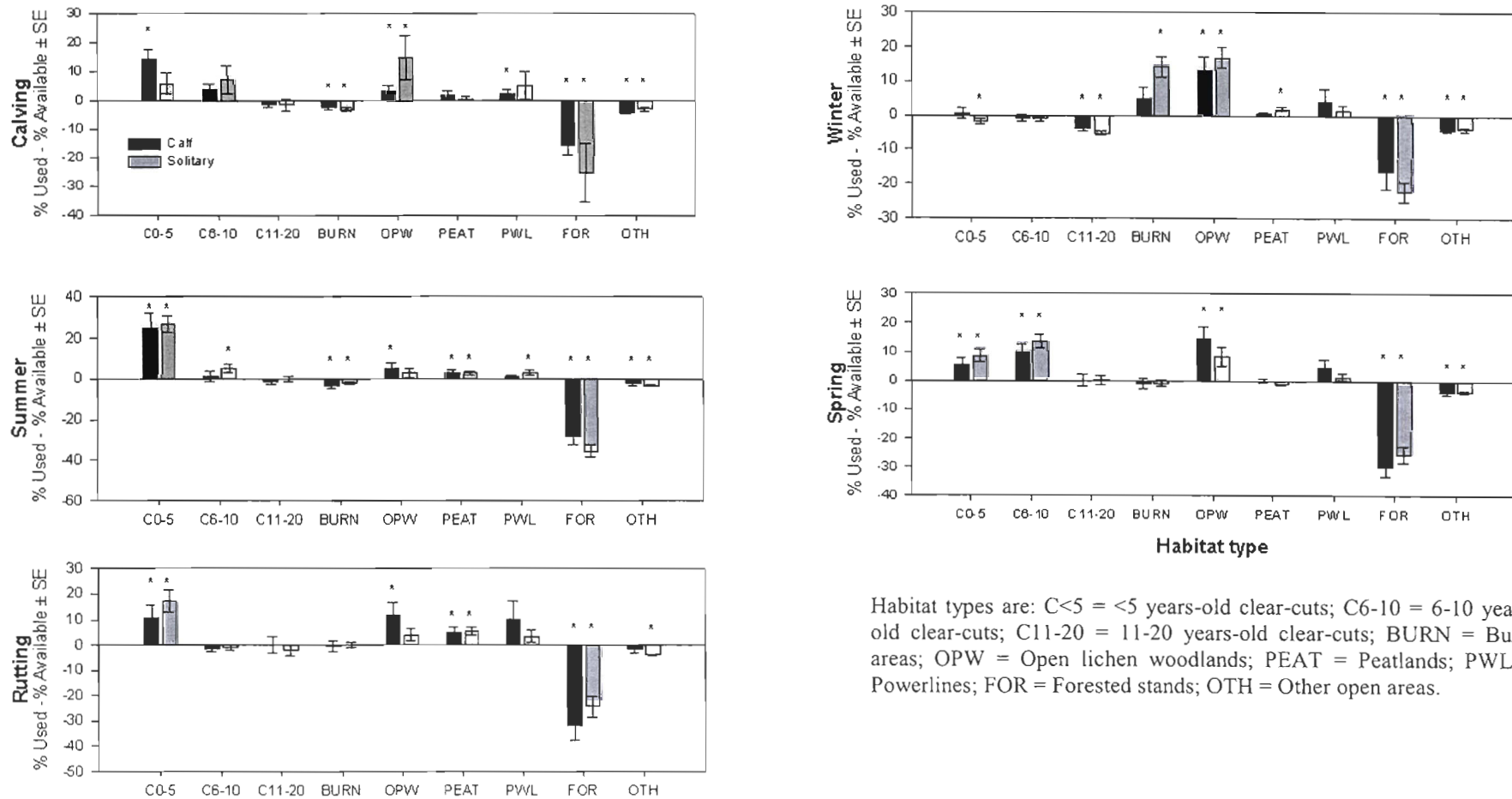


Figure 3. Habitat selection of caribou (*Rangifer tarandus*) at the home-range scale determined by comparing the proportion of locations in each habitat type to their proportion available in individuals' home range, Charlevoix, Québec, Canada, 2004 to 2007. Blacks and grey bars respectively represent *females with a calf* and *solitary females*. We used an asterisk to indicate significant selection or avoidance ($p < 0.1$).

BIBLIOGRAPHY

- Aebischer, N. J., P. A. Robertson, and R. E. Kenward. 1993. Compositional analysis of habitat use from animal radio-tracking data. *Ecology* 74:1313-1325.
- Albon, S. D., and R. Langvatn. 1992. Plant phenology and the benefits of migration in a temperate ungulate. *Oikos* 65:502-513.
- Antoniak, K., and H. G. Cumming. 1996. Analysis of forests stands used by wintering woodland caribou in Ontario. *Rangifer Special Issue* 10:157-168.
- Attiwill, P. M. 1994. The disturbance of forest ecosystems-ecological basis for conservative management. *Forest Ecology and Management* 63:247-300.
- Barten, N. L., R. T. Bowyer, and K. J. Jenkins. 2001. Habitat use by female caribou: tradeoffs associated with parturition. *Journal of Wildlife Management* 65:77-92.
- Bastille-Rousseau, G., D. Fortin, C. Dussault, R. Courtois, J.-P. Ouellet. 2010. Foraging strategies by omnivores: Are black bears actively searching for ungulate fawns or are they simply opportunistic predators? *Ecography*: in press.
- Boving, P. S., and E. Post. 1997. Vigilance and foraging behaviour of female caribou in relation to predation risk. *Rangifer* 17:55-63.
- Bradshaw, C. J. A., D. M. Hebert, A. B. Rippin, and S. Boutin. 1995. Winter peatland habitat selection by woodland caribou in northeastern Alberta. *Canadian Journal of Zoology* 73:1567-1574.
- Briand, Y., J. P. Ouellet, C. Dussault, and M. H. St-Laurent. 2009. Fine-scale habitat selection by female forest-dwelling caribou in managed boreal forest: empirical evidence of a seasonal shift between foraging opportunities and antipredator strategies. *Ecoscience* 16:330-340.
- Brodeur, V., J. P. Ouellet, R. Courtois, and D. Fortin. 2008. Habitat selection by black bears in an intensively logged boreal forest. *Canadian Journal of Zoology* 86:1307-1316.
- Christianson, D. A., and S. Creel. 2007. A review of environmental factors affecting elk winter diets. *Journal of Wildlife Management* 71:164-176.
- Chubbs, T. E., L. B. Keith, S. P. Mahoney, and M. J. Mcgrath. 1993. Responses of woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) to clear-cutting in east-central Newfoundland. *Canadian Journal of Zoology* 71:487-493.

- Courbin, N., D. Fortin, C. Dussault, R. Courtois. 2009. Landscape management for woodland caribou: the protection of forest blocks influences wolf-caribou co-occurrence. *Landscape Ecology* 24:1375-1388.
- Courtois, R., J.-P. Ouellet, and B. Gagné. 1998. Characteristics of cutovers used by moose (*Alces alces*) in early winter. *Alces* 34:201-211.
- Courtois, R., 2003. La conservation du caribou forestier dans un contexte de perte d'habitat et de fragmentation du milieu. Dissertation, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, Québec.
- Courtois, R., A. Gingras, C. Dussault, L. Breton, and J. P. Ouellet. 2003. An aerial survey technique for the forest-dwelling ecotype of woodland caribou, *Rangifer tarandus caribou*. *Canadian Field-Naturalist* 117:546-554.
- Cumming, H. G., D. B. Beange, and G. Lavoie. 1996. Habitat partitioning between woodland caribou and moose in Ontario: the potential role of shared predation risk. *Rangifer Special Issue* 9:81-93.
- Dalerum, F., S. Boutin, and J. S. Dunford. 2007. Wildfire effects on home range size and fidelity of boreal caribou in Alberta, Canada. *Canadian Journal of Zoology* 85:26-32.
- Dussault, C., R. Courtois, J. P. Ouellet, and J. Huot. 2001. Influence of satellite geometry and differential correction on GPS location accuracy. *Wildlife Society Bulletin* 29:171-179.
- Dussault, C., J. P. Ouellet, R. Courtois, J. Huot, L. Breton, and H. Jolicoeur. 2005a. Linking moose habitat selection to limiting factors. *Ecography* 28:619-628.
- Dussault, C., R. Courtois, J. P. Ouellet, and I. Girard. 2005b. Space use of moose in relation to food availability. *Canadian Journal of Zoology* 83:1431-1437.
- Dussault, C., R. Courtois, and J. P. Ouellet. 2006. A habitat suitability index model to assess moose habitat selection at multiple spatial scales. *Canadian Journal of Forest Research* 36:1097-1107.
- Faille, G., Dussault, C., Ouellet, J.-P., Fortin, D., Courtois, R., St-Laurent, M.-H. and C. Dussault. 2010. Range fidelity: the missing link between caribou decline and habitat alteration? *Biological Conservation* 143:2840-2850.
- Ferguson, S. H., and P. C. Elkie. 2005. Use of lake areas in winter by woodland caribou. *Northeastern Naturalist* 12:45-66.

- Fryxell, J. M., J. Greever, and A. R. E. Sinclair. 1988. Why are migratory ungulates so abundant? *American Naturalist* 131:781-798.
- Fuller, T. K., and L. B. Keith. 1981. Woodland caribou population dynamics in Northeastern Alberta. *Journal of Wildlife Management* 45:197-213.
- Gerardin, V., and D. Mckenney. 2001. Classification climatique du Québec à partir de modèles de distribution spatiale de données climatiques mensuelles: vers une définition des bioclimats du Québec. Direction du Patrimoine écologique et du Développement durable, Ministère de l'Environnement, Québec. Québec.
- Godvik, I. M. R., L. E. Loe, J. O. Vik, V. Veiberg, R. Langvatn, and A. Mysterud. 2009. Temporal scales, trade-offs, and functional responses in red deer habitat selection. *Ecology* 90:699-710.
- Gustine, D. D., K. L. Parker, R. J. Lay, M. P. Gillingham, and D. C. Heard. 2006a. Interpreting resource selection at different scales for woodland caribou in winter. *Journal of Wildlife Management* 70:1601-1614.
- Gustine, D. D., K. L. Parker, R. J. Lay, M. P. Gillingham, and D. C. Heard. 2006b. Calf survival of woodland caribou in a multi-predator ecosystem. *Wildlife Monographs* 165:1-32.
- Hins, C., J. P. Ouellet, C. Dussault, and M. H. St-Laurent. 2009. Habitat selection by forest-dwelling caribou in managed boreal forest of eastern Canada: evidence of a landscape configuration effect. *Forest Ecology and Management* 257:636-643.
- Houle, M., D. Fortin, C. Dussault, R. Courtois, J.-P. Ouellet. 2010. Cumulative effects of forestry on habitat use by gray wolf (*Canis lupus*) in the boreal forest. *Landscape Ecology* 25:419-433.
- James, A. R. C., and A. K. Stuart-Smith. 2000. Distribution of caribou and wolves in relation to linear corridors. *Journal of Wildlife Management* 64:154-159.
- James, A. R. C., S. Boutin, D. M. Hebert, and A. B. Rippin. 2004. Spatial separation of caribou from moose and its relation to predation by wolves. *Journal of Wildlife Management* 68:799-809.
- Johnson, D. H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61:65-71.
- Johnson, A. S., P. E. Hale, W. M. Ford, J. M. Wentworth, J. R. French, O. F. Anderson, and G. B. Pullen. 1995. White-tailed deer foraging in relation to successional stage,

- overstory type and management of southern appalachian forests. *American Midland Naturalist* 133:18-35.
- Johnson, C. J., K. L. Parker, and D. C. Heard. 2001. Foraging across a variable landscape: behavioral decisions made by woodland caribou at multiple spatial scales. *Oecologia* 127:590-602.
- Johnson, C. J., K. L. Parker, C. H. Douglas, and D. R. Seip. 2004. Movements, foraging habits, and habitat use strategies of northern woodland caribou during winter: Implications for forest practices in British Columbia. *BC Journal of Ecosystems and Management* 5:22-35.
- Jolicoeur, H. 1999. Le loup du Massif du Parc Jacques Cartier. *Le Naturaliste Canadien* 123:33-40.
- Jolicoeur, H., P. Beauchemin, A. Beaumont and D. Le Hénaff. 1993. Des caribous et des hommes. L'histoire de la réintroduction du caribou dans les Grands-Jardins, 1963-1973. Ministère du Loisir de la Chasse et de la Pêche, Direction de la Faune et de ses Habitats, Québec, Québec.
- Joly, K., B. W. Dale, W. B. Collins, and L. G. Adams. 2003. Winter habitat use by female caribou in relation to wildland fires in interior Alaska. *Canadian Journal of Zoology* 81:1192-1201.
- Kittle, A. M., J. M. Fryxell, G. E. Desy, and J. Hamr. 2008. The scale-dependent impact of wolf predation risk on resource selection by three sympatric ungulates. *Oecologia* 157:163-175.
- Lamontagne, G., H. Jolicoeur, and S. Lefort. 2006. Plan de gestion de l'ours noir (2006-2013), Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction du développement de la faune. Québec. Québec.
- Laurian, C., J. P. Ouellet, R. Courtois, L. Breton, and S. St-Onge. 2000. Effects of intensive harvesting on moose reproduction. *Journal of Applied Ecology* 37:515-531.
- Laundré, J. W., L. Hernandez, and K. B. Altendorf. 2001. Wolves, elk and bison: re-establishing the "landscape of fear" in Yellowstone National Park, USA. *Canadian Journal of Zoology* 79:1401-1409.
- Lefort, S., R. Courtois, M. Poulin, L. Breton, et A. Sebbane. 2006. Sélection d'habitat du Caribou forestier de Charlevoix d'après la télémétrie GPS, saison 2004-2005. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction du développement de la faune, Direction de la recherche sur la faune. Québec. Québec.

- Lent, P. C. 1974. Mother-infant relationship in ungulates. Pages 14-55 in V. Geist and F. Walter, editors. The behaviour of ungulates and its relationship to management. International Union for the Conservation of Nature and Natural Resources. Morges, Switzerland.
- Maier, J. A. K., J. M. V. Hoef, A. D. McGuire, R. T. Bowyer, L. Saperstein, and H. A. Maier. 2005. Distribution and density of moose in relation to landscape characteristics: effects of scale. *Canadian Journal of Forest Research* 35:2233-2243.
- Main, M. B., F. W. Weckerly, and V. C. Bleich. 1996. Sexual segregation in ungulates: new directions for research. *Journal of Mammalogy* 77:449-461.
- Mallory, F. F., and T. L. Hillis. 1998. Demographic characteristics of circumpolar caribou populations: ecotypes, ecological constraints, releases, and population dynamics. *Rangifer Special Issue* 10:49-60.
- McCloughlin, P. D., J. S. Dunford, and S. Boutin. 2005. Relating predation mortality to broad-scale habitat selection. *Journal of Animal Ecology* 74:701-707.
- Messier, F., J. Huot, D. Lehenaff, and S. Luttich. 1988. Demography of the George River caribou herd - Evidence of population regulation by forage exploitation and range expansion. *Arctic* 41:279-287.
- Mohr, C. O. 1947. Table of equivalent populations of North American small mammals. *American Midland Naturalist* 37:223-249.
- Équipe de rétablissement du caribou forestier du Québec. 2008. Plan de rétablissement du caribou forestier (*Rangifer tarandus*) au Québec (2005-2012). Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune, Direction de l'expertise sur la faune et des habitats, Faune Québec. Québec. Québec.
- Mysterud, A., and E. Ostbye. 1999. Cover as a habitat element for temperate ungulates: effects on habitat selection and demography. *Wildlife Society Bulletin* 27:385-394.
- Nellemann, C., I. Vistnes, P. Jordhoy, and O. Strand. 2001. Winter distribution of wild reindeer in relation to power lines, roads and resorts. *Biological Conservation* 101:351-360.
- Nudds, T. D. 1977. Quantifying the vegetation structure of wildlife cover. *Wildlife Society Bulletin* 5:113-117.
- Oosenbrug, S. M., and J. B. Theberge. 1980. Altitudinal Movements and Summer Habitat Preferences of Woodland Caribou in the Kluane Ranges, Yukon Territory. *Arctic* 33:59-72.

- Ouellet, J.-P., J. Ferron, and L. Sirois. 1996. Space and habitat use by the threatened Gaspé caribou in southeastern Quebec. *Canadian Journal of Zoology* 74:1922-1933.
- Parker, K.L. 1989. Growth rates and morphological measurements of Porcupine caribou calves. *Rangifer* 9:9-13.
- Peek, J. M., M. D. Scott, L. J. Nelson, and D. J. Pierce. 1982. Role of cover in habitat management for big game in northwestern United States. Pages 363-373 in *The 47th North American Wildlife and Natural Resources Conference*, Wildlife Management Institute, USA.
- Pierce, B. M., R. T. Bowyer, and V. C. Bleich. 2004. Habitat selection by mule deer: forage benefits or risk of predation? *Journal of Wildlife Management* 68:533-541.
- Pinard, V., C. Dussault, J.-P. Ouellet, D. Fortin et R. Courtois. Calving rate, calf survival rate and habitat selection of forest-dwelling caribou in a highly managed landscape. *Journal of Wildlife Management*.
- Reimers, E., B. Dahle, S. Eftestol, J. E. Colman, and E. Gaare, 2007. Effects of a power line on migration and range use of wild reindeer. *Biological Conservation* 134:484-494.
- Rempel, R. S., P. C. Elkie, A. R. Rodgers, and M. J. Gluck, 1997. Timber-management and natural-disturbance effects on moose habitat: landscape evaluation. *Journal of Wildlife Management* 61:517-524.
- Rettie, W. J., and F. Messier, 1998. Dynamics of woodland caribou populations at the southern limit of their range in Saskatchewan. *Canadian Journal of Zoology* 76:251-259.
- Rettie, W. J., and F. Messier, 2000. Hierarchical habitat selection by woodland caribou: its relationship to limiting factors. *Ecography* 23:466-478.
- Rettie, W. J., J. W. Sheard, and F. Messier. 1997. Identification and description of forested vegetation communities available to woodland caribou: relating wildlife habitat to forest cover data. *Forest Ecology and Management* 93:245-260.
- Rupp, T. S., M. Olson, L. G. Adams, B. W. Dale, K. Joly, J. Henkelman, W. B. Collins, and A. M. Starfield. 2006. Simulating the influences of various fire regimes on caribou winter habitat. *Ecological Applications* 16:1730-1743.
- Sebbane, A., R. Courtois, S. St-Onge, L. Breton, and P.-É. Lafleur. 2003. Trente ans après sa réintroduction, quel est l'avenir du caribou forestier de Charlevoix? *Le Naturaliste Canadien* 127:55-62.

- Seip, D. R. 1992. Factors limiting woodland caribou populations and their interrelationships with wolves and moose in southeastern British-Columbia. *Canadian Journal of Zoology* 70: 1494-1503.
- Skogland, T. 1984. Wild reindeer foraging-niche organisation. *Holarctic Ecology* 7:345-379.
- Stuart-Smith, A. K., C. J. A. Bradshaw, S. Boutin, D. M. Hebert, and A. B. Rippin. 1997. Woodland caribou relative to landscape patterns in northeastern Alberta. *Journal of Wildlife Management* 61:622-633.
- Vistnes, I., and C. Nellemann. 2001. Avoidance of cabins, roads, and power lines by reindeer during calving. *Journal of Wildlife Management* 65:915-925.
- Vors, L. S., J. A. Schaefer, B. A. Pond, A. R. Rodgers, and B. R. Patterson. 2007. Woodland caribou extirpation and anthropogenic landscape disturbance in Ontario. *Journal of Wildlife Management* 71:1249-1256.
- Wittmer, H. U., B. N. Mclellan, and F. W. Hovey. 2006. Factors influencing variation in site fidelity of woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) in southeastern British Columbia. *Canadian Journal of Zoology* 84:537-545.
- Wittmer, H. U., B. N. Mclellan, R. Serrouya, and C. D. Apps. 2007. Changes in landscape composition influence the decline of a threatened woodland caribou population. *Journal of Animal Ecology* 76:568-579.
- Wolfe, S. A., B. Griffith, and C. A. G. Wolfe. 2000. Response of reindeer and caribou to human activities. *Polar Research* 19:63-73.

CHAPITRE II

CONCLUSION GÉNÉRALE

En forêt boréale, les milieux ouverts sont issus de l'ouverture de la canopée, laquelle peut avoir diverses origines e.g. perturbations, propriétés du sol, drainage, topographie. Pour la faune, ces milieux constituent un ensemble d'habitats contrastés dont l'utilisation peut représenter autant de coûts que de bénéfices (Myserud et Ostbye, 1999; Poole et al., 2007; Ratikainen et al., 2007). Pour les ongulés boréaux, les milieux ouverts peuvent constituer des environnements productifs où les ressources alimentaires abondent (Peek, 1982; Myserud et al., 1999), mais où le couvert de protection est rare (Myserud et Ostbye, 1999). D'autre part, l'ouverture du couvert peut favoriser les comportements de vigilance, de détection et de fuite des proies (Myserud et Ostbye, 1999). En milieu boréal, les milieux ouverts peuvent également subir des modifications saisonnières particulièrement importantes par rapport à la forêt fermée. À l'hiver l'ouverture de la canopée se traduit par une accumulation de neige au sol plus importante limitant à la fois les déplacements des individus et l'accès aux ressources alimentaires (Johnson et al., 2001; Christianson et Creel, 2007). Au printemps, la fonte accélérée de la neige due au rayonnement direct du soleil permet une phénologie végétale plus hâtive et donc un accès facilité à une nourriture fraîche de qualité (Johnson et al., 1995). L'étude de l'utilisation de ces habitats par une espèce forestière peut nous permettre d'en apprendre davantage sur sa plasticité comportementale et sur les facteurs limitants qui régissent son comportement.

Bien qu'il soit généralement reconnu que le caribou forestier évite les milieux très ouverts et récemment perturbés comme les brûlis, les parterres de coupes (Chubbs et al., 1993; Rettie et Messier, 2000; Hins et al., 2009) et les lignes de transport d'énergie (Nellemann et al., 2001; Vistnes et Nellemann, 2001; Reimers et al., 2007), celui-ci peut également choisir de les utiliser comme stratégie d'utilisation de l'espace afin de réduire les risques de prédation. La littérature sur le sujet présente de nombreux exemples de sélection

des pessières ouvertes à lichen et des tourbières (Mcloughlin et al., 2005; Briand et al., 2009; Hins et al., 2009). Dans la majorité des cas, on associe l'utilisation des pessières ouvertes à la présence de lichen comme source de nourriture préférée (Rettie et al., 1997; Gustine et al., 2006a). Or, le caribou n'est pas une espèce spécialiste. Il s'agit d'un herbivore généraliste qui peut brouter autant la végétation herbacée que les tiges ligneuses (Oosenbrug et Theberge 1980; Skogland, 1984). Par contre, sa capacité de digérer le lichen lui permet également de restreindre ses activités dans des milieux improductifs peu fréquentés par les prédateurs (Seip, 1992). Il s'agirait notamment d'une stratégie lui permettant de ne pas fréquenter les habitats préférentiels de l'orignal (Bradshaw et al., 1995; James et al., 2004) où abondent les jeunes tiges décidues et un couvert de protection adéquat (Rempel et al., 1997; Dussault et al., 2005a), et qui expliquerait la sélection des tourbières dans certaines régions. Si le caribou utilise ces milieux ouverts afin de s'isoler des proies alternatives et des prédateurs potentiels de façon à limiter le risque de prédation (Mcloughlin et al., 2005), nous avons voulu vérifier s'il pouvait en être ainsi pour d'autres types de milieux ouverts comme les parterres incendiés non régénérés, les coupes forestières récentes ou les lignes de transport d'énergie.

L'objectif de cette étude était d'étudier la relation entre le caribou forestier et les milieux ouverts. Nos résultats ont révélé qu'à la limite sud de son aire de répartition, dans un paysage transformé par les activités anthropiques, le caribou forestier démontre des patrons de sélection d'habitat inhabituels pour l'espèce. Non seulement n'évite-t-il pas systématiquement les milieux ouverts ou récemment perturbés, mais il les sélectionne véritablement et ce tout au long de son cycle annuel. Effectivement, contrairement aux résultats rapportés par la plupart des études sur le sujet, la sélection des milieux ouverts par le caribou de Charlevoix ne se limite pas qu'aux tourbières et aux pessières ouvertes à lichen. La petite population de caribou occupant le massif forestier de la région de Charlevoix sélectionne également les perturbations d'origine anthropique telles que les jeunes parterres de coupe (< 5 ans) et les lignes de transport d'énergie.

Dans la plupart des études d'habitat du caribou forestier, les milieux ouverts sont réunis dans des catégories d'habitat fourre-tout, *e.g. sites perturbés* ou *milieux ouverts*, qui ne permettent pas d'en déterminer la réelle valeur écologique. En choisissant de considérer les différents types de milieux ouverts de façon indépendante les uns des autres, et en y mesurant la disponibilité alimentaire et le couvert de protection directement sur le terrain, nous avons pu caractériser l'importance écologique de ces habitats contrastés pour cet animal forestier. En utilisant la meilleure technologie disponible *i.e.* les colliers GPS, sur un bon nombre d'individus suivis sur une période de trois ans, et en considérant les variations saisonnières et interindividuelles associées au statut maternel des femelles (présence de faon), nous avons réussi à mettre en lumière l'importance des principaux facteurs limitants (risque de prédation et disponibilité des ressources alimentaires) sur la sélection de l'habitat par le caribou forestier en forêt boréale aménagée.

En travaillant à trois échelles spatiales, il nous a été possible de démontrer que l'utilisation des coupes forestières récentes par le caribou n'était pas qu'un simple artefact de la configuration spatiale de la coupe forestière par rapport à la forêt mature résiduelle tel que précédemment observé dans d'autres régions (Vors et al., 2007; Hins et al., 2009) puisque non seulement le caribou utilisait des secteurs où la coupe forestière était importante (échelle du paysage), mais qu'il passait plus de temps au sein des assiettes de coupe (échelle du domaine vital) en plus d'y sélectionner les sites les plus ouverts (fine échelle).

D'abord, la sélection des pessières ouvertes à lichen et des coupes forestières récentes à l'échelle du paysage suggère que les caribous concentrent leurs activités (domaine vital annuel) dans des secteurs hétérogènes où les milieux ouverts, relativement rares à cette échelle, étaient relativement abondants. La forte sélection des pessières ouvertes à lichen à cette grande échelle s'expliquerait par l'importance de ces milieux comme habitat d'hiver

pour le caribou, notamment à cause de la biomasse élevée de lichens qu'on y retrouve. Il est toutefois difficile de juger de l'importance réelle des milieux ouverts par le caribou forestier uniquement en considérant les patrons de sélection observés à l'échelle du paysage.

À l'échelle du domaine vital, nous avons observé une sélection des pessières ouvertes à lichen par l'ensemble des individus durant l'hiver, le printemps et la mise bas, mais seulement par les femelles avec faon durant l'été et le rut. Bien que la sélection de ce type de milieu ouvert en hiver et au printemps puisse s'expliquer par la disponibilité de lichens qui y est élevée, il en est autrement des autres périodes durant lesquelles l'alimentation du caribou ne repose pas sur le lichen. Selon la prémisse supposant que les femelles accompagnées de leur faon adopteront un comportement plus « prudent » que les femelles seules (Main et al., 1996; Boving et Post, 1997), nous avons interprété la sélection de ce type de milieu peu productif, et peu intéressant pour l'orignal, comme une stratégie permettant au caribou de réduire le risque de prédation.

À l'échelle du domaine vital, d'autres différences entre les deux groupes de femelles suggèrent que la sélection des milieux ouverts constituerait effectivement une stratégie anti-prédatrice. Pendant la mise bas, les femelles suitées sont les seules à avoir sélectionné les coupes récentes de moins de 5 ans et les lignes de transport d'énergie. Cela signifie que les femelles qui ont mis bas ont passé plus de temps dans ces milieux relativement à la faible disponibilité de ceux-ci au sein des domaines vitaux annuels des individus. Ce résultat appuie l'hypothèse selon laquelle l'utilisation des milieux ouverts constituerait une stratégie anti-prédatrice. D'autre part, la sélection par les femelles non suitées des habitats où la régénération arbustive est mieux établie et plus haute parmi ceux considérés, tels que les brûlis et les coupes âgées de 6 à 10 ans, suggère que celles-ci seraient plus enclines à

s'alimenter dans des habitats plus risqués susceptibles d'attirer l'orignal et donc le loup (Dussault et al., 2005b).

À fine échelle, tous les individus ont démontré une sélection pour les sites les plus ouverts au sein des milieux ouverts fréquentés, *i.e.* où le couvert latéral était plus faible. Les sites sélectionnés étaient aussi situés à proximité d'un massif forestier. Selon la théorie de Rettie et Messier (2000), il semblerait donc que la prédation continue d'être un facteur limitant à fine échelle puisque les caractéristiques d'habitat les plus généralement sélectionnées sont celles qui favorisent les comportements de vigilance, de détection et de fuite. Cela n'est pas surprenant compte tenu que le loup est omniprésent dans l'aire d'étude (Houle et al., 2010) et qu'il est probablement impossible pour les caribous de les éviter à grande échelle. Par ailleurs, nous avons également noté que sur l'ensemble des modèles de sélection des ressources des femelles non suivées, les ressources alimentaires étaient sélectionnées six fois (brout, graminées, lichen) alors que chez les femelles avec faon, seul le lichen terrestre et les graminées étaient sélectionnés en hiver et durant la mise bas, respectivement. Les ressources alimentaires étaient vraisemblablement plus limitantes pour les femelles suivées durant cette période étant donné la rareté des ressources en hiver et les besoins énergétiques et nutritionnels accrus en période de lactation (Klein, 1990; Main et al., 1996).

Nos résultats suggèrent donc que le caribou utiliserait les milieux ouverts, surtout ceux qui sont très ouverts et peu productifs en termes de nourriture pour l'orignal, comme stratégie anti-prédatrice lui permettant de s'isoler de l'orignal et du loup. À fine échelle, il opérerait pour des sites favorisant les comportements de vigilance, de détection et de fuite. Les différences observées entre les patrons de sélection des femelles suivées et non suivées relativement aux ressources alimentaires nous ont également permis d'apprécier le compromis qui régit l'utilisation des milieux ouverts par le caribou en forêt aménagée. Nos

résultats indiquent que les différences de sélection des ressources alimentaires entre les femelles suitées et non suitées sont semblables à ce qui a été observé par d'autres auteurs, *i.e.* que les femelles suitées sélectionnent les milieux où les ressources alimentaires sont moins abondantes que les femelles sans faon (Barten et al., 2001; Gustine et al., 2006a).

Pour des études futures, il pourrait être intéressant de mesurer l'effet du risque de prédation sur le régime alimentaire du caribou en tant qu'herbivore intermédiaire *i.e.* qui s'alimente autant d'essences ligneuses (*browsing*) que d'espèces herbacées (*grazing*). Un groupe d'auteurs a récemment étudié les comportements de quête alimentaire du wapiti (*Cervus elaphus*) qui est lui aussi un herbivore intermédiaire (Creel et al., 2005; Creel et Christianson, 2009). Ceux-ci ont observé que suite à la réintroduction du loup comme prédateur principal dans la région de Yellowstone, le cerf avait changé d'habitat d'alimentation délaissant la prairie pour le milieu plus forestier (Creel et al., 2005; Creel et Christianson, 2009). Il serait donc possible de croire que la stratégie d'évitement de la prédation adoptée par le caribou forestier de Charlevoix puisse se traduire en un régime composé d'une plus grande proportion de ressources alimentaires de milieux ouverts, *e.g.* les graminées.

Il aurait certes été intéressant d'inclure une mesure précise de la probabilité d'utilisation de l'habitat par l'orignal ou encore mieux par le loup afin de mieux estimer le risque de prédation dans chacun des milieux étudiés. Or, grâce aux différences observées entre les patrons de sélection des femelles suitées et des femelles non suitées, nous avons tout de même réussi à identifier les habitats qui semblaient les plus « sécuritaires » et pu mettre en lumière l'importance du risque de prédation dans l'utilisation des milieux ouverts.

À la lumière des résultats obtenus il semble qu'il serait pertinent d'évaluer si le comportement inusité qui a été observé puisse avoir un impact démographique étant donné le statut précaire de la population de Charlevoix et ses problèmes de recrutement. Par exemple, est-ce que le faon dont la mère utilise les milieux ouverts a plus de chance de survivre à la prédation ? Une étude sur la survie des faons en relation avec l'utilisation de l'espace et de l'habitat des femelles est actuellement en cours dans la Réserve fauniques des Laurentides et permettra sous peu de répondre à cette question.

Dans le même ordre d'idées, il est également important de mentionner que bien que la sélection des milieux ouverts comme stratégie d'évitement de la prédation puisse favoriser la ségrégation spatiale entre le caribou et le loup, il en est autrement de l'ours noir, lequel peut être un prédateur important des faons de cervidés. L'ouverture du paysage forestier est effectivement susceptible d'influencer positivement cet autre acteur important de la dynamique de la grande faune boréale. L'augmentation locale de ce prédateur dans les paysages sous aménagement pourrait constituer une menace additionnelle pour le caribou. À court terme, l'abondance de petits fruits sur les parterres de coupes récentes favorise la présence de l'ours noir (Chaulk et al., 2005; Brodeur et al., 2008). De plus, en Alaska, il a été démontré que l'ours noir tendait à consommer le veau orignal proportionnellement à sa disponibilité dans un territoire. Conséquemment, dans les secteurs les plus favorables à l'orignal, les ours qui consommaient plus de viande avaient un meilleur taux de reproduction (Schwartz et Franzmann, 1991). Selon certains auteurs, dans les systèmes très perturbés par la coupe forestière où l'ours est favorisé, la pression de prédation qu'il effectue pourrait devenir critique pour une population de proies de petite taille (Rettie et Messier, 1998). Si l'utilisation des milieux ouverts s'avérait une bonne stratégie d'évitement de la prédation pour le caribou dans un système caribou-orignal-loup, il est possible de croire qu'elle soit moins efficace pour éviter l'ours noir. Une étude récente a démontré que l'ours noir n'était pas un prédateur actif des faons de caribou, *i.e.* il les consommerait de façon opportuniste sans les rechercher nécessairement (Bastille-Rousseau

et al. 2010). Par contre, la probabilité de rencontre avec un ours pourrait tout de même être plus élevée dans les milieux ouverts productifs et pourrait se traduire par un taux de prédation accru sur les faons de caribou.

La population du caribou de Charlevoix est une population réintroduite au cœur d'un massif forestier entouré de communautés urbaines. Il s'agit d'une population isolée en ce sens qu'aucune immigration n'est possible et que les individus ont très peu de chance d'émigrer vers le nord ou vers d'autres territoires refuges dans l'aire de distribution de l'espèce. Le caribou de Charlevoix évolue dans un paysage hautement modifié par l'industrie forestière laquelle contribue de façon importante à l'ouverture du paysage et au rajeunissement de la forêt. Dans ce contexte, la région de la Réserve faunique des Laurentides supporte des densités relativement élevées d'orignal (Laurian et al., 2000; Dussault et al., 2005a,b, 2006), de loup (Jolicoeur, 1998; Houle et al., 2009) et d'ours noir (Lamontagne et al., 2006; Brodeur et al., 2008). La précarité de cette population fait l'objet d'un objectif de conservation spécifique au sein du plan de rétablissement du caribou forestier (MRNF, 2008).

C'est dans ce contexte particulier que nous avons conduit cette étude à travers laquelle nous avons apporté des éléments de réponse contribuant à la compréhension générale de l'utilisation de l'habitat par le caribou en forêt aménagée. À travers notre analyse de la relation entre le caribou forestier et ces habitats contrastés et souvent mal considérés que sont les milieux ouverts, nous avons, une fois de plus, pu observer la plasticité comportementale de cette espèce qui a su s'adapter à une diversité d'environnements à travers son aire de distribution circumpolaire. Dans la plupart des études de sélection d'habitat du caribou forestier conduites à ce jour, les milieux ouverts considérés dans notre étude sont regroupés dans une classe générale comme « milieux perturbés » ou « coupes forestières » sans égard à leur âge et à la qualité de la régénération.

Le fait d'avoir considéré chaque type de milieu ouvert différemment et d'avoir divisé les coupes forestières en trois catégories d'âge (<5 ans, 6-10 ans et 10-20 ans), nous a permis d'observer des résultats qui *a priori* peuvent surprendre. Par ailleurs, il est important de noter que si nos résultats ont effectivement montré une sélection des coupes forestières récentes et des lignes de transport d'énergie, cette sélection s'estompe rapidement lorsque les milieux perturbés vieillissent. En accord avec la littérature existante, nos résultats ont aussi permis de mettre en évidence l'importance des milieux ouverts d'origine naturelle comme les tourbières et les pessières à lichen.

En travaillant à plusieurs échelles spatiales, en considérant les différentes périodes annuelles et surtout en comparant les patrons de sélection des femelles selon la présence d'un faon, nous avons réussi à mettre en lumière l'importance du risque de prédation ainsi que du compromis qui régissent l'utilisation de l'habitat par le caribou forestier en forêt aménagée. En analysant de façon exhaustive le comportement, *a priori* inusité, d'une population qui évolue dans un paysage hautement transformé par les activités humaines, nous avons reconnu ce qui semble être la stratégie d'utilisation de l'espace et de l'habitat du pacifique caribou forestier *i.e.* s'isoler des proies alternatives et des prédateurs ce qui lui permet de se nourrir en paix.

Nos résultats soulignent notamment que la conservation du caribou forestier passe par la protection des milieux naturellement ouverts qui sont souvent assez rares au sein de la matrice forestière, *i.e.* pessières ouvertes à lichen et tourbières. Il est non seulement important de protéger directement ces milieux mais aussi de protéger la forêt qui les entoure en y limitant les activités forestières comme la coupe, la plantation et le développement de chemins forestiers, afin de maintenir la connectivité entre ces habitats recherchés et le reste de la matrice forestière. Notre étude suggère également que le principal impact de l'industrie forestière sur le caribou n'est pas nécessairement la perte du

couvert forestier à proprement parler, mais plutôt l'impact à moyen terme du rajeunissement et de l'enfeuillage de la forêt qui aurait un impact sur la dynamique de la grande faune forestière impliquant l'orignal, le loup gris et l'ours noir. Ainsi, les stratégies forestières favorisant le maintien à long terme du caribou dans le paysage devraient tendre à limiter la proportion de jeunes forêts et l'enfeuillage de la forêt à une grande échelle spatiale permettant de répondre aux besoins annuels du caribou (plusieurs milliers de km²). La taille et la distribution des parterres de coupe devraient limiter la proportion de jeunes forêts (6-30 ans) à une valeur inférieure au seuil qui permettrait une augmentation significative des populations d'orignal, de loup et d'ours noir.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Andren, H., 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat - a review. *Oikos*, 71: 355-366.
- Archambault, L., C. Delisle, G. R. Larocque, L. Sirois, et P. Belleau, 2006. Fifty years of forest dynamics following diameter-limit cuttings in balsam fir - yellow birch stands of the Lower St. Lawrence region, Quebec. *Revue Canadienne de Recherche Forestière*, 36: 2745-2755.
- Attwill, P. M., 1994. The disturbance of forest ecosystems - the ecological basis for conservative management. *Forest Ecology and Management*, 63: 247-300.
- Barten, N. L., R. T. Bowyer, et K. J. Jenkins, 2001. Habitat use by female caribou: Tradeoffs associated with parturition. *Journal of Wildlife Management*, 65: 77-92.
- Bastille-Rousseau, G., D. Fortin, C. Dussault, R. Courtois, et J.-P. Ouellet, 2010. Foraging strategies by omnivores: Are black bears actively searching for ungulate fawns or are they simply opportunistic predators? *Ecography* (accepted).
- Belle-Isle, J., et D. Kneeshaw, 2007. A stand and landscape comparison of the effects of a spruce budworm (*Choristoneura fumiferana* (Clem.)) outbreak to the combined effects of harvesting and thinning on forest structure. *Forest Ecology and Management*, 246: 163-174.
- Bergerud, A. T., et W. B. Ballard, 1988. Wolf predation on caribou : the nelchina herd case history, a different interpretation. *Journal of Wildlife Management*, 52: 344-357.
- Boucher, Y., D. Arseneault, et L. Sirois, 2006. Logging-induced change (1930-2002) of a preindustrial landscape at the northern range limit of northern hardwoods, eastern Canada. *Revue Canadienne de Recherche Forestière*, 36: 505-517.
- Boving, P. S., et E. Post, 1997. Vigilance and foraging behaviour of female caribou in relation to predation risk. *Rangifer*, 17: 55-63.
- Bradshaw, C. J. A., D. M. Hebert, A. B. Rippin, et S. Boutin, 1995. Winter Peatland Habitat Selection by Woodland Caribou in Northeastern Alberta. *Revue Canadienne de Zoologie*, 73:1567-1574.

- Briand, Y., J.-P. Ouellet, C. Dussault, et M.-H. St-Laurent, 2009. Fine-scale habitat selection by female forest-dwelling caribou in managed boreal forest : Empirical evidence of a seasonal shift between foraging opportunities and antipredator strategies. *Ecoscience*, 16: 330-340.
- Brodeur, V., J. P. Ouellet, R. Courtois, et D. Fortin, 2008. Habitat selection by black bears in an intensively logged boreal forest. *Revue Canadienne de Zoologie*, 86: 1307-1316.
- Brown, G. S., W. J. Rettie, R. J. Brooks, et F. F. Mallory, 2007. Predicting the impacts of forest management on woodland caribou habitat suitability in black spruce boreal forest. *Forest Ecology and Management*, 245:137-147.
- Burton, P. J., D. D. Kneeshaw, et K. D. Coates, 1999. Managing forest harvesting to maintain old growth in boreal and sub-boreal forests. *The Forestry Chronicle*, 75: 623-631.
- Chaulk, K., S. Bondrup-Nielsen, et F. Harrington, 2005. Black bear, *Ursus americanus*, ecology on the northeast coast of Labrador. *Canadian Field-Naturalist*, 119: 164-174.
- Christianson, D. A., and S. Creel, 2007. A review of environmental factors affecting elk winter diets. *Journal of Wildlife Management*, 71: 164-176
- Chubbs, T. E., L. B. Keith, S. P. Mahoney, and M. J. Mcgrath, 1993. Responses of woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) to clear-cutting in east-central Newfoundland. *Revue Canadienne de Zoologie*, 71: 487-493.
- COSEPAC, 2002. Assessment and update status report on the woodland caribou *Rangifer tarandus caribou* in Canada. Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada. Ottawa xi, 98 pp.
- Courtois, R., J. P. Ouellet, A. Gingras, C. Dussault, L. Breton, et J. Maltais, 2003. Historical changes and current distribution of Caribou, *Rangifer tarandus*, in Quebec. *Canadian field-Naturalist*, 117: 399-414.
- Courtois, R., J. P. Ouellet, L. Breton, A. Gingras, et C. Dussault, 2007. Effects of forest disturbance on density, space use, and mortality of woodland caribou. *Ecoscience*, 14: 491-498.
- Creel, S., et D. Christianson, 2009. Wolf presence and increased willow consumption by Yellowstone elk: implications for trophic cascades. *Ecology*, 90: 2454-2466.

- Creel, S., J. Winnie, B. Maxwell, K. Hamlin, et M. Creel, 2005. Elk alter habitat selection as an antipredator response to wolves. *Ecology*, 86: 3387-3397.
- Crete, M., B. Drolet, J. Huot, M. J. Fortin, et G. J. Doucet, 1995. Postfire sequence of emerging diversity among mammals and birds in the north of the boreal forest in Quebec. *Revue Canadienne de Recherche Forestière*, 25: 1509-1518.
- Cumming, H. G., 1992. Woodland caribou: Facts for forest managers. *Forestry Chronicle*, 68: 481-491.
- Cumming, H. G., D. B. Beange, G. Lavoie, 1996. Habitat partitionning between woodland caribou and moose in Ontario: the potentiel role of shared predation risk. *Rangifer Special Issue*, 9:81-93.
- Dalerum, F., S. Boutin, et J. S. Dunford, 2007. Wildfire effects on home range size and fidelity of boreal caribou in Alberta, Canada. *Revue Canadienne de Zoologie*, 85: 26-32.
- De Grandpre, L., L. Archambault, et J. Morissette, 2000. Early understory successional changes following clearcutting in the balsam fir-yellow birch forest. *Ecoscience*, 7: 92-100.
- Debellefeuille, S., 2001. Le caribou forestier et la sylviculture. Ministère des Ressources naturelles, Direction de l'environnement forestier, Québec, DEF-0190.
- Dussault, C., R. Courtois, J. P. Ouellet, et I. Girard, 2005. Space use of moose in relation to food availability. *Revue Canadienne de Zoologie*, 83: 1431-1437.
- Dussault, C., R. Courtois, et J. P. Ouellet, 2006. A habitat suitability index model to assess moose habitat selection at multiple spatial scales. *Revue Canadienne de Recherche Forestière*, 36: 1097-1107.
- Dyer, S. J., J. P. O'Neill, S. M. Wasel, et S. Boutin, 2002. Quantifying barrier effects of roads and seismic lines on movements of female woodland caribou in northeastern Alberta. *Revue Canadienne de Zoologie*, 80: 839-845.
- Faille, G., Dussault, C., Ouellet, J.-P., Fortin, D., Courtois, R., St-Laurent, M.-H. and Dussault, C., 2010. Range fidelity: The missing link between caribou decline and habitat alteration? *Biological Conservation*, 143(11): 2840-2850.
- Ferron, J., F. Potvin, et C. Dussault, 1998. Short-term effects of logging on snowshoe hares in the boreal forest. *Revue Canadienne de Recherche Forestière*, 28: 1335-1343.

- Franklin, J. F., et R. T. T. Forman, 1987. Creating landscape patterns by forest cutting: ecological consequences and principles. *Landscape Ecology*, 1: 19-28.
- Fuller, T. K., et L. B. Keith, 1981. Woodland caribou population dynamics in Northeastern Alberta. *Journal of Wildlife Management*, 45:197-213.
- Gentry, D. J., et K. T. Vierling, 2007. Old burns as source habitats for Lewis's woodpeckers breeding in the Black Hills of South Dakota. *Condor*, 109: 122-131.
- Gustine, D. D., K. L. Parker, R. J. Lay, M. P. Gillingham, et D. C. Heard, 2006a. Interpreting resource selection at different scales for woodland caribou in winter. *Journal of Wildlife Management*, 70: 1601-1614.
- Gustine, D. D., K. L. Parker, R. J. Lay, M. P. Gillingham, et D. C. Heard, 2006b. Calf survival of woodland caribou in a multi-predator ecosystem. *Wildlife Monographs*, 165: 1-32.
- Hins, C., J. P. Ouellet, C. Dussault, et M. H. St-Laurent, 2009. Habitat selection by forest-dwelling caribou in managed boreal forest of eastern Canada: Evidence of a landscape configuration effect. *Forest Ecology and Management*, 257: 636-643.
- Houle, M., D. Fortin, C. Dussault, R. Courtois, J.-P. Ouellet, 2010. Cumulative effects of forestry on habitat use by gray wolf (*Canis lupus*) in the boreal forest. *Landscape Ecology*, 25: 419-433.
- James, A. R. C., S. Boutin, D. M. Hebert, et A. B. Rippin, 2004. Spatial separation of caribou from moose and its relation to predation by wolves. *Journal of Wildlife Management*, 68: 799-809.
- Johnson, C. J., K. L. Parker, et D. C. Heard, 2001. Foraging across a variable landscape: behavioral decisions made by woodland caribou at multiple spatial scales. *Oecologia*, 127: 590-602.
- Johnson, C. J., K. L. Parker, C. H. Douglas, et D. R. Seip, 2004. Movements, foraging habits, and habitat use strategies of northern woodland caribou during winter: Implications for forest practices in British Columbia. *BC Journal of Ecosystems and Management*, 5: 22-35.
- Jolicoeur, H., 1998. *Le loup du Massif de la Jacques-Cartier*. Québec. 64 pp.
- Joly, K., B. W. Dale, W. B. Collins, et L. G. Adams, 2003. Winter habitat use by female caribou in relation to wildland fires in interior Alaska. *Revue Canadienne de Zoologie*, 81:1192-1201.

- Kenefic, L. S., P. E. Sendak, et J. C. Brissette, 2005. Comparison of fixed diameter-limit and selection cutting in northern conifers. *Northern Journal of Applied Forestry*, 22: 77-84.
- Klein, D. R., 1990. Variation in quality of caribou and reindeer forage plants associated with season, plant and phenology. *Rangifer*, Special Issue, 3: 123-130.
- Lamontagne, G., H. Jolicoeur, et S. Lefort. 2006. Plan de gestion de l'ours noir (2006-2013). Québec. 487 pp.
- Laurian, C., J. P. Ouellet, R. Courtois, L. Breton, et S. St-Onge, 2000. Effects of intensive harvesting on moose reproduction. *Journal of Applied Ecology*, 37: 515-531.
- Lefort, S., R. Courtois, M. Poulin, L. Breton, et A. Sebbane. 2006. Sélection d'habitat du Caribou forestier de chalarvoix d'après la télémétrie GPS, saison 2004-2005. MRNF, Direction du développement de la faune, Direction de la recherche sur la faune, Québec, 68 pp.
- Mahoney, S. P., et J. A. Schaefer, 2002. Hydroelectric development and the disruption of migration in caribou. *Biological Conservation*, 107: 147-153.
- Main, M. B., F. W. Weckerly, et V. C. Bleich, 1996. Sexual segregation in ungulates: New directions for research. *Journal of Mammalogy*, 77: 449-461.
- McLoughlin, P. D., J. S. Dunford, et S. Boutin, 2005. Relating predation mortality to broad-scale habitat selection. *Journal of Animal Ecology*, 74: 701-707.
- Morales, J. M., D. Fortin, J. L. Frair, et E. H. Merrill, 2005. Adaptive models for large herbivore movements in heterogeneous landscapes. *Landscape Ecology*, 20: 301-316.
- MRNF, 2008a. Liste des espèces menacées ou vulnérables au Québec. Ministère des ressources naturelles et de la faune. [En ligne], URL:<http://www3.mrnf.gouv.qc.ca/faune/especes/menacees/fiche.asp?noEsp=53>.
- MRNF, Équipe de rétablissement du caribou forestier du Québec, 2008b. Plan de rétablissement du caribou forestier (*Rangifer tarandus*) au Québec (2005-2012), Québec. MRNF, Faune Québec, Direction de l'expertise sur la Faune et des Habitats, 78 pp.
- Mysterud, A., et E. Ostbye, 1999. Cover as a habitat element for temperate ungulates: effects on habitat selection and demography. *Wildlife Society Bulletin*, 27: 385-394.

- Nellemann, C., I. Vistnes, P. Jordhoy, et O. Strand, 2001. Winter distribution of wild reindeer in relation to power lines, roads and resorts. *Biological Conservation*, 101: 351-360.
- Nudds, T. D., 1977. Quantifying the vegetation structure of wildlife cover. *Wildlife Society Bulletin*, 5: 113-117.
- Oosenbrug, S. M., et J. B. Theberge., 1980. Altitudinal Movements and Summer Habitat Preferences of Woodland Caribou in the Kluane Ranges, Yukon Territory. *Arctic*, 33:59-72.
- Ouellet, J. P., J. Ferron, et L. Sirois, 1996. Space and habitat use by the threatened Gaspé caribou in southeastern Quebec. *Revue Canadienne de Zoologie*, 74: 1922-1933.
- Pinard, V., C. Dussault, J.-P. Ouellet, D. Fortin et R. Courtois. Calving Rate, Calf Survival Rate and Habitat Selection of Forest-Dwelling Caribou in a Highly Managed Landscape. *Journal of Wildlife Management*.
- Potvin, F., et N. Bertrand, 2004. Leaving forest strips in large clearcut landscapes of boreal forest: A management scenario suitable for wildlife? *Forestry Chronicle*, 80: 44-53.
- Potvin, F., R. Courtois, et L. Belanger, 1999. Short-term response of wildlife to clear-cutting in Quebec boreal forest: multiscale effects and management implications. *Revue Canadienne de Recherche Forestière*, 29: 1120-1127.
- Peek, J. M., M. D. Scott, L. J. Nelson, and D. J. Pierce, 1982. Role of cover in habitat management for big game in northwestern United States. 47th North American Wildlife Conference: 363-373.
- Poole, K. G., R. Serrouya, et K. Stuart-Smith, 2007. Moose calving strategies in interior montane ecosystems. *Journal of Mammalogy*, 88: 139-150.
- Potvin, F., et N. Bertrand, 2004. Leaving forest strips in large clearcut landscapes of boreal forest: A management scenario suitable for wildlife? *Forestry Chronicle*, 80:44-53.
- Ratikainen, Ii, M. Panzacchi, A. Mysterud, J. Odden, J. Linnell, et R. Andersen, 2007. Use of winter habitat by roe deer at a northern latitude where Eurasian lynx are present. *Journal of Zoology*, 273: 192-199
- Reimers, E., B. Dahle, S. Eftestol, J. E. Colman, et E. Gaare, 2007. Effects of a power line on migration and range use of wild reindeer. *Biological Conservation*, 134: 484-494.

- Rempel, R. S., P. C. Elkie, A. R. Rodgers, et M. J. Gluck, 1997. Timber-management and natural-disturbance effects on moose habitat: Landscape evaluation. *Journal of Wildlife Management*, 61: 517-524.
- Rettie, W. J., J. W. Sheard, et F. Messier, 1997. Identification and description of forested vegetation communities available to woodland caribou: Relating wildlife habitat to forest cover data. *Forest Ecology and Management*, 93: 245-260.
- Rettie, W. J., et F. Messier, 1998. Dynamics of woodland caribou populations at the southern limit of their range in Saskatchewan. *Revue Canadienne de Zoologie*, 76: 251-259.
- Rettie, W. J., et F. Messier, 2000. Hierarchical habitat selection by woodland caribou: its relationship to limiting factors. *Ecography*, 23: 466-478.
- Rupp, T. S., M. Olson, L. G. Adams, B. W. Dale, K. Joly, J. Henkelman, W. B. Collins, et A. M. Starfield, 2006. Simulating the influences of various fire regimes on caribou winter habitat. *Ecological Applications*, 16: 1730-1743.
- Schaefer, J. A., et S. P. Mahoney, 2007. Effects of Progressive Clearcut Logging on Newfoundland Caribou. *Journal of Wildlife Management*, 71: 1753-1757.
- Schwartz, C. C., et A. W. Franzmann, 1991. Interrelationship of black bears to moose and forest succession in the northern coniferous forest. *Wildlife Monographs*, 113.
- Sebbane, A., R. Courtois, S. St-Onge, L. Breton, et P.-É. Lafleur. 2002. Utilisation de l'espace et caractérisation de l'habitat du Caribou de Charlevoix, entre l'automne 1998 et l'hiver 2001. Québec, 84 pp.
- Seip, D. R., 1992. Factors limiting woodland caribou populations and their interrelationships with wolves and moose in Southeastern British-Columbia. *Revue Canadienne De Zoologie*, 70: 1494-1503.
- Sendak, P. E., J. C. Brissette, et R. M. Frank, 2003. Silviculture affects composition, growth, and, yield in mixed northern conifers: 40-year results from the Penobscot Experimental Forest. *Revue Canadienne de Recherche Forestière*, 33: 2116-2128.
- St-Laurent, M.-H., J. ferron, C. Hins, and R. Gagnon, 2007. Effects of residual stand structure and landscape characteristics on habitat use by birds and small mammals in logged boreal forest. *Revue Canadienne de Recherche Forestière*, 37: 1298-1309.

- St-Laurent, M.-H., C. Dussault, J. Ferron, and R. Gagnon, 2009. Dissecting habitat loss and fragmentation effects following logging in boreal forest : conservation perspectives from landscape simulations. *Biological Conservation*, 142: 2240-2249.
- Stuart-Smith, A. K., C. J. A. Bradshaw, S. Boutin, D. M. Hebert, et A. B. Rippin, 1997. Woodland caribou relative to landscape patterns in Northeastern Alberta. *Journal of Wildlife Management*, 61: 622-633.
- Terry, E. L., B. N. McLellan, et G. S. Watts, 2000. Winter habitat ecology of mountain caribou in relation to forest management. *Journal of Applied Ecology*, 37: 589-602.
- Thurber, J. M., R. O. Peterson, T. D. Drummer, et S. A. Thomasma, 1994. Gray Wolf Response to Refuge Boundaries and Roads in Alaska. *Wildlife Society Bulletin*, 22: 61-68.
- Vistnes, I., et C. Nellemann, 2001. Avoidance of cabins, roads, and power lines by reindeer during calving. *Journal of Wildlife Management*, 65: 915-925.
- Vistnes, I., C. Nellemann, P. Jordhoy, et O. Strand, 2001. Wild reindeer: impacts of progressive infrastructure development on distribution and range use. *Polar Biology*, 24: 531-537.
- Vistnes, I., C. Nellemann, P. Jordhoy, et O. Strand, 2004. Effects of infrastructure on migration and range use of wild reindeer. *Journal of Wildlife Management*, 68: 101-108.
- Vors, L. S., J. A. Schaefer, B. A. Pond, A. R. Rodgers, et B. R. Patterson, 2007. Woodland caribou extirpation and anthropogenic landscape disturbance in Ontario. *Journal of Wildlife Management*, 71: 1249-1256.
- Wittmer, H. U., B. N. McLellan, R. Serrouya, et C. D. Apps, 2007. Changes in landscape composition influence the decline of a threatened woodland caribou population. *Journal of Animal Ecology*, 76: 568-579.