



Université du Québec  
à Rimouski

**INFLUENCE DE LA FIDÉLITÉ AU DOMAINE VITAL SUR  
LA MORTALITÉ DES FEMELLES ET DES FAONS CHEZ  
LE CARIBOU FORESTIER**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en Gestion de la faune et de ses habitats en vue de  
l'obtention du grade de Maître ès Science

PAR

© **ALEXANDRE LAFONTAINE**

**Novembre 2016**





**Composition du jury :**

**Dominique Berteaux, président du jury, UQAR**

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

**Pierre Drapeau, codirecteur de recherche, UQAM**

**Christian Dussault, examinateur externe, MFFP**

Dépôt initial le 21 juin 2016

Dépôt final le 1<sup>er</sup> novembre 2016



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.



À tous les animaux dont j'ai suivi  
les pistes, de vos histoires sont nés une  
passion, un métier...





## REMERCIEMENTS

Je me dois de remercier en premier lieu mon directeur de recherche, Martin-Hugues St-Laurent. Il y a maintenant 5 ans, je prenais la décision de quitter un emploi stable en foresterie pour poursuivre ma passion de l'écologie animale. Au fil de mes années à l'UQAR, tu auras su percevoir l'intérêt et la curiosité que je portais pour cette science. La confiance et le soutien que tu m'as accordés à travers la réalisation de ce projet ont largement dépassé mes attentes et les obligations d'un directeur de recherche. Merci de m'avoir laissé chercher et trouver mes propres réponses et de m'avoir orienté lorsque c'était nécessaire. En espérant que cette collaboration précieuse puisse se poursuivre dans le futur, sous une forme ou sous une autre. Un énorme merci également à mon co-directeur, Pierre Drapeau, dont la passion pour la science et la recherche est communicative et ce, même à des centaines de kilomètres de distance. Ton implication et ton souci du détail m'ont poussé à trouver le mot juste et à mieux raconter une des histoires que des millions de données télémétriques contenaient. Je remercie Daniel Fortin qui a su partager sa connaissance fine de l'écologie spatiale afin d'amener ce projet aussi loin que possible. Ta grande disponibilité et tes conseils ont été d'une aide précieuse dans la réalisation de l'article de ce mémoire. Je tiens aussi à remercier Joel Bêty pour avoir évalué mon devis de recherche ainsi que Dominique Berteaux et Christian Dussault pour l'évaluation de mon mémoire.

Aux membres du labo St-Laurent, votre complicité et votre vivacité d'esprit m'auront permis de me métamorphoser de « jeune » bachelier en scientifique plus aguerri au fil de nos discussions et débats sur la science. Mathieu Boudreau, Virginie Christopherson, Jonathan Frenette, Mathieu Leblond, Frédéric Lesmerises, Rémi Lesmerises, Marie-Audrey Nadeau-Fortin, Alexandra Pierre, Pascal Pettigrew et Esmarella Raymond-Bourret, merci pour les échanges, les 5 à 7 et les fou rires partagés qui ont jalonné ces deux belles années passées en

votre compagnie. Au plaisir de se recroiser aux quatre coins de la province pour une sortie en plein air ou une partie de chasse/pêche afin d'entendre vos histoires !

Notre capacité à répondre à de nouvelles questions de recherche sur les comportements et les facteurs affectant la démographie du caribou forestier nécessite une quantité phénoménale de données. À ce titre, je tiens à remercier les nombreux partenaires qui ont consenti à mettre en commun les différents suivis télémétriques essentiels à la réalisation de ce projet : Jean-Pierre Ouellet, Christian Dussault, Claude Dussault, Vincent Brodeur, Ariane Massé, Julien Mainguy, Daniel Fortin, Pierre Drapeau et Martin-Hugues St-Laurent. Un merci tout spécial aussi aux techniciens ayant participé aux captures sur le terrain : Bruno Baillargeon, Claude Bourgeois, Laurier Breton, Laurier Coulombe, Rhéaume Courtois, D. Dorais, J.-G. Frenette, Serge Gravel, Dominic Grenier, Daniel Guay, Jean-Yves. Lacasse, R. Lavoie, D. Lacasse, Marius Poulin, Bruno Rochette and Sylvain St-Onge. J'aimerais également souligner la contribution exceptionnelle d'Alain Caron, dont l'expertise statistique et géomatique bonifie le parcours de tous les étudiants gradués en biologie de l'UQAR. Merci pour ta grande disponibilité et l'énergie que tu consacres aux questions qui te sont posées.

Au cours de ces années d'études, une jeune fille a grandi à mes côtés en acceptant que son papa parte parfois de longues semaines à la recherche d'ongulés très loin de la maison et qu'il passe une partie de ses samedis ou de ses soirées à triturer des bases de données sur son ordinateur. J'ai entrepris ce défi des études graduées en partie pour toi, Éliane, afin de te montrer qu'il est possible de réaliser ses rêves et qu'un métier peut naître d'une passion. Mais tu es aussi celle pour qui les sacrifices furent les plus grands. Merci pour tout ton amour, tes figures de gymnastique et la fierté dans tes yeux quand tu parles de ton papa et de ses caribous. Ces dernières années, une alliée précieuse est aussi entrée dans nos vies. Une amie, une complice, une amoureuse et la plus belle des belle-mamans. Virginie, partager ta vie est un bonheur que je ne m'imaginai pas possible. Merci d'avoir été à nos côtés, inébranlable,

à travers toutes les aventures que ces dernières années nous ont amenées. Je te suis redevable de mes succès, petits et grands.

Pour leur soutien indéfectible pour mon projet d'études, je remercie mes parents Carole et Lucien. Vous connaissez aussi bien le trajet Montréal-Rimouski que votre rôle de grands-parents exceptionnels et votre générosité ne connaît pas de limites de distance ou de temps. Vous avez cru en moi durant toutes ces années et j'espère aujourd'hui, en complétant ce mémoire, vous démontrer une partie de toute la reconnaissance que j'ai pour vous.



## RÉSUMÉ

En écologie animale, la fidélité au domaine vital est généralement considérée comme un comportement d'utilisation de l'espace avantageux pour la survie et le succès reproducteur des individus. Le caribou forestier (*Rangifer tarandus caribou*) est connu pour exprimer une fidélité à son domaine vital qui varie selon les saisons et le niveau de perturbations environnant. Bien que les femelles caribou de différentes hardes à travers le Canada démontrent cette stratégie d'utilisation de l'espace, la valeur adaptative de ce comportement n'avait jamais été mise en évidence chez cette espèce menacée. L'objectif de cette étude était de mesurer l'influence du comportement de fidélité au domaine vital des femelles du caribou forestier sur la survie de leur faon (durant la mise bas et l'élevage) ainsi que leur propre survie (durant l'hiver). Pour ce faire, nous avons suivi la survie et l'utilisation de l'espace interannuelle de 127 femelles caribou de cinq régions de la forêt boréale du Québec et la survie des faons pour 33 évènements de mise-bas, puis nous avons intégré la fidélité au domaine vital saisonnier à une analyse de fonction de sélection des ressources. Nos résultats indiquent que les femelles démontraient des stratégies saisonnières de fidélité contrastées, sélectionnant les secteurs utilisés l'année précédente durant la mise bas et l'élevage mais se distançant de leur domaine vital hivernal précédent à chaque année. Durant la mise bas et l'élevage, les femelles dont le faon a survécu démontraient une fidélité plus importante à leur domaine vital. En hiver par contre, la survie des adultes était affectée négativement par la fidélité. Les femelles ayant survécu tendaient à éviter les secteurs utilisés l'année précédente et à sélectionner les secteurs éloignés de leur domaine vital hivernal précédent. À notre connaissance, cette étude représente la première démonstration qu'une espèce peut augmenter sa valeur adaptative en démontrant en alternance de la fidélité et de l'infidélité à ses domaines vitaux saisonniers au cours de l'année. Nos résultats soulignent que la fidélité au domaine vital est un comportement adaptatif complexe influençant la distribution spatiale du caribou forestier durant les périodes de l'année où la mortalité juvénile et adulte sont les plus importantes.

Mots-clés: caribou, familiarité, prédation, fidélité au domaine vital, succès reproducteur, sélection des ressources, mémoire spatiale, survie, faon, fidélité au site.



## ABSTRACT

In animal ecology, range fidelity is a space-use behaviour that is usually considered beneficial for individual survival and reproductive success. Boreal populations of woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) are known to display different seasonal levels of range fidelity that can also be influenced by disturbances. Although female caribou across Canada have been shown to display this space-use tactic, the adaptive value of this behaviour had never been demonstrated in this endangered species. The aim of this study was to assess the influence of female caribou range fidelity on calf survival (during calving and summer) as well as on their own survival (during winter). To do so, we monitored the survival and inter-annual space use of 127 female caribou from five regions of the boreal forest in Quebec as well as calf survival for 33 calving events and integrated fidelity to seasonal ranges in a resource selection function analysis. Our results indicate that females displayed contrasted seasonal tactics, actively selecting areas used the previous year during calving and summer but avoiding areas where they had spent the previous winter. During calving and summer, fidelity proved a beneficial strategy as females that did not lose their calf showed greater fidelity than those that lost their calf. In winter, however, adult survival was negatively affected by range fidelity and females that survived selected areas located at greater distances from their previous winter range than females that died. To our knowledge, this study provides the first evidence that a species can increase its adaptive value by demonstrating alternately both fidelity and infidelity to its seasonal ranges across the year. Our results highlight the fact that range fidelity is a complex and adaptive behaviour influencing the distribution of woodland caribou during periods where calf and adult mortality are the greatest.

*Keywords:* caribou, familiarity, predation, range fidelity, reproductive success, resource selection function, spatial memory, survival, calf, site fidelity.





## TABLE DES MATIÈRES

|   |       |
|---|-------|
| REMERCIEMENTS .....   | x     |
| RÉSUMÉ .....  | xiv   |
| ABSTRACT .....  | xvi   |
| TABLE DES MATIÈRES .....  | xviii |
| LISTE DES TABLEAUX .....  | xix   |
| LISTE DES FIGURES .....   | xxi   |
| INTRODUCTION GÉNÉRALE .....   | 1     |
| FIDÉLITÉ AU DOMAINE VITAL .....   | 3     |
| SURVIE ADULTE ET RECRUTEMENT CHEZ LES POPULATIONS DE CARIBOU FORESTIER .....                        | 7     |
| IMPLICATIONS DE LA FIDÉLITÉ AU DOMAINE VITAL POUR LA SURVIE ET LE SUCCÈS<br>REPRODUCTEUR .....      | 9     |
| OBJECTIFS, HYPOTHÈSES ET PRÉDICTIONS .....  | 11    |
| CHAPITRE 1 Valeur adaptative des ajustements saisonniers dans la fidélité au<br>domaine vital ..... | 13    |
| 1.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE .....   | 13    |
| 1.2 MANY PLACES CALLED HOME: THE ADAPTIVE VALUE OF SEASONAL<br>ADJUSTMENTS IN RANGE FIDELITY .....  | 15    |
| CONCLUSION GÉNÉRALE .....   | 52    |
| RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES .....   | 62    |

## LISTE DES TABLEAUX

|   |    |
|---|----|
| <b>Table 1</b> Rankings of candidate models assessing the relationship between the probability of occurrence of female caribou and habitat attributes, seasonal range fidelity and the fate of the calf (0=survived $n = 14$ ; 1=died $n = 19$ ) during calving-summer or the fate of the adult female (0 = survived $n = 103$ ; 1=died $n = 26$ ) during winter in Québec, Canada..... | 45 |
| <b>Table 2</b> Standardized coefficients ( $\beta$ ) and associated 90% and 95% confidence intervals (CI) of the best-supported models describing the resource selection of female caribou during the calving-summer and winter seasons in Québec, Canada. Variables for which the 90% CI did not overlap 0 were considered statistically significant. ....                             | 46 |
| <b>Table S1</b> Distribution of monitored females and calves between regions of the study area.....   | 52 |



## LISTE DES FIGURES

- Figure 1** a) Distribution of observed and random caribou locations for the calving and summer period within the 0-5 km range (maximum observed distance = 25.4 km) in the boreal forest of Quebec, Canada. b) Relative probability of occurrence of female caribou that did or did not lose their calf, as a function of the distance to their previous year core calving and summer range, overlaid with Strauss's linear index for 0.3 km distance classes. Positive and negative bars imply selection and avoidance, respectively.....47
- Figure 2** a) Distribution of observed and random caribou locations for the winter period within the 0-80 km range (maximum observed distance = 209.1 km) in the boreal forest of Quebec, Canada. Relative probability of occurrence of female caribou that survived or died, as a function of the distance to their previous year core winter range, overlaid with Strauss's linear index for 2 km distance classes. Positive and negative bars imply selection and avoidance, respectively.....48
- Figure 3** Relationship between the log of the inter-annual distance between seasonal ranges (standardized by individual range size) and the level of fragmentation (landscape shape index) of preferential caribou habitat in the annual home range of female boreal caribou (calving-summer:  $n = 202$ , winter:  $n = 204$ ) in Québec, Canada. ....49
- Figure S1** Map of the study area, delineated using 100% minimum convex polygons of the five main caribou herds monitored between 2004-2013 (Basse Côte-Nord, Charlevoix, Côte-Nord, Saguenay-Lac-St-Jean and Jamésie). ....51



## INTRODUCTION GÉNÉRALE

Le caribou forestier est un des trois écotypes du caribou des bois (*Rangifer tarandus caribou*) présents au Québec, avec le caribou migrateur et le caribou montagnard. Ces trois écotypes sont génétiquement distincts, en plus de présenter des répartitions géographiques et des comportements d'utilisation de l'espace différents (Courtois et al. 2003). Contrairement à l'écotype migrateur, les populations boréales du caribou des bois se retrouvent à plus faibles densités et résident à l'année dans la forêt boréale et la taïga (Schaefer 2003; Festa-Bianchet et al. 2011). De plus, le caribou forestier est sédentaire et les femelles se dispersent lors de la période de mise bas au lieu de se regrouper comme c'est le cas chez le caribou migrateur (Bergerud 1996; Schaefer 2003). Autrefois présent jusqu'en Nouvelle-Angleterre et jusque dans le sud du Québec et des Maritimes, la limite méridionale de son aire de répartition a considérablement régressé au cours des 19<sup>ème</sup> et 20<sup>ème</sup> siècles (Thomas & Grey 2002; Courtois et al. 2003) et l'espèce fait aujourd'hui face à un déclin important dans l'ensemble de son aire de répartition nord-américaine (Équipe de rétablissement du caribou forestier au Québec 2013). Au Canada, la population boréale de caribou des bois, qui inclut le caribou forestier du Québec, a été décrétée menacée en 2002 par le Comité sur la situation des espèces en péril au Canada (COSEPAC). Au niveau provincial, l'écotype forestier du caribou des bois a été désigné vulnérable en 2005, suivant les recommandations du Comité aviseur sur les espèces fauniques menacées ou vulnérables du Québec (CAEFMVQ) (Équipe de rétablissement du caribou forestier au Québec 2013).

Plusieurs facteurs auraient contribué au déclin des populations de caribou forestier, notamment la perte et la fragmentation des habitats préférentiels, les perturbations anthropiques, la prédation et un prélèvement excessif par la chasse (Courtois et al. 2003;

McLoughlin et al. 2003; Festa-Bianchet 2011). L'exploitation forestière a toutefois été identifiée comme la cause ultime de la diminution des effectifs de l'espèce, en raison de l'augmentation de la prédation qui en résulte (Wittmer et al. 2005; Dussault et al. 2012). En effet, bien que l'aménagement forestier puisse affecter la qualité de l'habitat et réduire de manière importante la quantité de lichens arboricoles et terricoles qui constituent une part importante de l'alimentation du caribou en hiver (Lesmerises et al. 2011), l'évitement des parterres de coupe et des zones perturbées exprimé par le caribou viserait principalement à se séparer spatialement des autres grands ongulés afin de réduire le risque de prédation (Courbin et al. 2009; Tremblay-Gendron 2012; Peters et al. 2013). Il a également été démontré que l'aménagement des forêts altérerait l'équilibre du réseau trophique du caribou en modifiant la dynamique des populations d'une proie alternative, l'orignal (*Alces americanus*) et de ses principaux prédateurs, le loup gris (*Canis lupus*), et l'ours noir (*Ursus americanus*) (Courtois 2003; James et al. 2004; Dussault et al. 2012; Pinard et al. 2012). Lorsque deux espèces de proies partagent un ou plusieurs prédateurs en commun, un changement dans l'abondance de l'une des proies (souvent la plus productive) peut entraîner une diminution de l'autre proie par l'entremise d'une interaction compétitive indirecte nommée « compétition apparente » (Holt 1977). Plusieurs études ont ainsi démontré que le rajeunissement des forêts avait créé des habitats favorables à l'orignal, supportant une augmentation d'abondance des populations d'originaux et, par le fait même, de celles des prédateurs communs des deux espèces de cervidés, ce qui résultait ultimement en une augmentation des taux de mortalité du caribou par prédation (p. ex. : Seip 1992; Rettie & Messier 1998; James et al. 2004; Wittmer et al. 2005; Courbin et al. 2009). La coexistence de deux proies en situation de compétition apparente est généralement considérée possible à long terme, à condition que la proie la moins productive soit absente du régime alimentaire du prédateur (Gleeson & Wilson 1986) ou que ce dernier se spécialise sur la proie la plus productive (Krivan & Sikder 1999). Une étude récente a toutefois démontré que ce n'était pas le cas pour les systèmes loup – caribou – orignal et que le loup pouvait rechercher



activement les caribous dans les secteurs où ils cohabitent avec l'orignal (Tremblay-Gendron 2012). Une stratégie de ségrégation spatiale peut également rendre possible la persistance de la proie moins productive (Holt 1984), mais cette stratégie semble aujourd'hui compromise chez le caribou forestier et ce, pour différentes raisons.

En effet, dû à un niveau grandissant de pressions anthropiques, plusieurs populations animales font aujourd'hui face à une disparité importante entre des comportements autrefois adaptés localement et des environnements changeants (Dussault et al. 2012; Vander Wal et al. 2013). En l'absence de perturbations d'origine humaine, le caribou forestier avait développé des patrons d'utilisation de l'habitat lui permettant de se séparer spatialement des autres espèces de proies (p. ex. : orignal, cerf) afin de réduire les probabilités de rencontre avec les prédateurs (Seip 1992; Wittmer et al. 2005). La modification de l'âge et de la structure des forêts par l'exploitation forestière a toutefois créé une mosaïque de peuplements qui compromet aujourd'hui cette stratégie d'évitement des prédateurs (Hins et al. 2009; Dussault et al. 2012). En effet, Hins et al. (2009) ont démontré qu'à large échelle, le caribou était incapable d'effectuer une sélection d'habitat lui permettant d'éviter les coupes récentes en raison des pratiques d'aménagement forestier actuelles qui favorisent l'entremêlement des coupes et des peuplements matures en forêt boréale. Bien que le risque de prédation semble guider la sélection d'habitat des femelles durant la période de mise bas à toutes les échelles spatiales (Leclerc et al. 2012), une étude récente a démontré que les femelles parvenaient mal à éviter à la fois le loup et l'ours durant cette période (Leblond et al. 2016).

#### **FIDÉLITÉ AU DOMAINE VITAL**

Dans les régions où la mortalité par prédation est importante, limiter ses déplacements et réutiliser les mêmes territoires chaque année constituerait une stratégie d'évitement des prédateurs importante pour le caribou, particulièrement durant la période de mise bas et d'élevage du faon (Schaefer et al. 2000; Rettie & Messier 2001). Ce type de comportement,

nommé fidélité au site ou fidélité au domaine vital, décrit la tendance d'un animal à retourner à une localisation préalablement occupée ou à confiner ses déplacements à l'intérieur d'un secteur pour une période de temps prolongée (White & Garrot 1990; Switzer 1993). Elle se différencie du comportement de philopatrie natale qui consiste à retourner ou réutiliser le lieu de sa naissance (Greenwood & Harvey 1982; Reed & Oring 1993). Cette tendance à restreindre les déplacements aurait d'abord été décrite chez les oiseaux dès le 17<sup>ème</sup> siècle (voir Nice 1941) ainsi que par Darwin en 1861 (Borger et al. 2008), et a depuis été observée chez plusieurs autres espèces de vertébrés (Greenwood 1980; Switzer 1993; pour une revue voir Piper 2011). En effet, peu d'espèces animales sont complètement nomades et la majorité d'entre elles démontrent ainsi une certaine fidélité à une partie de l'aire qu'elles fréquentent sur une base annuelle ou multi-annuelle (White et Garrot 1990). Ces niveaux de fidélité peuvent s'exprimer à une diversité d'échelles spatiales, du site de nidification chez les oiseaux (Shields 1984) à l'ensemble du domaine vital annuel de grands mammifères (Edge et al. 1985). Le principal avantage associé à la fidélité serait une plus grande familiarité avec la distribution des ressources, des prédateurs et des partenaires de reproduction (Greenwood 1980; Schiek & Hannon 1989; Schaefer et al. 2000; Rettie & Messier 2001; Van Beest et al. 2013). De plus, le retour à un lieu connu permettrait d'atténuer les coûts associés à la recherche d'un nouveau site potentiellement moins favorable (Greenwood 1980; Welch et al. 2000; Tremblay et al. 2007).

L'importance des facteurs influençant l'expression de la fidélité varie de plus dans le temps et peut changer en cours d'année, au gré des saisons et des besoins de l'individu (Festa-Bianchet 1986; Van Beest et al. 2013). Schaefer et al. (2000) ont par exemple suggéré que l'activité reproductrice déterminait la saisonnalité de la fidélité au site chez le caribou. Wittmer et al. (2006) ont quant à eux démontré que la fidélité plus importante durant la mise bas et l'élevage était principalement dictée par le risque de prédation durant la mise bas et l'été mais que la nourriture était le facteur déterminant pour la fidélité démontrée à la fin de l'hiver. Les besoins spécifiques des individus peuvent ainsi supplanter les considérations

environnementales dans la sélection d'habitat saisonnière (Festa-Bianchet 1986). Les femelles du caribou forestier sélectionneraient des sites élevés en altitude durant la période de mise bas, malgré une disponibilité plus faible des ressources et des conditions météorologiques moins favorables (Bergerud et al. 1984; Leclerc et al. 2012). Alors qu'il semble possible pour les femelles de l'écotype migrateur de se déplacer au-delà de l'aire de répartition de la majorité des prédateurs pour mettre bas en groupe, les femelles du caribou forestier tendent plutôt à s'isoler les unes des autres afin de réduire leur détectabilité et, conséquemment, le risque de prédation (Bergerud et al. 1990; Bergerud 1996). Durant cette période, ainsi que pendant l'élevage du faon en été, l'écotype forestier démontre généralement une fidélité au site plus importante que durant le reste de l'année (Schaefer et al. 2000; Brown et al. 2003; Faille et al. 2010). Plusieurs auteurs ont ainsi mis en évidence l'importance de considérer différentes échelles spatiales et temporelles dans l'étude de la fidélité puisque que les facteurs susceptibles de l'influencer peuvent différer en fonction de l'échelle d'analyse (Robertson & Cooke 1999; Shaefer et al. 2000; Van Beest et al. 2011).

La fidélité au domaine vital peut conférer un avantage aux individus qui expriment cette stratégie, à condition toutefois que la qualité des habitats utilisés soit prévisible et homogène dans le temps (Switzer 1993). Des changements dans l'environnement sont ainsi susceptibles d'affecter la répartition des paramètres déterminant la fidélité et d'ainsi modifier l'expression de ce comportement ainsi que ses conséquences sur la valeur adaptative (c.-à-d. fitness) des individus (Van Beest et al. 2013). Wiseman et al. (2006) ont ainsi observé que les femelles antilopes d'Amérique (*Antilocapra americana*) étendaient leur domaine vital durant les années de faibles précipitations. Certaines espèces au comportement de fidélité au site marquée peuvent quant à elles demeurer fidèles malgré les changements qui se produisent dans l'environnement et continuer de sélectionner les mêmes territoires malgré leur qualité décroissante année après année (Donovan et Thompson 2001), un comportement mis en évidence chez la petite oie des neiges (*Chen caerulescens caerulescens*) (Ganter & Cooke 1998).

Les perturbations anthropiques sont également susceptibles d'engendrer des modifications dans la sélection d'habitat et la fidélité au site des individus (Courtois et al. 2007; Tremblay et al. 2007). Dans ce cas, la sélection d'habitat pourrait être rapidement ajustée alors que les stratégies auparavant utilisées pourraient paraître mal adaptées aux changements rapides dans l'environnement (Dussault et al. 2012). En absence d'adaptation, le maintien de stratégies autrefois avantageuses et une sélection d'habitats de moindre qualité en raison d'un fort comportement de fidélité au site peut toutefois constituer un piège écologique, pouvant entraîner le déclin d'une espèce (Donovan et Thompson 2001; Battin 2004). Ainsi, les résultats discordants obtenus par différentes études sur la fidélité au site chez le caribou (Brown et al. 1986; Schaefer et al. 2000; Rettie et Messier 2001) pourraient être expliqués par des différences dans la qualité d'habitat. À ce titre, Faille et al. (2010) ont étudié la fidélité au domaine vital de femelles caribou provenant de trois régions du Québec aux intensités de perturbations différentes. Ils ont pu démontrer que les femelles tendaient à maintenir un relatif niveau de fidélité à leur domaine vital même dans les territoires les plus perturbés par l'activité humaine et que l'intensité des perturbations influençait négativement les déplacements des femelles en réduisant la taille de leurs domaines vitaux. Dans les territoires où les perturbations étaient les plus représentées, ils ont de plus démontré que les routes et les coupes forestières constituaient les meilleures variables permettant d'expliquer le déclin de fidélité au domaine vital des femelles. Les auteurs ont suggéré que ce comportement pouvait représenter un des liens manquants entre l'altération des habitats et le déclin des populations de caribous et qu'omettre de considérer la fidélité au domaine vital dans les modèles de sélection d'habitat pouvait influencer les conclusions et les recommandations de gestion de manière considérable (Faille et al. 2010).

Metsaranta (2008) avait quant à lui précédemment démontré que les caractéristiques d'habitat ne pouvaient expliquer à elles seules la sélection d'habitat d'une population de caribous forestiers démontrant de la fidélité. Cet auteur a ainsi suggéré que la protection d'aires pour la conservation de l'espèce devrait être basée sur l'utilisation démontrée par les

populations actuelles. Il apert donc que la connaissance du comportement de fidélité au site d'une espèce fournit des informations essentielles sur la dynamique de ses déplacements et son organisation sociale, pouvant du coup orienter le choix des mesures de gestion et de conservation à privilégier (White & Garrot 1990).

#### **SURVIE ADULTE ET RECRUTEMENT CHEZ LES POPULATIONS DE CARIBOU FORESTIER**

Bien que la survie des femelles soit la variable affectant le plus la dynamique des populations d'ongulés (c.-à-d. le paramètre avec la plus grande élasticité; Gaillard et al. 2000; Gustine et al. 2006), la survie des jeunes est sujette à beaucoup plus de variation induite par des changements dans la survie des femelles reproductrices, la présence d'environnements différents ou une cause de mortalité spécifique (Gaillard et al. 1998). Le recrutement est ainsi susceptible d'influencer fortement la trajectoire démographique d'une population (Raithel et al. 2007). Le recrutement observé au sein de plusieurs populations de caribou forestier au cours des dernières années est généralement faible et pourrait être insuffisant pour empêcher le déclin de certaines d'entre elles (McLoughlin et al. 2003; Rudolph et al. 2012). Cette problématique, expliquant en partie le déclin observé des populations à l'échelle canadienne, a été corrélée à la proportion du territoire d'une harde composé d'habitats perturbés ainsi qu'au risque accru de prédation qui y est associé (Wittmer et al. 2007; Environnement Canada 2011). Les taux élevés de parturition mesurés chez les femelles de différentes populations semblent en effet suggérer qu'elles seraient en bonne condition physique et que la ressource alimentaire ne représente pas un facteur limitant très important pour elles (Rettie & Messier 1998; Wittmer et al. 2005; Gustine et al. 2006; Festa-Bianchet et al. 2011; Pinard et al. 2012).

Le principal facteur limitant pour le caribou forestier durant la période de mise bas et d'élevage serait plutôt la prédation par l'ours noir et le loup (Rettie & Messier 1998; Wittmer et al. 2005; Dussault et al. 2012; Leclerc et al. 2014). En conséquence, la sélection d'habitat des femelles durant cette période constituerait la variable déterminante pour la survie et le

recrutement des faons (Dussault et al. 2012; Leclerc et al. 2014). Stuart-Smith et al. (1997) ainsi que Rettie & Messier (1998) rapportent que la mortalité des faons survient principalement dans les 4 à 6 premières semaines de vie. Dans le nord-est de l'Alberta, une étude a mesuré un taux de mortalité des faons de 78,1% à ~10 mois de vie (Stuart-Smith, 1997). Au Québec, dans la région de Charlevoix, Dussault et al. (2012) ont mesuré des taux de mortalité de 61% chez les faons dus à la prédation par l'ours noir au cours des deux mois suivant la naissance, dont la majorité (58%) était due à la prédation. Dans la région du Saguenay-Lac-St-Jean, Leclerc et al. (2014) rapportent des taux de survie pour les faons de 53% et 43% après 30 et 90 jours respectivement; dans ce cas, 53% des faons morts avaient été victime de prédation par l'ours noir, responsable de 75% des cas de prédation. Ces études démontrent que la période critique pour le recrutement des faons au sein des populations correspondrait aux premières semaines de vie et que les taux de survie semblent se stabiliser après cette période. Finalement, dans le Nord-du-Québec, le taux de recrutement mesuré par suivi aérien entre 2002 et 2012 suggère un déclin important au sein des trois hardes étudiées (Rudolph et al. 2012). Les études récentes sur la conservation du caribou se sont ainsi intéressées à identifier les mécanismes susceptibles d'influencer la probabilité de survie des faons, notamment à travers la sélection d'habitat des femelles durant les périodes critiques (Leclerc et al. 2014; Bastille-Rousseau et al. 2015).

Malgré des taux de survie des femelles du caribou forestier généralement élevés, même au sein des populations en déclin, des études ont démontré que la sélection d'habitat que ces femelles effectuent affectait aussi leur propre probabilité de survie (Leblond et al. 2013; Losier et al. 2015). Losier et al. (2015) rapportent que le risque de mortalité serait plus important pour les femelles dont la probabilité d'occurrence à proximité des coupes est plus élevée. Dans la région de Charlevoix, Leblond et al. (2013) ont quant à eux démontré que la probabilité de survie des femelles adultes était influencée par la proportion de coupes récentes et de routes au sein de leur domaine vital. Rudolph et al. (2012) ont de plus mesuré une légère diminution dans la survie des femelles entre 2002 et 2012 dans le Nord-du-Québec, en lien

avec le cumul de perturbations anthropiques dans le territoire occupé par chacune des trois hardes étudiées. Parce que le taux de survie des femelles adultes chez les ongulés est généralement élevé (90-95%), une diminution de ce taux peut avoir un effet négatif important sur le taux de croissance et la trajectoire démographique des populations (Gaillard et al. 2000; Festa-Bianchet et al. 2003). Des déclin rapides ont effectivement déjà été observés chez une harde de caribous en raison d'une diminution de la survie des adultes couplée à une baisse du recrutement (Schaefer et al. 1999). Les femelles caribous ne produisant qu'un seul jeune par année, elles sont conséquemment moins productives que la majorité des autres espèces de cervidés (Bergerud 1992). Ces évidences suggèrent donc qu'il importe de s'intéresser à la fois à la survie des adultes et des jeunes dans la planification de la conservation de l'espèce.

#### **IMPLICATIONS DE LA FIDÉLITÉ AU DOMAINE VITAL POUR LA SURVIE ET LE SUCCÈS REPRODUCTEUR**

Les animaux devraient sélectionner les habitats les plus susceptibles de maximiser leur valeur adaptative (Whitham 1980). Cette sélection d'habitat peut varier de manière importante entre les individus, une plasticité comportementale susceptible d'entraîner différentes conséquences sur la valeur adaptative individuelle (McLoughlin et al. 2005; Dussault et al. 2012; Leclerc et al. 2014). Chez les espèces pour qui l'investissement maternel est important, la survie des jeunes peut exercer une pression sélective considérable (Tremblay et al. 2007) parce que le choix du site de reproduction ou de mise bas détermine la quantité de ressources disponibles pour les jeunes ainsi que leur niveau de protection face à la prédation (Beletsky & Orians 1991). Chez les mammifères grandement mobiles, la sélection du site de mise bas par la femelle serait un des facteurs déterminants pouvant affecter la survie des jeunes (Wiseman et al. 2006). Un des comportements susceptibles d'identifier les secteurs où le risque de mortalité est plus faible serait de demeurer fidèle au site suite à une année où la mise bas et le recrutement ont été réalisés avec succès ou, dans le cas contraire, de changer de site l'année suivante (Wiseman et al. 2006). Cette stratégie serait d'ailleurs

particulièrement bien adaptée aux environnements prévisibles (Tremblay et al. 2007). Chez l'antilope d'Amérique, Wiseman et al. (2006) ont démontré que les femelles ayant produit davantage de jeunes l'année précédente étaient plus fidèles à leur site de mise bas l'année subséquente. Welch et al. (2000) ont également démontré que malgré une grande variabilité entre les individus, les femelles originaires ayant sevré un veau avec succès étaient davantage fidèles au site l'année suivante.

Chez le caribou, la sélection d'habitat des femelles serait un facteur important pour le recrutement des jeunes (Dussault et al. 2012; Leclerc et al. 2014). En effet, Leclerc et al. (2014) ont démontré que le niveau de perturbations, en plus d'affecter la distribution spatiale des femelles et de leurs faons, avait des conséquences sur leur succès reproducteur par le biais de la sélection d'habitat exprimée par les femelles. De plus, ces mêmes auteurs ont démontré que la sélection des sites de mise bas par le caribou visait avant tout à réduire la prédation à plusieurs échelles spatiales (Leclerc et al. 2012).

Plusieurs études ont donc mis en évidence l'existence d'un comportement saisonnier de fidélité au domaine vital chez différentes populations de caribou forestier au Canada de même que l'effet des caractéristiques du paysage et des perturbations sur l'expression de ce comportement (Schaefer et al. 2000; Wittmer et al. 2006; Faille et al. 2010). Certains auteurs ont toutefois démontré que les réponses fonctionnelles dans la sélection d'habitat du caribou pouvaient être mal adaptées ou parfois même n'avoir aucun effet détectable sur le fitness des individus (Dussault et al. 2012; Leclerc et al. 2014; Losier et al. 2015). Ces auteurs ont ainsi suggéré que la mesure des réponses comportementales seule n'était pas indicatrice de leur valeur adaptative et qu'il était donc nécessaire de mesurer cette dernière afin d'identifier les comportements d'utilisation de l'espace susceptibles d'influencer la survie individuelle et, ultimement, la démographie des populations.

La présente étude visait donc à déterminer la valeur adaptative de la fidélité au domaine vital afin d'en déterminer le rôle potentiel dans le déclin des populations boréales du caribou



des bois au Canada. En effet, bien qu'il ait été démontré que le niveau de perturbations influençait négativement à la fois la survie adulte et juvénile ainsi que le niveau de fidélité au domaine vital des femelles chez différentes populations de caribous en déclin, aucune étude n'a jusqu'à maintenant permis de démontrer un mécanisme reliant ce comportement à la démographie du caribou.

### **OBJECTIFS, HYPOTHÈSES ET PRÉDICTIONS**

Conséquemment, l'objectif principal de la présente étude était de mesurer l'influence du comportement de fidélité au domaine vital des femelles sur la survie des femelles adultes et des faons de populations de caribou forestier au Québec. Pour ce faire, j'ai mis en place 3 sous-objectifs :

- 1) Déterminer le rôle relatif de la fidélité au domaine vital dans la sélection des ressources du caribou à différentes périodes de l'année;
- 2) Comparer le comportement de fidélité des femelles ayant perdu leur faon avec celui des femelles dont le faon a survécu durant la période de mise bas et l'élevage;
- 3) Comparer le comportement de fidélité des femelles mortes avec celui des femelles ayant survécu durant l'hiver;

Pour le premier sous-objectif, le comportement de fidélité devrait permettre de réduire le risque de prédation par l'entremise d'une meilleure connaissance de l'environnement (Forrester et al. 2015) et devrait être particulièrement démontré durant les périodes de grande vulnérabilité à la prédation. Considérant l'importante mortalité juvénile due à la prédation chez le caribou forestier, nous avons prédit que les femelles sélectionneraient des secteurs de mise bas et d'élevage situés près de ceux utilisés l'année précédente. Durant l'hiver cependant, la réutilisation des mêmes secteurs pourrait entraîner une surutilisation des ressources alimentaires, à une période où la disponibilité de ces

ressources est la plus rare. Conséquemment, nous avons prédit que les variables de sélection des ressources seraient plutôt liées à l'accessibilité à la nourriture et aux conditions climatiques (Wittmer et al. 2006) et que la sélection des ressources et l'utilisation de l'espace seraient moins influencées par la fidélité.

Pour les deuxième et troisième sous-objectifs, nous avons émis l'hypothèse que le comportement de fidélité a une influence sur la survie et le succès reproducteur des femelles. Il a été démontré chez d'autres cervidés que la fidélité pouvait augmenter à la fois la probabilité de survie des adultes et celle des jeunes (Welch et al. 2000; Forrester et al. 2015). Ainsi, nous avons prédit que les femelles ayant survécu en hiver et celles ayant conservé leur faon durant la mise bas et l'élevage seraient observées plus près de leur domaine vital saisonnier de l'année précédente que celles qui sont mortes ou qui ont perdu leur faon.

# CHAPITRE 1

## VALEUR ADAPTATIVE DES AJUSTEMENTS SAISONNIERS DANS LA FIDÉLITÉ AU DOMAINE VITAL

Cet article a été soumis au *Journal of Animal Ecology*, une revue scientifique internationale avec comité de révision par les pairs, en juin 2016 et resoumis après révisions en octobre 2016

### 1.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE

La grande majorité des espèces animales démontrent de la fidélité à leur domaine vital, un comportement d'utilisation de l'espace permettant une familiarité accrue avec les conditions environnementales locales. Bien que les bénéfices de ce comportement pour la valeur adaptative aient été démontrés chez de nombreux taxons, certaines espèces ou populations démontrent plutôt de l'infidélité en déplaçant leur domaine vital dans le temps. D'autres encore, comme plusieurs espèces d'ongulés, démontrent quant à elles des niveaux de fidélité différents en réponse à des changements dans les facteurs limitants ou dans la distribution des ressources. Peu d'études empiriques se sont intéressées à la valeur adaptative de démontrer des ajustements saisonniers dans la fidélité au domaine vital. Nous avons utilisé le caribou forestier (*Rangifer tarandus caribou*) en tant que modèle biologique afin d'évaluer les conséquences de ce comportement sur la performance individuelle. Entre 2004 et 2013, nous avons mesuré la survie, le succès reproducteur, la sélection d'habitat et la fidélité au domaine vital de femelles caribou de 5 régions couvrant plus de 350 000 km<sup>2</sup> au Québec, Canada. À l'aide de fonction de sélection des ressources, nous avons mesuré comment la fidélité au domaine vital et la sélection des ressources étaient liées à deux proxys du fitness: la survie du faon durant mise-bas et l'été et la survie des femelles adultes en hiver. Les femelles démontraient des tactiques saisonnières différentes ; elles sélectionnaient des secteurs utilisés l'année précédente durant la mise bas et l'été mais déplaçaient leur domaine vital hivernal d'année en année. Durant la mise bas et l'été, la

fidélité était avantageuse dans les secteurs où les routes étaient absentes car les femelles qui ont perdu leur faon y démontraient moins de fidélité. En hiver par contre, la survie des femelles était négativement reliée à la fidélité car les femelles qui ont survécu sélectionnaient des secteurs situés plus éloignés de leur domaine vital d'hiver précédent que les femelles qui sont mortes. Nos résultats représentent la première démonstration que les ajustements saisonniers dans la fidélité au domaine vital peuvent constituer un comportement adaptatif influençant la distribution spatiale d'une espèce menacée. De plus, nous avons démontré que les activités anthropiques pouvaient mettre en péril la valeur adaptative des comportements de fidélité saisonniers contrastés. Tenir compte de la nature complexe des tactiques de fidélité pourraient aider les écologistes de la faune à mieux prédire l'utilisation de l'espace et les conséquences sur le fitness des espèces qui démontrent ce comportement.

Cet article, intitulé "*Many places called home: the adaptive value of seasonal adjustments in range fidelity*" a été soumis à la revue internationale révisée par les pairs *Journal of Animal Ecology* en juin 2016, évalué puis révisé et resoumis en octobre 2016. Les résultats ont également été présentés lors d'une conférence au *16<sup>th</sup> North American Caribou Workshop*, un congrès international tenu à Thunder Bay (Ontario) en mai 2016. En tant que premier auteur, j'ai réalisé l'ensemble des analyses géomatiques et statistiques ainsi que la rédaction de l'article. Les autres auteurs, Martin-Hugues St-Laurent, Pierre Drapeau et Daniel Fortin, ont participé étroitement à l'élaboration des objectifs et hypothèses du projet, à la recherche du financement nécessaire, à la mise en place des suivis télémétriques (en collaboration avec le Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec), et ont contribué à la rédaction de l'article.

## 1.2 MANY PLACES CALLED HOME: THE ADAPTIVE VALUE OF SEASONAL ADJUSTMENTS IN RANGE FIDELITY

### Summary

1. The vast majority of animal species display range fidelity, a space-use behaviour enhancing familiarity with local habitat features. While the fitness benefits of this behaviour have been demonstrated in a variety of taxa, some species or populations rather display infidelity, displacing their home range over time. Others, such as many ungulate species, show seasonal adjustments in their range fidelity to accommodate changes in the dominance of limiting factors or in the distribution of resources.
2. Few empirical studies have explored the adaptive value of seasonal adjustments in range fidelity. Using boreal populations of woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) as a biological model, we evaluated how range fidelity impacted individual performance during two seasons where juvenile and adult survival are limited by different predation pressures
3. Between 2004 and 2013, we monitored the survival, reproductive success, habitat selection and range fidelity of female caribou in the boreal forest of eastern Canada. Using resource selection functions, we assessed how seasonal range fidelity was linked to two fitness correlates: calf survival in summer and adult female survival in winter.
4. Females displayed season-specific space use tactics: they selected previously used areas during calving and summer, but tended to shift their winter range from one year to the next. During calving and summer, range fidelity yielded relatively high fitness benefits, as females that did not lose their calf displayed stronger fidelity than females that did. In winter, however, adult survival was negatively linked to range fidelity, as females that survived selected areas further away from their seasonal range of the previous year than females that died.
5. We provide one of the first evidences that making seasonal adjustments in range fidelity can be an adaptive behaviour influencing the spatial distribution of a

threatened species. Assessing the seasonal nature of range fidelity tactics may improve our predictions of space use and associated fitness implications for species displaying this behaviour.

## **Introduction**

Substantial research in animal ecology has focused on explaining why several species display fidelity to specific areas or home ranges throughout their life. This restricted space use behaviour should enhance fitness by increasing the familiarity of individuals with the local distribution of resources and risks (Greenwood 1980; Switzer, 1993). Accordingly, home range fidelity has been reported to increase the reproductive success and survival of birds (Bensch et al. 1998; Vergara et al. 2006) and mammals (Welch, Rogers & McKinley 2000, Authier et al. 2012; Forrester, Casady & Wittmer 2015). Nonetheless, there are also examples of animals displaying lower fidelity (Wheatherhead & Boak, 1986; Lepage, Gauthier & Reed 1996), where individuals would benefit from displacing their home range when competition becomes high (Tryjanowski et al. 2007) or when the spatiotemporal distribution of resources changes over time (Edwards, Nagy & Derocher 2009).

While animals may show consistent range fidelity behaviour throughout their life (Authier et al. 2012), certain species display different tactics over finer temporal scales, adjusting their fidelity level to temporal changes in the dominant limiting factors (Festa-Bianchet 1986; van Beest *et al.* 2013). For example, when predation risk or food availability varies over time, returning to previously used areas might not always be the most fitness-rewarding option (Switzer 1993; Ganter & Cooke, 1998) and the adaptive value of range fidelity may change across seasons or years. Seasonal adjustments in fidelity behaviour

could thus be fitness-rewarding and allow animals to maximize their survival and reproductive success by adjusting their spatial distribution to temporally fluctuating ecological conditions.

Boreal populations of woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*), or boreal caribou (Environment Canada 2011), represent an interesting model to evaluate seasonal variation in the adaptive value of range fidelity. In the last decades, boreal caribou populations have experienced a drastic decline and are now threatened throughout Canada (Environment Canada 2011; Festa-Bianchet et al. 2011). Human-induced landscape changes through resource extraction (e.g. logging, mining, oil sands) have been identified as the primary cause of this decline, notably because they trigger an increase in the abundance of predators (McLoughlin et al. 2003; Wittmer, Sinclair & McLellan 2005). Caribou are long-lived animals that display space-use patterns influenced by long-term spatial memory (Avgar et al. 2015). Range fidelity behaviour is therefore likely to benefit their performance by allowing individuals to maximize predator avoidance and foraging opportunities. Like other ungulates (Aycrigg & Porter 1997; Wiseman, Carling & Byers 2006), caribou indeed tend to reuse seasonal home ranges (e.g. Schaefer, Bergman & Luttich 2000; Wittmer, McLellan & Hovey 2006; Faille et al. 2010). Studies have also shown that this fidelity can vary in intensity at different periods of the year. For example, several studies found that the calving and rearing ranges of females are located closer from year to year than the ranges occupied during other seasons (Rettie & Messier 2001; Ferguson & Elkie 2004; Wittmer, McLellan & Hovey 2006). It has been suggested that this seasonal return to the same areas during the calving period and early summer is aimed at minimizing calf predation risk (Rettie & Messier 2001; Brown, Mallory & Rettie 2008). Conversely, their

lower fidelity to winter ranges has been attributed to annual variations in food availability, predation pressure and caribou sociality (Ferguson & Elkie, 2004; Wittmer, McLellan & Hovey, 2006). Despite the seasonal nature of this behaviour, very few studies had yet investigated how the use of seasonal fidelity tactics may influence different aspects of individual performance in animals. For example, no evidence of the consequences of those seasonal adjustments on the survival and reproductive success of caribou actually exists.

Range fidelity should allow animals to minimize predation risk through an increased familiarity with the environment (Greenwood 1980; Forrester, Casady & Wittmer 2015). In this study we tested this hypothesis by assessing if seasonal range fidelity of female boreal caribou was positively associated with individual fitness correlates. To do so, we identified the seasonal range fidelity tactics used by females, and verified whether they differed for females that did or did not lose their calf to predation during the calving and rearing period, and for females that died or survived during winter. For both seasons, we expected females to display fidelity (be found closer than expected based on their annual space-use patterns) to their seasonal range of the previous year. Finally, we predicted that females that died during winter or that lost their calf during calving and summer would have displayed lower seasonal range fidelity.



## Materials and methods

### STUDY AREA

The study area covered 357 644 km<sup>2</sup> of boreal forest in the province of Québec (Canada) and encompassed the ranges of caribou herds (Fig. S1) located in the regions of Basse-Côte-Nord, Charlevoix, Côte-Nord, Jamésie and Saguenay-Lac-St-Jean (47°11'-52°48'N, 79°18'-60°38'W). The area offered contrasted proportions of anthropogenic disturbances, from regions where forest management and human development were absent (Basse-Côte-Nord) to intensively managed landscapes (Charlevoix and Saguenay-Lac-St-Jean) (Table 1). Forest cover was dominated by coniferous stands, consisting of black spruce (*Picea mariana*), balsam fir (*Abies balsamea*) and jackpine (*Pinus banksiana*). Elevation ranged from 0 to 1143 m throughout the study area.

### TELEMETRY DATA

From 2004 to 2013, adult female caribou were captured and fitted with either Global Positioning System (GPS; 2200 or 3300 model, Lotek Engineering Inc., Newmarket, Canada or TGW 3600 model, Telonics Inc., Mesa, AZ, USA or GPS-Plus model, Vectronic Aerospace, Berlin, Germany), Argos/GPS collars (TGW 3680 or TGW 4680 model, Telonics Inc.) or GlobalStar/GPS collars (Track M model, Lotek Engineering Inc., Newmarket, ON, Canada). From March 2004 to April 2015, we collected caribou relocations every 1-11 hours, depending upon collar model, programming and region. Natural mortality causes could not always be determined but we removed individuals that died from human-related causes from the database ( $n = 26$ ). Following Losier et al. (2015), most of the natural mortality events should be attributable to predation because caribou in

our study area are unlikely to have died from starvation. Indeed, carrying capacity should largely exceed the observed densities of boreal caribou (Courtois et al. 2007), and females showed high pregnancy rates (Courtois et al. 2007; Pinard et al. 2012; Rudolph et al. 2012), an indicator of good physical condition in ungulates (Testa & Adams, 1998; Stewart et al. 2005). Additionally, boreal populations of woodland caribou are generally considered under top-down control (McLoughlin et al. 2003; Hervieux et al. 2014).

From 2004 to 2007 in Charlevoix and 2009 to 2011 in Saguenay-Lac-St-Jean, calves from collared females were captured and fitted with VHF expandable collars equipped with a mortality sensor (model LMRT-3 from Lotek, Newmarket, Ontario, Canada or model m2510B from Advanced Telemetry Systems, Insanti, MN, USA). More details regarding capture and manipulations could be found in Leclerc, Dussault & St-Laurent (2014). Calf survival was monitored using aerial telemetry surveys at a frequency of  $> 2$  times per week in June (average of  $1.8 \pm 1.5$  (SD) days apart), every 2 weeks in July and August (average of  $10.8 \pm 6.7$  (SD) days apart) and once per month in September and October. Following detection of a mortality signal, the collar was located within 72 hours and the carcass and mortality site were investigated to determine cause of death (for details, see Pinard et al. 2012 and Leclerc, Dussault & St-Laurent 2014). Aerial survey date, evidence found at the mortality site and movements of the mothers, based on their GPS locations, were used to estimate mortality date. Both captures and manipulations of study animals were approved by the Animal Welfare Committee (according to the guidelines of the Canadian Council on Animal Care) of the Université du Québec à Rimouski (certificates #36-08-67 and #27-07-53), Université Laval (certificate #2008026-3) and of the Ministère des Forêts, de la

Faune et des Parcs du Québec (hereafter referred to as MFFP; certificates #07-00-02, #04-005, #06-00-27, #07-00-04, #11-03, #12-03, #12-07, #13-09 and #14-05).

## SPATIAL AND STATISTICAL ANALYSES

Caribou habitat in the study area was described using Landsat Thematic Mapper images from 2000 (cell size of  $25 \times 25$ m) updated every year to integrate new disturbances (i.e. clear-cuts, fires, new roads) based on the information provided by the forest industries and the MFFP. Based on previous caribou habitat selection studies (Hins et al. 2009, Leblond et al. 2011; Dussault et al. 2012; Leclerc et al. 2014), Landsat land cover types were reclassified in 4 classes: conifer forest, lichen/open lichen conifer, 0-40 year-old disturbed forests and other (water, mixed forests and non-forested areas). Elevation was extracted using digital elevation models (cell size of  $20 \times 20$ m) created from 1 : 20,000 topographic maps.

We restricted our analyses to the calving/summer period for calf survival as it has been shown to be the period of highest vulnerability for juvenile caribou (Dussault et al. 2012; Leclerc, Dussault & St-Laurent. 2014). The adult survival analysis was restricted to the winter as most of the adult mortality in our study area occurred during this period ( $n = 30$ ) (Losier et al. 2015). We combined calf monitoring information and biologically defined summer and winter periods for caribou (see Courtois 2003; Rudolph & Drapeau 2012; Leblond, Dussault & Ouellet 2013). The calving/summer period started on calving date specific to each individual (May 21<sup>th</sup> – June 13<sup>th</sup>) and ended on September 14<sup>th</sup>. For the survival analysis of adult females in winter, monitoring lasted from November 1<sup>st</sup> to April 14<sup>th</sup>. We used these season delineations in the next analytical steps.

We used resource selection functions (RSFs; Manly et al. 2007) to contrast GPS locations of each caribou for a given season to the same number of random points drawn within its annual home range delineated using a 100% minimum convex polygon (hereafter MCP). Annual MCPs were used as a measure of available landscape for each individual within a season. Even if MCPs are known to overestimate home range size by including unused areas (Grueter et al. 2009), we preferred MCPs over more constraining methods (e.g. kernels) to obtain sufficient contrast between used and available habitat types and highlight habitat selection (Leclerc, Dussault & St-Laurent, 2012). The land-cover type at each used or random location was noted, together with the proportion of roads in a 1-km radius buffer centered on the location. Roads were used as a measure of local landscape disturbance as their presence was highly correlated with cutovers in the study area and because of the major impacts they have on caribou behaviour (Leblond et al. 2011; Fortin et al. 2013) and on predator-prey dynamics (Whittington et al. 2011; Fortin et al. 2015).

We conducted two separate analyses (calf survival, adult female survival) for which we built candidate models including land-cover categories, distance to the previous year's seasonal home range (index of range fidelity) and status at the end of the monitoring period (1= dead, 0= alive) for calves or females (Table 1). Inter-annual seasonal range fidelity was included in the analyses as the Euclidean distance between each location (observed or random) and the boundary of the previous year's core home range for the related season, delineated using a 50% fixed kernel density estimator. We attributed a distance of 0 to locations falling inside the 50% fixed kernel boundary. The use of kernel density estimators to delineate areas intensively used by animals is widespread (Laver and Kelly, 2005), and the 50% isopleth should provide a reliable estimate of the intensively used areas given the

fix rates used (Börger, Dalziel & Fryxell 2006). Measuring range fidelity through resource selection analysis allowed us to discriminate between 3 potential behaviours: 1) range fidelity, with caribou selecting locations found closer to their previous year's seasonal range than expected (based on random locations distributed in their annual range); 2) range infidelity, with caribou avoiding locations found closer to their previous year's seasonal range than expected (based on random locations distributed in their annual range); and 3) an absence of selection or avoidance (i.e. no difference between GPS locations and random points regarding the distance to the individual previous year's seasonal range). Spatial analyses were conducted using ArcGIS 10.1 (ESRI 2012) and R 3.1.0 (R Core Team 2014).

The inclusion of either adult or calf survival status in RSF models implied that 1) the monitoring period was shorter for individuals that died (or lost their calf) and caribou space use behaviour is known to change with time according to external factors such as resource availability and calf mobility (Rettie & Messier, 2001; Wittmer, McLellan & Hovey 2006), and 2) there was an unequal number of individuals that died or stayed alive for any given season (Dussault et al. 2012). To account for this temporal change in fidelity and to allow balanced regression among all individuals, we used a bootstrap resampling approach and randomly matched every adult female that died (for the winter analysis) or lost its calf (for the calving/summer analysis), to another one that did not (see Dussault et al. 2012, and Leclerc, Dussault & St-Laurent 2014 for methodological details). The GPS locations of an individual that survived were then restricted to match the monitoring period (number of days) of the dead individual with which it was paired. We ran mixed logistic regressions with the resulting database contrasting the characteristics of GPS locations and random points for each candidate model, using mature conifer as the reference land cover category.

To account for differences in sample size and selection between regions and individuals, we set year nested in individual nested in region (range/id/year) as a random intercept for both the calf and the adult survival analyses. This test was repeated 999 times (each time with a new random pairing of dead and alive individuals) and we used the 1000 regression outputs to calculate the mean coefficient of each covariate and its associated 90% and 95% confidence intervals (CI). We used the 90% CI because the number of dead individuals, on which our pairing was based, was rather small (calving/summer = 19; winter = 26) and we were concerned with the risk of type II error (Vittinghoff & McCullouch 2007; Dussault et al. 2012; Leblond et al. 2013). Candidate models were ranked by computing the mean Akaike's information criterion adjusted for small sample sizes (AICc; Burnham & Anderson, 2002) of the 1000 regressions. Prior to both RSF analyses, we assessed multicollinearity and noted that the variance inflation factor (VIF; Graham, 2003) for all variables was  $< 2$ . For both periods, we measured Strauss's linear index (Strauss 1979) by fate (survived/died) as the proportion of observed locations in distance bin  $i$  minus the proportion of random locations for distance bin  $i$ .

We included juvenile survival in the calving-summer RSF analysis by using the monitoring data from 33 calves (19 died from predation, 14 survived) for which the GPS locations of the mothers were available for the previous year (for more details on calf survival, see Pinard et al. 2012 and Leclerc, Dussault & St-Laurent 2014). For the adult survival analysis, we included all caribou-years for which the GPS locations of the previous year were available. The resulting dataset for winter included 248 female-years (127 females, median monitoring length = 2 years) and 26 mortality events (Table S1).

Displaying variable levels of fidelity to seasonal ranges requires important movement and a wider use of space, both of which have been shown to be negatively affected by habitat alteration at larger scales (Smith et al. 2000; Beauchesne et al. 2014). We thus used linear mixed-effects models to assess how females adjusted their seasonal fidelity (mean distance between all locations of a season and the core range of the previous year for the same season) to large-scale fragmentation of mature forest (i.e. inside their 100% MCP annual home range). We used the landscape shape index (LSI, VanDerWal et al. 2014) of conifer and lichen-open lichen conifer land-covers (confounded) as a measure of fragmentation of caribou preferential habitat. LSI measures the fragmentation of a given habitat class in the landscape and correlates with habitat loss (Liu, He & Wu 2016), making it a useful measure of mature forest fragmentation (Tinker et al. 1998; Öhman & Lamas 2005). We performed this analysis using all female-years for which we possessed a complete season and the previous year of telemetry data (calving-summer:  $n=202$ , winter:  $n=204$ ). The response variable (mean distance to previous year's seasonal range) was divided by individual annual range size, thereby allowing us to detect range shifts between different home range sizes. Variables were log-transformed to linearize the relationships. We set individual female as a random intercept to account for differences in fidelity responses between individuals.

## Results

### CALVING-SUMMER RANGE FIDELITY AND CALF SURVIVAL

Resource selection of females with a calf during the calving and rearing periods involved a combination of landscape attributes and range fidelity in interaction with calf status (Table 1). The top-ranking model indicated that females with a calf selected higher elevation and lichen woodlands, while avoiding disturbed areas and high road densities, as well as mixed forests, non-forested areas and water bodies classified under the variable “other” (Table 2). Caribou females displayed range fidelity, selecting areas located closer to their calving range of the previous year than expected based on random locations. The interaction between female’s range fidelity and the fate of their calf (survived/died) indicated that variation in fidelity behaviour was associated with different outcomes of juvenile survival. Females that did not lose their calf showed a stronger selection for areas located within 0.2 km from their previous calving range than females that did (calf survived: mean distance = 1.9 km, median distance = 0 km; calf died: mean distance = 3.2 km, median distance = 0.1 km) (Fig. 1).

### WINTER RANGE FIDELITY AND ADULT SURVIVAL

Regarding adult survival in winter, the most parsimonious model included range fidelity and interactions between female status, local road density and range fidelity (Table 1). Female caribou selected lichen woodlands and avoided mixed forests and areas with a high local density of roads (Table 2). Contrary to the calf survival analysis, we found that winter range fidelity was negatively related to the survival of adult females. First, females displayed variable range fidelity, with some individuals avoiding areas located closer to



their previous winter range than expected based on random locations, indicating that they avoided the areas where they had spent the previous winter. Second, the interaction between female's fidelity and fate (survived/died) revealed that females that survived displayed lower range fidelity to their previous winter range than those that died (female died: mean distance = 15.4 km, median distance = 3.8 km; female survived: mean distance = 21.4 km, median distance = 9.3 km) (Fig. 2). For example, females that survived avoided areas located at less than 2 km from their previous winter range whereas females that died selected them (Fig 2).

#### LARGE-SCALE HABITAT FRAGMENTATION AND SEASONAL RANGE FIDELITY

For both seasons, the distance between the ranges occupied during successive years decreased with an increase in the levels of fragmentation of caribou preferential habitat at the annual range scale for both calving/summer ( $\beta = -1.438$ , 95% CI = [-1.654;-1.222]) and winter ( $\beta = -0.884$ , 95% CI = [-1.015;-0.753]) (Figure 3).

### **Discussion**

In species displaying site or range fidelity, the familiarity of individuals with specific areas or habitat patches should influence their attractiveness (Wolf et al. 2009; Piper, 2011; Merkle et al. 2015). We found that range fidelity, along with habitat selection, had an important role in determining the spatial distribution of female caribou over a study area covering 357 644 km<sup>2</sup> of boreal forest. For the two time periods investigated, the selection or avoidance of previously used areas by female caribou was indeed a behavioural tactic influencing their spatial distribution. This finding is central, as most animal space

use and habitat selection models do not consider the value of previous experience in the resource selection process (Piper 2011). Our results thus indicate that habitat patches of the same type should not be considered as being equally attractive to caribou, because their previous use matters. Considering that range fidelity is expressed by most species at different scales (Greenwood 1980; Piper 2011), habitat selection studies should account for this behaviour, thereby reducing potential misinterpretation of habitat preferences.

### BENEFITS OF SEASONAL ADJUSTMENTS

Caribou range fidelity varied with time of the year, as females displayed both strong fidelity in summer but a much weaker fidelity in winter towards their previous seasonal ranges. Interestingly, those seasonal adjustments appeared beneficial to the individual performance of females during these respective periods. Given the predominant role of predation in the demographic decline of boreal caribou (Wittmer et al. 2005; Leblond et al. 2016), behaviours associated with increased survival should indicate a reduction of predation risk. Predation is considered the major proximate cause of demographic decline in caribou, affecting both the survival of calves (McLoughlin et al. 2003; Leclerc, Dussault & St-Laurent 2014) and adults (McLoughlin et al. 2003; Wittmer, Sinclair & McLellan 2005). In eastern Canada, juvenile and adult mortality occur mainly in summer and winter, respectively, and are attributable to different predators (i.e. juvenile mortality: black bear (*Ursus americanus*), see Leclerc, Dussault & St-Laurent 2014; adult mortality: grey wolf (*Canis lupus*), see Losier et al. 2015). Those seasonal differences in predation pressure may explain the contrasted use and benefits of range fidelity that we observed. According to the predation risk allocation hypothesis, temporal variation in predation risk should drive the type and intensity of anti-predator strategies used by prey (Lima & Bednekoff 1999). We

found that returning to familiar areas benefited calf survival, which likely reflects the effectiveness of this tactic to reduce predation by black bears, the main mortality cause for juvenile caribou in our study area (Pinard et al. 2012; Leclerc, Dussault & St-Laurent 2014). Black bears have been shown to be opportunistic predators of caribou calves that do not actively search for areas where the probability of encountering a cow-calf pair is high (Bastille-Rousseau et al. 2011). In this context, females may benefit from displaying a better avoidance of bears in familiar areas.

Conversely, wolves, the main predators of adult caribou, often intensify their use of areas where ungulates are aggregated (Potvin, 1988; Kunkel & Pletscher 2001) and actively select habitats where caribou are found in winter (Courbin et al. 2009). Prey predictability, along with good spatial memory of the predator, are two important components of the predator-prey shell game theory (Mitchell & Lima, 2002) that are found in the wolf-caribou system. This theory states that large-scale movements of prey may represent an effective form of predator avoidance behaviour (Mitchell & Lima, 2002). The probability of occurrence of female caribou increased with the distance to their previous winter range, a behaviour that also appeared to favour their survival. Considering that boreal caribou tend to aggregate with conspecifics during winter (Stuart-Smith et al. 1997; Brown et al. 2000) and are found at very low densities in our study area (1.5 /100 km<sup>2</sup>, Fortin et al. 2008) this individual tactic likely translates to the behaviour of regional caribou groups. In those conditions, we propose that range fidelity might be an effective tactic aiming at avoiding wolves in the predator-prey shell game by making the winter locations of local caribou groups less predictable.

The relationship between range fidelity and organisms' reproductive performance has generally been assessed over either a specific period of the year (e.g. nesting: Gavin & Bollinger 1984 or calving :Welch, Rogers & Mckinley 2000) or the total lifespan of individuals (Authier et al. 2012). However, several species, such as caribou (Schaefer, Bergman & Luttich 2000; Wittmer, McLellan & Hovey 2006; Faille et al. 2010) and other cervids (white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*): Lesage et al. 2000; elk (*Cervus canadensis*): van Beest et al. 2013), display seasonal patterns of range fidelity. We provide among the first evidence that boreal caribou – a non-migratory large cervid – may increase fitness by seasonally displaying strong fidelity in summer and infidelity in winter. While a recent study on wolf and bear avoidance by caribou showed that flexible habitat selection may promote calf survival (Leblond et al. 2016), we argue that flexible, seasonal behaviours of range fidelity also contribute to individual performance. Consequently, range fidelity should not always be regarded as a fixed behaviour but rather as a set of season-specific tactics that, when strategically used, may positively influence individual fitness.

#### RANGE FIDELITY IN DISTURBED LANDSCAPES

Identifying the demographic implications of range fidelity may help define management and conservation strategies (Campbell et al. 2008). Our results suggest that disentangling the seasonal benefits of fidelity behaviour is important to identify the real demographic consequences of the relationship linking disturbances to range fidelity. As we showed that seasonal adjustments in range fidelity could be linked to fitness correlates, large-scale fragmentation may affect the adaptive value of range fidelity through different pathways, underscoring the challenge for caribou of persisting in highly managed boreal landscapes.

We found that increases in the fragmentation of caribou preferential habitat (annual range scale) reduced the inter-annual distance between ranges for both seasons, suggesting that large-scale habitat alteration may force females to display higher fidelity to the areas previously occupied. This finding is consistent with other studies that observed reduced movement (Smith et al. 2000), range size (Beauchesne et al. 2014) and increased fidelity (Faille et al. 2010) by caribou in disturbed landscapes. Forest harvesting has been shown to cause the highest probability of wolf – caribou co-occurrence to take place in residual forest patches initially devoted to caribou conservation (Courbin et al. 2009). In this study, we additionally pointed out that the fragmentation of caribou preferential winter habitat may constrain individuals to the same wintering areas year after year, a behaviour that was associated with increased mortality. Furthermore, the use of multiple wintering areas poses a greater risk for caribou of seeing one or many of these areas affected by habitat alteration (Newton, 2004). We found that mature forest fragmentation also increased calving and summer range fidelity. While we found that displaying calving range fidelity was associated with better calf survival, recent studies suggest that this behaviour could be less rewarding in disturbed areas. For example, although they did not consider fidelity, Dussault et al. (2012) and Leclerc, Dussault & St-Laurent (2014) showed that females who selected disturbances were more prone to lose their calf to predation. Monitoring a greater number of calves in landscapes comprising different levels of disturbance would be needed to test this interaction, but those studies suggest that driving females to display fidelity (by decreasing the availability of mature forests) may alter the fitness benefits of range fidelity. Additionally, we were not able to consider the role of previous calving success on the observed patterns of inter-annual calving range fidelity but we recognize that such previous

experience may have affected the subsequent behavioural choices of females (Wisemociatedan, Carling & Byers, 2006). Finally, because females display range fidelity to individual calving areas by spacing out from each other during the calving period (Bergerud, Ferguson & Butler 1990), our results highlight the need to conserve extensively distributed suitable calving habitats (see Leclerc et al. 2012).

## CONCLUSIONS

Our study provides the first empirical evidence that adjustments in seasonal range fidelity, an important driver of space use, can influence fitness correlates by affecting calf and adult survival in the threatened boreal populations of woodland caribou. While adult survival is considered as the vital rate with the highest elasticity affecting population dynamics in ungulates (Gaillard et al. 2000), juvenile survival is subject to more variation and may therefore strongly influence the demographic trajectory of a population (Gaillard, Festa-Bianchet & Yoccoz 1998). Considering the numerous taxa that display variable levels of range fidelity among seasons, the fitness implications of using variable seasonal tactics could be widespread in animal species.

As increasing human development can not only influence range fidelity behaviour, but most importantly its benefits for individual fitness, we suggest that the research and management of animals displaying range fidelity should account for seasonal adjustments in this area-restricted behaviour.

## **Acknowledgments**

We thank B. Baillargeon, C. Bourgeois, L. Breton, L. Coulombe, R. Courtois, D. Dorais, J.-G. Frenette, S. Gravel, D. Grenier, D. Guay, J.Y. Lacasse, R. Lavoie, D. Lacasse, M.

Poulin, B. Rochette and S. St-Onge for caribou captures. We also thank J.-P. Ouellet, Ch. Dussault, Cl. Dussault, V. Brodeur, A. Massé and J. Mainguy for their scientific contribution, A. Caron, F. Barnier, F. Lesmerises, R. Lesmerises and M. Leclerc for geomatics and statistical advices, and C. Dussault, D. Berteaux, K. Malcolm, M. Festa-Bianchet, J.-M. Gaillard and an anonymous reviewer for useful comments on earlier versions of the manuscript. This project was funded by the Fonds de recherche du Québec—Nature et technologies, the Fonds de recherche forestière du Saguenay–Lac-St-Jean, the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (Discovery Grant to M.-H. St-Laurent, Silviculture and Wildlife Research Chair and Discovery Grants to D. Fortin), Canada Economic Development, the Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec, the Conseil de l'Industrie Forestière du Québec, the Fédération Canadienne de la Faune, the Fondation de la Faune du Québec, the World Wildlife Fund for Nature, Resolute Forest Products, and the Université du Québec à Rimouski. We also thank the Essipit First Nation for providing access to their caribou telemetry data through the Aboriginal Funds for Species at Risk (Environment Canada).

## References

- Authier, M., Bentaleb, I., Ponchon, A., Martin, C. & Guinet, C. (2012) Foraging fidelity as a recipe for a long life: Foraging strategy and longevity in male southern elephant seals. *PloS One*, 7, e32026.
- Aycrigg, J.L. & Porter, W.F. (1997) Sociospatial dynamics of white-tailed deer in the central Adirondack mountains, New York. *Journal of Mammalogy*, 78, 468-582.
- Bastille-Rousseau, G., Fortin, D., Dussault, C., Courtois, R., & Ouellet, J. P. (2011)

Foraging strategies by omnivores: are black bears actively searching for ungulate neonates or are they simply opportunistic predators? *Ecography*, 34, 588-596.

Beauchesne, D., Jaeger, J. A., & St-Laurent, M. H. (2014) Thresholds in the capacity of boreal caribou to cope with cumulative disturbances: Evidence from space use patterns. *Biological Conservation*, 172, 190-199.

Bensch, S., Hasselquist, D., Nielsen, B. & Hansson, B. (1998) Higher fitness for philopatric than for immigrant males in a semi-isolated population of great reed warblers. *Evolution*, 52, 877-883.

Bergerud, A. T., Ferguson, R., & Butler, H. E. (1990) Spring migration and dispersion of woodland caribou at calving. *Animal Behaviour*, 39, 360-368.

Blackmer, A. L., Ackerman, J. T. & Nevitt, G. A. (2004) Effects of investigator disturbance on hatching success and nest-site fidelity in a long-lived seabird, Leach's storm-petrel. *Biological Conservation*, 116, 141-148.

Börger, L., Dalziel, B. D. & Fryxell, J. M. (2006) Are there general mechanisms of animal home range behaviour? A review and prospects for future research. *Ecology Letters*, 11, 637-650.

Brown, K. G., Elliott, C., & Messier, F. (2000) Seasonal distribution and population parameters of woodland caribou in central Manitoba: implications for forestry practices. *Rangifer*, 20, 85-94.

Brown, G. S., Mallory, F. F. & Rettie, J. (2003) Range size and seasonal movement for female woodland caribou in the boreal forest of northeastern Ontario. *Rangifer*, 23,



227-233.

Burnham, K. P. & Anderson, D. R. (2002) Model selection and inference: a practical information–theoretic approach, 2<sup>nd</sup> edn. New York, New York, NY: Springer.

Campbell, R. A., Gales, N. J., Lento, G. M., & Baker, C. S. (2008) Islands in the sea: extreme female natal site fidelity in the Australian sea lion, *Neophoca cinerea*. *Biology Letters*, 4, 139-142.

Courbin, N., Fortin, D., Dussault, C., & Courtois, R. (2009). Landscape management for woodland caribou: the protection of forest blocks influences wolf-caribou co-occurrence. *Landscape Ecology*, 24, 1375-1388.

Courtois, R., Ouellet, J. P., Breton, L., Gingras, A., & Dussault, C. (2007) Effects of forest disturbance on density, space use, and mortality of woodland caribou. *Ecoscience*, 14, 491-498.

Dall, S. R., Giraldeau, L. A., Olsson, O., McNamara, J. M., & Stephens, D. W. (2005) Information and its use by animals in evolutionary ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 20, 187-193.

Dussault, C., Pinar, V., Ouellet, J. P., Courtois, R. & Fortin, D. (2012) Avoidance of roads and selection for recent cutovers by threatened caribou: fitness-rewarding or maladaptive behaviour? *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 20121700.

Edwards, M. A., Nagy, J. A. & Derocher, A. E. (2009) Low site fidelity and home range drift in a wide-ranging, large Arctic omnivore. *Animal Behaviour*, 77, 23-28.

- Environment Canada (2011) Scientific assessment to inform the identification of critical habitat for woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*), boreal population, in Canada: 2011 update. Environment Canada, Ottawa, Ontario, Canada.
- Faille, G., Dussault, C., Ouellet, J. P., Fortin, D., Courtois, R., St-Laurent, M. H., & Dussault, C. (2010). Range fidelity: the missing link between caribou decline and habitat alteration? *Biological Conservation*, 143, 2840-2850.
- Ferguson, S. H. & Elkie, P. C. (2004) Seasonal movement patterns of woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*). *Journal of Zoology*, 262, 125-134.
- Festa-Bianchet, M. (1986) Site fidelity and seasonal range use by bighorn rams. *Canadian Journal of Zoology*, 64, 2126-2132.
- Festa-Bianchet, M., Ray, J.C., Côté S.D. & Gunn, A. (2011) Conservation of caribou (*Rangifer tarandus*) in Canada: an uncertain future. *Canadian Journal of Zoology*, 89, 419-434.
- Forrester, T. D., Casady, D. S. & Wittmer, H. U. (2015) Home sweet home: fitness consequences of site familiarity in female black-tailed deer. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 69, 603-612.
- Fortin, D., Courtois, R., Etcheverry, P., Dussault, C., & Gingras, A. (2008) Winter selection of landscapes by woodland caribou: behavioural response to geographical gradients in habitat attributes. *Journal of Applied Ecology*, 45, 1392-1400.
- Fortin, D., Buono, P. L., Fortin, A., Courbin, N., Gingras, C. T., Moorcroft, P. R. & Dussault, C. (2013) Movement responses of caribou to human-induced habitat edges

lead to their aggregation near anthropogenic features. *American Naturalist*, 181, 827-836.

Fortin, D., Buono, P. L., Schmitz, O. J., Courbin, N., Losier, C., St-Laurent, M. H. & Mainguy, J. (2015) A spatial theory for characterizing predator–multiprey interactions in heterogeneous landscapes. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 282, 20150973.

Gaillard, J. M., Festa-Bianchet, M., & Yoccoz, N. G. (1998) Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Trends in Ecology & Evolution*, 13, 58-63.

Gaillard, J. M., Festa-Bianchet, M., Yoccoz, N. G., Loison, A., & Toigo, C. (2000) Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of ecology and Systematics*, 31, 367-393.

Ganter, B., & Cooke, F. (1998) Colonial nesters in a deteriorating habitat: site fidelity and colony dynamics of Lesser Snow Geese. *The Auk*, 115, 642-652.

Gavin, T. A., & Bollinger, E. K. (1988) Reproductive correlates of breeding-site fidelity in Bobolinks (*Dolichonyx oryzivorus*). *Ecology*, 69, 96-103.

Graham M.H. (2003) Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology*, 84, 2809–2815.

Greenwood, P.J. (1980) Mating systems, philopatry, and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*, 28, 1140-1162.

- Grueter, C. C., Li, D., Ren, B., & Wei, F. (2009) Choice of analytical method can have dramatic effects on primate home range estimates. *Primates*, 50, 81-84.
- Hervieux, D., Hebblewhite, M., Stepnisky, D., Bacon, M., & Boutin, S. (2014) Managing wolves (*Canis lupus*) to recover threatened woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) in Alberta. *Canadian Journal of Zoology*, 92, 1029-1037.
- Hins, C., Ouellet, J. P., Dussault, C. & St-Laurent, M. H. (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.
- Kunkel, K.E. & Pletscher, D.H. (2001) Winter hunting patterns and success of wolves in Glacier National Park, Montana. *Journal of Wildlife Management*, 65, 520–530.
- Laver, P. N. & Kelly, M. J. (2008) A critical review of home range studies. *Journal of Wildlife Management*, 72, 290-298.
- Leblond, M., Frair, J., Fortin, D., Dussault, C., Ouellet, J. P. & Courtois, R. (2011) Assessing the influence of resource covariates at multiple spatial scales: an application to forest-dwelling caribou faced with intensive human activity. *Landscape Ecology*, 26, 1433-1446.
- Leblond, M., Dussault, C. & Ouellet, J. P. (2013) Impacts of human disturbance on large prey species: do behavioral reactions translate to fitness consequences? *PloS One*, 8, e73695.

- Leblond, M., Dussault, C., Ouellet, J.P. & St-Laurent, M. H. (2016) Caribou avoiding wolves face increased predation by bears - Caught between Scylla and Charybdis. *Journal of Applied Ecology*, 53, 1078-1083.
- Leclerc, M., Dussault, C. & St-Laurent, M. H. (2012) Multiscale assessment of the impacts of roads and cutovers on calving site selection in woodland caribou. *Forest Ecology and Management*, 286, 59-65.
- Leclerc, M., Dussault, C. & St-Laurent, M. H. (2014) Behavioural strategies towards human disturbances explain individual performance in woodland caribou. *Oecologia*, 176, 297-306.
- Lepage, D., Gauthier, G., & Reed, A. (1996) Breeding-site infidelity in greater snow geese: a consequence of constraints on laying date? *Canadian Journal of Zoology*, 74, 1866-1875.
- Lesage, L., Crête, M., Huot, J., Dumont, A., & Ouellet, J. P. (2000) Seasonal home range size and philopatry in two northern white-tailed deer populations. *Canadian Journal of Zoology*, 78, 1930-1940.
- Lima, S. L., & Bednekoff, P. A. (1999) Temporal variation in danger drives antipredator behavior: the predation risk allocation hypothesis. *American Naturalist*, 153, 649-659.
- Liu, Z., He, C., & Wu, J. (2016) The Relationship between Habitat Loss and Fragmentation during Urbanization: An Empirical Evaluation from 16 World Cities. *PloS One*, 11, e0154613.

- Losier, C. L., Couturier, S., St-Laurent, M. H., Drapeau, P., Dussault, C., Rudolph, T. & Fortin, D. (2015) Adjustments in habitat selection to changing availability induce fitness costs for a threatened ungulate. *Journal of Applied Ecology*, 52, 496-504.
- Manly, B. F. L., McDonald, L., Thomas, D., McDonald, T. L., & Erickson, W. P. (2007) Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies. Springer Science & Business Media.
- McLoughlin, P.D., Dzus, E., Wynes, B. & Boutin, S. (2003) Declines in populations of woodland caribou. *Journal of Wildlife Management*, 67, 755-761.
- Merkle, J. A., Sigaud, M. & Fortin, D. (2015) To follow or not? How animals in fusion-fission societies handle conflicting information during group decision - making. *Ecology Letters*, 18, 799-806.
- Mitchell, W. A., & Lima, S. L. (2002) Predator-prey shell games: large - scale movement and its implications for decision - making by prey. *Oikos*, 99, 249-259.
- Newton, I. (2004) Population limitation in migrants. *Ibis*, 146, 197-226.
- Öhman, K., & Lämås, T. (2005) Reducing forest fragmentation in long-term forest planning by using the shape index. *Forest Ecology and Management*, 212, 346-357.
- Ortega, Y. K., McKelvey, K. S., & Six, D. L. (2006) Invasion of an exotic forb impacts reproductive success and site fidelity of a migratory songbird. *Oecologia*, 149, 340-351.

- Pinard, V., Dussault, C., Ouellet, J.-P., Fortin, D. & Courtois, R. (2012) Calving rate, calf survival rate, and habitat selection of forest-dwelling caribou in a highly managed landscape. *Journal of Wildlife Management*, 76, 189-199.
- Piper, W. H. (2011) Making habitat selection more “familiar”: a review. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65, 1329-1351.
- Potvin, F. (1988) Wolf movements and population dynamics in Papineau-Labelle reserve, Quebec. *Canadian Journal of Zoology*, 66, 1266-1273.
- R Core Team (2013) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for statistical computing, Vienna, Austria.
- Rettie, W.J. & Messier, F. (2001) Range use and movement rates of woodland caribou in Saskatchewan. *Canadian Journal of Zoology*, 79, 1933-1940.
- Rudolph, T.D., and Drapeau, P. (2012) Using movement behaviour to define biological seasons for woodland caribou. *Rangifer*, Special Issue 20: 295-307.
- Rudolph, T. D., Drapeau, P., St-Laurent, M-H. & Imbeau, L. (2012) Status of woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) in the James Bay Region of Northern Quebec. Scientific report presented to the Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec and the Grand Council of the Crees (Eeyou Istchee). Montreal, Quebec. 72 pp.
- Schaefer, J.A, Bergman, C.M. & Luttich, S.N. (2000) Site fidelity of female caribou at multiple spatial scales. *Landscape Ecology*, 15, 731-739.

- Smith, K. G., Ficht, E. J., Hobson, D., Sorensen, T. C., & Hervieux, D. (2000). Winter distribution of woodland caribou in relation to clear-cut logging in west-central Alberta. *Canadian Journal of Zoology*, 78, 1433-1440.
- Stewart, K. M., Bowyer, R. T., Dick, B. L., Johnson, B. K., & Kie, J. G. (2005) Density-dependent effects on physical condition and reproduction in North American elk: an experimental test. *Oecologia*, 143, 85-93.
- Strauss, R. E. (1979) Reliability estimates for Ivlev's electivity index, the forage ratio, and a proposed linear index of food selection. *Transactions of the American Fisheries Society*, 108, 344-352.
- Stuart-Smith, A. K., Bradshaw, C. J., Boutin, S., Hebert, D. M., & Rippin, A. B. (1997) Woodland caribou relative to landscape patterns in northeastern Alberta. *Journal of Wildlife Management*, 61, 622-633.
- Switzer, P.V. (1993) Site fidelity in predictable and unpredictable habitats. *Evolutionary Ecology*, 533-555.
- Testa, J.W. & Adams, G.P. (1998) Body condition and adjustments to reproductive effort in female moose (*Alces alces*). *Journal of Mammalogy*, 79, 1345-1354.
- Tinker, D. B., Resor, C. A., Beauvais, G. P., Kipfmüller, K. F., Fernandes, C. I., & Baker, W. L. (1998) Watershed analysis of forest fragmentation by clearcuts and roads in a Wyoming forest. *Landscape Ecology*, 13, 149-165.
- Tracz, B. V., LaMontagne, J. M., Bayne, E. M., & Boutin, S. (2010) Annual and monthly range fidelity of female boreal woodland caribou in response to petroleum



development. *Rangifer*, 30, 31-44.

Tryjanowski P., Golawski A., Kuniak S., Mokwa T. & Antczak M. (2007) Disperse or stay? Exceptionally high breeding-site infidelity in the Red-backed Shrike *Lanius collurio*. *Ardea*, 95, 316–320.

Weatherhead, P. J., & Boak, K. A. (1986). Site infidelity in song sparrows. *Animal Behaviour*, 34, 1299-1310.

Welch, I.D., Rogers, A.R. & Mckinley, R.S. (2000) Timber harvest and calving site fidelity of moose in northwestern Ontario. *Alces*, 36, 93-103.

Whittington, J., Hebblewhite, M., DeCesare, N. J., Neufeld, L., Bradley, M., Wilmshurst, J. & Musiani, M. (2011) Caribou encounters with wolves increase near roads and trails: a time-to-event approach. *Journal of Applied Ecology*, 48, 1535-1542.

Wiseman, P. A., Carling, M. D. & Byers, J. A. (2006) Frequency and correlates of birth-site fidelity in pronghorns (*Antilocapra americana*). *Journal of Mammalogy*, 87, 312-317.

Wittmer, H. U., Sinclair, A.R. & McLellan, B.N. (2005) The role of predation in the decline and extirpation of woodland caribou. *Oecologia*, 144, 257-267.

Wittmer, H.U., McLellan, B.N., Hovey, F.W. (2006) Factors influencing variation in site fidelity of woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) in southeastern British Columbia. *Canadian Journal of Zoology*, 84, 537–545.

Wolf, M., Frair, J., Merrill, E., & Turchin, P. (2009) The attraction of the known: the

importance of spatial familiarity in habitat selection in wapiti (*Cervus elaphus*).  
*Ecography*, 32, 401-410.

Van Beest, F. M., Vander Wal, E., Stronen, A. V., Paquet, P. C. & Brook, R. K. (2013)  
Temporal variation in site fidelity: scale-dependent effects of forage abundance and  
predation risk in a non-migratory large herbivore. *Oecologia*, 173, 409-420.

VanDerWal, J., Falconi, L., Januchowski, S., Shoo, L. & Storlie, C. (2014) SDMTTools:  
Species Distribution Modelling Tools: Tools for processing data associated with  
species distribution modelling exercises. R package version 1.1-221.

Vergara, P., Aguirre, J. I., Fargallo, J. A. & Davila, J. A. (2006) Nest-site fidelity and  
breeding success in White Stork *Ciconia ciconia*. *Ibis*, 148, 672-677.

Vittinghoff, E. & McCulloch, C. E. (2007) Relaxing the rule of ten events per variable in  
logistic and Cox regression. *American Journal of Epidemiology*, 165, 710-71.

**Table 1** Rankings of candidate models assessing the relationship between the probability of occurrence of female caribou and habitat attributes, seasonal range fidelity and the fate of the calf (0=survived  $n = 14$ ; 1=died  $n = 19$ ) during calving-summer or the fate of the adult female (0 = survived  $n = 103$  ; 1=died  $n = 26$ ) during winter in Québec, Canada.

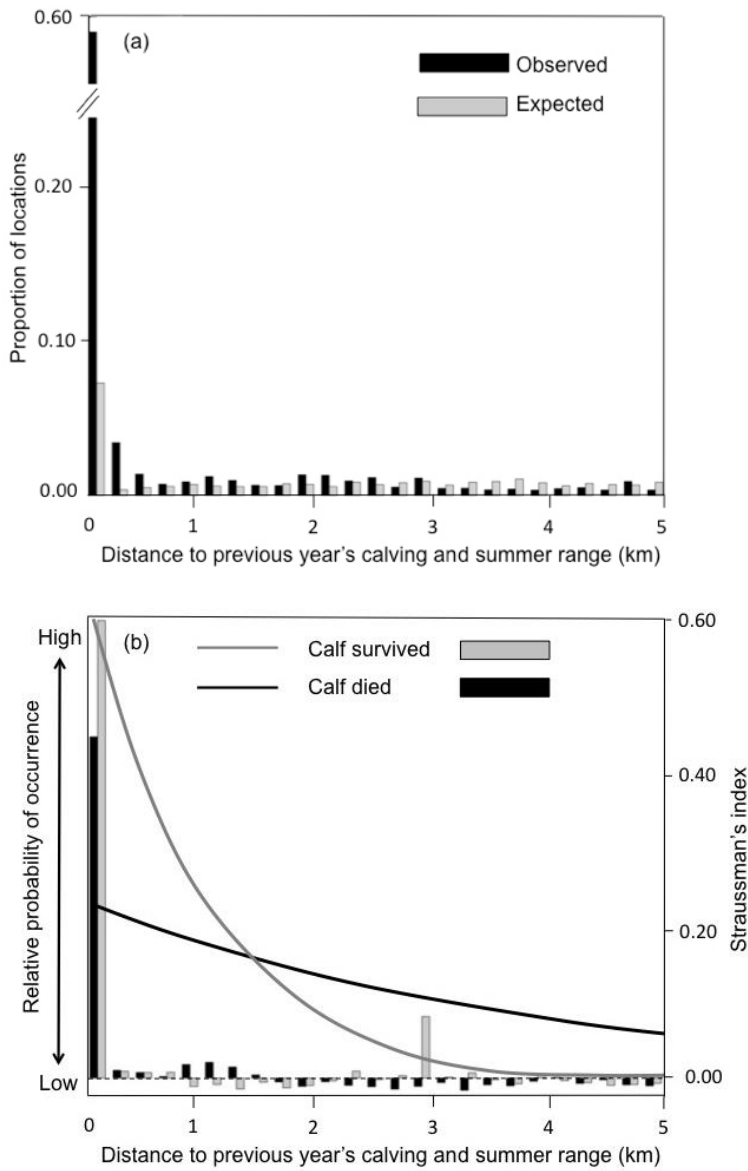
| No. | Model  | Offspring survival<br>Calving - Summer |               |        | Adult survival<br>Winter |        |
|-----|--|--|---------------|--------|--------------------------|--------|
|     |  | $k$                                    | $\Delta$ AICc | logLik | $\Delta$ AICc            | logLik |
| 1   | Landscape *  | 5                                      | 5715          | -8369  | 4722                     | -37371 |
| 2   | Model 1 + Range fidelity                               | 6                                      | 948           | -5984  | 661                      | -35339 |
| 3   | Model 1 + Range fidelity $\times$ Fate (died/survived) | 8                                      | 0             | -5508  | 0                        | -35006 |

\* Landscape variables included elevation, disturbed stands (0-40 year-old cutovers, 0-40 year-old burned areas and roads), lichen, conifer

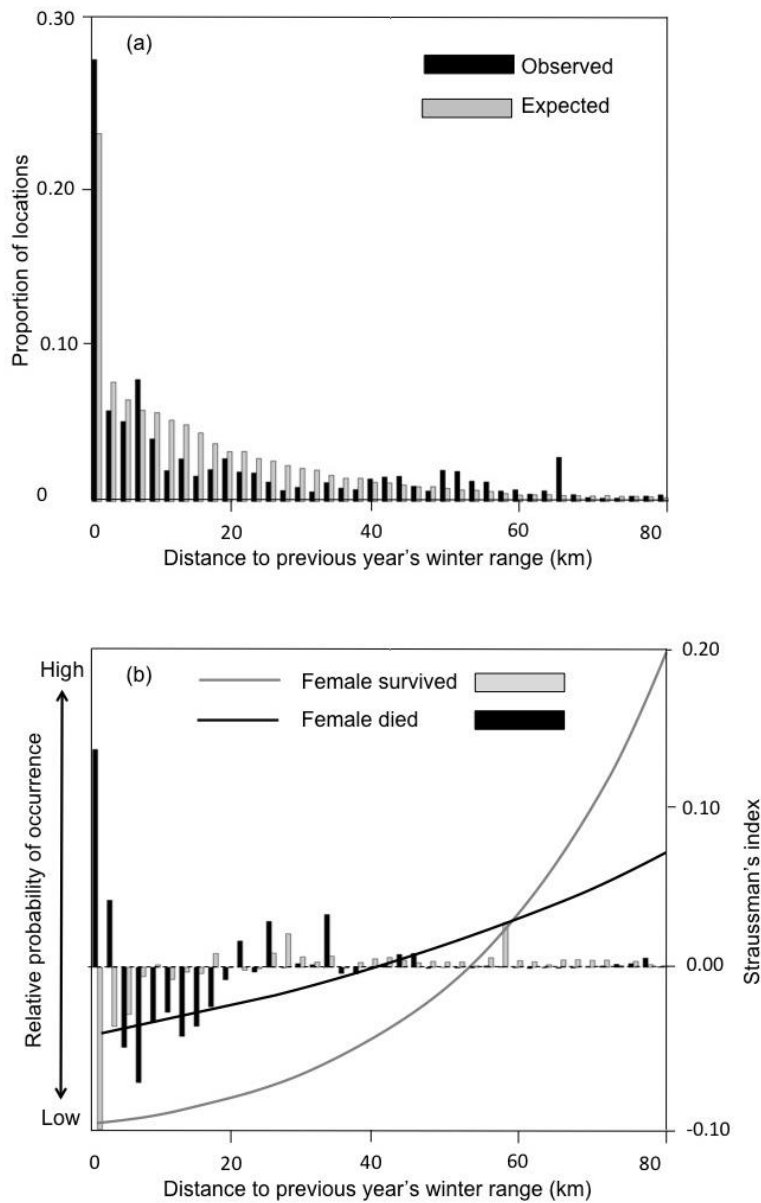
forest (reference category), other habitats and road density.

**Table 2** Standardized coefficients ( $\beta$ ) and associated 90% and 95% confidence intervals (CI) of the best-supported models describing the resource selection of female caribou during the calving-summer and winter seasons in Québec, Canada. Variables for which the 90% CI did not overlap 0 were considered statistically significant.

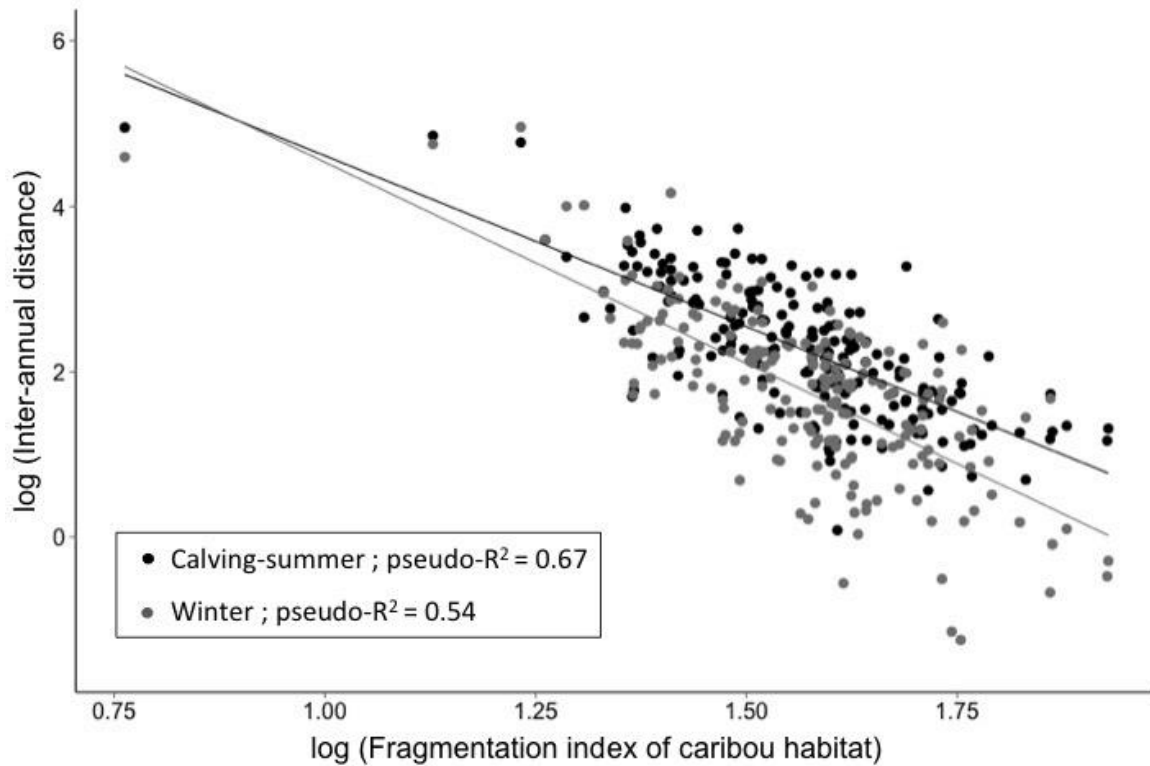
|  | Calving - Summer |                         |                         | Winter  |                         |                         |
|--|------------------|-------------------------|-------------------------|---------|-------------------------|-------------------------|
|  | $\beta$          | 90% CI<br>[Lower:Upper] | 95% CI<br>[Lower:Upper] | $\beta$ | 90% CI<br>[Lower:Upper] | 95% CI<br>[Lower:Upper] |
| Elevation                                  | 1.093            | [0.766: 1.458]          | [0.748:1.495]           | 0.361   | [-0.139:0.807]          | [-0.275:0.846]          |
| Disturbance                                | -1.762           | [-1.886: -1.633]        | [-1.86: -1.622]         | -0.342  | [-0.717:0.106]          | [-0.787:0.126]          |
| Lichen                                     | 1.056            | [0.899: -0.770]         | [0.835: 1.221]          | 1.101   | [0.823:1.413]           | [0.723:1.484]           |
| Other                                      | -0.655           | [-0.770:-0.539]         | [-0.791: -0.528]        | -0.342  | [-0.581:-0.113]         | [-0.649:-0.103]         |
| Road density                               | -0.932           | [-1.146:0.729]          | [-1.199:-0.716]         | -1.061  | [-1.302:-0.790]         | [-1.349:-0.702]         |
| Fate (0 = survived. 1 = died)              | 2.205            | [1.735:2.964]           | [1.710:3.129]           | -0.055  | [-0.384:0.255]          | [-0.502:0.372]          |
| Distance to previous year's seasonal range | -5.936           | [-7.952:-5.019]         | [-8.145:-4.938]         | 1.418   | [0.409:2.848]           | [-0.067:2.971]          |



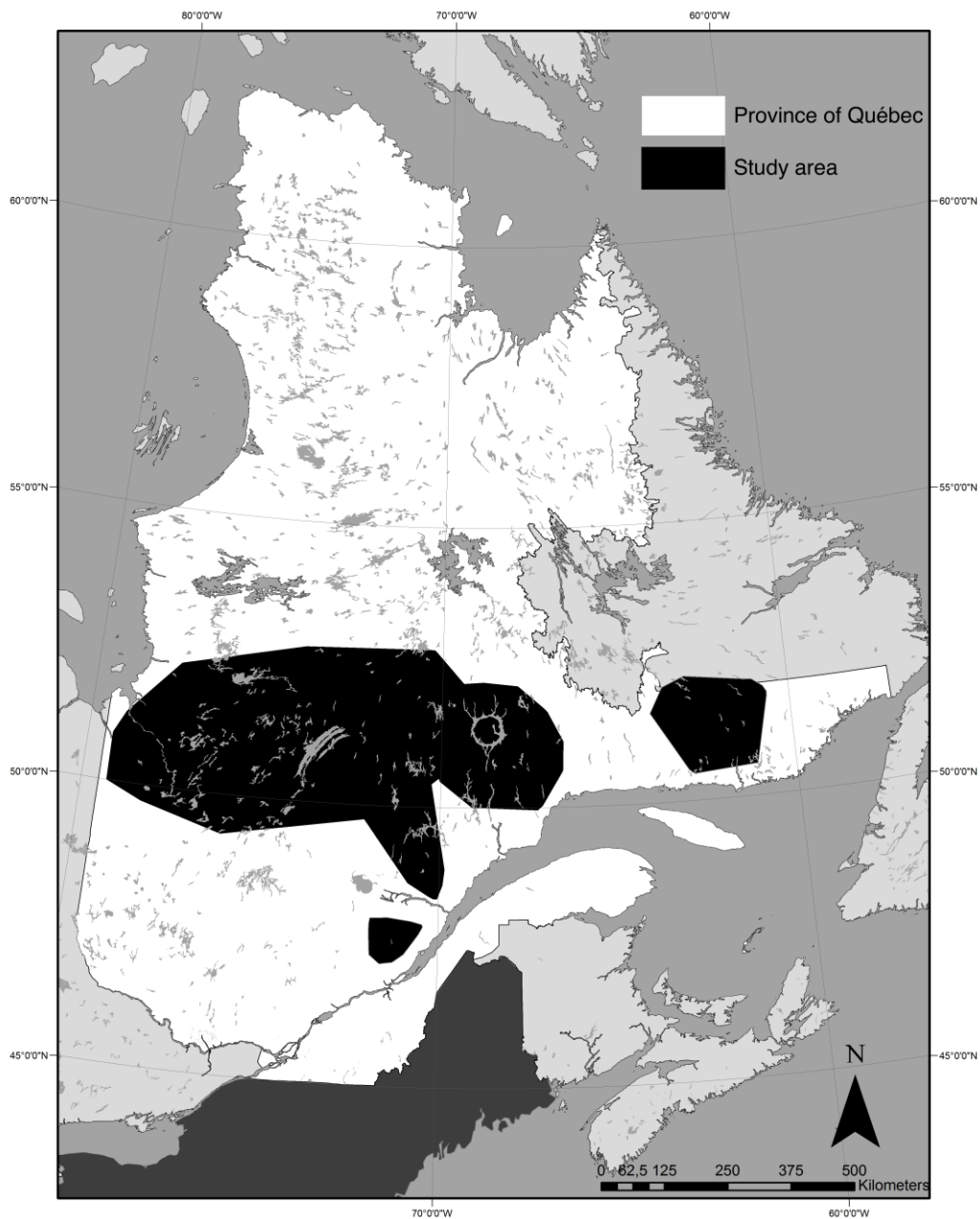
**Figure 1** a) Distribution of observed and random caribou locations for the calving and summer period within the 0-5 km range (maximum observed distance = 25.4 km) in the boreal forest of Quebec, Canada. b) Relative probability of occurrence of female caribou that did or did not lose their calf, as a function of the distance to their previous year core calving and summer range, overlaid with Strauss's linear index for 0.3 km distance classes. Positive and negative bars imply selection and avoidance, respectively.



**Figure 2** a) Distribution of observed and random caribou locations for the winter period within the 0-80 km range (maximum observed distance = 209.1 km) in the boreal forest of Quebec, Canada. Relative probability of occurrence of female caribou that survived or died, as a function of the distance to their previous year core winter range, overlaid with Strauss's linear index for 2 km distance classes. Positive and negative bars imply selection and avoidance, respectively.



**Figure 3** Relationship between the log of the inter-annual distance between seasonal ranges (standardized by individual range size) and the level of fragmentation (landscape shape index) of preferential caribou habitat in the annual home range of female boreal caribou (calving-summer:  $n = 202$ , winter:  $n = 204$ ) in Québec, Canada.



**Figure S1** Map of the study area, delineated using 100% minimum convex polygons of the five main caribou herds monitored between 2004-2013 (Basse Côte-Nord, Charlevoix, Côte-Nord, Saguenay-Lac-St-Jean and Jamésie).



**Table S1** Distribution of monitored females and calves between regions of the study area.

|                        | Females  |      | Calves   |      |
|------------------------|----------|------|----------|------|
|                        | Survived | Died | Survived | Died |
| Basse Côte-Nord        | 4        | 1    | -        | -    |
| Côte-Nord              | 19       | 6    | -        | -    |
| Charlevoix             | 23       | 4    | 7        | 11   |
| Jamésie                | 26       | 13   | -        | -    |
| Saguenay - Lac-St-Jean | 29       | 2    | 7        | 8    |
| Total                  | 101      | 26   | 14       | 19   |

## CONCLUSION GÉNÉRALE

La majorité des espèces animales démontrent une utilisation répétée d'environnements familiers, un comportement susceptible d'accroître leur connaissance de la distribution locale des ressources et des risques (Greenwood & Harvey 1982). Nous avons démontré comment l'utilisation antérieure de l'espace pouvait influencer la distribution spatiale d'un grand herbivore menacé, le caribou forestier. Plus précisément, nous avons mis en évidence comment les secteurs situés à l'intérieur ou à proximité des domaines vitaux saisonniers des années précédentes pouvaient être sélectionnés ou évités de manière différente entre les saisons. La sélection saisonnière de certains types d'habitats et de caractéristiques du paysage par le caribou forestier avait déjà été décrite dans de nombreuses études (Rettie & Messier 2000; Hins et al. 2009; Pinard et al. 2012). Nos résultats indiquent toutefois que la sélection des ressources des femelles est également influencée par leur expérience passée. Cette contribution est importante puisque la majorité des études en sélection d'habitat ne tiennent pas compte de cette influence des habitats connus (Piper 2011), introduisant un biais potentiel dans la détection des patrons de sélection. Il a par ailleurs été démontré que les attributs de l'habitat peuvent s'avérer insuffisants pour expliquer les patrons d'utilisation de l'espace des animaux (Metsaranta 2008). Chez l'otarie des Galapagos par exemple, les patrons de dispersion seraient davantage liés à la fidélité au site qu'aux préférences en matière d'habitat (Wolf & Trillmich 2007). De plus, les résultats

d'analyses en sélection d'habitat sont très souvent utilisés en conservation afin de modéliser la probabilité d'occurrence d'espèces à statut, dont le caribou (Johnson et al. 2004; Chetkiewicz & Boyce 2009). Nous avons ainsi mis en évidence que la valeur associée à des habitats de même type pouvait différer en fonction de la familiarité du caribou avec ces habitats. Ce résultat offre une démonstration empirique des hypothèses avancées par Metsaranta (2008), qui rappelait l'importance de considérer des facteurs extrinsèques à l'habitat, comme la fidélité, afin d'expliquer l'utilisation de l'espace du caribou. Nos résultats suggèrent que les modèles actuels de qualité d'habitat et de probabilité d'occurrence pour le caribou forestier pourraient surestimer la quantité d'habitat favorable pour cette espèce menacée en exagérant l'intérêt des animaux à se disperser (Metsaranta 2008; Piper 2011). Notre étude a cependant démontré que les préférences en habitat jouaient également un rôle important dans l'utilisation de l'espace du caribou. Ainsi, les habitats préférentiels pourraient constituer les meilleurs prédicteurs d'occurrence durant les périodes de l'année où le caribou démontre moins de fidélité (p. ex : en hiver).

### **Variations saisonnières de la fidélité**

Les résultats de la présente étude démontrent que les femelles du caribou forestier peuvent utiliser des tactiques saisonnières de fidélité au domaine vital contrastées. Nos résultats démontrent que durant la mise-bas et l'élevage, plus de 60 % des localisations des femelles se trouvaient à moins de 400 m de leur domaine vital saisonnier de l'année précédente. Nous avons mesuré la plus importante sélection pour les secteurs situés à moins de 200 m du domaine vital de mise bas précédent, un comportement démontré davantage par

les femelles dont le faon a survécu. En hiver cependant, moins de 30 % des locations observées se trouvaient à une distance inférieure à 2km du domaine vital de mise bas précédent. De plus, les femelles qui sont mortes sélectionnaient les secteurs situés à moins de 4 km de l'hiver précédent alors que celles qui ont survécu les évitaient et cette tendance s'inversait avec l'augmentation de la distance.

La fidélité au domaine vital avait déjà été identifiée comme un comportement susceptible de varier temporellement en réponse à des changements dans l'importance des facteurs limitants (Festa-Bianchet 1986; Lepage et al. 1996). Ainsi, bien que certaines populations ou individus présentent une fidélité relativement constante dans le temps (Marvin 2001, Campbell et al. 2008), d'autres ajustent leur niveau de fidélité selon les saisons ou les années (Cohen et al. 2006 VanBeest et al. 2013). Par exemple, différentes espèces de cervidés sédentaires sont connues pour démontrer une fidélité saisonnière au domaine vital [mouflon d'Amérique (*Ovis canadensis*): Festa-Bianchet 1986; cerf de Virginie : Aycrigg & Porter 1997; caribou : Schaefer et al. 2000; wapiti : van Beest et al. 2013]. Nous avons cependant démontré que les femelles évitaient de réutiliser leur domaine vital de l'hiver précédent. Alors que des études antérieures associaient la fidélité plus faible du caribou en hiver à la recherche de nourriture et aux conditions climatiques (Rettie & Messier 2001; Wittmer et al. 2006), cet évitement par les femelles des secteurs précédemment utilisés en hiver suggère que l'infidélité pourrait s'avérer une tactique d'utilisation de l'espace à part entière.

### **Influence de la fidélité au domaine vital sur la survie et le succès reproducteur**

Dès 1956, Hinde offrait une première revue des avantages potentiels conférés par la fidélité au site de nidification démontrée par plusieurs espèces d'oiseaux. Cet auteur proposait que les individus pouvaient bénéficier du comportement de fidélité, notamment par une familiarité accrue avec la répartition des ressources et des refuges de prédation. À ce titre, la fidélité au domaine vital est un comportement d'utilisation de l'espace susceptible d'entraîner des conséquences pour la survie des individus et ultimement, la démographie des populations. Bien que plusieurs études empiriques aient pu relier le comportement de fidélité à la performance individuelle chez les oiseaux (Greenwood & Harvey 1982; Gavin & Bollinger 1988; Schieck & Hannon 1989), cette relation avait rarement été mise en évidence chez les mammifères (voir Authier et al. 2012; Forrester et al. 2015). Parmi ces derniers, les ongulés représentent toutefois un groupe d'espèces pour lequel la fidélité devrait jouer un rôle important sur la valeur adaptative individuelle (Forrester et al. 2015). En effet, en plus de présenter une fidélité à leurs domaines vitaux saisonniers (mouflon d'Amérique : Festa-Bianchet 1986; cerf de Virginie : Aycrigg & Porter 1997; caribou : Schaefer et al. 2000; wapiti : van Beest et al. 2013), ces espèces sont longévives, une caractéristique importante à l'acquisition d'informations sur les environnements qu'elles fréquentent. Welch et al. (2000) ont précédemment montré que les sites de mise bas des femelles orignal ayant élevé un veau avec succès se trouvaient plus près de celui de l'année précédente que ceux des femelles dont le veau était mort. Chez le cerf à queue noire (*Odocoileus hemionus*), Forrester et al. (2015) ont mesuré que le risque de mortalité par prédation était plus élevé pour les individus qui quittaient leur domaine vital.

Mon étude représente toutefois, à ma connaissance, la première démonstration que les individus d'une espèce peuvent augmenter leur valeur adaptative en utilisant des stratégies saisonnières contrastées de fidélité au domaine vital. Les résultats obtenus tendent à confirmer l'hypothèse selon laquelle la fidélité aux secteurs de mise bas et d'élevage des femelles serait avantageuse pour le succès reproducteur des femelles du caribou forestier. Durant l'hiver, les femelles ayant survécu évitaient les secteurs à proximité de ceux utilisés l'année précédente (< 2km) de leur domaine vital de l'année précédente (c.-à-d. davantage infidèles) alors que celles qui sont mortes les sélectionnaient. Pour les deux périodes considérées, la fragmentation à grande échelle de l'habitat préférentiel du caribou avait pour effet de réduire la distance interannuelle entre les domaines vitaux (c.-à-d. une augmentation de la fidélité).

Selon l'hypothèse d'allocation du risque de prédation, les variations temporelles du risque devraient déterminer la nature et l'intensité des stratégies anti-prédatrices démontrées par les proies (Lima & Bednekoff 1999). L'effet contrasté de la fidélité saisonnière au domaine vital sur la survie adulte et juvénile pourrait être expliqué par la théorie de « *predator-prey shell games* ». Cette dernière, qui vise à expliquer les mouvements à grande échelle des proies, propose que les prédateurs tentent de prédire l'emplacement de leurs proies, alors que ces dernières tentent de demeurer imprévisibles pour les prédateurs (Mitchell & Lima 2002). Pour que cette théorie se réalise en milieu naturel, ses auteurs précisent que deux facteurs sont nécessaires. D'abord, le prédateur doit posséder une bonne mémoire spatiale, afin que la proie coure un plus grand risque en demeurant stationnaire. Ensuite, l'intérêt pour la proie à se déplacer serait inversement corrélé au taux de succès du

prédateur. Nous avons démontré que le retour à un secteur de mise-bas et d'élevage préalablement fréquenté semblait être une stratégie avantageuse pour réduire la prédation des faons par l'ours noir, un omnivore au comportement de prédation opportuniste. En effet, une étude récente a montré que l'ours noir ne rechercherait pas activement les faons du caribou au cours de cette saison, mais sélectionnerait plutôt les secteurs où la végétation est abondante (Bastille-Rousseau et al. 2011). Cette information, ajoutée à la très forte proportion de mortalité juvénile attribuable à l'ours noir dans notre aire d'étude (Leclerc et al. 2014), suggère que la probabilité de survie d'un faon rencontrant un ours noir serait probablement très faible. Des travaux récents suggèrent qu'alors que les femelles caribou éviteraient efficacement la prédation de leur faon par les loups durant la période de mise-bas, leur stratégie d'évitement de l'ours noir serait moins efficace (Leblond et al. 2016). Dans ce contexte, la réutilisation successive d'un secteur familial pourrait permettre aux femelles du caribou forestier de mieux percevoir et d'éviter le risque de prédation pour leur faon.

Durant l'hiver toutefois, le loup est responsable de la prédation chez les caribous adultes et démontrer moins de fidélité au domaine vital hivernal pourrait s'avérer une stratégie anti-prédatrice efficace pour les femelles. À ce titre, il a été démontré que le loup avait la capacité de sélectionner les proies dont les aires d'hivernages sont prévisibles d'année en année en intensifiant son activité de chasse dans ces secteurs (Kunkel & Pletscher 2001). De plus, le taux de succès du loup à la chasse serait modéré (~ 26% : Sand et al. 2006). Ces caractéristiques font du loup un prédateur exemplaire pour la théorie des « *predator-prey shell game* » (Mitchell & Lima, 2002; Laundré 2010). Cette théorie propose que les

mouvements à grande échelle d'une proie visent à rendre sa position difficile à prédire pour un prédateur. Dans ce contexte, les bénéfices de démontrer moins de fidélité au domaine vital d'hiver pour la survie des femelles suggèrent que le déplacement de leur domaine vital hivernal d'année en année pourrait représenter une tactique efficace afin de demeurer imprévisible pour leur principal prédateur.

### **Implications pour l'aménagement et la conservation**

Nos résultats ont également des applications pour l'aménagement de l'habitat et la conservation du caribou forestier. Dans un premier temps, l'identification de secteurs utilisés de manière répétée et intensive au fil du temps permet de mieux définir les secteurs d'intérêt pour la conservation (Wilson et al. 1991). Par exemple, chez les espèces se reproduisant en colonies, des territoires de très faible taille peuvent offrir une valeur de conservation élevée (Bräger et al. 2002). Dans le cas du caribou forestier, les bénéfices des comportements contrastés de fidélité saisonnière que nous avons mis en évidence soulignent un défi additionnel. Des stratégies d'aménagement de l'habitat qui visaient à identifier et à protéger des secteurs d'utilisation saisonnière, fondées sur la prémisse de la fidélité démontrée par le caribou forestier, ont longtemps été préconisées (Courtois et al. 2004). Or, nos résultats indiquent que la fidélité est une tactique avantageuse durant la mise-bas et l'été, une période où les femelles se dispersent et s'isolent les unes des autres (Bergerud et al. 1990). Ainsi, nous suggérons que l'aménagement de l'habitat doit viser à ne pas compromettre la capacité du caribou à se disperser et à démontrer de la fidélité individuelle à des habitats de mise-bas et d'élevage de qualité (c.-à-d. peu perturbés; *sensu* Leclerc et al. 2012). Conséquemment, la



conservation de tels secteurs devrait se faire de manière extensivement distribuée dans l'aire de répartition des hardes.

En hiver, le déplacement annuel du domaine vital des femelles présentait un avantage pour leur survie, indiquant que de contraindre le caribou forestier à un nombre limité de parcelles d'habitat favorable ne pourrait être une stratégie de conservation efficace pour cette saison. Ainsi, bien que les caribous forestiers forment des groupes de petite taille durant l'hiver (Stuart-Smith et al. 1997; Rettie & Messier 1998; Brown et al. 2000), nos résultats indiquent qu'ils évitent de démontrer de la fidélité à des secteurs d'hivernage définis comme le cerf de Virginie (Lesage et al. 2000). De plus, l'utilisation par le caribou de massifs de forêt mature au sein d'une matrice de coupes forestières compromettrait sa stratégie anti-prédatrice de séparation spatiale, en augmentant la probabilité de cooccurrence avec le loup (Courbin et al. 2009). Les tactiques de fidélité du caribou forestier soulignent la nécessité de conserver de manière largement distribuée dans le paysage les habitats préférentiels sélectionnés par le caribou et ce, pour les deux périodes de l'année étudiées.

Enfin, les résultats des stratégies de réintroduction ou de relocalisation d'individus ou de populations sont susceptibles d'être affectés par le comportement de fidélité de ces derniers (Schlupp & Podloucky 1994). La réintroduction fait partie des stratégies envisagées pour le rétablissement de plusieurs hardes de caribou forestier et le manque d'information sur leurs patrons d'utilisation de l'espace est une des raisons évoquées pour l'échec de telles mesures (St-Laurent & Dussault 2012). La relation entre les tactiques saisonnières de fidélité du caribou forestier, la survie des adultes et des faons suggère que la

capacité pour les individus réintroduits à démontrer ces comportements pourrait jouer un rôle dans l'établissement et le maintien de populations réintroduites viables.

### **Perspectives**

En somme, cette étude a permis de démontrer que la relation entre le comportement de fidélité au domaine vital et la valeur adaptative individuelle était complexe et pouvait varier selon les périodes de l'année. Nos résultats suggèrent que de tels avantages à démontrer des ajustements saisonniers dans la fidélité au domaine vital pourraient être répandus chez les ongulés ainsi que chez d'autres espèces animales exprimant ce comportement d'utilisation de l'espace. Par exemple, alors que la fidélité aux aires de nidifications estivales a été très souvent documentée chez les oiseaux, la fidélité aux aires d'hivernage demeure moins connue (Warnock & Takekawa 1996) et peu d'études sont parvenues à mesurer ce comportement au cours de différentes saisons chez une même espèce.

Dans la quête des mécanismes reliant les taux de perturbations aux déclin des hardes à travers le Canada (Environnement Canada 2011), des études précédentes avaient permis de démontrer que les réponses individuelles dans la sélection d'habitat des femelles pouvaient influencer leur survie (Losier et al. 2015) et celle des faons (Dussault et al. 2012; Leclerc et al. 2014). La présente étude apporte maintenant un éclairage additionnel sur le rôle de la fidélité au domaine vital en tant qu'autre mécanisme important reliant l'altération des habitats et le déclin démographique du caribou forestier. Il serait par ailleurs intéressant, dans de futurs travaux, d'examiner comment la sélection d'habitat et les réponses fonctionnelles dans cette sélection varient selon le niveau de fidélité des individus et ce, pour différentes saisons.

D'une part, une telle analyse permettrait de voir si l'effet positif de la fidélité sur la survie des faons provient d'une meilleure sélection des femelles pour les habitats peu risqués dans les secteurs familiers. De plus, cela permettrait de mesurer comment les femelles gèrent le compromis entre la diminution de la fidélité à leur domaine vital hivernal et une sélection d'habitat efficace au cours de la période d'hiver.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AUTHIER, M., I. BENTALEB, A. PONCHON, C. MARTIN & C. GUINET. 2012. Foraging fidelity as a recipe for a long life: Foraging strategy and longevity in male southern elephant seals. *PloS One* 7 e32026.
- AYCRIGG, J.L. & W.F. PORTER. 1997. Sociospatial dynamics of white-tailed deer in the central Adirondack Mountains, New York. *Journal of Mammalogy* 78: 468-482.
- BASTILLE-ROUSSEAU, G., D. FORTIN, C. DUSSAULT, R. COURTOIS & J.P. OUELLET. 2011. Foraging strategies by omnivores: are black bears actively searching for ungulate neonates or are they simply opportunistic predators? *Ecography* 34: 588-596.
- BASTILLE-ROUSSEAU, G., J.A. SCHAEFER, K.P. LEWIS, M.A. MUMMA, E.H. ELLINGTON, N.D. RAYL, S.P. MAHONEY, D. POULIOT & D.L. MURRAY. 2015. Phase-dependent climate–predator interactions explain three decades of variation in neonatal caribou survival. *Journal of Animal Ecology* 85: 445-456.
- BATTIN, J. 2004. When good animals love bad habitats: Ecological traps and the conservation of animal populations. *Conservation Biology* 18: 1482-1491.
- BELETSKY, L.D. & G.D. ORIAN. 1991. Effects of breeding experience and familiarity on site fidelity in female red-winged blackbirds. *Ecology* 72: 787-796.
- BERGERUD, A.T. 1992. Rareness as an antipredator strategy to reduce predation risk for moose and caribou. In *Wildlife 2001: populations*. Springer Netherlands. pp. 1008-1021.

- BERGERUD, A.T. 1996. Evolving perspectives on caribou population dynamics. *Rangifer, Special Issue 9*: 95-116.
- BERGERUD, A.T., H.E. BUTLER & D.R. MILLER. 1984. Antipredator tactics of calving caribou: dispersion in mountains. *Canadian Journal of Zoology* 62: 1566-1575.
- BERGERUD A.T., R. FERGUSON & H.E. BUTLER. 1990. Spring migration and dispersion of woodland caribou at calving. *Animal Behaviour* 39: 360-368.
- BORGER, L., B.D. DALZIEL & J.M. FRYXELL. 2008. Are there general mechanisms of animal home range behaviour? A review and prospects for future research. *Ecology Letters* 11: 637-650.
- BRÄGER, S., S.M. DAWSON, E. SLOOTEN, S. SMITH, G.S. STONE & A. YOSHINAGA. 2002. Site fidelity and along-shore range in Hector's dolphin, an endangered marine dolphin from New Zealand. *Biological Conservation* 108: 281-287.
- BROWN, W.K., J. HUOT, P. LAMOTHE, S. LUTTICH, M. PARE, G. ST. MARTIN & J.B. THEBERGE. 1986. The distribution and movement patterns of 4 woodland caribou herds in Quebec. *Rangifer, Special Issue 1*: 43-49.
- BROWN, K.G., C. ELLIOTT & F. MESSIER. 2000. Seasonal distribution and population parameters of woodland caribou in central Manitoba: implications for forestry practices. *Rangifer* 20: 85-94.
- BROWN, G.S., F. MALLORY & J. RETTIE. 2003. Range size and seasonal movement for female woodland caribou in the boreal forest of northeastern Ontario. *Rangifer* 23: 227-233.

- CAMPBELL, R.A., N.J. GALES, G.M. LENTO & C.S. BAKER. 2008. Islands in the sea: extreme female natal site fidelity in the Australian sea lion, *Neophoca cinerea*. *Biology Letters* 4: 139-142.
- CHETKIEWICZ, C.L.B. & M.S. BOYCE. 2009. Use of resource selection functions to identify conservation corridors. *Journal of Applied Ecology* 46: 1036-1047.
- COHEN, J.B., J.D. FRASER & D.H. CATLIN. 2006. Survival and site fidelity of piping plovers on Long Island, New York. *Journal of Field Ornithology* 77: 409-417.
- COURBIN, N., D. FORTIN, C. DUSSAULT, R. COURTOIS. 2009. Landscape management for woodland caribou: the protection of forest blocks influences wolf-caribou cooccurrence. *Landscape Ecology* 24: 1375–1388.
- COURTOIS, R., J.P. OUELLET, A. GINGRAS, C. DUSSAULT, L. BRETON & 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, C. DUSSAULT & A. GINGRAS. 2004. Forest management guidelines for forest-dwelling caribou in Québec. *Forestry Chronicle* 80: 598-607.
- COURTOIS, R., J.P. OUELLET, L. BRETON, A. GINGRAS & C. DUSSAULT. 2007. Effects of forest disturbance on density, space use, and mortality of woodland caribou. *Ecoscience* 14: 491-498.
- DONOVAN, T.M. & F.R. THOMPSON III. 2001. Modeling the ecological trap hypothesis: a habitat and demographic analysis for migrant songbirds. *Ecological Applications* 11: 871-882.

- DUSSAULT, C., V. PINARD, J.P. OUELLET, R. COURTOIS & D. FORTIN. 2012. Avoidance of roads and selection for recent cutovers by threatened caribou: fitness-rewarding of maladaptive behaviour? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Science* 279: 4481-4488.
- EDGE, W.D., C.L. MARCUM, S.L. OLSON. 1985. Effects of logging activities on home-range fidelity of elk. *Journal of Wildlife Management* 49: 741-744.
- ENVIRONNEMENT CANADA. 2011. Évaluation scientifique aux fins de la désignation de l'habitat essentiel de la population boréale du caribou des bois (*Rangifer tarandus caribou*) au Canada: Mise à jour 2011. Ottawa, Ontario, Canada.
- ÉQUIPE DE RÉTABLISSEMENT DU CARIBOU FORESTIER DU QUÉBEC. 2013. Plan de rétablissement du caribou forestier (*Rangifer tarandus caribou*) au Québec — 2013-2023, produit pour le compte du ministère du Développement durable, de l'Environnement, de la Faune et des Parcs du Québec, Faune Québec, 110 p.
- FAILLE, G., C. DUSSAULT, J.P. OUELLET, D. FORTIN, R. COURTOIS, M.-H. ST-LAURENT & C. DUSSAULT. 2010. Range fidelity: the missing link between caribou decline and habitat alteration? *Biological Conservation* 143: 2840-2850.
- FESTA-BIANCHET, M. 1986. Site fidelity and seasonal range use by bighorn rams. *Canadian Journal of Zoology* 64: 2126-2132.
- FESTA-BIANCHET, M., J.M. GAILLARD & S.D. COTÉ. 2003. Variable age structure and apparent density dependence in survival of adult ungulates. *Journal of Animal Ecology* 72: 640-649.

- FESTA-BIANCHET, M., J.C. RAY, S.D. COTÉ & A. GUNN. 2011. Conservation of caribou (*Rangifer tarandus*) in Canada: an uncertain future. *Canadian Journal of Zoology*, 89: 419-434.
- FORRESTER, T.D., D.S. CASADY & H.U. WITTMER. 2015. Home sweet home: fitness consequences of site familiarity in female black-tailed deer. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 69: 603-612.
- GAILLARD, J.M., M. FESTA-BIANCHET & N.G. YOCCOZ. 1998. Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 58–63.
- GAILLARD, J.M., M. FESTA-BIANCHET, N.G. YOCCOZ, A. LOISON & C. TOIGO. 2000. Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 367-393.
- GANTER, B. & F. COOKE. 1998. Colonial nesters in a deteriorating habitat: site fidelity and colony dynamics of Lesser Snow Geese. *The Auk* 115: 642-652.
- GAVIN, T.A. & E.K. BOLLINGER. 1988. Reproductive Correlates of Breeding- Site Fidelity in Bobolinks (*Dolichonyx Oryzivorus*). *Ecology* 69: 96-103.
- GLEESON, S.K. & D.S. WILSON. 1986. Equilibrium diet: optimal foraging and prey coexistence. *Oikos* 46: 139-144
- GREENWOOD, P.J., 1980. Mating systems, philopatry, and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* 28: 1140-1162.
- GREENWOOD, P. J. & P.H. HARVEY. 1982. The natal and breeding dispersal of birds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 1-21.



- GUSTINE, D.D., K.L. PARKER, R.J. LAY, M.P. GILLINGHAM & D.C. HEARD. 2006. Calf survival of woodland caribou in a multi-predator ecosystem. *Wildlife Monography* 165: 1-32.
- HINDE, R.A. 1956. The biological significance of the territories of birds. *Ibis* 98: 340-369.
- HINS, C., J.P. OUELLET, C. DUSSAULT, M.H. ST-LAURENT. 2009. Habitat selection by forest-dwelling caribou in managed boreal forest of eastern Canada: Evidence of a landscape configuration effect. *Forest Ecology and Management* 257: 636-643.
- HOLT, R.D. 1977. Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology* 12: 197-229.
- HOLT, R.D. 1984. Spatial heterogeneity, indirect interactions, and the coexistence of prey species. *American Naturalist* 124: 377-406.
- JAMES, A.R.C., S. BOUTIN, D.M. HEBERT & A.B. RIPPIN. 2004. Spatial separation of caribou from moose and its relation to predation by wolves. *Journal of Wildlife Management* 68: 799-809.
- JOHNSON, C.J., D.O. SEIP & M.S. BOYCE. 2004. A quantitative approach to conservation planning: using resource selection functions to map the distribution of mountain caribou at multiple spatial scales. *Journal of Applied Ecology* 41: 238-251.
- KRIVAN, V. & A. SIKDER. 1999. Optimal foraging and predator-prey dynamics, II. *Theoretical Population Biology* 55: 111-126.

- KUNKEL, K. & D.H. Pletscher. 2001. Winter hunting patterns of wolves in and near Glacier National Park, Montana. *Journal of Wildlife Management* 65: 520-530.
- LAUNDRÉ, J.W. 2010. Behavioral response races, predator-prey shell games, ecology of fear, and patch use of pumas and their ungulate prey. *Ecology* 91: 2995-3007.
- LEBLOND M., J. FRAIR, D. FORTIN, C. DUSSAULT, J.P. OUELLET & R. COURTOIS. 2011. Assessing the influence of resource covariates at multiple spatial scales: an application to forest-dwelling caribou faced with intensive human activity. *Landscape Ecology* 26: 1433-1446.
- LEBLOND M., C. DUSSAULT, J.P. OUELLET & M.H. ST-LAURENT. 2016. Caribou avoiding wolves face increased predation by bears – Caught between Scylla and Charybdis. *Journal of Applied Ecology* 53: 1078-1083.
- LECLERC, M., C. DUSSAULT & M.H. ST-LAURENT. 2012. Multiscale assessment of the impacts of roads and cutovers on calving site selection in woodland caribou. *Forest Ecology and Management* 286: 59-65.
- LECLERC, M., C. DUSSAULT & M.H. ST-LAURENT. 2014. Behavioural strategies towards human disturbances explain individual performance. *Oecologia* 176: 297-306.
- LESMERISES, R., J.P. OUELLET & M.H. ST-LAURENT. 2011. Assessing terrestrial lichen biomass using ecoforest maps: a suitable approach to plan conservation areas for forest-dwelling caribou. *Canadian Journal of Forest Research* 41: 633-643.
- LEPAGE, D., G. GAUTHIER & A. REED. 1996. Breeding-site infidelity in greater snow geese: a consequence of constraints on laying date? *Canadian Journal of Zoology* 74: 1866-1875.

- LESAGE, L., M. CRÊTE, J. HUOT, A. DUMONT & J.P. OUELLET. 2000. Seasonal home range size and philopatry in two northern white-tailed deer populations. *Canadian Journal of Zoology* 78: 1930-1940.
- LIMA, S.L., & P.A. BEDNEKOFF. 1999. Temporal variation in danger drives antipredator behavior: the predation risk allocation hypothesis. *American Naturalist* 153: 649-659.
- LOSIER, C., S. COUTURIER, M.H. ST-LAURENT, P. DRAPEAU, C. DUSSAULT, T. RUDOLPH, V. BRODEUR, J. MERKLE & D. FORTIN. 2015. Adjustments in habitat selection to changing availability induce fitness costs for a threatened ungulate. *Journal of Applied Ecology* 52: 496-504.
- MARVIN, G.A. 2001. Age, growth, and long-term site fidelity in the terrestrial plethodontid salamander *Plethodon kentucki*. *Copeia* 2001: 108-117.
- MCLOUGHLIN, P.D., E. DZUS, E., B. WYNES, S. BOUTIN. 2003. Declines in populations of woodland caribou. *Journal of Wildlife Management* 67: 755-761.
- MCLOUGHLIN, P.D., J.S. DUNFORD & S. BOUTIN. 2005. Relating predation mortality to broadscale habitat selection. *Journal of Animal Ecology* 74: 701-707.
- METSARANTA, J.M. 2008. Assessing factors influencing the space use of a woodland caribou *Rangifer tarandus caribou* population using an individual-based model. *Wildlife Biology* 14: 478-488.
- MITCHELL, W.A. & S.L. LIMA. 2002. Predator- prey shell games: large- scale movement and its implications for decision-making by prey. *Oikos* 99: 249-259.

- NICE, M.M. 1941. The role of territory in bird life. *American Midland Naturalist* 441-487.
- ORTEGA, Y.K., K.S. MCKELVEY & D.L. SIX. 2006. Invasion of an exotic forb impacts reproductive success and site fidelity of a migratory songbird. *Oecologia* 149: 340-351.
- PETERS, W., M. HEBBLEWHITE, N. DECESARE, F. CAGNACCI & M. MUSIANI. 2013. Resource separation analysis with moose indicates threats to caribou in human altered landscapes. *Ecography* 36: 487-498.
- PINARD, V., C. DUSSAULT, J.P. OUELLET, D. FORTIN & R. COURTOIS. 2012. Calving rate, calf survival rate, and habitat selection of forest-dwelling caribou in a highly managed landscape. *Journal of Wildlife Management* 76: 189-199.
- PIPER, W.H. 2011. Making habitat selection more “familiar”: a review. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65: 1329-1351.
- RAITHEL, J.D., M.J. KAUFFMIAN & D.H. PLETSCHER. 2007. Impact of spatial and temporal variation in calf survival on the growth of elk populations. *Journal of Wildlife Management* 71: 795-803.
- REED, J.M. & L.W. ORING. 1993. Philopatry, site fidelity, dispersal, and survival of Spotted Sandpipers. *The Auk* 110: 541-551.
- RETTIE, W.J. & 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. & F. MESSIER. 2000. Hierarchical habitat selection by woodland caribou: Its relationship to limiting factors. *Ecography* 23: 466-478.

- RETTIE W.J. & F. MESSIER. 2001. Range use and movement rates of woodland caribou in Saskatchewan. *Canadian Journal of Zoology* 79: 1933-1940.
- RUDOLPH, T.D., P. DRAPEAU, M.H. ST-LAURENT & L. IMBEAU. 2012. Status of woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) in the James Bay Region of Northern Quebec. Scientific report presented to the Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec and the Grand Council of the Crees (Eeyou Istchee). Montreal, Quebec. 72 pp.
- ROBERTSON, G. J. & F. COOKE. 1999. Winter philopatry in migratory waterfowl. *The Auk* 116: 20-34.
- SAND, H., C. WIKENROS, P. WABAKKEN & O. LIBERG. 2006. Effects of hunting group size, snow depth and age on the success of wolves hunting moose. *Animal Behaviour* 72: 781-789.
- SCHAEFER, J.A., 2003. Long-term range recession and the persistence of caribou in the taiga. *Conservation Biology* 17: 1435-1439.
- SCHAEFER, J.A., A.M. VEITCH, W.K. BROWN, F.B. HARRINGTON, J.B. THEBERGE & S.N. LUTTICH. 1999. Demography of decline of the RedWine Mountains caribou herd. *Journal of wildlife management* 63: 580–587.
- SCHAEFER, J.A, C.M. BERGMAN & S.N. LUTTICH. 2000. Site fidelity of female caribou at multiple spatial scales. *Landscape Ecology* 15: 731-739.

- SCHIECK, J.O. & S.J. HANNON. 1989. Breeding site fidelity in willow ptarmigan: the influence of previous reproductive success and familiarity with partner and territory. *Oecologia* 81: 465-472.
- SCHLAEPFER, M.A., MC. RUNGE & P.W. SHERMAN. 2002. Ecological and evolutionary traps. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 474-480.
- SCHLUPP, I. & R. PODLOUCKY. 1994. Changes in breeding site fidelity: a combined study of conservation and behaviour in the common toad *Bufo bufo*. *Biological Conservation* 69: 285-291.
- 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.
- SHIELDS, W.M. 1984. Factors affecting nest and site fidelity in Adirondack barn swallows (*Hirundo rustica*). *The Auk* 101: 780-789.
- ST-LAURENT, M. H. & C. DUSSAULT. 2012. The reintroduction of boreal caribou as a conservation strategy: A long-term assessment at the southern range limit. *Rangifer* 32: 127-138.
- STUART-SMITH, A. K., C.J. BRADSHAW, S. BOUTIN, D.M. HEBERT & A. RIPPIN. 1997. Woodland caribou relative to landscape patterns in northeastern Alberta. *Journal of wildlife management* 61: 622-633.
- SWITZER, P.V. 1993. Site fidelity in predictable and unpredictable habitats. *Evolutionary ecology* 7: 533-555.

- THOMAS, D.C. & D.R. GRAY, 2002. Update COSEWIC status report on the woodland caribou *Rangifer tarandus caribou* in Canada, in COSEWIC assessment and update status report on the Woodland Caribou *Rangifer tarandus caribou* in Canada. Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada. Ottawa. 1-98 p.
- TREMBLAY, J.P., E.J. SOLBERG, B.E. SAETHER & M. HEIM. 2007. Fidelity to calving areas in moose (*Alces alces*) in the absence of natural predators. *Canadian Journal of Zoology* 85: 902-908.
- TREMBLAY-GENDRON, S. 2012. Influence des proies sur le déplacement d'un prédateur : étude du système loup-orignal-caribou. Mémoire de maîtrise. Université du Québec à Rimouski. 86 p.
- VAN BEEST, F.M., I.M. RIVRUD, L.E. LOE, J.M. MILNER & A. MYSTERUD. 2011. What determines variation in home range size across spatiotemporal scales in a large browsing herbivore? *Journal of Animal Ecology* 80: 771–785.
- VAN BEEST, F. M., E. VANDER WAL, A.V. STRONEN, P.C. PAQUET & R.K. BROOK. 2013. Temporal variation in site fidelity: scale-dependent effects of forage abundance and predation risk in a non-migratory large herbivore. *Oecologia* 173: 409-420.
- VANDER WAL, E., D. GARANT, M. FESTA-BIANCHET & F. PELLETIER. 2013. Evolutionary rescue in vertebrates: evidence, applications, and uncertainty. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 368: 20120090.
- WARNOCK, S. E. & J.Y. TAKEKAWA. 1996. Wintering site fidelity and movement patterns of Western Sandpipers *Calidris mauri* in the San Francisco Bay estuary. *Ibis* 138: 160-167.

- WELCH, I.D., A.R. ROGERS & R.S. MCKINLEY. 2000. Timber harvest and calving site fidelity of moose in northwestern Ontario. *Alces* 36: 93-103.
- WHITE, G.C. & R.A. GARROTT. 1990. Analysis of Wildlife Radio-Tracking Data. Academic Press, New York. 383 p.
- WHITHAM, T.G. 1980. The Theory of Habitat Selection: Examined and Extended Using *Pemphigus Aphids*. *The American Naturalist* 115: 449-466.
- WILSON, H.J., D.W. NORRISS, A. WALSH, A.D. FOX & D.A. STROUD. 1991. Winter site fidelity in Greenland White-fronted Geese *Anser albifrons flavirostris*, implications for conservation and management. *Ardea* 79: 287-294.
- WISEMAN, P.A., M.D. CARLING & J.A. BYERS. 2006. Frequency and correlates of birth-site fidelity in pronghorns (*Antilocapra americana*). *Journal of mammalogy*, 87: 312-317.
- WITTMER, H.U., A.R. SINCLAIR & B.N. MCLELLAN. 2005. The role of predation in the decline and extirpation of woodland caribou. *Oecologia* 144: 257-267.
- WITTMER, H.U., B.N. MCLELLAN & 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 & C.D. APPS. 2007. Changes in landscape composition influence the decline of a threatened woodland caribou population. *Journal of Animal Ecology* 76: 568-579.



WOLF, J.B., & F. TRILLMICH. 2007. Beyond habitat requirements: individual fine-scale site fidelity in a colony of the Galapagos sea lion (*Zalophus wollebaeki*) creates conditions for social structuring. *Oecologia* 152: 553-567.