

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

RÉPONSES INDIVIDUELLES ET FONCTIONNELLES EN SÉLECTION
D'HABITAT ET RÉGIME ALIMENTAIRE DE L'OURS NOIR EN FORÊT
BORÉALE AMÉNAGÉE

THÈSE
PRÉSENTÉE
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DU DOCTORAT EN BIOLOGIE
EXTENSIONNÉ DE
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

PAR
RÉMI LESMERISES

27 JUILLET 2017

Composition du jury :

Denis Réale, président du jury, Université du Québec à Montréal

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

Angélique Dupuch, examinateur externe, Université du Québec en Outaouais

Dominique Berteaux, examinateur interne, Université du Québec à Rimouski

Dépôt initial le 9 septembre 2016

Dépôt final le 27 juillet 2017

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.

REMERCIEMENTS

Mes remerciements vont avant tout à mon superviseur, le Dr. Martin-Hugues St-Laurent, pour son soutien et sa confiance en mes capacités. Il a été présent du premier au dernier jour et m'a permis de vivre l'incroyable aventure du doctorat avec un juste mélange de liberté et d'encadrement. Sa passion pour la science est contagieuse et son attachement pour la rigueur et la qualité du travail effectué m'auront été transmis pour la vie. En souhaitant que ce partenariat qui a débuté en 2008 se poursuive encore longtemps!

Je ne peux passer sous silence le soutien, la compréhension et l'abnégation de ma conjointe de vie, Stéphanie. Je ne compte plus les sacrifices qu'elle a accepté de consentir afin de me permettre de parvenir à la conclusion de cette importante étape de ma vie. Elle a été là pour me féliciter dans mes moments forts, mais aussi pour m'épauler dans les inévitables pertes de motivations et diverses épreuves rencontrées. Il est fort probable que sans toi je n'y serais pas parvenu. Merci pour tout.

Travailler dans une équipe de recherche signifie beaucoup. Cela implique que d'autres personnes vivent avec nous le quotidien du monde de la recherche, que d'autres scientifiques peuvent contribuer à notre réflexion lors de discussions, de présentations ou de questionnements. Martin-Hugues a d'ailleurs eu cette volonté et cette faculté d'intégrer à son équipe des gens ayant le potentiel de former une équipe unie, et il y est parvenu. Une ambiance conviviale et amicale au sein d'un laboratoire est un atout majeur dans la poursuite d'un doctorat! Merci donc aux membres du labo et collègues de bureau que j'ai côtoyés au cours de mon doctorat et qui ont été, et restent, autant des amis que des collègues : David Beauchesne, Alexandre Bissonnette-Lafontaine, Gaëlle Bâillon-Poujol, Mathieu Boudreau, Christine

Chicoine, Sylvain Christin, Virginie Christopherson, Anne Dequevauvillier, Jonathan Frenette, Manon Garnier, William Gaudry, Adeline Grosjean, Myriam Huard, Mikaël Jaffré, Jérôme Laliberté, Mathieu Leblond, Martin Leclerc, Pierre Legagneux, Frédéric Lesmerises, Kimberly Malcolm, Marie-Audrey Nadeau-Fortin, Catherine Pelletier, Pascal Pettigrew, Alexandra Pierre, Alexandre Puisais, Esmarella Raymond-Bourret, Lucie Rebouillat, Limoilou-Amélie Renaud, Marylène Ricard, Julie-Camille Riva, Marie Royer, Arnaud Tarroux, Solène Tremblay-Gagnon, Mylène Trépanier et Glenn Yannic. Glenn qui a particulièrement été là pour m'aider à débloquer des analyses qui n'en finissaient plus et qui est co-auteur du chapitre 3 de cette thèse. David et Kimberly ont quant à eux été d'un grand support pour la révision linguistique. Je tiens aussi à souligner l'importance de mon frère, lui-même au doctorat dans la même équipe, avec qui j'ai eu bon nombre de discussions scientifiques, voire existentielles. Il est, depuis toujours, tout ce qu'on peut espérer d'un frère.

Faire un doctorat de ce type implique beaucoup de temps passé sur le terrain à travailler 7 jours sur 7, souvent plus de 10 heures par jour pendant plusieurs mois. Il faut être motivé et avoir des assistants-terrain qui le sont tout autant. J'ai eu la main heureuse et la chance d'être entouré de véritables professionnel(le)s. Cela fait beaucoup de monde mais je tiens encore à les nommer tous car sans eux je n'aurais pas eu les données qui sont à la base même de mon doctorat. Merci donc à : Kathleen Bédard, Alexa Bérubé-Deschênes, Nicolas Bradette, Christine Chicoine, Jean Fillion, Frédéric Lesmerises, Jean-Philippe Marcoux, Jonathan Morin, Pascal Pettigrew, Alexandra Pierre, Lucie Rebouillat, Marie Royer, Marine Serra-David et Francis Taillefer. Comme ce projet a été mené en collaboration avec le ministère de la faune du Québec (appellation de mon cru visant à résumer et simplifier les multiples dénominations dont il a été victime au cours de mon doctorat), j'ai eu la chance de travailler avec Claude Dussault, qui est aussi co-auteur d'un de mes chapitres, de

même qu’avec les techniciens Serge Gravel, Carol Harvey, Gilles Lupien et Dominique Grenier, tous de véritables passionnés de la faune.

Je voudrais remercier Luc Bourgault de la pourvoirie Itouk pour son soutien logistique mais aussi pour son intérêt marqué pour ce que je faisais comme recherche. Merci aussi à Jean Moreau de la pourvoirie Québec Aventure pour sa patience et son soutien logistique indispensable. Le tiers de ma thèse n’existerait pas sans sa bonne volonté et l’accès aux précieuses ondes wifi! Je ne peux passer outre le personnel du camp Sablon, de la compagnie Produits Forestiers Résolu et de la coopérative Laterrière, qui a été notre foyer durant les étés 2011 et 2012.

Évidemment, ce type de recherche exige des moyens financiers importants. Je tiens donc à remercier les nombreux organismes subventionnaires : le Fonds de recherche du Québec – Nature et technologies et le Fonds de recherche forestière du Saguenay–Lac-St-Jean (subvention # 2011-FS-141452 à M.-H. St-Laurent), le Conseil de Recherche en Sciences Naturelles et Génie du Canada (subvention Découverte #386661-2010 à M.-H. St-Laurent), le Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec, Produits Forestiers Résolu Inc. et l’Université du Québec à Rimouski.

Enfin, je ne peux passer sous silence la chance qu’on a au Québec de pouvoir accéder à des bourses qui nous permettent de nous concentrer exclusivement sur nos études. Sans la bourse du Fonds de recherche du Québec en Nature et Technologie, de même que les bourses de la Fondation de l’UQAR, je ne crois pas que j’aurais même débuté un doctorat, mais chose quasi certaine, je ne l’aurais sans doute jamais terminé. Merci donc, mais je profite de cette tribune pour rappeler au gouvernement que de couper dans ces bourses est une décision à courte vue qui ne sera pas sans conséquence pour le développement de la recherche.

Je termine cette section importante en remerciant mon jury et tous ceux que je n'ai pas nommés mais qui ont contribué de près ou de loin à ce projet qui porte mon nom mais qui est avant tout un travail d'équipe.

RÉSUMÉ

La variabilité comportementale à l'intérieur même d'une espèce ou d'une population est un concept de plus en plus étudié en écologie. Malgré tout, de nombreuses études menées à l'échelle populationnelle ignorent ou tentent de considérer cet effet uniquement dans le but d'identifier des tendances générales et généralisables. Cette thèse avait comme objectif central de quantifier la variabilité interindividuelle et de décrire ses impacts sur le comportement d'une espèce généraliste et sur l'interprétation des résultats issus d'analyses communément utilisées. Plus précisément, je visais à expliquer cette variabilité par plusieurs facteurs potentiels et quantifier leur importance relative. Cette variabilité peut être observée dans plusieurs facettes du comportement animal; j'ai décidé de l'étudier dans le régime alimentaire et dans la sélection d'habitat de l'ours noir (*Ursus americanus*).

Le premier chapitre s'intéresse donc au régime alimentaire en reliant le contenu des fèces d'ours connus à leurs caractéristiques individuelles (c.-à-d. sexe, âge, condition physique, statut reproducteur) et aux habitats visités lors de l'ingestion. Je souhaitais ainsi déterminer si la diète et la stratégie de quête alimentaire variaient entre les individus suivis et tenter d'expliquer ces différences. Une grande variabilité a été retrouvée au sein de la population étudiée. À titre d'exemple, les femelles accompagnées d'oursons se concentraient sur des ressources plus riches en protéines et dans les habitats offrant davantage de couvert de protection. Les mâles et les individus en meilleure condition physique concentraient leurs efforts sur des ressources riches en énergie, facilement digestibles et présentes en milieu plus ouverts.

Le deuxième chapitre visait à vérifier si la variabilité observée à l'intérieur du régime alimentaire se retrouvait aussi dans le comportement de sélection d'habitat. Plus précisément, je souhaitais mettre en lumière le risque éventuel à ne pas considérer la variabilité interindividuelle et plutôt à se fier uniquement aux estimés populationnels. Les résultats obtenus démontrent qu'il existe bien une grande diversité de patrons comportementaux de sélection d'habitat, et que cette diversité est telle qu'elle peut biaiser les coefficients de sélection envers certains habitats en ne représentant seulement qu'une partie de l'échantillon suivi. Ainsi, des estimés nuls peuvent cacher des réponses fortes mais opposées au sein de l'échantillon, alors que qu'un estimé significativement différent de zéro peut être le résultat d'une réponse forte d'une majorité d'individus composant l'échantillon, alors que les autres individus présentent une réponse nulle ou opposée à la réponse dominante. En fait,

seulement 40% des estimés populationnels obtenus étaient représentatifs des estimés individuels. Le statut reproducteur, l'âge et la condition physique étaient les variables expliquant principalement cette variabilité comportementale. À titre d'exemple, les femelles accompagnées d'oursons préféraient les forêts matures alors que les individus en bonne condition physique, plus âgés et les mâles sélectionnaient davantage les milieux plus ouverts (p. ex. : coupes récentes et tourbières).

Le troisième chapitre s'attardait à identifier la source de variabilité influençant le plus le comportement individuel parmi celles reconnues dans la littérature scientifique, en rapport avec les structures anthropiques que sont les routes et les chalets. Les caractéristiques individuelles avaient moins d'impact sur les différences comportementales observées face aux routes et aux chalets qu'envers les catégories d'habitat, rejoignant certains résultats du chapitre 2. Les réponses fonctionnelles et l'apparementement génétique entre les individus semblaient quant à eux avoir une influence plus importante sur la variabilité du comportement. Une plus grande densité des structures anthropiques dans le domaine vital saisonnier conduisait en effet à une plus grande sélection pour certaines structures lors de certaines saisons. Les individus plus apparentés démontraient quant à eux des comportements davantage similaires.

En conclusion, cette thèse démontre l'importance de considérer la variabilité interindividuelle lors de l'étude du comportement animal. L'ignorer – ou tenter seulement de la contrôler statistiquement – peut mener à des résultats erronés en plus de sous-utiliser des données recueillies, offrant ainsi un portrait incomplet du comportement étudié. Les sources de variabilité influençant le comportement animal s'avérant nombreuses, cette thèse justifie d'en considérer autant que possible.

Mots clés : apparementement, chalets, comportement, diète, génétique, ours noir, quête alimentaire, réponse fonctionnelle, routes, sélection d'habitat, structures anthropiques, variabilité interindividuelle.

ABSTRACT

Individual variability within a species or a population is an increasingly studied concept in ecology. However, numerous studies conducted at the population scale ignored individual variability or attempted to control its effects in order to highlight general patterns. The main objective of this dissertation was to quantify inter-individual variability and to describe its impacts on the behaviour of a generalist species as well as on the interpretation of results obtained from commonly used analyses. More precisely, I aimed at explaining this variability using many different potential factors and quantifying their relative importance. Such variability could be observed in many facets of animal behaviour; I have decided to study it using black bear (*Ursus americanus*) foraging strategies and habitat selection.

The first chapter focused on bear diet and linked feces composition to individual characteristics (i.e. sex, age, body condition, reproductive status) and to habitat visited during foraging bouts. The objective was to determine if foraging strategies and diet varied among individuals and to attempt to explain why it occurred. I have found a great variability within the studied population. For example, females with cubs focused on protein-rich food sources and foraged mainly in habitats providing more cover. Males and individuals in good body condition concentrated their efforts on more energetic, easily digestible resources, found in abundance in open areas.

The objective of the second chapter was to investigate if the variability observed in foraging behaviour and diet was also found in habitat selection behaviour. More precisely, I aimed at highlighting the potential risk of ignoring individual variability and relying on estimates obtained at the population level. The results obtained demonstrate that a great diversity in behavioural patterns of habitat selection exists and that this diversity could bias selection coefficients for some habitats by representing only a part of the sampled individuals. Thus, insignificant effect at the population level could hide strong and opposite responses among sampled individuals, while estimates significantly different from zero could simply represent the strongest responses of the majority, although other individuals show no response or the opposite behaviour. Only 40% of all the population estimates were representative of the patterns obtained from individual estimates (i.e. coefficients). Reproductive status, age and body condition were the main variables explaining this behavioural variability. For example, females with cubs selected mature forest while old individuals, those in good body condition and males selected open areas (e.g. young forest cuts and wetlands).

The third chapter aimed at identifying the main sources of variability influencing individual habitat selection among those acknowledged in peer-reviewed literature, focusing on behavioural responses to anthropogenic disturbances (i.e. roads and cabins). Individual characteristics had less influence on differences in selection patterns to roads and cabins than to natural habitat, supporting some results obtained in chapter 2. Functional responses and genetic relatedness seemed to have an important influence on behavioural variability. A higher density of anthropogenic disturbances in seasonal home range was leading to a stronger selection toward these features, for some variables during certain seasons. Finally, genetically related individuals shared a more similar behaviour than unrelated bears.

In conclusion, this dissertation demonstrates the importance of considering inter-individual variability when studying animal behaviour. Ignoring it – or simply tempting to controlling it in statistical analyses – could lead to biased results, to an underutilisation of collected data and, ultimately, to an incomplete portrayal of the studied behaviours. Furthermore, this dissertation justifies including as many sources as possible in statistical analyses as several sources of behavioural variability could influence animal behaviour.

Keywords: anthropogenic structure, behaviour, black bear, cabin, diet, foraging strategy, functional response, genetic, habitat selection, inter-individual variability, relatedness, road.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	vii
RÉSUMÉ	xi
ABSTRACT	xiii
TABLE DES MATIÈRES.....	xvi
LISTE DES TABLEAUX	xx
LISTE DES FIGURES	xxii
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
0.1 VARIABILITÉ INTERINDIVIDUELLE ET INTRAINDIVIDUELLE	2
0.2 QUÊTE ALIMENTAIRE	4
0.3 SÉLECTION D’HABITAT.....	7
0.5 CONCEPT D’ÉCHELLE	10
0.6 APPROCHES STATISTIQUES EN SÉLECTION D’HABITAT.....	11
0.7 VALEUR ADAPTATIVE ET STRATÉGIES INDIVIDUELLES	16
0.8 GÉNÉTIQUE ET DIFFÉRENCES INTERINDIVIDUELLES	16
0.9 PRÉSENTATION DU MODÈLE D’ÉTUDE	17
0.10 ÉTAT DES CONNAISSANCES	19
0.10.1 Répartition géographique.....	19
0.10.2 Sélection d’habitat	19
0.10.3 Alimentation	20
0.10.4 Abondance et utilisation de l’espace	21
0.10.5 Aire d’étude	22
0.11 LACUNES DANS L’ÉTAT ACTUEL DES CONNAISSANCE.....	24
0.12 OBJECTIFS ET HYPOTHÈSES	25
0.12.1 Objectif général.....	25
0.12.2 Chapitre 1.....	25
0.12.3 Chapitre 2.....	27
0.12.4 Chapitre 3.....	27

CHAPITRE 1

La variabilité des stratégies alimentaires de l'ours noir expliquée par l'étude conjointe des fèces et des localisations GPS.....	30
1.1 RÉSUMÉ.....	30
1.2 ABSTRACT.....	33
1.3 INTRODUCTION.....	34
1.4 METHODS.....	36
1.4.1 Ethic statement.....	36
1.4.2 Study area.....	37
1.4.3 Telemetry survey and sampling protocol.....	38
1.4.4 Laboratory analyses.....	39
1.4.5 Habitat use analyses.....	40
1.4.6 Statistical analyses.....	43
1.5 RESULTS.....	44
1.6 DISCUSSION.....	50
1.6.1 Diet at the population level.....	50
1.6.2 Individual variation in diet.....	51
1.6.3 Linking fecal content to habitat use.....	52
1.6.4 Methodological advantages and cautionary comments.....	53
1.7 CONCLUSION AND MANAGEMENT IMPLICATION.....	54
1.8 ACKNOWLEDGEMENTS.....	55
1.9 SUPPORTING INFORMATION.....	56

CHAPITRE 2

Ignorer la variabilité interindividuelle en sélection d'habitat peut mener à des résultats erronés ou incomplets.....	59
2.1 RÉSUMÉ.....	59
2.2 ABSTRACT.....	61
2.3 INTRODUCTION.....	62
2.4 METHODS.....	65
2.4.1 Study area.....	65
2.4.2 Telemetry survey.....	66

2.4.3 Statistical analyses	66
2.5 RESULTS	72
2.5.1 Telemetry survey	72
2.5.2 Population level	72
2.5.3 Individual level	74
2.6 DISCUSSION	80
2.6.1 Interindividual variability reveals contrasted habitat selection patterns.....	80
2.6.2 Ecological drivers of behavioural variability in bears	81
2.6.3 Other drivers of interindividual variability in behaviour.....	82
2.7 CONCLUSION	83
2.8 ACKNOWLEDGEMENTS	84
2.9 ETHICAL APPROVAL.....	85
CHAPITRE 3	
Variabilité en sélection d’habitat : Réponses fonctionnelles, caractéristiques	
individuelles ou proximité génétique?.....	87
3.1 RÉSUMÉ.....	87
3.2 ABSTRACT	89
3.3 INTRODUCTION	90
3.4 METHODS	94
3.4.1 Study area	94
3.4.2 Telemetry survey and sampling protocol.....	94
3.4.3 Genetic data	95
3.4.4 Geomatics analyses.....	96
3.4.5 Statistical analyses	99
3.5 RESULTS	107
3.6 DISCUSSION	111
3.6.1 Functional responses.....	111
3.6.2 Individual characteristics	112
3.6.3 Cultural or genetic inheritance.....	113
3.7 CONCLUSION	114

3.8	ACKNOWLEDGEMENT.....	115
	CONCLUSION GÉNÉRALE.....	118
4.1	STRATÉGIES DE QUÊTE ALIMENTAIRE.....	119
4.1.1	Limite de l'étude	120
4.2	VARIABILITÉ INTERINDIVIDUELLE DU COMPORTEMENT DE SÉLECTION D'HABITAT	122
4.2.1	Limite de l'étude	125
4.3	RÉPONSES INDIVIDUELLES AUX STRUCTURES ANTHROPIQUES ET INFLUENCES RESPECTIVES DES RÉPONSES FONCTIONNELLES, DES CARACTÉRISTIQUES INDIVIDUELLES ET DE L'APPARENTEMENT	126
4.3.1	Limite de l'étude	130
4.4	CONTRIBUTION THÉORIQUE.....	132
4.5	CONNAISSANCES SUR LA BIOLOGIE DE L'OURS NOIR	134
4.5.1	Régime alimentaire.....	134
4.5.2	Sélection d'habitat.....	136
4.5.3	Relations avec le caribou forestier	137
4.6	PROPOSITIONS DE RECHERCHE	141
4.6.1	Variations comportementales individuelles	142
4.6.2	Sélection d'habitat et quête alimentaire chez l'ours noir	143
4.7	CONCLUSION	145
	RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	148

LISTE DES TABLEAUX

Table 1.1 Description of variables and associated measurement units.	42
Table 1.2 Distribution of sample sizes among groups.....	46
Table 1.3 Proportion of variance explained by the two first components of the CCA. This table refers to the comparison of matrices of visited habitat with the related feces' food items. Best time interval (in hours) is represented in bold characters.	57
Table 2.1 Description of landcover types found under GPS locations (coded as 1, i.e. use) or under random points (coded as 0, i.e. availability).....	68
Table 2.2 Comparison of the mean adjustment (\pm SD) of the model when considering random intercept only or random intercept and random slopes, based on 50 iterations of k-fold cross validations and differences in deviance information criterion (Δ DIC).....	71
Table 2.3 Description of most parsimonious population model for each season (spring: May 15 th – June 14 th , summer: June 15 th – July 31 st , fall: August 1 st – September 14 th). Coefficients (β) that have a 95% confidence interval (95% CI) that did not include zero are in bold font.....	73
Table 3.1 Description of variables and associated measurement units.	98
Table 3.2 Ranking of resource selection function (RSF) models, from the simplest (model 1) with a random intercept to the most complex (model 3) which includes a random intercept and random coefficients. The k-fold cross-validation is based on a Spearman's correlation between predicted and observed ranked data.....	102

Table 3.3 Fixed effects of generalized linear mixed model (GLMM) with individual random intercepts and slopes. Variable without coefficients (β) and 95% credible interval (95%CI) were considered as reference category in the resource selection function (RSF). Variables for which the 95% CI is not overlapping zero are shown in bold font.....	103
Table 3.4 Ranking of linear models between individual slopes for cabins, small roads, large roads, and anthropogenic features density in home range (cabin, small and large road), home range composition for habitat (Cut (0-5), Cut (6-20), Mixed, Open, Mature forest and Old forest) and individual characteristics (Sex and Reproductive status). Most parsimonious models are shown in bold font following model selection based on AIC_C	104
Table 3.5 Coefficients (β) with 95% confidence interval of the most parsimonious generalized linear regression models between individual slopes and potential sources of interindividual variability for each season. In models with reproductive status, females with cubs are the reference category. Results of the Mantel tests, using residuals from the models described above and genetic relatedness index, are also displayed. Coefficients and Mantel's r values for which 95%CI are not overlapping zero are considered to have a significant effect and are shown in bold font.....	105
Table 3.6 Mean genetic relatedness (Lynch and Ritland's coefficient; Lynch and Ritland, 1999) and standard deviation (SD) for males and females separately for each season.....	108
Table 3.7 ΔDIC of MCMC GLMM models with only one variable transformed by a decay function and random terms including individual slopes and intercept. Different decay constant values (5 to 5000) were used and values with the lowest DIC, in bold font, were kept in the complete RSF.	116

LISTE DES FIGURES

- Figure 0.1 Carte de l'aire d'étude. Les limites ont été déterminées en créant un polygone convexe minimum (MCP 100%) autour de toutes les localisations de tous les individus suivis entre 2011 et 2013. 23
- Figure 1.1 Corrected proportion of dry matter ingested of food items found in feces. a) Adults feces ($n = 120$ feces/71 sites) for spring ($n = 47$ feces/24 sites; May 15th – June 14th), summer ($n = 32$ feces/20 sites; June 15th – July 31st) and fall ($n = 41$ feces/27 sites August 1st – September 14th). b) Cub-of-the-year feces ($n = 30$ feces/13 sites) for the whole sampling season (May 15th – September 14th). Error bars represent the standard deviation..... 47
- Figure 1.2 Graphical representations of Constrained Correspondence Analysis (CCA). Black arrows represent significant ($p < 0.05$) food item variables correlated with individual characteristics (in italics, panel *a*; *cub* refers to females with cubs, *Yg* to females with yearlings, *M* and *F* to males and females, respectively), and black arrows represent habitat variables correlated with the different food items (in italics, panel *b,c d*). Dashed grey arrows refer to variables that were not significantly correlated. In panel *a* ($n = 71$ sites of 20 different bears), body condition index and age are not shown to lighten the graphic and ease its interpretation as they were not significantly correlated with specific food items. Other panels represent relationships between habitat types and food items (in italics) by group of individuals sharing similar diets, as shown in panel *a*. Panel *b* for lone bears ($n = 28$ sites of 6 different bears), *c* for females with yearlings ($n = 17$ sites of 6 different bears) and *d* for females with cubs-of-the-year ($n = 26$ sites of 6 different bears). 49

Figure 1.3 Schematic representation of a 24-hr displacement of a black bear before the feces excretion point. The 75% ellipses generated using Brownian bridges between each pair of consecutive GPS locations (registered at a 2h interval) represent the area potentially visited by the individual, allowing for nonlinear paths between locations. The shaded ellipses represent the 6-12h before excretion time interval considered in subsequent analyses. Excretion point is represented here by a star.	56
Figure 2.1 Individual posterior mode of slopes and credible interval (95%) for each habitat in spring. Individuals are sorted on the x-axis from the lowest y value to the highest, no matter their ID numbers	75
Figure 2.2 Individual posterior mode of slopes and credible interval (95%) for each habitat in summer. Individuals are sorted on the x-axis from the lowest y value to the highest, no matter their ID numbers	76
Figure 2.3 Individual posterior mode of slopes and credible interval (95%) for each habitat in fall. Individuals are sorted on the x-axis from the lowest y value to the highest, no matter their ID numbers.....	77
Figure 2.4 Graphical representation of the RDA analyses using individual coefficients obtained from random interaction between individuals and each variable of the season's best models shown in Table 2.3. Each panel represents a season: a) spring (May 15 th – June 14 th), b) summer (June 15 th – July 31 st) and c) fall (August 1 st – September 14 th). Arrows in black are significant ($p < 0.05$) while arrows in grey are not ($p > 0.05$). Individual characteristics include: BCI (body condition index), Age, M (male), F (female without a cub), Fcub (female with a cub-of-the-year) and Fyg (female with a yearling). Gender symbols represent the sex and the relative position of individuals.	78

Figure 3.1 Values of individual coefficients (β) and associated 95% credible interval (95%CI) as extracted from Markov Chain Monte Carlo GLMMs with random coefficients for distance to cabin, small road and large road for spring (top), summer (middle) and fall (bottom). Coefficients for which the 95%CI overlap zero mean that bears neither selected nor avoided this anthropogenic feature, while a positive coefficient refers to an avoidance and a negative coefficient to a selection for this variable, as all three were measured as a distance. Individuals are sorted on the x-axis from the lowest y value to the highest, no matter their ID numbers.	109
Figure 3.2 Relationships between residual from the most parsimonious models (as shown in Table 3.4) and each significant variable in spring (a), summer (b) and fall (c, d, e). Slope, intercept and adjusted- R^2 are shown for linear regression, while the different letters over boxplots indicate significant difference between groups.....	110
Figure 4.1 Taux de déplacement moyen (\pm écart-type) par intervalle de 2 heures des ours mâles suivis par télémétrie GPS au nord du Saguenay, Québec, Canada, entre 2011 et 2013, selon l'heure de la journée et le mois de l'année.....	140

INTRODUCTION GÉNÉRALE

L'écologie, en tant que science, a grandement évolué au cours de son histoire. Étant à l'origine une science principalement descriptive, elle cherche maintenant à expliquer les phénomènes naturels faisant intervenir le vivant. De cette volonté d'avoir une vision plus holistique origine le besoin de mener des études à plus large échelle et visant à extraire les patrons et les causes généralisables plutôt que de s'attarder sur les spécificités propres à des observations ponctuelles ou réalisées sur quelques individus (Thompson *et al.*, 2001). Alors que ce besoin de développer des théories unificatrices est toujours présent et indispensable au développement de l'écologie, un retour vers les bases même de cette science est en cours (Sagarin et Pauchard, 2010) et vise à réhabiliter l'étude des variabilités locales et individuelles (Clutton-Brock et Sheldon, 2010; Forsman et Wennersten, 2016). Toute cette variance inexplicée qui accompagne les résultats obtenus à grande échelle provient bien souvent de la multitude de spécificités locales de même que des différences comportementales existant entre les individus d'une même population ou d'une même espèce (Dingemanse et Dochtermann, 2013). Il est donc intéressant de noter qu'un intérêt croissant à identifier les sources de cette variance est observé (Dall et Griffith, 2014; Forsman, 2015). Les récents développements analytiques permettant de considérer et de quantifier cette variabilité au sein d'un échantillon ne sont pas étrangers à la progression rapide de ce champ d'étude (p. ex. : Gillies *et al.*, 2006; Duchesne *et al.*, 2010; Hadfield, 2010; Dingemanse et Dochtermann, 2013).

0.1 VARIABILITÉ INTERINDIVIDUELLE ET INTRAINDIVIDUELLE

Le concept de variabilité interindividuelle en écologie animale a beaucoup progressé au cours des dernières décennies. De nombreuses études en ont défini le cadre scientifique (Sih *et al.*, 2004; Stamps et Groothuis, 2010; Wolf et Weissing, 2010; 2012), ont souligné son importance pour la compréhension des phénomènes observés à l'échelle des populations (Wilson, 1998; Clutton-Brock et Sheldon, 2010) et estimé qu'il y avait une part plus ou moins importante de cette individualité qui persistait au fil du temps, voire même qu'elle était héritable (Dall *et al.*, 2004; Martins *et al.*, 2005; Dochtermann *et al.*, 2015; Sih *et al.*, 2015).

La variabilité interindividuelle a été, jusqu'à récemment, le plus souvent considérée afin d'en retirer l'effet et d'identifier une tendance populationnelle (p. ex. : Johnson *et al.*, 2004; Gillies *et al.*, 2006; DeCesare *et al.*, 2012). Pourtant, la plupart des phénomènes observés à plus grande échelle spatiale sont d'abord le reflet et la somme des comportements individuels (Judson, 1994; DeAngelis et Mooij, 2005; Clark *et al.*, 2011). Par exemple, la réponse d'une espèce à une modification de son habitat est souvent loin d'être uniforme, contrairement à ce que la plupart des modèles statistiques laissent entrevoir (Gillingham et Parker, 2010). L'origine de cette variabilité peut être génétique ou phénotypique (Saetre *et al.*, 2006), cette dernière source pouvant être le résultat du contexte environnemental et social dans lequel l'individu s'est développé (Benus et Røndig, 1997) ou de son apprentissage (Budaev *et al.*, 1999; Frost *et al.*, 2007). Quelle qu'en soit la cause, cette variabilité peut nous informer davantage sur le comportement étudié qu'une réponse moyenne et sa variance (Hayes et Jenkins, 1997).

La présence de cette variabilité peut signifier qu'il n'existe pas une seule stratégie profitable pour maximiser la survie et la reproduction au sein d'une même espèce (Dall *et al.*, 2004; Fortin *et al.*, 2008). Différentes stratégies peuvent être efficaces au même moment, les individus exprimant diverses manières d'exploiter les

ressources disponibles et de survivre (Svanbäck *et al.*, 2008), ou encore s'avérer optimales selon certaines conditions environnementales, leurs récurrences permettant à ces comportements distincts de se maintenir au sein d'une population (Dingemanse *et al.*, 2004; Fortin *et al.*, 2008). Ces comportements distincts et relativement constants (aussi nommés individualité ou personnalité) sont souvent adoptés par les individus au cours de leur vie (Dall *et al.*, 2004; Bell *et al.*, 2009; Leclerc *et al.*, 2015) et pourraient être liés à l'investissement métabolique (par ex. : des organes plus imposants pour répondre à une alimentation plus abondante mais ayant des coûts de maintien plus importants) nécessaire à l'expression de certains comportements (p. ex. : agressivité, curiosité, sociabilité, etc.) (Careau *et al.*, 2008; Biro et Stamps, 2008; 2010). L'étude de la variabilité interindividuelle devient encore plus intéressante et utile lorsqu'il est possible de relier l'éventail des stratégies utilisées à une mesure de succès reproducteur ou de survie, puisqu'il s'avère alors possible d'évaluer le potentiel de chaque stratégie à se maintenir dans le temps et même à se propager dans la population (Dingemanse *et al.*, 2002).

Outre la variabilité interindividuelle, les comportements adoptés par un même individu peuvent être variables (Bell *et al.*, 2009), pouvant être induits par un changement de statut de l'individu (p. ex. : maturité sexuelle, changement de niveau hiérarchique, présence de jeunes) ou par une modification de son habitat, rendant parfois les stratégies précédentes inadaptées (Wright *et al.*, 2010). Cette plasticité phénotypique s'ajoute à la variabilité comportementale pouvant être observée au sein d'une population.

Le concept de spécialisation de niche (Bolnick *et al.*, 2003) représente un angle intéressant pour étudier la variabilité interindividuelle. L'amplitude de la niche d'une espèce étant le résultat combiné de la variance intraindividuelle et de la variance interindividuelle, son effet sur les processus écologiques peuvent très différents selon l'importance relative de ces deux sources de variabilité. Le degré de spécialisation individuel se calculerait donc en proportion de la variance expliquée par

la variance intra- versus interindividuelle (Bolnick *et al.*, 2003). Il serait donc possible, chez des espèces généralistes, qu'une population soit composée de plusieurs individus spécialistes, chacun occupant une partie de la niche de l'espèce. Dans un effort de synthèse, Bolnick *et al.* (2011) ont identifié six mécanismes par lesquels la variation interindividuelle au sein d'une même population peut avoir un effet important sur la structure et la dynamique de la communauté ou de la population. Ces effets comprennent l'amplitude de la niche écologique, la fluctuation de la densité de la population, l'atteinte de l'équilibre, la force moyenne des interactions et la valeur adaptative moyenne. Les trois derniers étant le produit de processus génétiques (Bolnick *et al.*, 2011), ils ont une influence directe sur la variation d'abondance des traits individuels observés.

0.2 QUÊTE ALIMENTAIRE

Il existe plusieurs théories et hypothèses liées à la quête alimentaire (p. ex. : théorie de l'approvisionnement optimal [*Optimal foraging theory*]: MacArthur et Pianka, 1966; Stephens et Krebs, 1986; suivi des ressources [*Resource tracking*]: Flaxman et Lou, 2009; paysage de la peur [*Landscape of fear*]: Laundré *et al.*, 2009; Laundré, 2010). La théorie de l'approvisionnement optimal repose sur le principe que les organismes connaissent leur environnement et l'utilisent de manière à maximiser les gains énergétiques et à limiter les dépenses (Stephens et Krebs, 1986). Cette théorie est régulièrement utilisée pour tenter d'expliquer le comportement des espèces (p. ex. : Lozano, 1991; Doniol-Valcroze *et al.*, 2011; Lai *et al.*, 2011), bien qu'elle ait également un certain nombre de détracteurs (p. ex. : Ollason, 1980; Pierce et Ollason, 1987; Sih et Christensen, 2001). En effet, bien qu'utile pour comprendre les principes fondamentaux régissant les comportements de quête alimentaire (Stephens et Krebs, 1986; Stephens *et al.*, 2007), elle échoue souvent à expliquer les patrons complexes

observés en nature (Pierce et Ollason, 1987; Sih et Christensen, 2001). Un comportement peut en effet être optimal si utilisé par une faible proportion des prédateurs mais devenir inefficace s'il devient généralisé, entraînant une réponse comportementale des proies (Pierce et Ollason, 1987; Brown *et al.*, 1999; Stephens *et al.*, 2007; Laundré *et al.*, 2009).

Alors que la théorie de l'approvisionnement optimal est davantage applicable aux herbivores (ou pour les prédateurs dont les proies sont peu mobiles) puisque que leurs sources de nourriture sont sessiles et prévisibles (Brown *et al.*, 1999; Stephens *et al.*, 2007), l'optimalité d'un comportement de prédation est sans cesse sujette à des changements suivant la probabilité de rencontre et la vulnérabilité des proies potentielles ou l'adoption de comportements de vigilance (Brown *et al.*, 1999; Sih et Christensen, 2001; Laundré *et al.*, 2009).

Considérant ces particularités, certains auteurs ont suggéré une approche voulant que les prédateurs tendent à suivre les ressources de leurs proies plutôt que de suivre directement ces dernières (Flaxman et Lou, 2009). Cela faciliterait la recherche de proies mobiles et difficiles à trouver, entraînant une surabondance de prédateurs dans les habitats riches pour les proies et une surreprésentation des proies dans des habitats de moins bonne qualité, patron créé par une réponse comportementale d'évitement des prédateurs par les proies (Flaxman et Lou, 2009). L'hypothèse du paysage de la peur (Laundré *et al.*, 2009; 2010; Laundré, 2010) offre quant à elle une explication alternative à ce patron de distribution des proies et des prédateurs. En effet, le risque de prédation que la proie perçoit par une panoplie d'indices (p. ex. : odeur, bruit, indice visuel et observation directe) l'entraîne à éviter certains habitats potentiellement très riches d'un point de vue alimentaire mais où le risque de prédation est trop important. À l'opposé, le prédateur concentre ses efforts dans ces habitats car ils permettent un succès de chasse plus élevé malgré une densité de proies moindre (Laundré *et al.*, 2010); les choix du prédateur intègrent alors ses limites

physiques (p. ex. : vitesse de poursuite, camouflage) et les réponses des proies (p. ex. : vigilance plus élevée dans certains milieux, détection des prédateurs à plus grande distance, couvert de fuite) à son patron de chasse.

Les stratégies de quête alimentaire sont plus difficiles à appliquer aux espèces omnivores dont la diète repose à la fois sur des aliments d'origine végétale, prévisibles et sessiles, et animale, par nature mobiles et beaucoup plus imprévisibles. Il serait donc attendu, si la théorie de l'optimisation s'applique, que ces espèces orientent leur régime vers les végétaux les plus riches en énergie et en éléments essentiels. Les sources animales, qui impliquent des risques, mais aussi un apport énergétique et protéique conséquent, sont utilisées seulement lorsqu'elles sont abondantes et facilement accessibles (Agrawal et Klein, 2000; Aryal *et al.*, 2010). Les omnivores incluent tous une fraction animale à leur diète, minimalement à un moment ou un autre de leur cycle vital. Ces espèces ne sont habituellement pas des spécialistes et sont relativement efficaces dans plusieurs types de situation, sans toutefois n'être parfaitement adaptés à aucune (Schleuter et Eckmann, 2008; Aresco, 2010) puisque l'acquisition d'une ressource alimentaire est fortement liée à son abondance (Clark, 1982; Zhou *et al.*, 2011). En effet, leur efficacité à récolter une ressource spécifique et à la digérer (en particulier les ressources végétales) est plus faible que chez leurs compétiteurs spécialisés (MacArthur et Pianka, 1966; Murphy et Linhart, 1999; Terraube *et al.*, 2010). Leur principal avantage provient donc de leur flexibilité alimentaire. En concentrant leurs efforts sur la source de nourriture la plus abondante et/ou la plus facilement exploitable et en adaptant leur régime alimentaire pour de nouvelles ressources suivant l'épuisement de la première, les omnivores généralistes optimisent leurs gains malgré une efficacité moindre pour chaque type d'aliment (Terraube *et al.*, 2010; Zhou *et al.*, 2011). De fait, ils pourraient opter pour une combinaison de stratégies, applicables selon la disponibilité alimentaire offerte par leur environnement, les rendant particulièrement bien adapté à des milieux où la disponibilité alimentaire varie de manière saisonnière. Par exemple, il est plausible

que suite à un compromis, une espèce choisisse les habitats offrant le plus grand apport possible de nourriture d'origine végétale tout en maximisant le taux de rencontre avec des proies potentielles (Eubanks et Denno, 1999). Ainsi s'opèrerait une minimisation des coûts reliés à la prédation (p. ex. : incertitudes quant à la rencontre avec des proies, taux de capture faible) car un apport alimentaire de base serait assuré via la composante végétale de la diète. Il est également possible que la prédation soit davantage un événement opportuniste (Bastille-Rousseau *et al.*, 2010). Toutefois, l'avantage énergétique obtenu par l'individu ayant capturé une proie animale, comparativement à celui qui se nourrit exclusivement de végétaux, laisse présager une pression de sélection vers l'inclusion d'une fraction carnée dans l'alimentation (Schwartz et Franzmann, 1991; Robbins *et al.*, 2007). Cette variabilité alimentaire peut également se répercuter dans les habitats sélectionnés par l'espèce afin de répondre à ces différents besoins alimentaires. Une variabilité au cours du temps, mais aussi entre les individus, suivant la stratégie employée, est donc attendue.

0.3 SÉLECTION D'HABITAT

L'étude du comportement des espèces et des populations, plus précisément les relations qu'ils entretiennent avec leur habitat, est un élément central en écologie (Rosenzweig, 1981; 1991). En effet, les individus composant une population ont des besoins à remplir, que ce soit pour l'alimentation, la reproduction ou la protection contre les prédateurs. Ils y parviennent en utilisant les habitats présents dans leur environnement et pouvant répondre à certains besoins selon leurs caractéristiques physiques, physiologiques et comportementales (Johnson, 1980; Jaenike et Holt, 1991; Orians et Wittenberger, 1991). Ainsi, certains habitats peuvent être choisis pour l'acquisition de ressources critiques telle que la nourriture (MacArthur et Pianka, 1966; Cody, 1974; Wasko et Sasa, 2012) alors que d'autres peuvent offrir un couvert de protection important (Gilliam et Fraser, 1987; Heithaus et Dill, 2002; Marchand *et al.*, 2015).

Toutefois, l'utilisation d'un habitat ne signifie pas qu'il est sélectionné, de même que la sélection d'un habitat ne signifie pas qu'il est préféré par rapport aux autres habitats disponibles. La différence entre utilisation, sélection et préférence est subtile mais importante. Un habitat qui est utilisé nous informe seulement sur le fait qu'il a été visité (Alldredge et Griswold, 2006), c'est-à-dire qu'il n'y a pas de référence ni de mise en relation avec sa disponibilité à l'échelle de l'individu ou de la population. La sélection, quant à elle, implique un choix, l'individu ayant décidé d'utiliser un type d'habitat en particulier parmi un éventail d'autres habitats disponibles (Morris, 2003a). En fait, un habitat est considéré comme sélectionné s'il est utilisé davantage que ce qui serait attendu selon sa disponibilité (c.-à-d. si l'individu suivi se déplaçait de façon aléatoire) (Johnson, 1980; Manly *et al.*, 2002; Alldredge et Griswold, 2006). Il est dit d'un individu qu'il préfère un habitat lorsque ce dernier est utilisé de façon plus importante que les autres habitats, alors même qu'ils sont tous accessibles et de disponibilité égale (Johnson, 1980).

Il est toutefois plus difficile de déterminer la préférence car le principe d'accessibilité et de disponibilité égales ne se retrouve presque exclusivement qu'en milieux contrôlés (p. ex. : expérience de type cafétéria, enclos avec une disponibilité égale de chaque type d'habitat ou ressource alimentaire; Abramsky *et al.*, 1990; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2003; Wang *et al.*, 2015) qui peuvent par le fait même entraîner des comportements atypiques, différents de ceux qui pourraient être adoptés par des individus dans leur milieu naturel (Mattson, 1980; Scheidel et Bruelheide, 1999; Norbury et Sanson, 1992). Même s'il est difficile d'obtenir un tel dispositif dans la nature, la préférence peut être partiellement déduite de la sélection d'habitat (Garshelis, 2000). Toutefois, les inférences pouvant être tirées de la sélection d'habitat, en comparant l'utilisation à la disponibilité, sont influencées par la définition de la disponibilité et de l'accessibilité, qui est souvent subjective, de même que par le contexte environnemental dans lequel l'analyse est conduite (Beyer *et al.*, 2010).

Avant de poursuivre, il importe donc de définir ce qu'est la disponibilité dans un contexte de sélection d'habitat. Il est généralement accepté qu'elle varie selon l'échelle étudiée, mais qu'elle représente dans tous les cas la superficie d'habitats

accessibles à l'individu au cours de la période pendant laquelle a lieu le suivi mené pour identifier les habitats utilisés (Manly *et al.*, 2002; Selonen *et al.*, 2010; Northrup *et al.*, 2013). Il peut donc s'agir de l'aire de répartition connue d'une population, du domaine vital d'un individu ou des différents items alimentaires à l'intérieur d'un même peuplement (Johnson, 1980). L'intensité d'utilisation des habitats disponibles est donc comparée afin de déterminer ceux qui sont sélectionnés (Friedman, 1937; Neu *et al.*, 1974; Manly *et al.*, 2002).

Une des prémisses de la sélection d'habitat suppose que les individus suivis connaissent leur environnement et choisissent d'utiliser les habitats les plus favorables, ou qui offrent le meilleur compromis, en termes de gains en nourriture, survie et reproduction (Rosenzweig, 1981; Manly *et al.*, 2002; Losier *et al.*, 2015). Toutefois, comme la valeur des habitats ne peut être évaluée directement par l'individu, l'utilisation d'indices sélectionnés évolutivement et reconnus pour être associés à des habitats de qualité (p. ex. : la présence de congénères, la présence d'une espèce végétale, la structure forestière), permet aux différentes espèces de ne pas se répartir aléatoirement dans le paysage et de maximiser leur valeur adaptative (Schlaepfer *et al.*, 2002; Stamps et Swaisgood, 2007; Farrell *et al.*, 2012). Ces indices peuvent, par exemple, accroître le synchronisme entre la reproduction et l'abondance de nourriture (Visser *et al.*, 1998; Buse *et al.*, 1999) ou une diminution du risque de prédation (Ratti et Reese, 1988; Purcell et Verner, 1998). Les analyses de sélection d'habitat sont d'ailleurs très souvent utilisées dans une optique de conservation ou d'aménagement du territoire afin de rétablir ou de maintenir des populations animales (Morris, 2003b; Klar *et al.*, 2008).

Il existe cependant des situations où, suite à une modification rapide de l'environnement, les mêmes indices peuvent mener à un mauvais choix d'habitat ou à une désynchronisation du comportement (p. ex. : Best, 1986; Boal et Mannan, 1999). Ce découplage entre les indices et la qualité de l'habitat est souvent généré ou facilité par une modification de l'habitat (p. ex. : perturbation anthropique) qui induit un changement trop rapide pour être accompagné d'une adaptation comportementale des individus. L'habitat sélectionné entraîne donc un déclin de la population et devient un piège écologique (Battin, 2004; Fletcher *et al.*, 2012). Comme ce type d'habitat est

considéré par l'espèce comme étant de bonne qualité, il sera sélectionné contrairement à ceux qui ne présentent pas les bons indices mais qui assureraient une meilleure valeur adaptative. Il faut garder à l'esprit que les analyses de sélection d'habitat, à elles seules, ne peuvent identifier hors de tout doute les habitats essentiels à une espèce, en particulier dans un milieu ayant subi des modifications importantes. Ces analyses doivent être couplées à une mesure de la valeur adaptative afin d'avoir un portrait global et réaliste des besoins de l'espèce (Pulliam et Danielson, 1991; Cagnacci *et al.*, 2010).

0.5 CONCEPT D'ÉCHELLE

Chaque espèce répond à son environnement selon sa perception, sa sensibilité aux éléments du paysage, sa capacité de déplacement et même sa taille (With, 1994; Mech et Zollner, 2002; Romero *et al.*, 2009; Lesmerises *et al.*, 2013). Cette sensibilité et cette perception peuvent varier pour un même individu, mesurées en distance de réaction, face aux différents éléments de son environnement (Rettie et Messier, 2000; Pinaud et Weimerskirch, 2005; Lesmerises *et al.*, 2013). La sélection d'habitat ne peut donc être scrutée que sous le prisme de l'échelle spatiale et temporelle (Morris, 1987a; Levin, 1992; McGarigal *et al.*, 2016); ainsi, les patrons observés ne peuvent être extrapolés ou utilisés hors de l'échelle à laquelle ils ont été décrits (Wiens, 1989). Le maillage intime entre ces deux concepts est une source de préoccupation constante de la part des écologistes.

La répartition des individus dans l'espace et le choix des endroits où ils concentrent leurs activités sont intimement tributaires de la répartition spatiale et temporelle des ressources et des facteurs limitants les plus importants (p. ex : nourriture, couvert; Rettie et Messier, 2000; Johnson *et al.*, 2002; Dussault *et al.*, 2005). Il a même été suggéré que l'importance de ces ressources et des facteurs limitants soit reliée à l'échelle à laquelle ils sont considérés (Rettie et Messier, 2000). En effet, la sélection d'habitat à grande échelle serait orientée pour tenter de répondre

aux facteurs les plus limitants alors que celle à fine échelle répondrait à des besoins n'ayant pas de répercussion irrémédiable sur la valeur adaptative des individus (Rettie et Messier, 2000). Ce concept n'est pas applicable à toutes les situations. Par exemple, les espèces généralistes peuvent se retrouver dans presque tous les types de milieux, ce qui se traduit par une sélection à grande échelle moins limitante, alors que leur sélection à fine échelle est plus complexe de manière à répondre à leurs besoins (Mayor *et al.*, 2009). Cependant, ce concept s'applique bien aux espèces spécialistes et sensibles aux modifications de leur habitat car elles ne peuvent être présentes dans une grande diversité de milieux. Elles ont donc une sélection à grande échelle très focalisée sur certains habitats et répondent à leurs besoins par une sélection à fine échelle moins contraignante. Toutes ces considérations font en sorte que les patrons de sélection peuvent différer grandement entre les échelles, rendant hasardeuse toute généralisation au-delà de l'échelle mesurée.

0.6 APPROCHES STATISTIQUES EN SÉLECTION D'HABITAT

Il existe plusieurs approches statistiques, développées au fil des ans, permettant d'identifier les habitats sélectionnés par les individus suivis. Elles peuvent être différenciées selon qu'elles caractérisent l'habitat ou qu'elles caractérisent les localisations (Alldredge et Griswold, 2006). Les premières quantifient l'utilisation des catégories d'habitats par les individus étudiés. Ces types d'analyses incluent les méthodes utilisant le Khi-carré (Neu *et al.*, 1974; Marcum et Loftsgaarden, 1980), de même que celles basées sur les rangs (Friedman, 1937; Johnson, 1980) et permettent de classer les habitats selon leur sélection par l'individu. Un deuxième type d'approche, la régression logistique, caractérise les localisations en identifiant quelles variables environnementales sont reliées à la présence de l'individu à cet endroit (Hudgins *et al.*, 1985; Manly *et al.*, 2002).

Les fonctions de sélection de ressources (*Resource Selection Functions*; RSF) sont apparues dans la littérature scientifique à la fin des années 1990 (p. ex. : McCracken *et al.*, 1998; Boyce et MacDonald, 1999) et se sont considérablement

développées et complexifiées par la suite (p. ex. : Boyce *et al.*, 2002; Johnson *et al.*, 2006; DeCesare *et al.*, 2012). Elles sont, pour la plupart, basées sur une régression logistique qui contraste les caractéristiques des sites où l'individu (ou la population ou l'espèce) a été retrouvé avec celles des sites disponibles (Manly *et al.*, 2002).

Il existe deux possibilités de comparaison : le contraste entre les sites utilisés et ceux non utilisés (c.-à-d. présences vs absences) et le contraste entre les sites utilisés et ceux disponibles (c.-à-d. présences vs points aléatoires). Toutefois, la première approche (présences vs absences) est souvent difficile – voire impossible – à utiliser. Bien qu'il soit facile d'identifier l'utilisation d'un site, d'une parcelle ou d'une ressource (p. ex. : localisation GPS, observation directe, signes indirects de présence comme le chant ou les fèces), il est beaucoup plus difficile d'évaluer avec certitude l'absence d'utilisation d'un site (Boyce *et al.*, 2002). En effet, la détection de présence à l'intérieur d'un type d'habitat dépend de l'effort d'échantillonnage (p. ex. : nombre d'individus suivis, durée et fréquence du suivi) et de la précision ou de la fréquence de la technique de repérage (p. ex. : télémétrie VHF vs GPS). Il en résulte un possible débalancement de l'erreur, cette dernière étant beaucoup plus importante du côté de l'absence (Boyce *et al.*, 2002; Johnson *et al.*, 2006). Le concept de disponibilité vient résoudre ce débalancement, l'habitat utilisé étant alors comparé aux habitats disponibles. Mathématiquement, cette différence entre RSF (présence/disponibilité; Eq. 1) et RSPF (*Resource Selection Probability Function*; présence/absence; Eq. 2) s'exprime de la façon suivante :

$$w(x) = \exp(\beta_0 + \beta_1 x_1 + \beta_2 x_2 + \dots + \beta_n x_n) \quad \text{Eq. 1}$$

$$w^*(x) = \frac{\exp(\beta_0 + \beta_1 x_1 + \beta_2 x_2 + \dots + \beta_n x_n)}{1 + \exp(\beta_0 + \beta_1 x_1 + \beta_2 x_2 + \dots + \beta_n x_n)} \quad \text{Eq. 2}$$

où le coefficient β_n représentent la sélection pour la variable x_n , où $w(x)$ représente la probabilité relative d'occurrence et $w^*(x)$ la probabilité directe d'occurrence. La probabilité relative permet de comparer des habitats entre eux mais ne permet pas d'obtenir une probabilité exacte (Manly *et al.*, 2002; Boyce *et al.*, 2002; Johnson *et*

al., 2006). L'équation 2 ne peut donc être utilisée que lorsque la méthode permet de distinguer parfaitement l'habitat utilisé de l'habitat inutilisé.

Différentes variantes d'analyse de sélection d'habitat ont été développées par la suite, la plupart ayant pour objectif de définir plus précisément la disponibilité, la variabilité individuelle ou l'échelle de sélection, tel que les temps de premier passage (c.-à-d. *First-passage time*, Fauchald et Tveraa, 2003), les fonctions de sélection de trajectoires (c.-à-d. *Step selection function*, Fortin *et al.*, 2005), les modèles espace – état (c.-à-d. *State-space models*, Forester *et al.*, 2007) et les régressions logistiques conditionnelles à effets mixtes (Duchesne *et al.*, 2010). De ces nouveaux modèles, ceux permettant d'inclure et de considérer la variabilité individuelle sont particulièrement pertinents. À l'origine, la technologie ne permettait l'obtention que d'un nombre limité de localisations ou d'indices de présence et faisait en sorte que les différents individus devaient être regroupés, résultant en des analyses menées à l'échelle populationnelle seulement. Profitant de l'abondance de données générées par les nouvelles technologies de suivis des individus, ces nouveaux modèles, permettent de traiter la variable individuelle comme un effet aléatoire. Il devient donc possible de généraliser les résultats au-delà des limites géographiques et temporelles de l'étude (Gillies *et al.*, 2006) et de tenir compte de la variabilité naturelle observée au sein de toute population animale (Bolker *et al.*, 2009). Cette variabilité peut même nous renseigner sur certains comportements qui ne sont pas révélés lorsque seule la réponse populationnelle est considérée (Duchesne *et al.*, 2010; Latham *et al.*, 2011).

Différentes approches permettent de mesurer les différences interindividuelles en termes de sélection d'habitat. Intuitivement, calculer la sélection d'habitat de chaque individu séparément afin d'obtenir des coefficients individuels est l'une des premières possibilités. Séparer les individus, tel que discuté en détail par Fieberg *et al.* (2010), plutôt que d'inclure une variable individuelle dans un seul modèle, sous forme d'effet aléatoire (p. ex. : Gillies *et al.*, 2006; Hebblewhite et Merrill, 2008) comporte ses avantages et ses inconvénients. Tout d'abord, cela produit des coefficients populationnels non biaisés (c.-à-d. que la matrice de variance-covariance n'a pas à être spécifiée contrairement aux modèles mixtes) puisqu'ils sont calculés

pour chacun d'eux séparément et peuvent, par la suite, être extrapolés pour la population, en considérant que les individus sont indépendants. Cette approche permet également d'identifier facilement si un seul individu est responsable d'un patron de sélection particulier (Fieberg *et al.*, 2010). Cette méthode en deux étapes nécessite toutefois que chaque individu ait un nombre de localisations suffisant pour développer des modèles individuels. Cette condition, difficile à remplir avec la technologie VHF, est toutefois beaucoup plus accessible avec la télémétrie GPS pour laquelle la fréquence d'enregistrements facilite l'acquisition d'un grand nombre de localisations. Les types d'habitats doivent aussi être répartis uniformément (c.-à-d. chaque type d'habitat se retrouve soit dans l'utilisation ou dans la disponibilité de chaque individu) sans quoi l'extrapolation à l'ensemble de la population est impossible à moins d'éliminer les individus problématiques (Fieberg *et al.*, 2010). Dans le cas où une population évolue dans un milieu hétérogène, cette condition peut être problématique car plusieurs habitats peuvent alors n'être utilisés que par certains individus seulement. Retirer des individus du jeu de données sur la base de ce critère peut entraîner un biais dans la valeur des estimés populationnels via une réduction non-aléatoire de l'effectif, en plus de diminuer parfois drastiquement la taille de l'échantillon.

Afin d'obtenir les estimés populationnels, Murtaugh (2007) proposent de pondérer les individus selon leur variance. Les individus présentant une variabilité (p. ex. : erreur-type) plus importante contribuent par conséquent moins au calcul des coefficients populationnels pour chacune des variables. L'argumentaire développé par Murtaugh (2007) pour justifier cette procédure est que la variance serait trop élevée si une simple moyenne était utilisée et que bien souvent une variance individuelle plus grande est causée par un effort d'échantillonnage plus faible (c.-à-d. moins de localisations pour cet individu). Ainsi, accorder moins d'importance aux individus ayant fait l'objet d'un suivi plus court ou plus fragmentaire pourrait s'avérer justifié. Toutefois, ce raisonnement ne considère pas les cas où une variance individuelle plus grande n'est pas occasionnée par un nombre de localisations plus faible mais par une réponse moins nette de l'individu envers la variable étudiée. De ce fait, accorder moins d'importance à de tels individus ferait en sorte de diminuer artificiellement

l'erreur-type populationnel et, plus grave encore, de dériver le coefficient populationnel vers les individus présentant une réponse forte envers la variable d'intérêt. Le biais ainsi induit revient à donner volontairement plus d'importance aux individus qui démontrent une réponse nette envers les variables choisies, alors qu'il devrait y avoir comme prémisse que tous les individus ont la même valeur analytique, car choisis aléatoirement.

Les modèles linéaires généralisés mixtes (GLMM) comportent certains avantages par rapport à la méthode décrite ci-haut, en dépit de leur plus grande complexité. En effet, en ajoutant l'identité de l'individu comme effet aléatoire, les GLMM permettent d'inclure et de considérer des individus ayant un nombre inégal de localisations ou n'ayant pas utilisé l'ensemble des types d'habitat. L'inclusion d'un effet aléatoire permet aussi de considérer les cas où le patron de sélection varie entre les individus (Duchesne *et al.*, 2010). Il est aussi possible de traiter une variable d'intérêt comme effet aléatoire (p. ex. : un habitat particulier), en interaction avec l'individu, et ainsi obtenir une valeur de coefficient de sélection différente entre les individus (Duchesne *et al.*, 2010). Ces prédictors, nommés aussi BLUP (*Best Linear Unbiased Predictor*) présentent toutefois une mesure de l'erreur qui s'avère au contraire biaisée puisque la distribution de l'erreur n'est pas normale, mais plutôt typiquement décentrée vers la gauche et généralement sous-estimée dans les modèles fréquentistes (Hadfield, 2010). L'approche bayésienne, jumelée à la méthode itérative MCMC (*Monte Carlo Markov Chain*), permet d'obtenir des estimés non-biaisés avec un calcul de l'erreur qui tolère une distribution non-normale (Hadfield, 2010). Il est alors possible d'extraire les coefficients individuels afin de tenter d'expliquer cette variabilité au sein de l'échantillon. En effet, il pourrait alors être possible de les relier à des caractéristiques intrinsèques aux individus.

0.7 VALEUR ADAPTATIVE ET STRATÉGIES INDIVIDUELLES

Connaître la valeur adaptative des individus composant une population exige un suivi à long terme permettant de connaître leur survie, l'âge à maturité sexuelle, la fécondité et la survie des jeunes produits par chaque individu (Clutton-Brock et Sheldon, 2010). Il existe toutefois des mesures qui informent sur la condition corporelle et le succès reproducteur à court terme et qui peuvent être utilisées comme indicateurs du succès reproducteur et de la survie. En effet, un individu ayant accumulé des réserves s'offre la possibilité d'investir davantage dans la reproduction et sa propre survie (p. ex. : vigilance, évitement de secteurs riches en nourriture mais risqués, Elowe et Dodge, 1989; Noyce et Garshelis, 1994; Noyce et Garshelis, 1997; Brown *et al.*, 1999; Lea et Blumstein, 2011). Il importe donc de comprendre et de caractériser la condition individuelle car elle peut être le résultat de différences comportementales entre les individus, certains étant plus agressifs et ayant accès aux secteurs les plus productifs d'un point de vue nutritionnel (Fagen et Fagen, 1996; Dingemanse *et al.*, 2004). À l'opposé, elle peut aussi être à la source de la variation comportementale interindividuelle, entraînant les individus en moins bonne condition à agir de manière inhabituelle afin de tenter de rétablir l'équilibre de leur budget énergétique (Rogers, 1987; David et Giraldeau, 2012). Toutefois, le compromis entre l'acquisition de ressources et les risques encourus varie vraisemblablement en fonction du sexe, du statut reproducteur, de l'âge et d'autres caractéristiques phénotypiques.

0.8 GÉNÉTIQUE ET DIFFÉRENCES INTERINDIVIDUELLES

S'ajoutant aux caractéristiques phénotypiques, le bagage génétique peut également produire des patrons comportementaux déterminés et il est donc possible que des individus présentant un génotype semblable présentent des similarités

phénotypiques comportementales (Nielsen *et al.*, 2013). Il a en effet été reconnu que la génétique est une source possible de variabilité comportementale (Dall *et al.*, 2004; Dingemanse *et al.*, 2010; Saetre *et al.*, 2006) mais elle n'a que récemment été considérée et intégrée dans les études de sélection d'habitat pour expliquer les différences individuelles (Shafer *et al.*, 2012; Nielsen *et al.* 2013). Pourtant, les traits de personnalités tels que l'agressivité et la témérité, déjà reconnus comme héréditaires (Dall *et al.*, 2004), peuvent mener à un accaparement de certains habitats et au déplacement des individus moins dominants vers des secteurs de moins grande qualité (Dingemanse *et al.*, 2004; Smith et Blumstein, 2008), impactant directement les patrons de sélection d'habitat décelés. En effet, les habitats sélectionnés ne sont pas les mêmes selon la présence ou l'absence de congénères.

Les conditions au moment du développement de l'individu (Benus et Røndig 1997) et l'apprentissage effectué dans les premières années de vie (Budaev *et al.*, 1999; Frost *et al.*, 2007), en particulier chez les espèces profitant d'un contact prolongé avec leurs parents, peuvent produire une variabilité interindividuelle comportementale importante, en plus de celle produite par la variabilité génétique. En effet, le stress vécu par la mère lors de la gestation et de l'élevage peut avoir des répercussions sur la la gestion du stress des jeunes (Francis *et al.*, 1999). Pouvant même être associée à une culture (Danchin et Wagner, 2009), transmise lors de l'élevage, cette influence des parents sur le comportement futur de leur descendance s'ajoute à celle, déterminée, qui est d'origine génétique.

0.9 PRÉSENTATION DU MODÈLE D'ÉTUDE

L'étude de la variabilité interindividuelle, telle que présentée jusqu'ici, nécessite l'utilisation d'un modèle d'étude pouvant présenter une telle variabilité au sein d'une même population. Les omnivores généralistes sont, à ce sujet, particulièrement reconnus pour présenter une variabilité comportementale importante

(p. ex. : Clark, 1982; Edwards *et al.*, 2011; Podgórski *et al.*, 2013). Leur capacité à tirer profit d'un vaste éventail d'habitats et de ressources alimentaires leur permet à la fois de coloniser différents écosystèmes mais aussi de tirer profit des variations temporelles et saisonnières localement (Cassaing *et al.*, 2007; Edwards *et al.*, 2011). De plus, des espèces ayant subies des modifications importantes de leurs habitats ou des variations dans la taille des populations sont aussi plus sujettes à démontrer une plus grande variabilité phénotypique et donc comportementale (Fortin *et al.*, 2008; Svanbäck *et al.*, 2009).

L'ours noir (*Ursus americanus*) possède toutes ces caractéristiques. En effet, l'ours noir est un omnivore pouvant se nourrir à la fois d'invertébrés, de vertébrés, de fruits et de feuillage (Bull *et al.*, 2001; Mosnier *et al.*, 2008; Baldwin et Bender, 2009a). Il adapte son régime alimentaire à la disponibilité des ressources et il peut se retrouver dans une grande diversité d'habitats (p. ex. : Mitchell et Powell, 2003; Brodeur *et al.*, 2008; Latham *et al.*, 2011). L'ours noir a aussi des besoins et des capacités qui diffèrent largement entre les sexes et en fonction du statut reproducteur, que ce soit une femelle seule ou accompagnée d'oursons, un mâle de petite ou de grande stature (Rogers, 1987; Elowe et Dodge, 1989; Farley et Robbins, 1995). De plus, en forêt boréale aménagée, un aménagement forestier intensif peut créer une matrice complexe d'habitats contrastés allant des forêts surannées aux jeunes parterres de forêt en régénération, le tout supporté par un réseau routier dense et étendu. Dans de tels paysages hétérogènes, les ours ont à composer avec un milieu qui change rapidement et où la présence humaine s'avère de plus en plus importante.

0.10 ÉTAT DES CONNAISSANCES

0.10.1 Répartition géographique

L'ours noir est l'espèce d'ursidés la plus abondante et la plus largement distribuée en Amérique du Nord. Présent du Pacifique à l'Atlantique, du nord du Mexique au sud jusque dans une partie de la toundra au nord, il n'est absent que des plaines du centre du continent (Burt, 1992). Plus petit que l'ours grizzly (*U. arctos*), il est aussi plus adaptable et est capable de se maintenir dans une plus grande diversité de milieux tout en supportant davantage l'empreinte anthropique (Aune, 1994; Mattson *et al.*, 2005). De plus, il est considéré moins dangereux que le grizzly (Herrero et Fleck, 1990; Floyd, 1999) et est donc plus facilement toléré à proximité des infrastructures humaines.

0.10.2 Sélection d'habitat

Les habitats sélectionnés par l'ours noir sont souvent ceux présentant la plus grande disponibilité alimentaire (Clark *et al.*, 1994; Costello et Sage, 1994; Mitchell et Powell, 2003). Il est une espèce recherchée par les chasseurs et ceux-ci sont responsables de la majeure partie des mortalités dans les zones où la chasse est autorisée (Manville, 1983; Kolenosky, 1986; Miller, 1990; Powell *et al.*, 1996). L'ours noir doit donc adopter des comportements de sélection d'habitat qui lui permettent d'optimiser ses gains en nourriture tout en minimisant les risques pour sa sécurité, notamment causés par la chasse et par la prédation principalement par le loup ou par le cannibalisme pour les oursons des femelles suitées (LeCount, 1987; Miller, 1990). Au printemps, l'ours noir sélectionne davantage les milieux ouverts et leur sélection semble suivre le gradient altitudinal de fonte des neiges en régions montagneuses. Ceci lui permettrait de profiter plus longtemps des nouvelles pousses

végétales riches en protéines (Mosnier *et al.*, 2008). Par la suite, les habitats utilisés varient de façon importante selon leur disponibilité et leur latitude. Au sud de son aire de distribution, les forêts de feuillus matures sont souvent parmi les habitats les plus recherchés en été et en automne (VanderHeyden et Meslow, 1999) alors qu'au nord, ce sont davantage les zones en régénération (Young et Beecham, 1986; Brodeur *et al.*, 2008; Mosnier *et al.*, 2008).

0.10.3 Alimentation

La plasticité alimentaire de l'ours noir est en grande partie responsable de son succès à coloniser une grande diversité d'habitats. Omnivore généraliste, il peut se nourrir d'une grande variété de ressources, tant végétales qu'animales, et même d'origine anthropique lorsqu'elles sont disponibles (Rogers, 1987; Mosnier *et al.*, 2008; Baldwin et Bender, 2009a). À la sortie de la tanière, les ours peuvent se nourrir de carcasses d'animaux morts pendant l'hiver et suivent la fonte des neiges pour profiter des premières pousses végétales, riches en protéines (Eagle et Pelton, 1983; McLellan et Hovey, 1995; Mosnier *et al.*, 2008). Les graminées, herbacées et premières feuilles des arbres décidus sont d'ailleurs les principales ressources alimentaires printanière (Eagle et Pelton, 1983; Mosnier *et al.*, 2008; Baldwin et Bender, 2009a). La prédation de faons apparaît aussi comme une source de protéine importante lorsque ces proies sont présentes en densité suffisante (Schwartz et Franzmann, 1991; Bull *et al.*, 2001; Zager et Beecham, 2006). Ce dernier comportement peut même avoir une influence sur la dynamique de population de certains cervidés, tels que l'orignal (*Alces americanus*; Zager et Beecham, 2006) et le caribou (*Rangifer tarandus caribou*, Pinard *et al.*, 2012) en plus de favoriser les ours ayant accès à cette ressource (p. ex. : une meilleure productivité chez les femelles; Schwartz et Franzmann, 1991). Au mois de juillet, lorsque les végétaux deviennent plus riches en fibres et donc moins facilement digestibles, certains fruits commencent

à apparaître. Malgré tout, ils ne sont souvent pas encore assez abondants dans plusieurs régions et les ours doivent inclure dans leur diète une part importante d'insectes (p. ex. : fourmis, guêpes, larves d'espèces saproxyliques) afin de répondre à leurs besoins en protéines et en lipides (Noyce *et al.*, 1997; Mosnier *et al.*, 2008). Avec la maturation des fruits au mois d'août (c.-à-d. baies au nord, glands, noix et fânes au sud), les ours entrent en hyperphagie, un comportement consistant à se nourrir de façon intensive dans le but d'accumuler des réserves adipeuses importantes en prévision de l'hibernation (Nelson *et al.*, 1983) et orientent leur régime alimentaire presque exclusivement vers ces ressources (Mosnier *et al.*, 2008; Baldwin et Bender, 2009a). Néanmoins, ils incluent à l'occasion quelques autres items (p. ex. : graminées, feuillage et proies animales vertébrées et invertébrées) afin d'acquérir les éléments nutritifs faiblement représentés dans les fruits (principalement des protéines; Rode et Robbins, 2000).

0.10.4 Abondance et utilisation de l'espace

La taille du domaine vital de l'ours noir varie grandement entre les sexes, celui des mâles étant largement plus grand que celui des femelles et recouvrant généralement plusieurs domaines vitaux de femelles (Koehler et Pierce, 2003; Mosnier *et al.*, 2008). Ces dernières défendent un domaine vital plus modeste mais ne tolèrent que peu de chevauchement avec celui de leurs congénères du même sexe (Samson et Huot, 2001). Lorsque les oursons quittent leur mère, les jeunes femelles établissent souvent leur domaine vital en périphérie de celui de leur mère alors que les jeunes mâles sont chassés et doivent donc disperser à de plus plus grande distance (Rogers, 1987). Ce comportement vise sans doute à éviter les risques de consanguinité futurs. Solitaires la majeure partie de l'année, les mâles recherchent les femelles du 15 juin au 15 juillet afin de s'accoupler (Rogers, 1987). Les couples

demeurent ensemble pendant quelques jours au maximum, à la suite de quoi le mâle part à la recherche d'autres femelles réceptives.

La densité de l'ours noir en milieu naturel varie beaucoup selon la richesse de l'environnement, en termes de ressources alimentaires, et selon l'intensité du prélèvement anthropique par la chasse ou par le contrôle de la déprédation. Elle varie généralement entre 0.89 et 4 individus / 10 km² (Miller *et al.*, 1986; Boersen *et al.*, 2003; Gardner *et al.*, 2010; Chicoine *et al.*, 2014).

0.10.5 Aire d'étude

L'aire d'étude (Figure 0.1) est située au nord de la rivière Saguenay (Québec, Canada), couvre approximativement 7 500 km² et est située entre 60°42' et 71°00' ouest et 48°30' et 49°30' nord. La portion sud de l'aire se retrouve dans le domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc dominée par le sapin baumier (*Abies balsamea*) et le bouleau blanc (*Betula papyrifera*), accompagnés par l'épinette blanche (*Picea glauca*), l'épinette noire (*P. mariana*) et le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*). La portion nord se situe principalement dans le domaine de la pessière à mousse de l'ouest. Les espèces arborescentes qui y sont les plus abondantes sont l'épinette noire, le sapin baumier, le pin gris (*Pinus banksiana*), le bouleau blanc et peuplier faux-tremble, alors que le sous-bois est principalement couvert de mousses et d'éricacées (MRNF, 2012). Il y a une grande diversité d'arbustes fruitiers, les plus abondants étant le bleuet (*Vaccinium angustifolium*; *V. myrtilloides*), l'amélanchier (*Amelanchier* spp.), le cornouiller du Canada (*Cornus canadensis*), le gadellier glanduleux (*Ribes glandulosum*), le framboisier (*Rubus idaeus*), l'aralie hispide et à tige nue (*Aralia nudicaulis*; *A. hispida*) et le cerisier de Virginie (*Prunus virginiana*). Les proies animales présentes sont principalement le castor (*Castor canadensis*), l'orignal, le caribou forestier, le lièvre d'Amérique (*Lepus americanus*), le tétras d'Amérique (*Falci pennis canadensis*), la gélinotte

huppée (*Bonasa umbellus*) et la bernache du Canada (*Brenta canadensis*). L'ours noir y atteint des densités de 2,56 individus/10 km² (Chicoine, 2014). Les structures anthropiques sont très abondantes et largement distribuées avec une densité de chalets atteignant 0,32 chalet/km² et une densité de routes forestières de 1,8 km/km². La température moyenne varie de -2,5 à 0,0 °C et les précipitations oscillent entre 1 000 à 1 300 mm dont environ 35 % tombent sous forme de neige (Robitaille et Saucier, 1998).

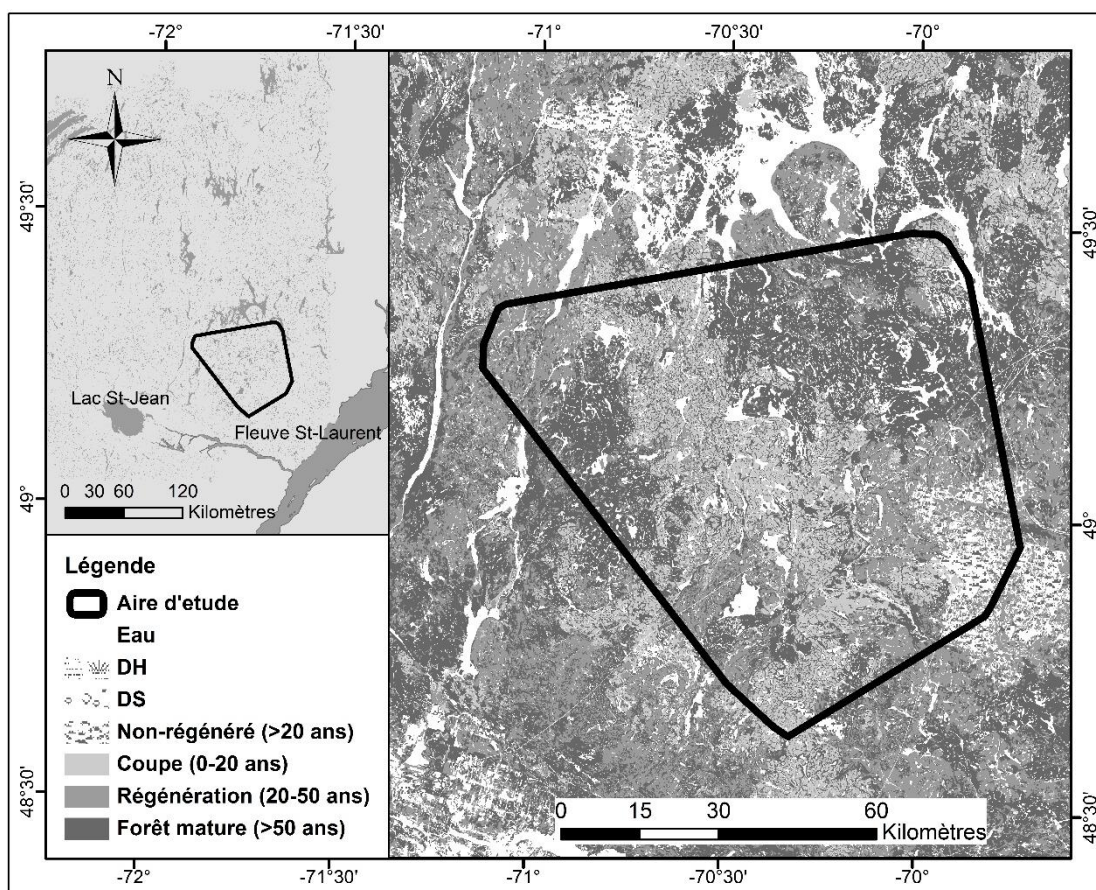


Figure 0.1 Carte de l'aire d'étude. Les limites ont été déterminées en créant un polygone convexe minimum (MCP 100%) autour de toutes les localisations de tous les individus suivis entre 2011 et 2013.

0.11 LACUNES DANS L'ÉTAT ACTUEL DES CONNAISSANCE

Plusieurs études se sont attardées à décrire le régime alimentaire de l'ours noir au moyen de différentes techniques (p. ex. : Clark *et al.*, 1994; Hilderbrand *et al.*, 1996; Bull *et al.*, 2001; Baldwin et Bender, 2009a) mais très peu ont tenté de relier la diète aux différences comportementales pouvant être observées entre les individus. Cette flexibilité dans l'expression du comportement de quête alimentaire à l'intérieur même d'une population, bien que parfois relevée par certains auteurs (Rogers, 1987; Schwartz et Franzmann, 1991), n'a pas été étudiée sous l'angle de la variabilité adaptative. Les différentes stratégies de quête alimentaire n'ont probablement pas toutes la même profitabilité quant à l'acquisition de ressources alimentaires, la survie et le nombre de jeunes produits. À notre connaissance, faire le lien entre le régime alimentaire, les patrons de sélection d'habitat, l'utilisation de l'espace, la condition corporelle, la masse corporelle et l'âge n'a jamais été réalisé chez l'ours noir. Une telle approche intégrée permettrait d'expliquer la présence d'une variabilité interindividuelle et de tenter de comprendre à quels mécanismes (survie, production ou protection des jeunes, augmentation de la condition physique, etc.) chaque comportement est relié.

D'un point de vue appliqué, l'ours noir est de plus reconnu comme un prédateur très important des faons du caribou forestier (Pinard *et al.*, 2012; Leclerc *et al.*, 2014), une espèce à statut précaire [c.-à-d. vulnérable au Québec (MRNF, 2005) et menacée au Canada (COSEPAC, 2011)]. Au Québec, les patrons de sélection d'habitat de l'ours noir au cœur de l'aire de répartition continue du caribou n'ont pas été étudiés à ce jour [mais voir Mosnier *et al.*, (2008) et Bastille-Rousseau *et al.*, (2010) pour des populations isolées de caribou de la Gaspésie et de Charlevoix]. L'influence de la présence humaine (p. ex. : chalets, routes, coupes forestières) sur le patron d'activité, la sélection d'habitat et l'utilisation de l'espace ont quant à eux rarement été testés chez l'ours noir. En effet, la majorité des études ayant été menées

dans des parcs nationaux, le taux de perturbation était la plupart de temps minimal (p. ex. : Hellgren, 1993; Mitchell et Powell, 2003; Baldwin et Bender, 2009b). Il est donc important de connaître les réactions et adaptations comportementales de l'ours noir dans un milieu fortement impacté par l'activité anthropique. De plus, l'ours adoptant parfois des comportements considérés comme nuisibles ou dangereux pour l'humain, étudier ses réactions et son utilisation des infrastructures anthropiques permettra de mieux connaître et de mieux anticiper nos interactions possibles avec l'ours.

0.12 OBJECTIFS ET HYPOTHÈSES

0.12.1 Objectif général

L'objectif central de ma thèse était de quantifier la variabilité interindividuelle et de décrire ses impacts sur le comportement d'une espèce généraliste telle que l'ours noir. Plus précisément, je visais à tenter d'expliquer cette variabilité par plusieurs facteurs potentiels et quantifier leur importance relative. Cette variabilité comportementale pouvait se retrouver à la fois dans le régime alimentaire et dans la sélection d'habitat; ainsi, les différents chapitres s'intéressent à ces deux volets.

0.12.2 Chapitre 1

Dans le premier chapitre de ma thèse, j'ai voulu décrire la diète individuelle chez l'ours noir grâce aux fèces et la relier aux habitats fréquentés lors de la période correspondant à l'ingestion des aliments retrouvés dans les excréments récoltés (temps de transit des aliments dans le tube digestif ~12h; Fuller *et al.*, 2011). Il était donc possible de savoir quels types d'habitat avaient été utilisés pour acquérir les ressources alimentaires retrouvées dans les fèces. Ce type de relation est

particulièrement difficile à établir pour des espèces vivant en milieu forestier où l'observation directe, à distance, est à toute fin pratique impossible. De plus, comme les fèces étaient récoltées quelques jours après le passage des ours (grâce à l'obtention des localisations GPS d'ours transmises régulièrement par un lien satellitaire Argos), il était possible de statuer avec confiance sur l'identité de l'individu duquel provenaient les fèces récoltées et à quel moment elles avaient été excrétées. Ces informations m'ont donc permis de faire le lien entre le régime alimentaire, les habitats utilisés lors de l'acquisition des ressources et les caractéristiques individuelles.

Ma première hypothèse concernant cet objectif stipule que l'abondance des items alimentaires présents dans les fèces est corrélée avec leur abondance dans les habitats visités lors de l'alimentation. Plus spécifiquement, j'ai prédit que les coupes en régénération seraient davantage utilisées pour acquérir des fruits, des fourmis et du feuillage que les peuplements matures (Mosnier *et al.*, 2008). J'ai aussi émis l'hypothèse que les caractéristiques individuelles (âge, poids, condition physique, statut reproducteur) influencent à la fois la diète des ours mais aussi les habitats visités lors de l'alimentation. Ainsi, j'ai prédit que les femelles allaitantes consommeraient plus d'aliments riches en protéines et en énergie (p. ex.: fourmis) que les femelles seules et les mâles (Farley et Robbins, 1995). Toutefois, j'ai aussi prédit que leur alimentation se concentrerait dans les habitats offrant un couvert suffisant pour offrir une protection contre les prédateurs et les ours mâles (LeCount, 1987; Brown et Kotler, 2004; Creel et Christianson, 2008; Steyaert *et al.*, 2013). À l'opposé, je m'attendais à ce que les mâles et les femelles seules utiliseraient davantage les habitats ouverts, produisant une grande abondance et diversité de baies propres à garantir une accumulation rapide de réserves adipeuses (Brown et Kotler, 2004; Baldwin et Bender, 2009a).

0.12.3 Chapitre 2

Après m'être intéressé à la variabilité interindividuelle du régime alimentaire, le second chapitre visait à identifier si la variabilité interindividuelle dans le comportement de sélection d'habitat pouvait entraîner des réponses populationnelles erronées lorsque non considérée dans les analyses, à vérifier si cette situation était fréquente, et si cette variabilité pouvait être expliquée par des caractéristiques individuelles (âge, statut reproducteur, poids, condition physique). L'hypothèse principale voulait qu'une analyse de sélection d'habitat ne prenant pas en compte l'effet individuel donne des résultats incomplets ou erronés à l'échelle populationnelle. J'ai prédit que certains habitats seraient considérés comme n'étant ni sélectionnés ni évités à l'échelle populationnelle alors qu'en fait les deux types de comportement pourraient être observés parmi les ours échantillonnés, résultant en un effet populationnel nul. Il y aurait également des habitats pour lesquels les coefficients auraient une influence importante sur la sélection d'habitat de l'ours noir mais qui camoufleraient une réponse opposée chez une petite partie de l'échantillon. Finalement, j'ai prédit que ces différences comportementales entre les individus seraient reliées aux caractéristiques individuelles telles que le sexe, l'âge, le poids, le statut reproducteur et la condition physique (Mattson, 1990; Brodeur *et al.*, 2008; Mosnier *et al.*, 2008; Switalski et Nelson, 2011).

0.12.4 Chapitre 3

Le dernier chapitre s'appuie sur le chapitre 2 et tente de compléter notre compréhension des facteurs qui sous-tendent la variabilité interindividuelle dans les relations faune – habitat. J'ai donc tenté de relier une éventuelle variabilité interindividuelle dans la réponse aux structures anthropiques (routes et chalets) présentes dans l'environnement de l'ours noir aux diverses causes possibles de

variabilité interindividuelle répertoriées dans la littérature, soit les réponses fonctionnelles en sélection d'habitat, les caractéristiques individuelles (âge et statut reproducteur) et la proximité génétique entre les individus suivis.

À partir des résultats du deuxième chapitre, j'ai émis l'hypothèse qu'une variabilité interindividuelle dans le comportement de sélection des structures anthropiques soit observée et que cette variabilité soit reliée tant aux réponses fonctionnelles qu'aux caractéristiques individuelles, ou qu'à la proximité génétique entre les individus. Pour les réponses fonctionnelles, je m'attendais à une relation négative entre la densité de structure anthropique à l'intérieur du domaine vital individuel saisonnier et leur attrait, lié à une perception accrue du risque de rencontres avec l'homme. J'ai également prédit relation négative entre la proximité par rapport à ces structures et la proportion d'habitats sélectionnés dans leur domaine vital. Il était attendu que les ours plus jeunes, de même que les femelles avec des jeunes, montreraient une plus grande sélection envers les chalets, à la fois pour tirer parti d'une éventuelle source de nourriture anthropique que comme refuge contre les prédateurs et les mâles imposants de leur propre espèce (Elfström *et al.*, 2014; Berger, 2007). Alternativement, il pourrait être possible que lorsque les ressources sont très abondantes, les individus dominants (c.-à-d. ours mâles de grande taille et femelles seules) déplacent les autres individus et se retrouvent plus près de ces structures anthropiques, présentant donc une sélection plus claire envers les chalets. J'ai également prédit que les femelles apparentées démontreraient des comportements davantage semblables que les mâles apparentés, basé sur le fait que les jeunes demeurent avec leur mère pendant deux ans et peuvent donc apprendre certains comportements de leur mère. Comme les mâles ne participent pas à l'élevage des jeunes, les oursons mâles n'auraient donc pas de modèle comportemental.

CHAPITRE 1
LA VARIABILITÉ DES STRATÉGIES ALIMENTAIRES DE L'OURS
NOIR EXPLIQUÉE PAR L'ÉTUDE CONJOINTE DES FÈCES ET DES
LOCALISATIONS GPS

LINKING GPS TELEMETRY SURVEYS AND SCAT ANALYSES HELPS
EXPLAIN VARIABILITY IN BLACK BEAR FORAGING STRATEGIES

1.1 RÉSUMÉ

L'étude de la diète est fondamentale en écologie et l'analyse de fèces, une approche largement utilisée, est reconnue pour produire des résultats fiables. Néanmoins, cette méthode présente des lacunes telles que l'échantillonnage non-aléatoire des habitats et des individus, une estimation imprécise de la date d'excrétion et l'impossibilité de déceler une variabilité interindividuelle de la diète. Afin de répondre à ces faiblesses, nous avons couplé la télémétrie GPS et l'analyse de fèces pour relier la diète aux caractéristiques individuelles et aux habitats utilisés lors de l'alimentation, chez l'ours noir (*Ursus americanus*). Nous avons capturé 20 ours (6 mâles et 14 femelles) et les avons équipés de colliers GPS/Argos. Cette technologie nous permettait d'obtenir les localisations (enregistrées aux deux heures) des ours suivis à chaque semaine. Nous sommes donc allés inventorier les localisations peu de temps après le passage des ours et avons récolté 120 fèces à 71 sites différents. Le contenu des fèces (biomasse sèche relative des items ingérés) a par la suite été relié au sexe, à l'âge, à la condition physique et au statut reproducteur des individus. Il a

aussi été relié aux habitats visités lors de l'ingestion des items retrouvés en utilisant la méthode des ponts Browniens basée sur les localisations GPS précédant l'excrétion.

À l'échelle populationnelle, la diète est comparable à ce qui a été découvert lors de précédentes études sur le régime alimentaire de l'ours noir. Toutefois, notre méthode basée sur l'individu nous a permis de mettre en lumière différents patrons au sein de la même population. Nous avons démontré que le sexe et le statut reproducteur des femelles avaient une influence significative sur la diète individuelle. Par exemple, les femelles accompagnées d'oursins consommaient davantage de lièvres (*Lepus americanus*) et de guêpes (*Vespidae* sp.) que les ours seuls. En reliant le contenu des fèces à l'habitat visité lors de l'alimentation, nous avons découvert que les femelles avec des oursins de l'année utilisaient les coupes forestières âgées de 6 à 20 ans pour se nourrir d'amélanchier (*Amelanchier* sp.) alors que les femelles accompagnées d'oursins de plus d'un an se nourrissaient de bleuets (*Vaccinium angustifolium*; *myrtylloides*) et que les ours seuls y recherchaient des fourmis.

Jumeler la télémétrie GPS et l'analyse de fèces permet la détection de variations interindividuelles ou inter-groupes du régime alimentaire et des stratégies de quête alimentaire exprimées. Cette approche est particulièrement intéressante pour les espèces cryptiques où la relation entre diète et utilisation des habitats d'alimentation est difficile à observer. D'un point de vue appliqué, elle permet d'identifier et protéger les habitats utilisés pour l'acquisition de ressources importantes par certains segments sensibles d'une population en déclin ou, au contraire réduire l'abondance de ces habitats pour limiter la prolifération d'espèces déprédatrices ou nuisibles.

Cet article occupant le premier chapitre de ma thèse est le fruit d'un travail d'équipe. J'ai moi-même développé l'idée originale, planifié et réalisé la récolte de données sur le terrain, effectué une partie des analyses en laboratoire, fait les analyses statistiques et rédigé l'article. Le professeur Martin-Hugues St-Laurent a contribué à la mise en place de la collaboration entre les partenaires et du financement du projet,

dans le développement des hypothèses de même que pour l'analyse et la rédaction de l'article. Lucie Rebouillat a contribué en réalisant les analyses en laboratoire de même que par une première série d'analyse statistiques descriptives et exploratoires. Claude Dussault a contribué pour la capture et le suivi des ours utilisés dans cette étude et lors de la rédaction. Cet article a été publié en juin 2015 dans la revue scientifique PLoS One.

Lesmerises Rémi, Rebouillat Lucie, Dussault Claude, St-Laurent et Martin-Hugues. 2015a. Données de: "Linking GPS telemetry surveys and scat analyses helps explain inter-individual variability in black bear foraging strategies." 2015. Dryad Digital Repository. <http://dx.doi.org/10.5061/dryad.75r70>

1.2 ABSTRACT

Studying diet is fundamental to animal ecology and scat analysis, a widespread approach, is considered a reliable dietary proxy. Nonetheless, this method has weaknesses such as non-random sampling of habitats and individuals, inaccurate evaluation of excretion date, and lack of assessment of inter-individual dietary variability. We coupled GPS telemetry and scat analyses of black bears *Ursus americanus* to relate diet to individual characteristics and habitat use patterns while foraging. We captured 20 black bears (6 males and 14 females) and fitted them with GPS/Argos collars. We then surveyed GPS locations shortly after individual bear visits and collected 120 feces in 71 different locations. Fecal content (relative dry matter biomass of ingested items) was subsequently linked to individual characteristics (sex, age, reproductive status) and to habitats visited during foraging bouts using Brownian bridges based on GPS locations prior to feces excretion. At the population level, diet composition was similar to what was previously described in studies on black bears. However, our individual-based method allowed us to highlight different intra-population patterns, showing that sex and female reproductive status had significant influence on individual diet. Linking fecal content (i.e., food sources) to habitat previously visited by different individuals, we demonstrated a potential differential use of similar habitats dependent on individual characteristics. Females with cubs-of-the-year tended to use old forest clearcuts (6 – 20 years old) to feed on bunchberry, whereas females with yearlings foraged for blueberry, and lone bears for ants. Coupling GPS telemetry and scat analyses allows for efficient detection of inter-individual or inter-group variations in foraging strategies and of linkages between previous habitat use and food consumption, even for cryptic species. This approach could have interesting ecological implications, such as supporting the identification of habitats types abundant in important food sources for endangered species targeted by conservation measures or for management actions for depredating animals.

1.3 INTRODUCTION

Scat analyses are among the most intuitive tools used to describe animal diet and are simple, affordable and non-invasive (Sanders *et al.*, 1980; McInnins *et al.*, 1983; Kohn and Wayne, 1997). Food remains are visually identified and their contribution to the total individual intake is estimated based on volume, weight, or occurrence in scat, and potentially corrected for their digestibility (Hewitt and Robbins, 1996; Klare *et al.*, 2011). Many individuals can be sampled over long time periods without the negative impacts associated with the capture (e.g., tissue collection for stable isotope analyses) or the death of the animal (e.g., stomach content or gastrointestinal tract analyses; Holechek *et al.*, 1982; Hilderbrand *et al.*, 1996; Dalerum and Angerbjörn, 2005).

Nevertheless, scat analyses have pitfalls and weaknesses such as challenges and biases associated with the identification of remains (Spaulding *et al.*, 2000). Moreover, although scat age has been estimated based on its appearance, climatic conditions (e.g., exposure to wind and sun) can alter scat, resulting in potentially skewed estimation of the seasonal diet phenology. Effectiveness of random sampling efforts could also influence results with variation associated with habitat structure and composition (MacCracken and Hansen, 1987). Indeed, scats are typically only collected through direct observation or detection by trained dogs. This could result in oversampling one individual or group of individuals (De Barba *et al.*, 2010), especially if they use open areas where feces are easier to locate or found in habitat types increasing dog efficiency (Hunter, 2011). This bias could ultimately weaken applicability of the results to the entire population. Removal of old feces from survey transects in a stratified sampling design could alleviate these problems by increasing accuracy of deposit date evaluation (Bellemain *et al.*, 2005; De Barba *et al.*, 2010) while sampling all available habitats. However, implementing such an approach is challenging when studying sparsely distributed species, as low scat densities can

impede the collection of large sample sizes. Another major weakness of traditional scat analyses is accurately linking individuals to scats collected (Litvaitis, 2000). Genotyping intestine epithelial cells that stick to the scat (Kohn and Wayne, 1997; Panasci *et al.*, 2011) or feeding marked animals with dyed foods (Giroux *et al.*, 2012) are among emerging approaches to solve this problem. These methods still remain limited because genotyping is only possible on fresh scats (Panasci *et al.*, 2011) and fed animals are susceptible to have disturbed foraging behavior while dye provides limited periods of scat identification efficiency (Giroux *et al.*, 2012).

GPS technology allows telemetry devices to transfer GPS locations via satellite (e.g., Argos or Iridium) or cellular (e.g., Lotek WildCell) link (Tomkiewicz *et al.*, 2010). Researchers can then access the exact location visited by an animal, or a group of animals, in order to collect feces (as proposed by Elfström *et al.*, (2013), but see also Martins *et al.*, (2011) and Tambling *et al.*, (2012)). Furthermore, as devices can be programmed to record locations at any time interval, collecting information on habitat used at a fine spatiotemporal scale by collared individuals while they ingest food items is now feasible with improved accuracy (up to a few meters, depending on the terrain characteristics; Frair *et al.*, 2004). Such an approach provides new opportunities for the study of the foraging ecology of cryptic species (Giroux *et al.*, 2012; Elfström *et al.*, 2013). Coupling animal movements and habitat use with diet therefore provides a comprehensive method to detail animal foraging strategies. Feces content and life history traits of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus* Zimmermann) were recently related by joining GPS/Iridium telemetry collars with biomarking of feces with food dyes (Giroux *et al.*, 2012). The authors showed that it was possible to find tracks of individual deer in snow (as corroborated by dyed feces), to collect feces and to characterize foraging behavior based on comparison between food availability along tracks and random transects beside (15-30 m) tracks. Their sample size was unfortunately too low to draw strong conclusions on life history

traits, yet they still demonstrated the applicability of the method in winter when snow cover allows individual path tracking.

The aim of this study was to relate habitat use patterns to feces content of black bear in the boreal forest of Québec, Canada. We captured bears, fitted them with GPS/Argos collars, and recorded individual characteristics such as sex, reproductive status, weight, body condition and age. We hypothesized that diet of black bears is linked to food items abundance in habitat they visited. Specifically, we predicted that regenerating clearcuts would be used for forage bouts due to their availability and abundance of consumable food items such as blueberry (i.e., *Vaccinium angustifolium* A. or *Vaccinium myrtilloides* M.), ants, grass, and young leaves (Mosnier *et al.*, 2008). We also hypothesized that individual characteristics influenced both bear diet and foraging habitat. We predicted that abundant and protein-rich food (e.g., colonial ants) would be consumed more intensively by females with cubs, probably due to the high energetic requirements of cub rearing. We further predicted that foraging would take place in habitats providing good cover to protect their offspring from predators and large males (LeCount, 1987; Farley and Robbins, 1995; Brown and Kotler, 2004; Creel and Christianson, 2008; Steyaert *et al.*, 2013). In contrast, we expected lone males and females to use open habitats that provide a high diversity and abundance of berries in order to quickly develop their fat reserves (Mosnier *et al.*, 2008; Baldwin and Bender, 2009a).

1.4 METHODS

1.4.1 Ethic statement

In Canada, black bears are not considered as a species at risk according to the Committee on the Status of Endangered Species in Canada (COSEWIC). We thus captured, collared and released 21 individuals in strict accordance with the

recommendations of the Canadian Council on Animal Care. Both captures and manipulations of study animals were approved by the Animal Welfare Committee of the Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec (hereafter referred to as MFFP; certificates #CPA-FAUNE 2011-30 and 2012-17). Captures were conducted on public lands, under the supervision of the Québec government (i.e., MFFP), so no specific permissions were required.

1.4.2 Study area

The study area was located north of Saguenay (Québec, Canada) and covered approximately 6300 km², centered on Portneuf Lake (48°42'– 49°17'N, 70°03'– 70°42'W). Forests are transitional between the spruce – moss domain and the balsam fir *Abies balsamea* (Linnaeus) Mill. – white birch *Betula papyrifera* Marshall domain. Historical logging activities resulted in the harvest of ~35 % of the forest area. Dense stands of deciduous trees, including willow *Salix* spp. Linnaeus and trembling aspen *Populus tremuloides* Mill., regenerate after logging. There is a high diversity of berry producing shrubs, the most common being blueberry, serviceberry *Amelanchier* Mill. spp., bunchberry *Cornus Canadensis* Linnaeus, skunk currant *Ribes glandulosum* Grauer, raspberry *Rubus ideaus* Linnaeus, wild and bristly sarsaparilla *Aralia nudicaulis* Linnaeus and *Aralia hispida* Vent., and chokecherry *Prunus virginiana* Linnaeus. Animal prey items available to black bear in the study area include beaver *Castor canadensis* Kuhl, moose *Alces americanus* Clinton, caribou *Rangifer tarandus caribou* Gmelin calves, snowshoe hare *Lepus americanus* Erxleben, ruffed grouse *Bonasa umbellus* Linnaeus, spruce grouse *Falcipecten canadensis* Linnaeus, as well as Canada goose *Branta canadensis* Linnaeus, which often nest in the area. Anthropogenic infrastructure is abundant and evenly distributed with a cabins density of 0.32 cabin/km² and a forest road density of 1.8 km/km². The mean annual temperature ranges between -2.5 and 0°C and annual precipitation

fluctuates between 1000 and 1300 mm, of which 30 to 35 % falls as snow (Robitaille and Saucier, 1998). The elevation ranges between 300 and 800 m with low rolling hills.

1.4.3 Telemetry survey and sampling protocol

Black bears were captured in June and July of 2011 and 2012 using a padded foot snare or a culvert trap, then immobilized with a Telazol-Ketamin-Xylazine (5:4:1) mix. Adults (females > 54 kg and males > 68 kg, based on data from previous captures in the same area) were equipped with a GPS/Argos collar (TGW-4583H-2, Telonics, AZ, USA) programmed to attempt recording a location every two hours. Individual weight, length, premolar teeth (for age determination), and presence of young (visible cub, lactating cues, or information collected during den visits in winter of 2012 and 2013) were collected to build an individual set of intrinsic characteristics. Collars were programmed to send GPS locations from the 7 previous days once a week via Argos satellites at a rate of four collars per day. This schedule allowed us to investigate known locations of four different bears daily while ensuring that surveyed locations were not too old. We randomly selected two or four locations per bear each week to search for feces, depending on the week; because collars sometimes failed to connect with the Argos satellites, we temporarily increased sampling efforts on individuals that connected successfully. Feces found at each location (within a 10-m radius) were collected in a plastic bag and frozen until lab analysis. When a collared female was with her cubs, we distinguished adult and cub feces by their size and diameter. Cub feces were only used for general comparison purpose. Because black bear are primarily solitary or with cubs, except during the reproduction season (June 10th to July 9th), and then only for few days (Rogers, 1987), we assume that collected feces came from collared bears.

1.4.4 Laboratory analyses

Frozen feces were warmed at room temperature for half a day before analyses and then gently mixed until homogeneous. A subsample of ~100 g was weighted and then washed through sieves (1-mm, 0.5-mm and 0.1-mm meshes) and the proportion of total remains present in the 1-mm and 0.5-mm sieves was estimated. The 0.1-mm sieve was used only to capture small and rare items that were not retained in the 0.5-mm sieve, or to help in fragment identification. Items were identified to the species level for ingested plants and mammals, while all bird species (mainly waterfowls, passerines and grouses species) were grouped together. Insects were classified as ants (adults and larvae) or yellow-jackets and wasps Vespidae spp. Anthropogenic food included pieces of plastic bag, corn, hen feathers, and other elements usually not found in nature. The detritus category included all non-food items, such as woody debris eaten while consuming ants, conifer needles, moss, small rocks, and other debris eaten by bears. Remains of each sieve were spread on hundred-checked plates and proportions of each item category in the total volume (i.e., the number of 1% squares filled compared to other remains) was assessed. The total contribution of each item or group of items in a particular scat was corrected according to their contribution in each sieve and the sieve proportion of the total remains retained. To account for differences in digestibility of food sources, we used correction factors, developed for black bear (Baldwin and Bender, 2009a) and grizzly bear (*Ursus arctos horribilis* Ord), a closely related species (Hewitt and Robbins, 1996). These factors are based on the percent contribution of each item, yielding percent dry matter biomass ingested. Population means, by season and by item, were therefore calculated and presented with their standard deviation.

1.4.5 Habitat use analyses

Previous studies estimated the average transit time of food items in the digestive tracts of black bear and brown bear (*Ursus arctos* Linnaeus), a closely related species, to range from ~ 4 to 16 hours (Pritchard and Robbins, 1990; Fuller *et al.*, 2011; Elfström *et al.*, 2013). We used the twelve locations previously recorded before the feces collection sites to characterize habitat use patterns 24 hours prior to the estimated feces deposition time. This allowed the inclusion of potential variability in gastrointestinal transit time depending on food type. The best time interval was subsequently assessed statistically (see statistical analyses section). We accounted for habitats used between GPS locations by considering habitat features contained within an ellipse encompassing two consecutive points. To do so, we used the package `adehabitatHR` (Calenge, 2015) in R 2.15.3 (R Development Core Team, 2013) and performed Brownian bridges (Horne *et al.*, 2007) using only two consecutive locations at a time. Different parameters had to be set a priori to control ellipse extent and shape. The first parameter (`sig1`) is related to animal speed and path tortuosity, and represents the probability that the animal diverges from the direct path (Euclidian distance), considering the distance and the time between successive locations. We selected this parameter with the `liker` function in `adehabitatHR` (Horne *et al.*, 2007) using the annual individual location dataset to obtain an individual parameter value (mean=4.98, min=3.01, max=6.76). The second parameter (`sig2`) represents the standard deviation of the distance from recorded GPS location to real animal location. As we filtered locations based on positional dilution of precision (PDOP < 10, SE of location error = 0.15; D'Eon and Delparte, 2005), we set `sig2` at 5; following a priori tests, we noted that this parameter had little influence on Brownian bridge shape and dimension unless it varied greatly (i.e., over what is commonly observed in GPS location precision standard deviation). The output was a raster with individual pixel values representing different probabilities of use by the bear between the two

successive GPS locations. We transformed rasters into smoothed polygons using the `getverticeshr` function by including only pixels with a probability of use $> 75\%$ (as calculated by Brownian bridges) to obtain ellipses (see Figure 1.3).

We used 1 : 20,000 land cover maps provided by the MFFP, which are updated each year with new natural and anthropogenic disturbance polygons (e.g., forest fires, cutblocks, windthrows). Minimum mapping unit size was 4 ha for forested polygons and 2 ha for nonforested areas (e.g., water bodies). We classified forest stands into categories (Lake, Swamp, Conifer, Cut (0-5 years old), Cut (6-20 years old), Regeneration, Open; see Table 1.1 for description) relevant for bear ecology based on studies of their habitat selection in Québec (Brodeur *et al.*, 2008; Mosnier *et al.*, 2008). Finally, the proportion of each habitat type and the density of anthropogenic structures (Table 1.1) were calculated within each ellipse using ArcGIS 10.0 (ESRI, 2010).

Table 1.1 Description of variables and associated measurement units.

Variable	Description or scientific name	Unit	Variable	Scientific name	Unit
Secondary road	Forest road with low to high traffic	km/km ²	Hare	<i>Lepus americanus</i>	% in feces
Closed road	Forest road with no traffic	km/km ²	Ants	<i>Formicidae spp.</i>	% in feces
River	Permanent running water	km/km ²	Poplar	<i>Populus tremuloides</i>	% in feces
Lake	Pond and lake	% in ellipses	Willow	<i>Salix spp.</i>	% in feces
Swamp	Open wetland	% in ellipses	Grass	<i>Graminoids spp.</i>	% in feces
Conifer	Mature coniferous forest (>50 years old)	% in ellipses	Mayflower berry	<i>Cornus canadensis</i>	% in feces
Cut (0-5)	Forest clearcut (0-5 years old)	% in ellipses	Raspberry	<i>Rubus ideaus</i>	% in feces
Cut (6-20)	Forest clearcut (6-20 years old)	% in ellipses	Sarsaparilla	<i>Aralia hispida</i>	% in feces
Regeneration	Old disturbance (20-40 years old)	% in ellipses	Smilacina	<i>Smilacina trifolia</i>	% in feces
Open	Non regenerated disturbance (> 20 years old)	% in ellipses	Creeping snowberry	<i>Gaultheria hispidula</i>	% in feces
Beaver	<i>Castor canadensis</i>	% in feces	Blueberry	<i>Vaccinum myrtilloides;</i> <i>V. angustifolium</i>	% in feces

1.4.6 Statistical analyses

We frequently collected multiple feces (~45% of sites with > 1 scat, $\bar{x} = 1.80$, $SD = 1.24$) at a single GPS location, especially at bear resting sites (i.e., where bears stay for 4 to 8 h). Ignoring the exact moment each feces was deposited can bias our analyses, but we took that into account by selecting the first location recorded in a 20-m buffer around the feces location (i.e., considering a ~10-m precision of GPS location) as the departure point for a 24-h backward ellipses delineation. These ellipses were used to characterize the habitat where bears potentially fed instead of where they rested. As we did not have information on the exact time each feces was dropped, we analyzed feces separately and then calculated the mean food items dry matter biomass in feces for each site.

We used the constrained correspondence analysis (CCA, library *vegan*; Oksanen et al., 2015) to relate fecal content to individual characteristics and habitat used during foraging. To account for repeated measures on individuals (i.e., several sites by individuals), we included individual as strata in ANOVAs determining axis significance. We applied the same procedure for the method *envfit* in library *vegan*, a permutation test ($n=999$) performed to establish length, direction and significance of environmental vectors. This allowed the permutation of observations within the specified stratum in order to control for variance induced by intra-individual variation and unequal sampling.

We first related feces content to individual characteristics (i.e., age, reproductive status, weight and body condition index) and grouped individuals based on shared traits. We then compared feces content of individuals sharing similar diets, as defined by the first CCA, with habitat use while foraging. We previously defined the time interval, among different possibilities in the 24 h range (Table 1.3), which best explained the feces content. This was done using the proportion of variance explained by the CCA comparing the matrix of visited habitats (i.e., the proportion of

cover type and density of roads and rivers in selected ellipses) with the matrix of food items identified in the feces of all individuals. We previously removed food items found in less than three feces to account for only relevant food sources. We also removed variables that were correlated ($r > 0.6$; weight) and made sure that the variance inflation factor remained < 10 (O'Brien, 2007).

A population-level diet was also estimated for adults and for cubs by pooling all sites (mean dry mass of ingested food items \pm SD) and separating them by season (spring; May 15th – June 14th, summer; June 15th – July 31st and fall; August 1st – September 14th). Seasons were based on a sharp and clear shift in diet observed in our samples and to local plant phenology (unpublished data). We did not split diets by season for the individual-level analyses because of limited sample size.

All statistical analyses were carried out using R 2.15.3 and R 3.1.2 (R Development Core Team, 2013). Data are available from the Dryad Digital Repository: <http://dx.doi.org/10.5061/dryad.75r70> (Lesmerises *et al.*, 2015a).

1.5 RESULTS

In 2012, we monitored 20 bears (6 males; 6 females with cubs-of-the-year, 6 females with yearlings, and 2 females alone, see Table 1.2) from May 15th to September 15th. The GPS fix rate for the sampling period was 87.4%. We surveyed 374 GPS locations between 1 and 13 days after bears were located ($\bar{x} = 5.58$, SD = 2.22). A total of 120 adult feces were found at 71 different GPS locations ($\bar{x} = 3.55$ sites by bear, SD = 1.88, details in Table 1.2) and 30 cub feces in 13 different sites ($\bar{x} = 2.31$, SD = 2.22). The time interval that best explained relationships between previously visited habitat and feces content was 10 to 16 h before excretion (Table 1.3), a result in accordance with previously estimated gastrointestinal transit times (Pritchard and Robbins, 1990; Fuller *et al.*, 2011; Elfström *et al.*, 2013). Description

of feces content at the population level varied seasonally with grasses, ants, snowshoe hares, and willow leaves being more abundant in spring (May 1st to June 14th) (Figure 1.1a). Overwintered cranberries (*Vaccinium oxycoccos* Gray) and smilacina berries (*Smilacina trifolia* Linnaeus) were only found in feces excreted during spring, as well as other plant species that are edible during their first phenological stages (e.g., young leaves of deciduous trees).

During summer (June 15th to July 30th), bears had the least diverse diet of the entire sampled active season (May to September), relying almost exclusively on ants, especially species that dwelled in coarse woody debris. Ant larvae are known to occur in bear feces during that season, following their availability in ant colonies (Noyce *et al.*, 1997). There was a positive relationship between the proportion of woody detritus and the proportion of ants in feces as most non-food items were pieces of wood eaten while ingesting ants. Interestingly, we noted evidence of cannibalism, as we found cub remains (i.e., claw, skin and fur) in a scat of a large, old male. Anthropogenic food was observed during the last days of the baiting season for bear hunting (May 15th to June 30th). Berries were the main food source during the fall season but protein rich items such as ants, birds (i.e., *B. canadensis*, unidentified waterfowl and passerines), and beavers either increased or were still included in the diet. Cubs (Figure 1.1b) seemed to mainly eat highly digestible food items such as mammalian prey, ants and berries instead of leaves. This observation is however based on a limited sample size (n = 30 feces in 13 sites) for the whole sampling season.

Table 2.2 Distribution of sample sizes among groups.

Group of individuals	Bear (<i>n</i>)	Sites				
		<i>n</i>	Mean	SD	Min	Max
Females with yearlings	6	17	2.8	1.8	1	5
Females with cubs	6	26	4.3	1.5	2	6
Lone females	2	2	1.0	0.0	1	1
Males	6	26	4.3	1.8	3	7
Total	20	71	3.6	1.9	1	7

The proportion of variance explained by the first two axes of the CCA between feces content and individual characteristics was 20.5%, although the ANOVA on axes yielded no significant results (Figure 1.2a). However, permutation test on vectors yielded five significant parameters (Figure 1.2a). Feces of females with cub-of-the-year appeared to be associated with animal prey, especially hares and *Vespidae* sp., when compared with lone bears of both sexes, while feces of females with yearlings were associated with poplar and smilacina. The other intrinsic characteristics (i.e., age, body condition index, and weight) did not relate to any particular diet. Bears with similar diets were then grouped (i.e., females with cubs, females with yearling and lone bears of both sexes) and thereafter fecal contents were related to habitat use while foraging in another CCA.

The first two axes of CCA between habitat in ellipses and feces content for each dietary group was always significant (except for the second axis of Figure 1.2c, ANOVA, $F=2.90$, $p > 0.1$). The variance explained by the first two axes varied but was always higher than ~ 27% (lone males and females: 34.5%; females with yearlings: 39.5%; females with cubs-of-the-year: 27.3%; Figure 1.2b-d), which indicates that diet was related to habitat use patterns. It further suggests that these relationships differ between sex and reproductive status.

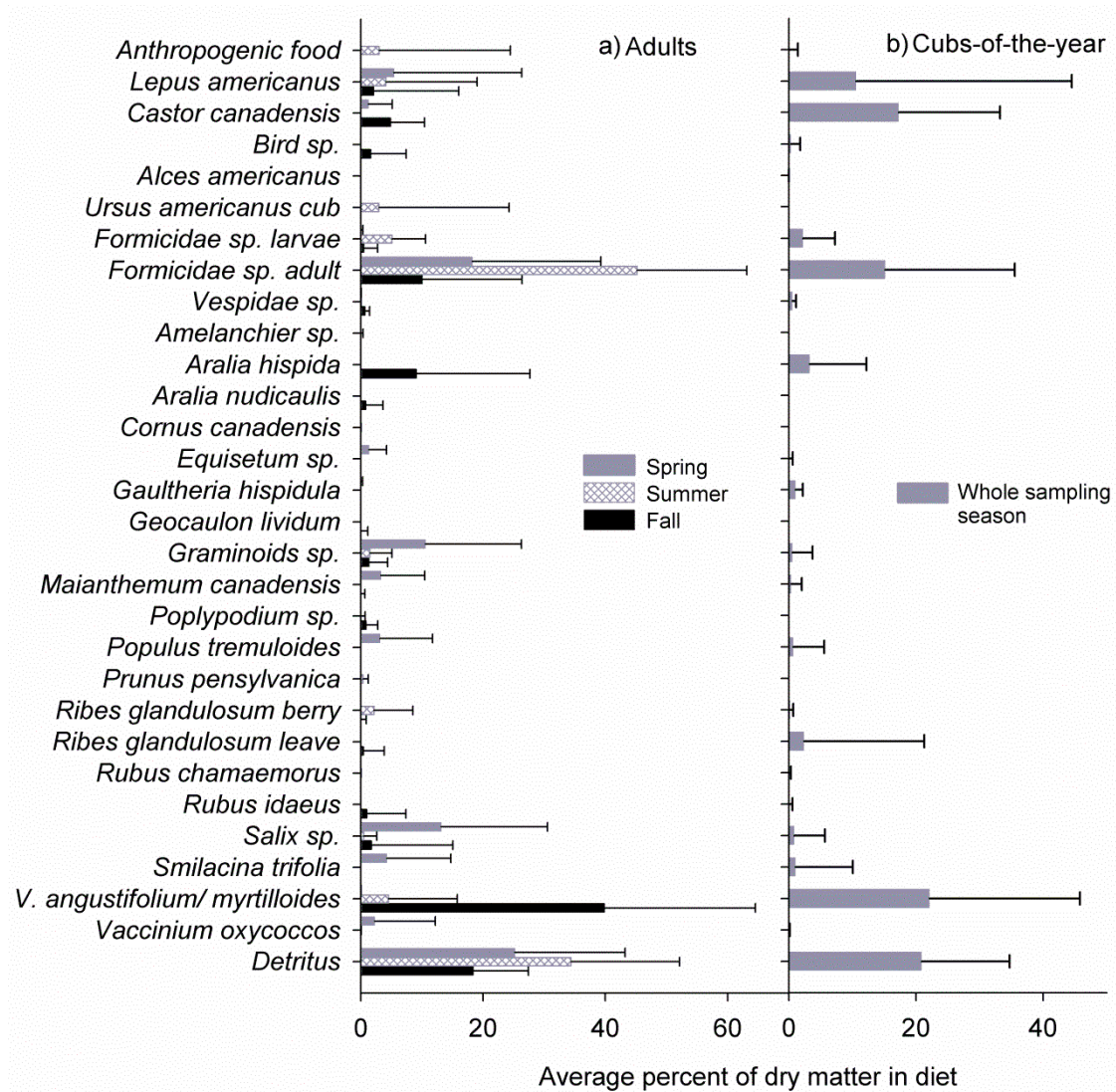


Figure 2.1 Corrected proportion of dry matter ingested of food items found in feces. a) Adults feces ($n = 120$ feces/71 sites) for spring ($n = 47$ feces/24 sites; May 15th – June 14th), summer ($n = 32$ feces/20 sites; June 15th – July 31st) and fall ($n = 41$ feces/27 sites August 1st – September 14th). b) Cub-of-the-year feces ($n = 30$ feces/13 sites) for the whole sampling season (May 15th – September 14th). Error bars represent the standard deviation.

The analysis conducted for lone bears (Figure 1.2b) suggested that presence of blueberries and raspberries in scats was related to lake proportion in ellipses, which is probably indicative of the importance of lake shores and young cutovers (Cut 0-5). Ants and birds were found mainly in the feces of bears whose ellipses contained older cuts (Cut 6-20) and dense 'Closed roads', while feces of bears that visited 'Swamp' were more likely to include grasses and willows. The main food sources of females with yearling cubs was also correlated to the presence of older cuts (Cut 6-20) and 'Closed roads' in ellipses (Figure 1.2c). Females with yearling cubs and lone bears focused on blueberry and ants, respectively, when moving through the same habitat types. Our analyses also revealed the importance of roads for females with yearlings. Indeed, secondary road density in ellipses was associated with consumption of poplar and grasses (Figure 1.2c), important food sources during the spring period. Finally, we found four habitat types that can explain feces content for females with cubs-of-the-year (Figure 1.2d): 'Cut 0-5' was correlated to sarsaparilla while 'Cuts 6-20' and open unregenerated stands were correlated with bunchberry, wasp, beaver, creeping snowberry and ant (Figure 1.2d). Hare, found to be a food source favored by females with cubs (Figure 1.2a) was associated with high river density.

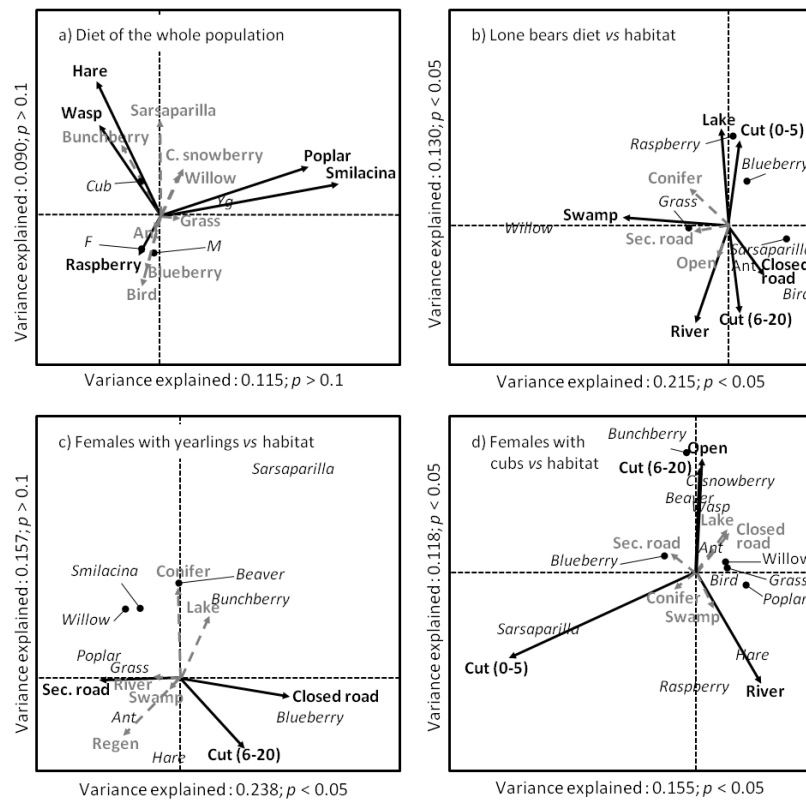


Figure 3.2 Graphical representations of Constrained Correspondence Analysis (CCA). Black arrows represent significant ($p < 0.05$) food item variables correlated with individual characteristics (in italics, panel *a*; *cub* refers to females with cubs, *Yg* to females with yearlings, *M* and *F* to males and females, respectively), and black arrows represent habitat variables correlated with the different food items (in italics, panel *b, c d*). Dashed grey arrows refer to variables that were not significantly correlated. In panel *a* ($n = 71$ sites of 20 different bears), body condition index and age are not shown to lighten the graphic and ease its interpretation as they were not significantly correlated with specific food items. Other panels represent relationships between habitat types and food items (in italics) by group of individuals sharing similar diets, as shown in panel *a*. Panel *b* for lone bears ($n = 28$ sites of 6 different bears), *c* for females with yearlings ($n = 17$ sites of 6 different bears) and *d* for females with cubs-of-the-year ($n = 26$ sites of 6 different bears).

1.6 DISCUSSION

We linked GPS technology and scat analyses to relate feces to individual traits and to describe fine-scale habitat use patterns during foraging bouts by a free-ranging, cryptic mammal. We followed black bears throughout their active season and linked individual characteristics (i.e., sex, age, reproductive status, and body condition) to diet. Moreover, we related groups of individuals sharing similar diets to habitat use patterns during expected foraging bouts. This method represents an interesting approach to study animal diet in the wild as it foregoes the need to characterize ingested food items through direct observation (Litvaitis, 2000). Indeed, such characterisation can be a laborious task for cryptic species such as black bears and is often associated with numerous potential biases, notably the influence of the observer on animal foraging behavior and the difficulty of seeing and identifying all ingested food items (Rogers and Wilker, 1990; Bellemain *et al.*, 2005).

1.6.1 Diet at the population level

Traditionally, fecal analyses were used to determine the average diet composition of a population without assigning feces to a unique individual, except in studies using DNA analyses on epithelial cells (e.g. Kohn and Wayne, 1997; Panasci *et al.*, 2011) and recent studies using GPS locations (e.g. Raine and Kansas, 1990; Tambling *et al.*, 2012; Elfström *et al.*, 2014). To make our results comparable to previous studies we performed our analyses at both the population and individual/group levels.

At the population level, seasonal diet estimates were similar to observations made in the boreal forest by other research teams (e.g. Raine and Kansas, 1990; Mosnier *et al.*, 2008), especially for plants and insects. However, the diversity and importance of mammal prey species we documented seemed relatively uncommon

for black bears. For example, we found beaver remains in feces during spring and fall (2.7% and 6.8% of the dry matter biomass found in feces, respectively), although beaver has seldom been identified as a primary prey item in terms of both the availability and ingestion of prey items (but see Smith *et al.*, (1994) for an isolated bear population on an island in Lake Superior). Similarly, snowshoe hare, particularly abundant in our study area during the survey, was a common food item in bear diet, especially in spring and summer (8.1% and 7.7% of the dry matter biomass found in feces, respectively). This could be explained by the high availability of leverets during these periods (Keith *et al.*, 1966). The importance of hare also exceeded what has typically been observed in North American black bear diets (e.g. Bellemain *et al.*, 2005; Mosnier *et al.*, 2008). In contrast, moose and caribou calves were almost absent from our samples even though these ungulate prey are common in the study area. Moose calf hairs were only found in one cub scat and we cannot ascertain whether the calf was preyed on or scavanged. The diet of cubs, which includes more digestible food items than the diet of adults, could be an artifact of the onset of weaning after the period of leaves palatability (Rogers, 1987; Baldwin and Bender, 2009a).

1.6.2 Individual variation in diet

We found variation in diet composition between individuals and these differences were related to reproductive status, but not to age or body condition, as shown by the CCA. The abundance of the main food sources (i.e., ants, blueberry, grass, and willow) in scats did not differ between bears. Some food items were nonetheless found in higher abundance in feces of bears of same sex and reproductive status. For example, hare and vespidae were consumed more frequently by females with cubs-of-the-year, whereas young poplar leaves and smilacina berries of the previous year were more often observed in feces of females accompanied by yearlings. We believe that such contrasted patterns could be related to different

habitat use and physiological requirements, although we did not measure individual energetic balance. Indeed, lactating females have high energetic demands related to cub nursing, especially in proteins (Farley and Robbins, 1995). Small mammal prey species could therefore be of great importance, especially prey living in closed and dense forest stands such as hares (Ferron and Ouellet, 1992). Incidentally, these habitats are also selected by females with cubs in our study area, probably for protection against predators and infanticidal males (LeCount, 1987).

1.6.3 Linking fecal content to habitat use

As some groups of individuals seemed to share similar and distinct diets, we looked further to see if these patterns were translated to relationships between ingested food items and habitats used during foraging bouts. Bear foraging activity was probably not limited to the habitats visited between successive locations, and bears were not eating only during the time interval considered for a foraging bout (10 to 16 hours). Nonetheless, it remains highly likely that the majority of food items found in feces originated from those habitats and that the Brownian bridge ellipses encompassed most of the habitats that were really used by bears, regardless of the inherent inclusion of unused habitats. This is supported by multiple significant relationships that we highlighted between food sources and particular habitat types using a limited number of replicates and a relatively short time interval (10 to 16 h).

Our results suggest that the link between fecal contents and habitat use varied between groups, with consistent behavioral differences between sex and reproductive status. While lone bears of both sexes used closed roads and old cuts (6-20 years old) to feed on ants and birds, females with yearlings and females with cubs selected similar habitat types and focused their foraging activity on blueberry and on bunchberry, beaver, and creeping snowberry, respectively. This is a possible example of differential use of similar habitat types. Although difficult to ascertain and strongly

dependant on sample size, habitat use delineation, and food availability (not measured in this study), such patterns could result from intraspecific competition for food (Rogers, 1987), discrepancy in nutritional needs (Baldwin and Bender, 2009b), or displacement of females with young by lone bears to prevent aggression and cannibalism on offspring (LeCount, 1987). Temporal segregation could also explain such differences. Indeed, blueberries, an abundant fall food source, were consumed by females with yearlings in these habitats. Lone bears, on the other hand, fed on ants, which is mostly a summer resource (Figure 1.1). Although both groups foraged in these habitat types, it seems that they did not use them during the same season and sought different food sources.

Analyses of habitat use and diet content for females with cubs-of-the-year showed lower explained variation than for other groups (Figure 1.2b, c, d), a counterintuitive result, especially for a group that undergoes strong selective pressure (Elowe and Dodge, 1989; Farley and Robbins, 1995). This could highlight the inconsistencies in foraging behavior patterns within this group of females. Although they share similar behavioral constraints (e.g., cubs protection and nursing; LeCount, 1987; Farley and Robbins, 1995; Brown and Kotler, 2004; Creel and Christianson, 2008; Steyaert *et al.*, 2013), the availability of habitat types within their seasonal home range may vary, increase the intra-group variance and mask common strategies between females.

1.6.4 Methodological advantages and cautionary comments

We used a traditional approach by analyzing scat contents and went a step further by linking diet composition to timing of feeding and fine-scale habitat use patterns obtained from GPS/Argos telemetry. Nonetheless, decreasing location intervals and use of inertial navigation systems coupled with GPS (Tomkiewicz *et al.*, 2010) could fill the remaining gap between fixes and yield a continuous path for a

better habitat use delineation. We chose the interval that best explained the relationship between feces content and habitat used, in accordance with literature on black and brown bears. However, feeding captive black bears with similar diet than their wild counterparts (Elfström *et al.*, 2013) could enhance the reliability of our data by identifying specific and more precise time intervals (although captivity could also influence transit time). Moreover, increasing sample size would be a critical feature, both in terms of individuals considered and of feces collected by individual, especially if the objective is to study inter-individual variation in foraging strategies.

We recognize that other techniques (e.g., isotopic ratios, GPS collars with video camera) could partially overcome these limitations, but note that considerable uncertainty still surrounds these methods. Scat DNA analyses are alternate ways to relate feces to a specific animal and assess diet diversity. The former implies a recovery of the feces shortly after excretion to prevent DNA damage of intestine epithelial cells found on the surface of feces (Ramòn-Laca *et al.*, 2014) and yields little information on individual characteristics besides sex. The latter (diet analysis based on DNA metabarcoding) is a reliable but expensive way to detect all ingested food items, provided that appropriate DNA markers are used. The performance of these markers to assess the relative importance of each item in biomass ingested is however still debated, especially for diverse diets (Deagle *et al.*, 2013).

1.7 CONCLUSION AND MANAGEMENT IMPLICATION

We were able to identify black bear behaviors that were almost impossible to otherwise uncover for this cryptic species, such as differential use of similar habitat by distinct groups of bears and concentration of foraging activities in group-specific habitats. Being able to document different foraging strategies within a population could have strong implications for management. For example, knowing what a critical segment of an endangered population eats and, more importantly, where it

feeds, could enhance recovery actions and identify habitats that require specific conservation measures. Some individuals might not concentrate their activity in habitat recognized to provide abundant food sources (Brodeur *et al.*, 2008; Mosnier *et al.*, 2008). It could then be important to identify limiting factors that foster this behavior (e.g., predator avoidance, anthropogenic disturbances) to limit their impact and allow individuals to use optimal habitats for foraging. In contrast, identifying individuals exhibiting problematic behaviors (e.g., habituated bear feeding on anthropogenic food near human facilities) could help focus control actions and support in understanding individual characteristics that may promote detrimental or potentially dangerous behaviors.

1.8 ACKNOWLEDGEMENTS

We thank S. Gravel, D. Grenier, C. Harvey and G. Lupien for help in bear captures, as well as K. Bédard, A. Bérubé-Deschênes, N. Bradette, C. Chicoine, J. Fillion, M. Leclerc, S. Lemieux, J.-P. Marcoux, M. Serra-David and F. Taillefer for their assistance in the field or in the lab. We also thank A. Caron for statistical advice, as well as P. Fast, D. Beauchesne, C. Tambling and an anonymous reviewer for useful comments on earlier versions of the manuscript.

1.9 SUPPORTING INFORMATION

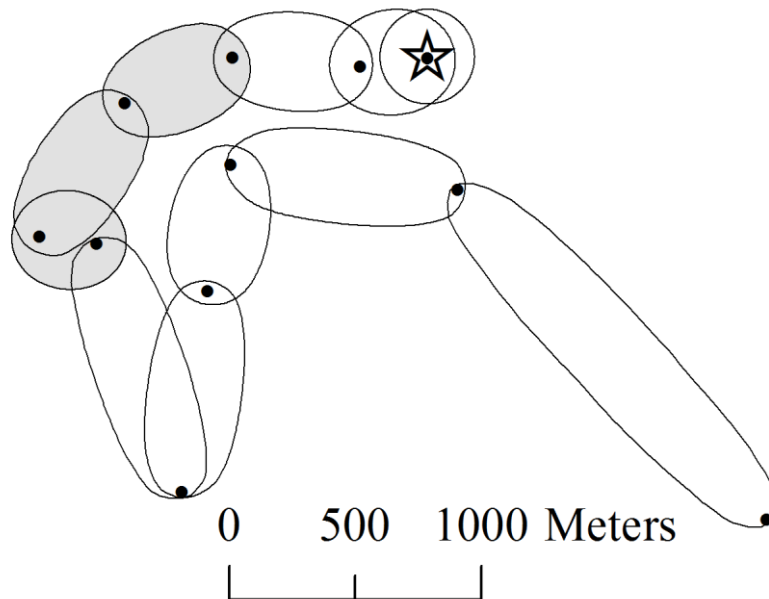


Figure 4.3 Schematic representation of a 24-hr displacement of a black bear before the feces excretion point. The 75% ellipses generated using Brownian bridges between each pair of consecutive GPS locations (registered at a 2h interval) represent the area potentially visited by the individual, allowing for nonlinear paths between locations. The shaded ellipses represent the 6-12h before excretion time interval considered in subsequent analyses. Excretion point is represented here by a star.

Table 3.3 Proportion of variance explained by the two first components of the CCA.

This table refers to the comparison of matrices of visited habitat with the related feces' food items. Best time interval (in hours) is represented in bold characters.

Time interval	Total variation explained
0 to 4	0.190
0 to 6	0.185
2 to 6	0.185
2 to 8	0.185
4 to 8	0.183
4 to 10	0.187
6 to 10	0.193
6 to 12	0.194
8 to 12	0.199
8 to 14	0.219
10 to 14	0.235
10 to 16	0.255
12 to 16	0.251
12 to 18	0.243
14 to 18	0.233
14 to 20	0.223
16 to 20	0.216
16 to 22	0.209
18 to 22	0.205

CHAPITRE 2
IGNORER LA VARIABILITÉ INTERINDIVIDUELLE EN SÉLECTION
D’HABITAT PEUT MENER À DES RÉSULTATS ERRONÉS OU
INCOMPLETS

NOT ACCOUNTING FOR INTER-INDIVIDUAL VARIABILITY CAN LEAD
TO UNINFORMATIVE RESULTS IN HABITAT SELECTION STUDIES

2.1 RÉSUMÉ

Les études de sélection d’habitat menées à l’échelle de la population cherchent généralement à décrire les patrons généraux qui peuvent permettre d’améliorer notre compréhension des principaux facteurs limitant dans les relations faune – habitat. La variabilité interindividuelle est le plus souvent considérée afin de contrôler son effet de même que pour éviter la pseudoréplication, en utilisant des modèles mixtes comportant un effet aléatoire. Nous montrons ici les possibles erreurs d’interprétation des études sur la sélection d’habitat pouvant être causées par cette approche en utilisant le suivi de 21 ours noirs. Nous avons utilisé des modèles mixtes Bayésiens et comparé les résultats obtenus lorsque seule l’ordonnée à l’origine était aléatoire (échelle populationnelle) avec ceux produits lorsque les coefficients individuels pour chacune des variables était permis (échelle individuelle). Nous avons par la suite relié cette variabilité entre les réponses individuelles aux caractéristiques physiques des ours (i.e. âge, sexe, statut reproducteur et condition physique) à l’aide d’une analyse multivariée. La prémisse de comportement similaire entre les individus, assumée par les analyses à l’échelle populationnelle, n’a été vérifiée que pour 40% des variables.

En effet, nous avons trouvé des coefficients de sélection individuels significatifs et opposés au sein des ours suivis. Pour certaines variables d'habitat, ces coefficients individuels contrastés s'annulaient lorsque l'effet individuel était omis, et faisaient en sorte qu'aucun effet n'était visible à l'échelle populationnelle. Pour d'autres variables, la sélection d'habitat particulière de certains individus était cachée par la sélection dominante de la majorité des ours (p. ex. : les ours plus âgés et présentant une bonne condition physique) qui imposaient leur réponse (p. ex. : sélection des jeunes coupes forestières) au sein du modèle populationnel. Ces résultats soulignent l'importance de considérer cette variabilité interindividuelle potentielle afin d'éviter l'obtention de résultats incomplets, voire erronés. De plus, relier ces différences comportementales individuelles aux caractéristiques individuelles (âge, statut reproducteur, condition physique, poids) peut permettre d'améliorer nos connaissances sur l'écologie de l'espèce étudiée et identifier les possibles raisons qui sous-tendent ces différences.

Ce deuxième chapitre, réalisé avec Martin-Hugues St-Laurent, a été soumis en octobre 2015 et est présentement en processus de révision à la revue scientifique *Oecologia*. J'ai développé l'idée originale, effectué les analyses statistiques et rédigé l'article. Le professeur Martin-Hugues St-Laurent a contribué au financement du projet, au développement des hypothèses de même qu'à la rédaction de l'article.

2.2 ABSTRACT

Habitat selection studies conducted at the population scale commonly aim to describe general patterns that could improve our understanding of the limiting factors in habitat – species relationships. Researchers often consider inter-individual variation in selection patterns to control for its effects and to avoid pseudoreplication, by using mixed-effect models that include individuals as random effects. Here we highlight common pitfalls and possible misinterpretations of this strategy by using habitat selection monitoring of 21 black bears *Ursus americanus*. We used Bayesian mixed-effect models including habitat variables (forest stands and anthropogenic disturbances) and compared results from a population model that includes random intercept only (i.e., population level) and a model that includes individual deviation to the mean for each independent variable (i.e., individual level). We then related among-individual variance to individual characteristics (i.e., age, sex, reproductive status, body condition) in a multivariate analysis. The assumption of comparable behavior among individuals was verified only in 40 % of the cases in our seasonal best models. Indeed, we found strong and opposite responses to several habitat variables among sampled bears and individual coefficients were linked to reproductive status, body condition and age. For some covariates, contrasted responses cancelled each other out at the population level. In other cases, inter-individual variability was concealed by the composition of our sample, with the majority of the bears (e.g., old individuals and bears in good physical condition) driving the population response (e.g., selection of young forest cuts). Our results stress the need to consider such inter-individual variability to avoid misinterpretation and uninformative results. Linking inter-individual variability in habitat selection to intrinsic characteristics is a promising avenue to improve our understanding of habitat – wildlife relationships.

2.3 INTRODUCTION

The study of animal behavior, both at the species and population levels, is a central concept in ecology, most especially for the study of relationships between wildlife and habitat (Rosenzweig, 1981, 1991). Indeed, a basic knowledge of their environment provides advantages to animals and allows them to adjust their use of different habitat types, based on intrinsic habitat characteristics (i.e., biotic and abiotic features), to efficiently meet their biological requirements (e.g., food acquisition, shelter and reproduction) (Jaenike and Holt, 1991; Orians and Wittenberger, 1991). This close relationship between wildlife and habitat explains why habitat selection is commonly used by conservationists to plan land management and achieve species' recovery (Morris, 2003b; Klar *et al.*, 2008).

Researchers commonly aim to describe general patterns that could improve our understanding of the most important limiting factors, while accounting for inter-individual variation only to control its effect (e.g., Łomnicki, 1999; DeCesare *et al.*, 2012; Courbin *et al.*, 2013). To achieve this, sampled animals are frequently selected to belong to the same sex or age classes, thus limiting the scope of the study to a particular segment of the population. Furthermore, this decision does not remove other potential among-individual variation related to uncontrolled characteristics (Hebblewhite and Merrill, 2008; Duchesne *et al.*, 2010). Ignoring such among-individual variation in statistical analyses may yield uninformative results or conclusions that are only relevant to a segment of the population (Gillies *et al.*, 2006). This segment often represents either the majority of individuals in the sample or individuals expressing a clear and strong response to the variable. This raises questions on the frequency of such issues in behavior modelling studies at the population level. Although complex to answer, we believe that this issue could be quite common when studying species that exhibit complex and plastic behaviors,

especially if the sample is composed of animals of different sex, age, dominance rank, and reproductive status, or other important intrinsic characteristics.

As argued by Gillies *et al.* (2006) and Dingemense and Dochtermann (2013), mixed-effect models are powerful tools to explore among- and within-individual variance components. In habitat selection analyses, mixed-effect models have essentially been used to control for pseudoreplication associated with the use of several telemetry locations per individual. However, this approach relaxes the need to sample individuals that share similar characteristics (e.g., sex, age class), as long as the sample size is large enough to address the biological question of interest. Indeed, these models can incorporate varying responses to a given variable for both the slope and the intercept. Several other methodological developments have recently been proposed to integrate individual variation into habitat selection analyses (e.g., Duchesne *et al.* 2010; Fieberg *et al.* 2010; Northrup *et al.* 2015; Prokopenko *et al.* 2017). Such methodological advances provide an interesting opportunity to link individual variability in habitat selection patterns to an individual's intrinsic characteristics (e.g., fitness surrogates, age and sex). It could allow us to identify groups of individuals that behave similarly and, ultimately, explain why such variability occurs. Besides acknowledging and accounting for such variability, mixed-effect models contribute to the improvement of our understanding of population ecology. Although the amount of data needed is greater, we believe that such use of mixed-effect models outweighs the risk of missing (or misinterpreting) contrasting behaviors at the individual level.

Those concerns apply most especially to omnivorous and generalist species. Their ability to use a wide range of food sources and habitats allows them to exhibit efficient behavioural plasticity when faced with variable resource availability and landscape configurations. Ignoring individual variability for such species could increase the risk of misleading or incomplete results if opposite or largely different behaviours are expected. We used black bear *Ursus americanus* to study inter-

individual variability as it is affected by different limiting factors depending on individual status (Elowe and Dodge, 1989) and is able to cope with diverse habitats and food sources (Mitchell and Powell, 2003; Bastille-Rousseau *et al.*, 2011; Latham *et al.*, 2011).

Previous attempts to describe black bear habitat selection yielded poor predictive results (Mosnier *et al.*, 2008) or underlined variable responses among bears (Bastille-Rousseau *et al.*, 2011; Latham *et al.*, 2011). We therefore believe that a successful description of habitat selection at the population level requires the explicit incorporation of individual variation related to intrinsic characteristics (e.g. age, body condition and reproductive status, among others). We used a home-range scale (3rd order; Johnson, 1980) monitoring and Bayesian mixed-effect models to describe habitat selection patterns, toward forest stands and anthropogenic disturbances, at the population level (i.e., individual intercepts but one slope for the population for each habitat variable). We then compared these models with those that include among-individual variance (i.e., individual estimates for each independent variable and intercept) and related these responses to a set of intrinsic characteristics.

We hypothesized that averaging over individual differences may hide important effects that strongly vary among individuals because of their age, body condition and reproductive status. We predicted that strong effects might be found for some individuals even if the population-level inference indicates little effect, as some individual characteristics could help distinguish strong opposite responses between bears. For example, we predicted that refuge habitats (e.g., mature forest) are selected for by females with cubs-of-the-year as they tend to be risk-averse while dominant males or individuals with poor body condition were expected to avoid such closed-canopy land-cover classes (Rogers, 1987). We predicted that refuges are not as important for males because they are less susceptible to predation and therefore less vulnerable in more open environments. Furthermore, lone females use more intensively open habitats than those accompanied with cubs to take advantage of the

abundant and energetic food sources such as berries that they offer and that are so important for the accumulation of fat reserves during their short active season (Eagle and Pelton, 1983), even if these items are sometime concentrated in risky environment (Young and Beecham, 1986).

2.4 METHODS

2.4.1 Study area

The study area was located north of Saguenay, Québec, Canada, and covered approximately 6 300 km² centered on Portneuf Lake (48°42'– 49°17'N, 70°03'– 70°42'W). Forests are transitional between the spruce *Picea* spp. – moss domain and the balsam fir *Abies balsamea* – white birch *Betula papyrifera* domain, and ~35 % of the forested area was harvested during the last decades following intense commercial logging. A dense coverage of deciduous trees regenerated with abundant willow *Salix* spp. and trembling aspen *Populus tremuloides*. We found a diversity of shrub species that produce berries; the most common were blueberry *Vaccinium angustifolium*; *V. myrtilloides*, serviceberry *Amelanchier* spp., bunchberry *Cornus canadensis*, skunk currant *Ribes glandulosum*, raspberry *Rubus ideaus*, wild and bristly sarsaparilla *Aralia nudicaulis* and *hispida* and chokecherry *Prunus virginiana*. In our study area, animal prey available to black bear were mainly beaver *Castor canadensis*, moose *Alces americanus* and caribou *Rangifer tarandus caribou* calves, snowshoe hare *Lepus americanus*, ruffed and spruce grouse *Bonasa umbellus*; *Falciennis canadensis* and Canada goose *Branta canadensis*. Anthropogenic infrastructure is ubiquitous with a cabin density reaching 0.32 cabins/km² and a forest road density of 1.8 km/km². The mean annual temperature ranges between -2.5 and 0°C and annual precipitation fluctuates between 1000 and 1300 mm, of which 30 to 35 % falls as snow. The elevation ranges between 300 and 800 m with low rolling hills. In this

study area, bear densities were estimated to range between 1.5 and 4.3 bears/10 km² using DNA-mark-recapture based on hair-snagging (Chicoine, 2014).

2.4.2 Telemetry survey

Bears were captured in June and July 2011 and 2012 using a padded foot snare or a culvert trap, then immobilized with a Telazol-Ketamine-Xylazine (5:4:1) mix; only adults (females > 54 kg and males > 68 kg) were equipped with GPS/Argos collars (TGW-4583H-2, Telonics, AZ, USA). All manipulations were approved by the Animal Welfare Committees of the Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec and of the Université du Québec à Rimouski (certificate #2011-30). Information and samples such as weight, length, a premolar tooth (for age determination) and presence of young (visible cub, lactating cues or information collected during den visits in winter 2012) were collected to build an individual set of intrinsic characteristics. The 24 collars were programmed to record GPS locations at a 2-hrs fix-rate interval.

2.4.3 Statistical analyses

We used 1: 20,000 numerical forest maps updated in 2010 from the Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec, which provide information such as stand age, composition, height and density. Minimum resolution was 4 ha for forested area and 2 ha for non-forested areas (e.g., water bodies). We converted the vector maps into a raster of 10 x 10-m grain using ArcGIS 10.2.2. We classified land-cover types based on forest stand age and composition, and obtained the following categories: Lake, Swamp, Conifer, Cut (0-5 years old), Cut (6-20 years old), Regeneration (21-50 years old), Open, Mixed forest (51-120 years old), Mature forest

(51-80 years old), Old growth forest (81-120 years old) (see Table 2.1 for a complete description).

We assessed habitat selection (Manly et al. 2002; Boyce et al. 2002) by contrasting land cover types at bear GPS locations (use; coded 1) and the same number of random points (availability; coded 0) distributed in each seasonal individual home range (3rd order habitat selection; Johnson, 1980). Individual home ranges were delineated using 100 % MCPs (Mohr, 1947) for three seasons (spring: den emergence to June 14th, summer: June 15th to July 31st, fall: August 1st to den entrance) differentiated by shifts in diet and in plant phenology (Lesmerises et al. 2015). Comparisons were made using binomial generalized linear mixed models. The reference habitat type was “Regeneration”, a largely represented land-cover type used proportionally to its availability by most of our collared bears. We preferred to use a Bayesian analytical framework, suggested by Hadfield *et al.* (2010), available in the package `{MCMCglmm}` (Hadfield, 2010) in R 2.15.3 (R Development Core Team 2013), as our goal was to extract conditional responses (*sensu* Gillies *et al.*, 2006). Moreover, our choice of method was driven by the fact that frequentist approaches fail to correctly estimate error around individual estimates (commonly called best linear unbiased predictors, BLUPs; Hadfield *et al.*, 2010). Bayesian GLMM allows the inclusion of random effects while yielding credible intervals efficient to handle non-normal error distribution based on Monte Carlo Markov Chain iterations. We specified prior for fixed effects to be normally distributed and diffuse with mean = 0 and a large variance (108). As recommended by Hadfield (2010) for binary-response GLMMs, the residual variance was fixed at 1. We used an inverse-Wishart distributed prior for random effects and set variance = 1 at the limit with low belief parameter (ν) = 0.002. The low ν value was used to allow the prior to be mainly uninformative. Models were run for 200,000 iterations with a burn-in discarding of 30,000 and a thinning interval of 50 to keep autocorrelation between thinned samples at low level (<0.10), while ensuring large independent effective sample sizes of 1600-

3400 for each term in the models. We visually examined MCMC chain convergence and mixing properties as well as density plots for each model parameter.

Table 4.1 Description of landcover types found under GPS locations (coded as 1, i.e. use) or under random points (coded as 0, i.e. availability).

Landcover types	Description	Value
Cut (0-5)	Young forest cut of 0 to 5 years old	0/1
Cut (6-20)	Forest cut of 6 to 20 years old	0/1
Regeneration	Disturbance (natural or anthropogenic) of 20 to 40 years old	0/1
Open	Open non-regenerated disturbance of more than 20 years old	0/1
Mixed	Mixed deciduous and coniferous stand older than 50 years old	0/1
Mature conifer	Coniferous stand of 50 to 80 years old	0/1
Old conifer	Coniferous stand older than 81 years old	0/1
Swamp	Swamp and alder stand	0/1
Lake	Lakes, ponds and large rivers	0/1
Other	Other sparsely distributed landcover types	0/1

The analysis was divided in two parts, the first one being the population level (equation 1), which aimed at determining if adding random slopes (equation 2) yielded a better model fit than only including a random intercept and determining if the model with random slopes was more parsimonious.

$$y_{ij} = (\beta_0 + ind_{0j}) + x_{ij} + e_{0ij} \quad \text{Eqn. 1}$$

$$y_{ij} = (\beta_0 + ind_{0j}) + (\beta_1 + ind_{1j})x_{ij} + e_{0ij} \quad \text{Eqn. 2}$$

Where β_0 is the intercept for individual j and β_1 is the slope for individual j for the fixed variable x_i .

The second part of the analysis is the individual level, which assessed if the variables that were identified as relevant at the population level had the same value for each individual bear and related individual characteristics to individual responses (i.e., coefficients) in a multivariate analytical framework to identify ecological drivers of variability in behaviour. This two-step analysis was preferred to the approach advocated in Dingemanse and Dochtermann (2013), where intra- and inter-individual variation was assessed directly in the model and related to other variables (e.g., sex, age). We did so as our limited sample size prevents us from using interaction terms between each habitat and all intrinsic characteristics. Indeed, for each habitat (see Table 2.1), five intrinsic characteristics needed to be included as interactions, meaning, for our habitat selection model, the addition of 45 parameters. Then, we decided to extract conditional (i.e., individual) coefficient estimates and to link them to the intrinsic characteristics in a subsequent analysis (see Benson *et al.*, 2015 for a similar analytical approach).

We built two seasonal candidate models to account for the changing behaviours and nutritional needs during the bears' active period (Table 2.2). Both candidate models included all land-cover types, except regeneration stands (used as the reference category in our habitat selection analysis, since it was used proportionally to its availability, as stated above, according to a priori descriptive statistics). In

addition to land-cover types, the first model included a random intercept, while the second model generated individual slopes for each land-cover type while still calculating a random intercept. These two models were compared using deviance information criterion (DIC) (Table 2.2), an information-theoretic model comparison criterion similar to AIC but designed for Bayesian regressions (Spiegelhalter et al. 2002, Hooten and Hobbs 2014). We evaluated the fit of the models using a k-fold cross-validation based on 50 iterations, using a training set containing 75% of the original dataset, the remaining being used to assess model performance in discriminating presence and availability (Boyce *et al.*, 2002). Koper and Manseau (2009) recommended removing a proportion of individuals instead of a proportion of the data from all individuals to build the training dataset and to obtain marginal (population-level) prediction (as commonly used based on Boyce et al. 2002). However, we preferred to remove a portion of the dataset for each individual to build the training dataset, as random slopes are determined on an individual basis and because model performance with random slopes cannot be assessed if individual in the testing dataset are not all present in the training dataset. We acknowledge that this is a non-negligible difference between the two validation procedures and that the latter approach yields inflated measures of fit through conditional prediction. However, we only used this validation to compare the relative performance of our models when considering or not random slopes.

We linked differences in behavioral responses to environmental variables (i.e., extracted predictors for each individual bear) to intrinsic variables, i.e., age, weight (a proxy of dominance rank; Rogers, 1987), reproductive status (female with a cub, with a yearling, or lone female, male) and body condition index (BCI; based on weight and total length, see Cattet *et al.*, 2002). We did so using a redundancy analysis (RDA, package *vegan*; Oksanen *et al.*, 2013) to compare the matrix of individual environmental coefficients to the matrix of intrinsic variables.

Table 5.2 Comparison of the mean adjustment (\pm SD) of the model when considering random intercept only or random intercept and random slopes, based on 50 iterations of k-fold cross validations and differences in deviance information criterion (Δ DI C).

Model	Spring			Summer			Fall		
	K-fold cross validation		Δ DI C	K-fold cross validation		Δ DI C	K-fold cross validation		Δ DI C
	Mean	SD		Mean	SD		Mean	SD	
With random intercept only	0.92	0.04	865	0.75	0.1	843	0.92	0.05	1659
With random intercept and random slopes	0.96	0.02	0	0.96	0.03	0	0.99	0.01	0

We standardized all variables (z-score) because of differences in orders of magnitude between them. We ensured that no multicollinearity occurred among explanatory variables (variance inflation factor < 3 ; Graham, 2003) as well as collinearity ($r < 0.6$) between dependant variables. The weight variable was removed because of collinearity with age and sex. We finally conducted an ANOVA on the RDA axes, followed by a permutation test (1000 iterations), to establish vector length, direction and significance of environmental variables.

2.5 RESULTS

2.5.1 Telemetry survey

GPS locations from 18 bears in the spring ($\bar{x} = 542$ fixes ± 65 (SD)), 21 bears in the summer ($\bar{x} = 444 \pm 110$), and 20 bears in the fall ($\bar{x} = 704 \pm 179$) were recorded and used for the analyses.

2.5.2 Population level

Adding random terms increased the fit of the models, as the model that included both random intercepts and slopes yield a lower DIC value and a higher k-fold cross validation r-value than model with random intercept only (ranging from 0.96 to 0.99 depending on the season; Table 2.2). During spring, the coefficients of four variables had their credible interval excluding 0 (Table 2.3). Patches with high Cut (6-20) and Lake were avoided while Mixed and Old conifer were selected (Table 2.3). In summer, all variables having an influence on bear relative probability of occurrence were avoided (i.e. Mature conifer, Swamp and Lake). The pattern was the same in fall, with the exception that another variable had an effect (i.e. Cut (0-5) were selected; Table 2.3).

Table 6.3 Description of most parsimonious population model for each season (spring: May 15th – June 14th, summer: June 15th – July 31st, fall: August 1st – September 14th). Coefficients (β) that have a 95% confidence interval (95% CI) that did not include zero are in bold font.

Variable	Spring			Summer			Fall		
	β	L-95% CI	U-95% CI	β	L-95% CI	U-95% CI	β	L-95% CI	U-95% CI
	Cut (0-5)	-0.72	-1.40	0.04	-0.22	-1.27	0.76	1.19	0.60
Cut (6-20)	-0.37	-0.76	-0.01	0.13	-0.26	0.54	0.09	-0.63	0.81
Open	0.10	-0.93	1.19	0.37	-0.35	1.09	0.29	-0.26	0.78
Mixed	0.67	0.06	1.19	0.41	-0.08	0.94	0.03	-0.71	0.70
Mature conifer	-0.19	-0.86	0.44	-0.83	-1.62	-0.10	-0.66	-1.19	-0.11
Old conifer	0.71	0.38	1.02	-0.04	-0.39	0.28	-0.02	-0.59	0.55
Swamp	-0.36	-0.98	0.16	-0.63	-1.15	-0.20	-0.87	-1.79	-0.01
Lake	-3.04	-3.86	-2.16	-3.50	-4.23	-2.84	-3.14	-3.74	-2.60
Other	0.06	-1.18	1.16	0.68	-0.26	1.60	0.55	-0.48	1.56

2.5.3 Individual level

We extracted individual estimates for each variable for each season and added it to the population estimate, to obtain real individual slopes (Figures 2.1-2.3). We highlighted opposite responses (i.e. selection and avoidance) among sampled individuals for five variables in spring and summer, and for six variables in the fall. Conversely, only one variable (i.e. Lake) was found to trigger the same response (i.e. avoidance) for all the individual bears.

The first axis of the RDA was significant for all seasons as well as the second axis in summer (Figure 2.4). The proportion of the variance explained by the first two axes varied between 45% and 55% depending on seasons. Although direct comparison is not possible with population-level models' fit measures (i.e. k-fold cross validation), the variance explained is very satisfactory (Figure 2.1), considering the small number of variables used in these analyses (Økland, 1999). Selection patterns toward some habitat variables varied among individuals. In spring, females with cubs selected more intensely Old conifer than other bears, while males and bears in better body condition used Cut (6-20) proportionally to their availability. During summer, older individuals and, to a lesser extent, bears in better body condition seemed to use Cut (0-5) more than other individuals, especially lone females. In fall, lone females and males showed opposite responses to Mixed and Swamp land-cover types, as the lone females selected mixed stands while males avoided them and selected wetlands. Older bears and individuals in good physical condition selected more strongly Cut (0-5) than other bears.

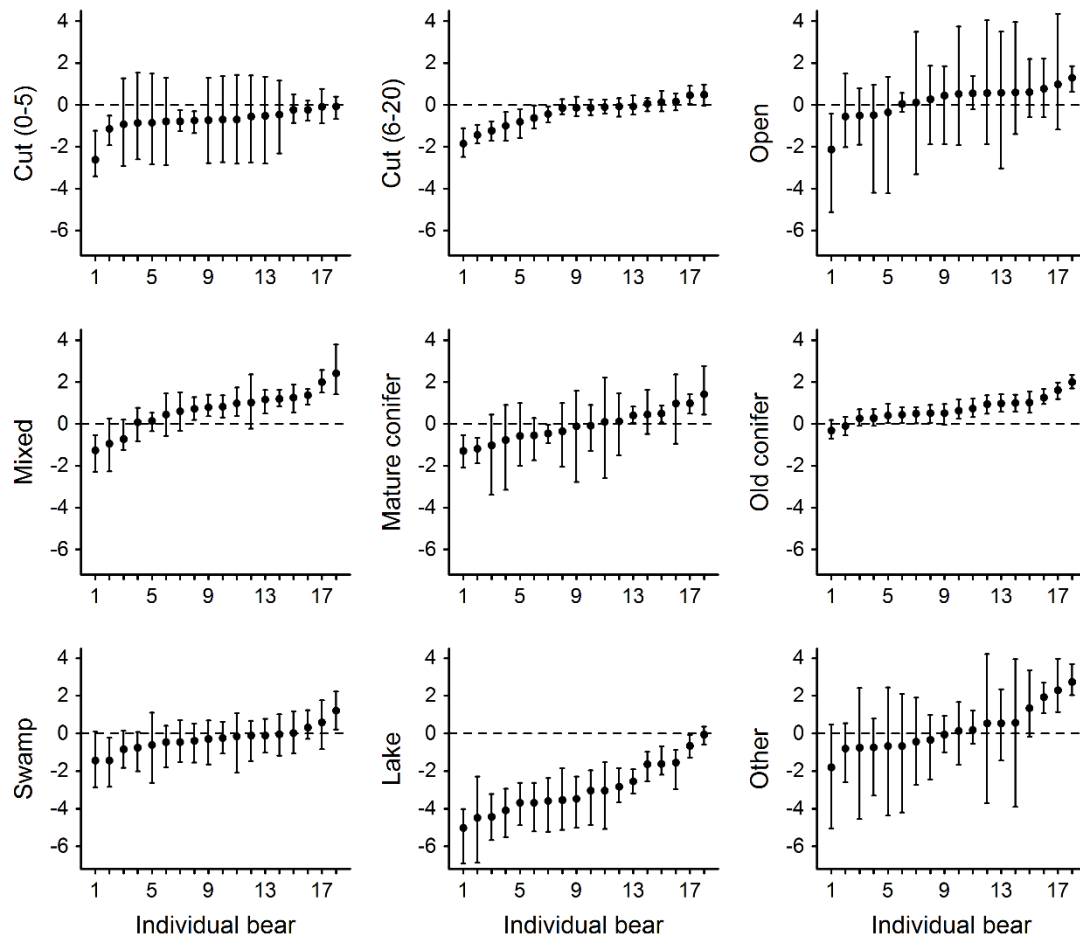


Figure 5.1 Individual posterior mode of slopes and credible interval (95%) for each habitat in spring. Individuals are sorted on the x-axis from the lowest y value to the highest, no matter their ID numbers

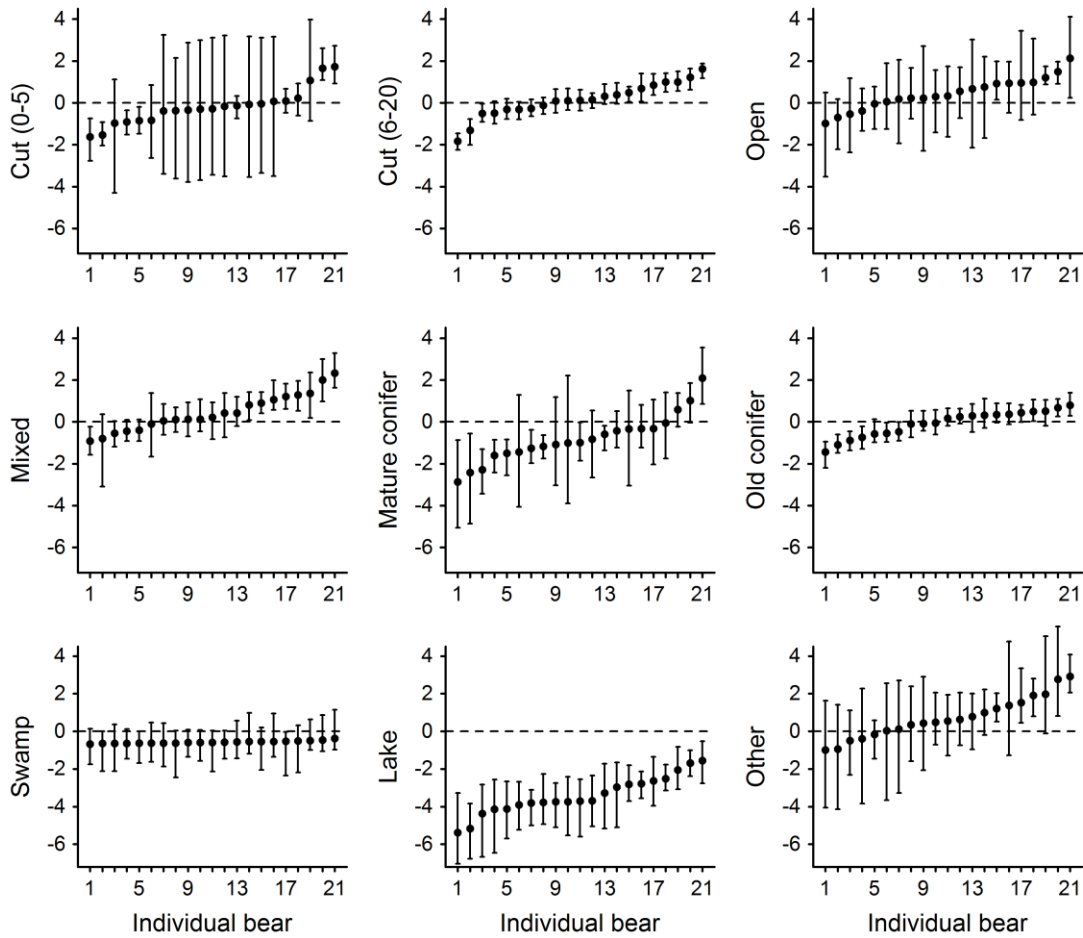


Figure 6.2 Individual posterior mode of slopes and credible interval (95%) for each habitat in summer. Individuals are sorted on the x-axis from the lowest y value to the highest, no matter their ID numbers

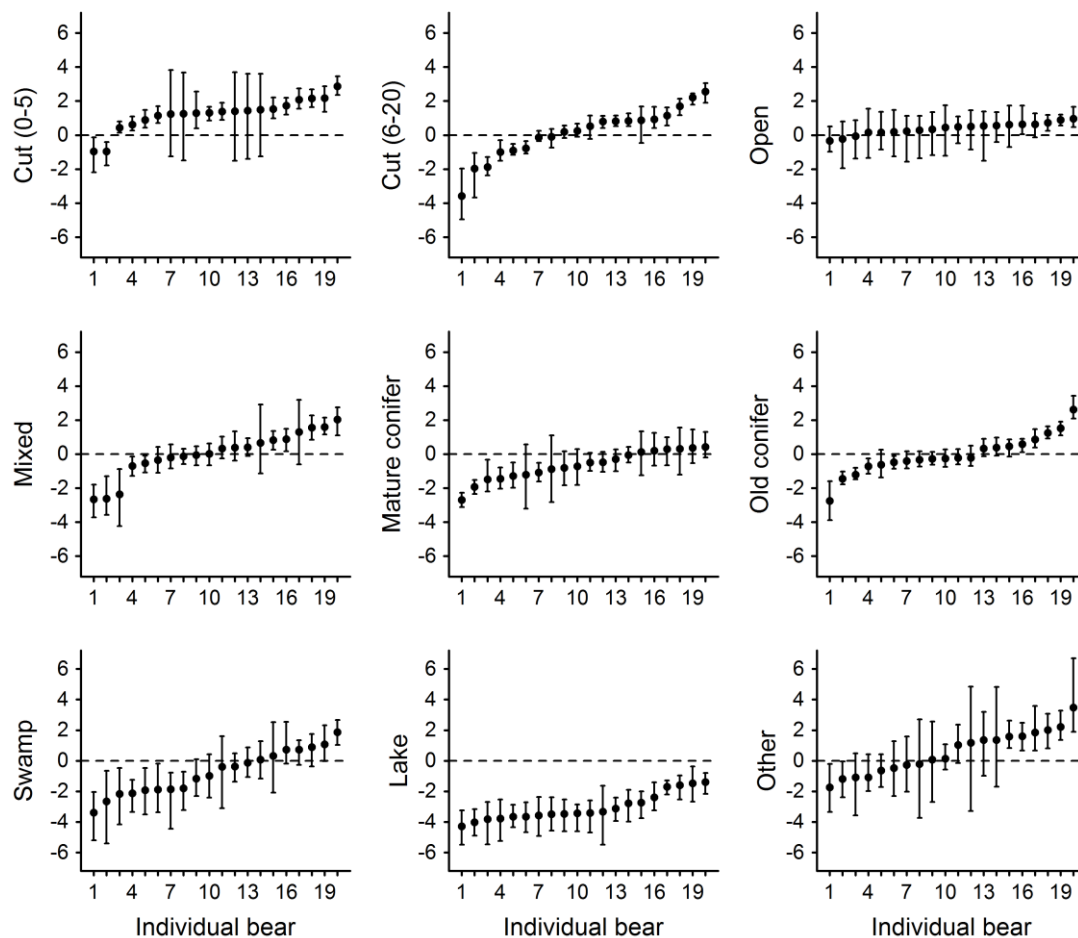


Figure 7.3 Individual posterior mode of slopes and credible interval (95%) for each habitat in fall. Individuals are sorted on the x-axis from the lowest y value to the highest, no matter their ID numbers

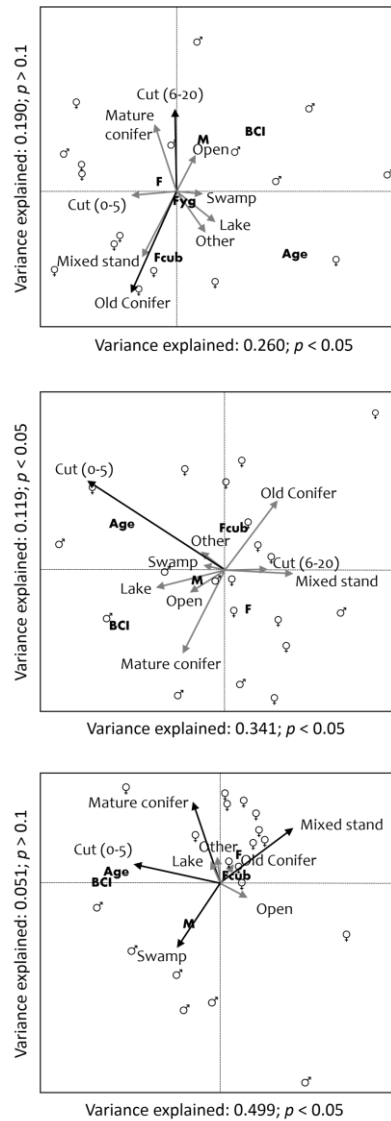


Figure 8.4 Graphical representation of the RDA analyses using individual coefficients obtained from random interaction between individuals and each variable of the season's best models shown in Table 2.3. Each panel represents a season: a) spring (May 15th – June 14th), b) summer (June 15th – July 31st) and c) fall (August 1st – September 14th). Arrows in black are significant ($p < 0.05$) while arrows in grey are not ($p > 0.05$). Individual characteristics include: BCI (body condition index), Age, M (male), F (female without a cub), Fcub (female with a cub-of-the-year) and Fyg (female with a yearling). Gender symbols represent the sex and the relative position of individuals.

2.6 DISCUSSION

2.6.1 Interindividual variability reveals contrasted habitat selection patterns

According to our hypothesis, population-level models performed poorly in explaining bear habitat selection, especially in summer, when using only one response pattern for each independent variable. In contrast, allowing all individual bears to respond contrastingly led to a better fit, as demonstrated by the k-fold cross-validation. Furthermore, when linking individual estimates to sex, reproductive status, age and body condition, high proportion of variance was explained and it leads to a more complete understanding of habitat selection behaviors. Our results support our prediction, as opposite individual effects had been observed even if population-level inferences suggested little effect. For example, Cut (0-5) were used proportionally to their availability at the population level during summer (i.e., the 95% CI of the regression coefficient overlapped zero; Table 2), but when dissecting variability among individuals, we showed that old individuals showed opposite responses than lone females (Figure 2.4b). As these two groups included almost the same number of individuals, their contrasting responses led to an inconclusive effect on habitat selection patterns at the population scale, as they canceled each other out. This phenomenon was not trivial as it can be applied to more than 40% of the non-significant variables of our seasonal models.

Similarly, strong and clear responses observed at the population level could also conceal inherent inter-individual variability. For instance, the explicit selection toward Cut (0-5) in fall at the population level was not as clear when considering individual responses (Figure 2.3) and when related to individual characteristics, we observed that older bears in good physical condition were more prone to select this land cover type (see Figure 2.4). As most bears selected young forest cuts, the population level estimate was significant, but it hindered opposite behaviour, probably from young and individuals in poor physical condition. Conversely, no variability in bear response to lakes was noticed during all

seasons in both analyses, as all bears avoided lakes. We found a similar pattern (no variation between bears) for 5 out of 10 significant variables. Moreover, among the five landcover types for which no behavioral responses could be linked to individual characteristics, one more displayed contrasting pattern among bears (i.e. Mature conifer in summer, Figure 2.2), suggesting that other factors could trigger such variability.

2.6.2 Ecological drivers of behavioural variability in bears

Sex-related behavioral differences, an intuitive and common concern, is usually addressed in habitat selection studies on bears by considering each sex separately (e.g. Mosnier *et al.*, 2008; Leclerc *et al.*, 2015). Nonetheless, other individual characteristics had important influence on black bear habitat selection patterns and could act as ecological drivers, but their effect was not apparent when individuals were all pooled in mixed-effect population models. Even using a small sample size, our study revealed interindividual variability in habitat selection that was related to bear reproductive status, age, sex and body condition, highlighting the contrasted resource requirements and compromises made by bears between food acquisition and refuge from predation (intra- and interspecific, as well as human avoidance; Le Count, 1987; Farley and Robbins, 1995; Lesmerises *et al.*, 2015).

In spring, we showed that females with cubs selected old conifer forests, in contrast to males (Figure 2.4a). Mature stands provide cover and refuge for cubs, known as good climbers, as they can access a large tree to climb and hide in on a shorter distance than in cutblocks (Lesmerises and St-Laurent, unpublished data). Rogers (1987) had already shown that females with cubs avoid areas where encounter risks with males are higher, especially when cubs are less mobile and during the mating season, when males are seeking for sexually receptive females and are then more prone to infanticide (LeCount, 1987). In summer, older individuals in good body condition selected young cutblocks (Cut 0-5) more intensely, a land-cover class in which they find diversified and abundant food sources

(Mosnier *et al.* 2008) such as wood-dwelling ant colonies and berries (Noyce *et al.*, 1997; Lesmerises *et al.*, 2015). A similar pattern was observed during fall for females that were selecting mature conifers and mixed stands, while males were selecting swamps. During fall, a companion study showed that bears can find berries, grasses and willows in swamps (Lesmerises *et al.*, 2015), i.e., important food resources during hyperphagia (i.e. intensive foraging behaviour) to store enough energy reserves before hibernation (Powell *et al.*, 1997). Dominance of males over females could have led to the displacement of females from food-rich habitats to suboptimal – but safer – habitats. This “displacement hypothesis” is also supported by a stronger selection of young cut blocks (Cut 0-5) by older individuals in good body condition. Females must therefore cope with poorer habitats to acquire enough resources to compensate for the energetic demand of lactation during previous summer or of embryo development during the upcoming winter (Farley and Robbins, 1995). Doing so they trade food availability and quality for more safety for their cubs.

2.6.3 Other drivers of interindividual variability in behaviour

In addition to the individual characteristics considered in our analyses, other intrinsic factors such as parental effect or learning (Nielsen *et al.*, 2013), inter-annual behavioral plasticity (Careau *et al.*, 2008; Duckworth, 2010), biotic and abiotic conditions during development (Feil and Fraga, 2012; Sweeney *et al.*, 2013), and social interactions (Bergmüller and Taborsky, 2010), could explain inter-individual variability in habitat selection patterns and ultimately shape behavior; however, these are almost impossible to assess without exhaustive longitudinal surveys. Regardless of the cause, differences in behavioral responses to habitat heterogeneity are interesting, especially when strategies can be related to fitness or to evolutionary processes, and are part of the increasingly studied concept of personality (Dingemanse *et al.*, 2002; Dochtermann and Dingemanse, 2013). Moreover, a better linkage between behavior and conservation is needed to produce theory-based science using the latest available knowledge, leading to reliable and applied outcomes able to sustain species management and recovery (Angeloni *et al.*, 2008). It could

be argued that contrasting behavioral variations between individuals essentially equates to describing the statistical “noise” around population’s or species’ average habitat selection patterns. According to this, studies carried out at the population level, while yielding insightful average individual responses, could be more appropriate at identifying limiting factors and orienting management actions to ensure the survival of most individuals and, ultimately, help the maintenance and recovery of populations. Although such an argument could be verified in some cases, an increasing body of literature underlines that individuals that appear physically similar yet express contrasting behavioral strategies may have different fitness values (e.g., Duckworth and Badyaev, 2007; Smith and Blumstein, 2008, 2010; Bergmüller and Taborsky, 2010; Adriaenssens and Johnsson, 2013). To link such strategies to fitness, individual behavior must be stable and consistent over time (i.e., a behavioral syndrome or personality; Sih *et al.*, 2004, 2012), which influences food acquisition (Johnson and Sih, 2007), social and species interaction (Sih *et al.*, 2012; Wolf and Weissing, 2012) and mating (Smith and Blumstein, 2008; Pruitt and Riechert, 2009). Such assessment of repeatability in behavior has already been achieved by Leclerc *et al.* (2015) for habitat selection in brown bears *Ursus arctos*. Also, Fortin *et al.* (2008) assessed that different strategies observed in a population could be rewarding depending on population density and competition, leading to equilibrium of competing strategies. It suggests that habitat selection patterns described at the population level could yield different results depending on population size. This leads management plan based on such patterns to be strongly dependant of current population size and potentially ineffective following population decline.

2.7 CONCLUSION

Highlighting different habitat selection patterns in an animal population provides many interesting opportunities, as it can orient management strategies and recovery actions by identifying habitat features that are suitable for individuals belonging to a critical, sensitive and less abundant segment of the population. From a conservation point of view,

it will allow researchers to pinpoint key habitats to preserve as well as sink habitats to restore. If preservation of interindividual variability is a concern, this approach will undoubtedly perform better than using a mean population-level response that can hide rare or under-sampled phenotypes. Conversely, control of pest or overabundant species will benefit from highly valuable cues such as the habitat features selected by the most productive individuals.

For black bears, our study has shown that many intrinsic factors such as age, sex, body condition and reproductive status could explain variation in habitat selection, and that we could reveal contrasted patterns even in a small sample of collared animals. Many different factors could explain interindividual differences in behaviour, and more research efforts should be invested in disentangling their respective influence on the evolutionary potential of this fundamental behaviour that links individuals to resources (Leclerc *et al.*, 2015). Consequently, we think that researchers should gather as much information as possible on each sampled animal in order to relate individual response toward various habitat variables to individual characteristics. We believe this is an efficient approach that could lead to a more realistic understanding of interindividual variability in animal behaviour.

2.8 ACKNOWLEDGEMENTS

We thank C. Dussault, S. Gravel, D. Grenier, C. Harvey and G. Lupien for bear captures, as well as A. Bérubé-Deschênes, K. Bédard, N. Bradette, C. Chicoine, J. Fillion, M. Leclerc, J.-P. Marcoux, M. Serra-David and F. Taillefer for their assistance in the field. We also thank A. Caron for statistical advice, and D. Beauchesne, J. Martin, P. Legagneux, P. and M. Fast, K. Malcom, D. Réale, D. Berteaux and A. Dupuch 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 and the Fonds de recherche forestière du Saguenay–Lac-St-Jean (Grant # 2011-FS-141452 to M.-H. St-

Laurent), the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (Discovery Grant #386661-2010 to M.-H. St-Laurent), the Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec, Resolu Forest Products Inc. and the Université du Québec à Rimouski.

2.9 ETHICAL APPROVAL

Black bear captures were conducted by the technicians of the Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec (hereafter MFFP) in June and July 2011 and 2012. All manipulations were approved by the Animal Welfare Committees of the MFFP and of the Université du Québec à Rimouski (certificate #2011-30).

CHAPITRE 3
VARIABILITÉ EN SÉLECTION D’HABITAT : RÉPONSES
FONCTIONNELLES, CARACTÉRISTIQUES INDIVIDUELLES OU
PROXIMITÉ GÉNÉTIQUE?

VARIABILITY IN HABITAT SELECTION: FUNCTIONAL RESPONSES,
INDIVIDUAL CHARACTERISTICS OR GENETIC RELATEDNESS?

3.1 RÉSUMÉ

La sélection d’habitat est un comportement qui est influencé par de complexes interactions entre la configuration du paysage, les besoins de l’espèce et de l’individu, les interactions sociales, l’expérience et l’instinct. Il en résulte qu’une importante variabilité interindividuelle peut être observée à l’intérieur d’une population, même si les conditions environnementales sont relativement uniformes. Identifier les facteurs pouvant influencer cette variabilité permettrait d’améliorer notre compréhension des relations faune – habitat. De plus en plus fréquentes dans les paysages naturels, les structures anthropiques sont connues pour induire des réponses comportementales fortes de la part de la faune, particulièrement chez les espèces de grande dimension et chassées. Des réponses comportementales variées sont plus susceptibles d’apparaître chez des omnivores généralistes, tels que l’ours noir (*Ursus americanus*), qui peuvent survivre grâce à un large éventail de sources alimentaires et dans une grande diversité d’habitats.

Nous avons donc extrait les réponses individuelles aux routes forestières et aux chalets d’une population d’ours noir (*Ursus americanus*) en forêt boréale au Canada. Dans un deuxième temps, nous avons relié cette variabilité interindividuelle à trois sources qui

ont déjà été identifiées séparément dans la littérature scientifique : les réponses fonctionnelles, les caractéristiques individuelles et la transmission génétique ou culturelle. Les analyses, basées sur des modèles généralisés mixtes avec procédure MCMC, nous ont permis de découvrir des patrons comportementaux contrastés quant aux réponses des individus face aux routes et aux chalets. Les trois sources potentielles de variabilité interindividuelle considérées avaient une influence sur ces différences interindividuelles, les réponses fonctionnelles et la proximité génétique ayant les relations les plus significatives avec les différents comportements individuels. Leur importance variait selon les saisons et le type de structure anthropique, soulignant l'importance de considérer plus d'une source de variabilité afin d'avoir un portrait complet et réaliste de la sélection d'habitat chez les populations animales.

Ce troisième chapitre, réalisé avec Martin-Hugues St-Laurent et Glenn Yannic, sera soumis prochainement à la revue *Ecology and Evolution*. J'ai développé l'idée originale, effectué les analyses statistiques et rédigé l'article. Le professeur Martin-Hugues St-Laurent a mis en place le financement du projet, contribué au développement des hypothèses de même que pour la rédaction du manuscrit. Le professeur Glenn Yannic a contribué aux analyses statistiques de même qu'à la rédaction du manuscrit.

3.2 ABSTRACT

Habitat selection depends on a complex set of factors such as landscape configuration, animal needs, social interactions, individual experience and instincts. As a result individuals in a population can differ in their selection patterns even though they share similar environmental conditions. Identifying factors that can influence such variability could improve our understanding of animal – habitat relationships and how such links can vary with habitat characteristics. Anthropogenic features, increasingly present in natural landscapes, are known to generate strong responses from wildlife, especially from large and hunted species. Different behavioural strategies toward these features are more likely to emerge inside a population of a generalist omnivore species, like the black bear (*Ursus americanus*), that can afford to rely on a large diversity of food and habitats. We therefore aimed at extracting individual responses to forest roads and cabins for a black bear population in the boreal forest of Canada. In a second analytical step, we linked this inter-individual variability to three sources already identified in the literature: functional responses, individual characteristics, and cultural or genetic transmission. Using MCMC GLMM, we found contrasting patterns among individuals in the way they cope with roads and cabins. The three considered sources of variability had an influence on inter-individual differences, with functional response and genetic relatedness being the most common. Their importance changed between seasons and anthropogenic features, highlighting the needs to consider many potential sources of variability to draw a complete portrayal of habitat selection behaviour in animal populations.

3.3 INTRODUCTION

Animal habitat selection is commonly quantified by contrasting used and available sites; habitats that are used disproportionately more than they are available being considered as selected (Boyce *et al.*, 2002; Manly, 2002; Morris, 2003a). However, this intuitive procedure may hide certain factors affecting the habitat selection process, leading to incomplete or, in some cases, misleading results. Among these overlooked factors, inter-individual variability, a theme increasingly studied in animal ecology, is known to influence behavioural patterns and is now highlighted in habitat selection studies (Gillies *et al.*, 2006; Duchesne *et al.*, 2010). Many methodological approaches have been proposed to identify individual habitat selection patterns (e.g., Dingemanse and Dochtermann, 2013; Fieberg *et al.*, 2010). The challenge is now to explain this inter-individual variability while considering different non-mutually exclusive factors, such as individual characteristics, as well as genetic and functional responses (e.g. Nielsen *et al.*, 2013).

Individual characteristics (Latham *et al.*, 2011), energetic requirements (Tufto *et al.*, 1996), sexual dimorphism (Ardia and Bildstein, 1997), vulnerability (Fontaine *et al.*, 2006) and experience (Stamps and Swaisgood, 2007) can explain inter-individual variability in habitat selection behaviour. Genetics (instinct), already known as a potential driver of individual variability of behaviour (Dall *et al.*, 2004; Dingemanse *et al.*, 2010; Saetre *et al.*, 2006) has only recently been considered and integrated into habitat selection studies (Shafer *et al.*, 2012; Nielsen *et al.*, 2013). Indeed, it is plausible that genetically related individuals will share similar habitat selection patterns. For example, aggressiveness and boldness could allow an individual to displace subordinate conspecifics from the most suitable habitats (Dingemanse *et al.*, 2004; Smith and Blumstein, 2008). Such behaviours are recognized to be heritable (Dall *et al.*, 2004), but social learning or parent-offspring imprinting could also play an important role in the ‘transmission’ of behaviours and can occur in the early stages of life, while accompanied by parents (Breed and Sanchez, 2010). However, disentangling the respective roles of genetic inheritance, social learning and parent-offspring imprinting on behavioural patterns remains challenging. Functional

responses in habitat selection (Mysterud and Ims, 1998), where the intensity of selection for a given habitat attributes changes with the availability of this attributes or of another habitat feature, are another type of behaviour known to influence the attractiveness of a particular habitat. For example, rich-food habitats can be selected when rarely found in the landscape and avoided when over a certain availability threshold, or selected only when land-cover types providing shelter are locally abundant (Moreau *et al.* 2012; Mabile *et al.*, 2012; Knopff *et al.*, 2014). Functional responses can vary among individuals according to the availability of the different habitats within their home range (Losier *et al.*, 2015). From an inter-individual variability perspective, varying habitat availability between individuals' home range can thus be the source of the different patterns observed among individuals in a population.

Inter-individual variability in behaviour is considered greater for a generalist species that evolves in a spatially and temporally variable environment (Komers, 1997; Bolnick *et al.*, 2003). For the purpose of this study, we used the black bear (*Ursus americanus*) as a biological model, as it is a generalist omnivore found in a wide array of environmental conditions. At the northern fringe of its continuous range, bears are experiencing intense habitat transformations following timber harvesting and increasing human presence in boreal forest (Brodeur *et al.*, 2008; Switalski and Nelson, 2011). In the south, urban encroachment inside formerly natural habitat forces bears to quickly adapt and adjust their behaviour to increased human presence and decreased available habitat (Beckmann and Berger, 2003; Hostetler *et al.*, 2009). Bears forage on animal and plant items as well as human-transformed food (Graber and White, 1983). The species are exposed to hunting pressures in most of their range and some individuals are killed or displaced when considered dangerous for human safety, or when they exhibit habituation or depredation behaviours (Beston, 2011). Bears must then continuously evaluate the potential benefits (e.g. food intake, protection against conspecifics and predators; LeCount, 1987; Berger, 2007) as well as the costs (e.g. higher mortality risk; Beston, 2011) of using or avoiding human infrastructures. Such a compromise could probably be handled differently by individuals depending on their energetic balance, age (i.e., their experience), vulnerability

(e.g., presence of cubs), cultural or genetic inheritance (measuring by the genetic relatedness among individuals), and the availability of different habitat types via functional responses.

Avoidance of human infrastructures is a widespread behaviour for many wildlife species and may concern all individuals within a population (Frid and Dill, 2002; Polfus *et al.*, 2011). Avoidance could be triggered by direct risks, such as hunting and poaching, human use of deterrent measures toward predators, indirect perception of risks, such as noise (Drolet *et al.*, 2016), and non-lethal encounters (Frid and Dill, 2002; Gavin and Komers, 2006; Ordiz *et al.*, 2011). On the other hand, selecting habitats that are close to anthropogenic features could offer a refuge from predation, intraspecific competition, or cannibalism (Berger, 2007; Polis *et al.*, 1984; Shannon *et al.*, 2014). Two competing hypotheses can explain this phenomenon. The refuge hypothesis states that areas adjacent to human infrastructures or supporting direct human activities are avoided by predators or by the larger and more aggressive individuals of a species (e.g. large male bear; LeCount, 1987; Steyaert *et al.*, 2016). Individuals that select these habitats thus benefit from a lower predation risk by larger bears or wolves. Alternatively, the displacement hypothesis suggests that subaltern individuals could be forced by dominant individuals to use risky environments that are close to anthropogenic features (Morris, 1987b, 1989; Morris *et al.*, 2000).

In this study, we first aimed (1) to determine if different responses toward anthropogenic features could be observed in habitat selection patterns of black bears and then (2) to disentangle the influence of (a) functional responses (home-range composition), (b) individual characteristics (age, sex and reproductive status), and (c) cultural or genetic inheritance (assessed by the genetic relatedness among individuals) on habitat selection patterns. We considered cabins, small forest roads (i.e. with no or low traffic levels) and large forest roads (i.e. with medium to high traffic levels) as disturbance features. Based on Lesmerises and St-Laurent (2015b), we hypothesized that behaviour will be variable among individuals and that the three above-mentioned sources of variability will modulate individual responses to anthropogenic features.

We expected to observe functional responses, especially at a higher density of anthropogenic features, i.e. that the attractiveness of these features will decrease as the risk of encounters with humans increases. We predicted that selection at the home range scale toward anthropogenic features will be negatively related to abundance of selected habitats, since competition for high-quality habitat will be tampered by food and refuge abundance. Regarding individual characteristics, we expected that younger bears and females with offspring will have a stronger selection for cabins than lone and older bears would because of the potential presence of human-related food that can fulfill their energetic needs (e.g., fish wastes from sportive fishermen, table wastes, etc.). Cabins could also be considered as a refuge from large bears and predators that can be a risk for this vulnerable segment of the population (Elfström *et al.*, 2014). Alternatively, larger bears and lone females could be more prone to cope with the risk of using habitat surrounding anthropogenic features than adult males to access potential benefits. We expected to find similar responses to large roads and cabins. In contrast, we expected small roads, which are less used by human, to be selected by all bears (although more intensively by dominant, older males) because both the natural food availability in road banks and travelling ease.

Finally, we predicted that the genetic relatedness of bears will correlate with their behaviour toward roads and cabins, as boldness, exploratory behaviour and dominance are heritable (Saetre *et al.*, 2006) and could be linked to the ways individual bears cope with human-induced disturbances (Breck *et al.*, 2008). An alternative possibility is that bears will learn from their mothers how to behave towards anthropogenic features. Disentangling genetic inheritance from learning influence on patterns of habitat selection, however, remains a difficult task. Two competing hypotheses are possible: habitat selection is mainly learned from the mother, or alternatively, it is a genetically driven behaviour. Based on results obtained on the grizzly bear (*Ursus arctos*) (Nielsen *et al.*, 2013), we predicted that females would demonstrate a stronger relationship between habitat selection and genetic relatedness because they can learn from their mother. As males do not participate in parental care, young males cannot learn from their father how to behave as a male. We therefore predict that habitat selection is a learned behavior, with a matrilineal transmission.

Conversely, if habitat preference was genetically inherited, we expected a similar correlation between habitat selection and genetic relatedness for both males and females.

3.4 METHODS

3.4.1 Study area

The study area (~ 6 300 km²) was located north of Saguenay (Québec, Canada; 48°42'– 49°17'N, 70°03'– 70°42'W) and encompassed the spruce *Picea* spp. – moss domain and the balsam fir *Abies balsamea* – white birch *Betula papyrifera* domain. Intense timber harvesting was carried out during the last decades yielding ~35 % of the area to be harvested. Post-logging regeneration comprised abundant deciduous trees and bushes with willow *Salix* spp. and trembling aspen *Populus tremuloides* being the most common species.

Anthropogenic features include cabins (0.32 cabins/km²) and forest roads (1.8 km/km²), the latter being divided into two categories: 1) small roads were of smaller width (15-25 m) and built to allow timber transportation during logging operations only, and 2) large roads represented the major access to the land (width ranging from 25-35 m), built to support moderate to high traffic levels and were continuously maintained. Some of the small roads were usable only during winter or during the first year they were built. The mean annual temperature ranged between -2.5 and 0°C and annual precipitation fluctuates between 1000 and 1300 mm, of which 30 to 35 % fell as snow. The elevation ranges between 300 and 800 m with low rolling hills.

3.4.2 Telemetry survey and sampling protocol

Black bear captures were conducted in June and July 2011 and 2012. All manipulations were approved by the Animal Welfare Committee of the Ministère des

Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec (certificate #2011-30). Bears were captured using a padded foot snare or a culvert trap, then immobilized with a Telazol-Ketamine-Xylazine (5:4:1) mix; only adults (females > 54 kg and males > 68 kg) were equipped with GPS/Argos collars (TGW-4583H-2, Telonics, AZ, USA). Information and samples such as premolar teeth (for age determination) and presence of young (visible cub, lactating cues or information collected during den visits in winter 2012 and 2013) were collected to build a set of individual characteristics. The 24 collars were programmed to register GPS locations at a 2-hrs fix-rate interval. Collars were equipped with a drop-off system that allowed us to retrieve them and download GPS data at the end of the survey (September 15th 2013).

3.4.3 Genetic data

Tissues samples were processed by Wildlife Genetics International (Nelson, British Columbia, Canada). Genomic DNA was extracted from approximately 10 guard hair roots per individual, collected during the post-capture manipulations, using the QIAGEN DNeasy Blood and Tissue kit (QIAGEN Germantown, MD, USA) and the manufacturer protocol. We amplified and genotyped each individual using the following 24 microsatellites: G1A, G10B, G10C, CXX110, G1D, G10H, G10J, G10L, G10M, MU59, G10P, REN145 P07, CXX20, MU50, MU51, G10X, REN144 A06, CPH9, D123, D1A, MSUT-2, MU26, G10U and MU23), following the WGI protocol. Amplification products were run on an ABI PRISM 3100 (Applied Biosystems) automated DNA sequencer and alleles were scored with GENEMAPPER 4.1 (Applied Biosystems). In a first attempt, all DNA extracts were genotyped for all the 24 microsatellites markers. Each genotype was then assigned a confidence-score according to a defined quality threshold that ensures genotyping accuracy. Samples that produced a low-confidence score were re-genotyped with a higher DNA quantity (5 µl vs 3 µl for the first run). After this second round of analyses, all samples satisfied the quality threshold, and were kept for subsequent analyses. The 24 microsatellites had mean expected heterozygosity (He) = 0.77 ± 0.016 (SE), calculated with the Genetix software version 4.05 (Belkhir *et al.*, 2004). We used the

software Coancestry version 1.0.1.5 (Wang, 2011) to estimate the genetic relatedness among individuals using the Lynch and Ritland's coefficient (Lynch and Ritland, 1999). We then obtained a squared matrix of genetic relatedness among all pairs of sampled individuals.

3.4.4 Geomatics analyses

We used 1: 20,000 numerical forest maps, updated in 2010, from the Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec, which provide information such as stand age, composition, height and density. Minimum resolution was 4 ha for forested area and 2 ha for non-forested areas (e.g., water bodies). We converted the vector maps into a raster of 10 x 10-m grain using ArcGIS 10.2.2. We classified land-cover types based on forest stand age and composition, and obtained the following categories: Lake, Swamp, Conifer, Cut (0-5 years old), Cut (6-20 years old), Regeneration (21-50 years old), Open, Mixed forest (51-120 years old), Mature forest (51-80 years old), Old growth forest (81-120 years old) (see Table 3.1 for complete description).

We used a 100% MCP (Mohr, 1947) to delineate individual home ranges for a better contrast between used and available habitats (Leclerc *et al.*, 2012). We then drew individual home-ranges on a seasonal basis (spring: den emergence to June 14th, summer: June 14th to July 31st, fall: August 1st to den entrance). Total area and proportion of land-cover types, as well as the density of large roads, small roads (km/km²) and cabins (no./km²) were calculated for whole seasonal individual home ranges.

To compare used and available habitats, we distributed as many random points as GPS locations within seasonal home-range polygons for each individual. Land-cover type at each GPS location and random point (as several dummy variables), and minimal distance to all anthropogenic features (large and small road, cabin) were extracted. Reference land-cover types were Old conifer in spring and fall, and Regeneration in summer. Home-range composition and delineation as well as data extraction were obtained using the `rgeos`

(Bivand and Rundel, 2016) and `sp` (Pebesma and Bivand, 2015) packages in R 3.1.2 (R foundation for Statistical computing 2015).

Table 7.1 Description of variables and associated measurement units.

Variable	Description	Unit(s)	Variable	Description	Unit(s)
Large road	Forest road with medium to high traffic	km/km ² ; km	Cut (6-20)	Forest clearcut (6-20 years old)	% in HR; 0/1
Small road	Forest road with low to no traffic	km/km ² ; km	Regeneration	Old disturbance (20-40 years old)	% in HR; 0/1
Cabin	Public or private cabin, lodge, camping	km/km ² ; km	Open	Non regenerated disturbance (> 20 years old)	% in HR; 0/1
Swamp	Open wetland	% in HR; 0/1	Water	Lake and river	% in HR; 0/1
Old conifer	Old coniferous forest (>90 years old)	% in HR; 0/1	Other	Other sparsely distributed land-cover	0/1
Mature conifer	Coniferous forest (> 50 < 90 years old)	% in HR; 0/1	Age	Age of bear determined with cementum annuli	year
Mixed	Mixed and deciduous forest (> 50 years old)	% in HR; 0/1	Status	Reproductive status and sex of bear	M; F; cub; yearling
Cut (0-5)	Forest clearcut (0-5 years old)	% in HR; 0/1			

3.4.5 Statistical analyses

We used resource selection functions (Boyce *et al.*, 2002; Manly *et al.*, 2002) and generated two candidate models of increasing complexity to assess and quantify individual variation in seasonal habitat selection for anthropogenic features (Table 3.2). The first Generalized Linear Mixed Model (GLMM) included all land-cover types (see Table 3.3 for reference habitat) plus the three anthropogenic feature distance variables as fixed effects (Eqn. 1), and an annual individual bear ID as a random effect. The second GLMM was similar to the first GLMM but also included individual random slopes for each of the three anthropogenic-distance variables (cabin, small and large roads; Eqn. 2) (see Dingemanse and Dochtermann, 2013; Benson *et al.*, 2015).

$$y_{ij} = (\beta_0 + ind_{0j}) + x_{ij} + x_{hj} + e_{0ij} \quad \text{Eqn. 1}$$

$$y_{ij} = (\beta_0 + ind_{0j}) + (\beta_1 + ind_{1j})x_{ij} + x_{hj} + e_{0ij} \quad \text{Eqn. 2}$$

where β_0 is the intercept for individual j and β_1 is the slope for individual j for the anthropogenic variable x_i . Habitat variables are represented by x_h which do not have an individual slope, even in the second equation.

Instead of using a frequentist approach, known to produce biased conditional responses (*Best Linear Unbiased Predictor*, BLUP; Hadfield *et al.*, 2010), we followed a Bayesian framework and applied a Monte Carlo Markov Chain GLMM (R package MCMCg1mm; Hadfield, 2010). We used deviance information criterion (DIC) to rank models (Hooten and Hobbs, 2015; Spiegelhalter *et al.*, 2002), and assessed their fit with a k-fold cross validation (Boyce *et al.*, 2002). Prior to model ranking, we transformed distance variables (cabin, small and large road) using a decay function

$$\text{Decay distance} = e^{(\alpha/\text{distance})} \quad \text{Eqn.3}$$

where α is a constant. We determined the α value independently for each of these three variables by running concurrent candidate models allowing α to vary from 5 to 5000, while considering random intercepts and slopes (see Suppl. 1); we chose the most parsimonious model to identify the appropriate α value, for each season and variable, using DIC. Decay distance was used to consider the non-linear decreasing influence of anthropogenic structures with distance, to a point where there is no more effect on bear behaviour. The resulting transformed variable was still a distance variable, so the interpretation could be counterintuitive; for example, a negative coefficient means that bears were selecting for shorter distances from the feature (i.e. cabin, small or large roads) than expected based on random points.

For seasons where the model with random slopes ranked first, we extracted individual coefficients for each anthropogenic variable and related them to a set of candidate generalized linear models (GLM) aiming at discriminating whether individual variation was produced due to functional responses or individual characteristics (see Table 3.4). Functional responses were divided into the influence of anthropogenic features density (model 1) and proportion of land-cover type (model 2) within individual seasonal home range. Individual characteristics (age, sex and reproductive status) were included in model 3. We ranked these three models and combinations of these three groups of variables using AICc. Prior to all analyses, we assessed multicollinearity between independent variables using the variance inflation factor (VIF; all were <3 ; Graham, 2003).

We assessed the importance of genetic relatedness on habitat selection regarding anthropogenic features by using the residuals of the most parsimonious seasonal models (see Table 3.5), and transformed these residuals into distance matrices using the Mahalanobis measure. We related the dissimilarity matrices of individual selection coefficients similarity with matrices of inverse pairwise genetic relatedness, to obtain a positive relationship when individuals with higher genetic relatedness shared similar coefficient values (shorter Mahalanobis distance). We considered possible geographic correlations by adding a matrix of Euclidian distances between home-range centroids. As some individuals were followed for >1 year, we included a distance matrix of year of

survey as covariate. As adult males do not provide parental care to offspring, male cubs cannot learn habitat selection patterns from fathers. We then separated males from females to account for the confounding effect of sex. We used partial Mantel (Mantel, 1967) to evaluate the correlations between resources selection dissimilarity and relatedness, while accounting for the confounding influence of home range centroids and year matrices (Smouse *et al.*, 1986). We computed these partial Mantel tests using the library `ecodist` (Goslee and Urban, 2007) implemented in R (R Development Core Team, 2016), with 10 000 randomizations to test for significance. A variety of alternative statistical methods to Mantel and partial Mantel tests exists for analysing $n \times n$ distance matrices (Hanks and Hooten, 2013; McCullagh, 2009) and have been subject to intensive debate in the recent literature (Balkenhol *et al.*, 2016; Guillot and Rousset, 2013; Jaquiéry *et al.*, 2011; Legendre and Fortin, 2010; Legendre *et al.*, 2015). Mantel and partial Mantel tests are however still the most commonly used methods for examining the association among distance matrices in genetics (Wagner and Fortin, 2015), mainly because any test outperformed others completely (Kierepka and Latch, 2015; Zeller *et al.*, 2016).

Table 8.2 Ranking of resource selection function (RSF) models, from the simplest (model 1) with a random intercept to the most complex (model 3) which includes a random intercept and random coefficients. The k-fold cross-validation is based on a Spearman's correlation between predicted and observed ranked data.

Model	Description	Spring			Summer			Fall		
		Δ DIC	Kfold		Δ AICc	Kfold		Δ AICc	Kfold	
			Moy	SD		Moy	SD		Moy	SD
1	Dist_large + Dist_small + Dist_cabin + Cut (0-5) + Cut (6-20) + Regeneration + Mixed + Open + Swamp + Other + Water + individual random intercepts	1225.9	0.93	0.03	1173.5	0.94	0.04	4893.9	0.97	0.02
2	Model 1 + individual random slopes for Dist_cabin, Dist_small and Dist_large	0.0	0.99	0.07	0.0	0.98	0.02	0.0	1.00	0.00

Table 9.3 Fixed effects of generalized linear mixed model (GLMM) with individual random intercepts and slopes. Variable without coefficients (β) and 95% credible interval (95%CI) were considered as reference category in the resource selection function (RSF). Variables for which the 95% CI is not overlapping zero are shown in bold font.

Variable	Spring			Summer			Fall		
	β	95%CI (lower)	95%CI (upper)	β	95%CI (lower)	95%CI (upper)	β	95%CI (lower)	95%CI (upper)
Intercept	-0.271	-0.880	0.203	-0.087	-0.238	0.053	-0.350	-0.568	-0.146
Dist_cabin	0.024	-0.215	0.250	0.118	-0.056	0.303	0.016	-0.135	0.165
Dist_small	-1.278	-2.261	-0.225	-0.448	-0.677	-0.234	-0.955	-1.403	-0.536
Dist_large	-0.434	-1.079	0.132	-0.317	-0.561	-0.088	-0.326	-0.578	-0.036
Cut (0-5)	-1.181	-1.351	-1.001	-0.332	-0.481	-0.181	0.630	0.545	0.706
Cut (6-20)	-1.035	-1.135	-0.940	0.014	-0.070	0.094	0.119	0.065	0.179
Regeneration	-0.792	-0.881	-0.692	-	-	-	0.862	0.756	0.970
Open	-0.435	-0.691	-0.188	0.561	0.378	0.747	-0.094	-0.156	-0.028
Mixed	0.260	0.130	0.396	0.294	0.175	0.423	-0.084	-0.177	0.005
Mature conif	-0.720	-0.876	-0.568	-0.424	-0.600	-0.254	-0.705	-0.810	-0.614
Old conif	-	-	-	0.096	0.014	0.183	-	-	-
Swamp	-1.142	-1.398	-0.877	-0.852	-1.142	-0.600	-0.741	-0.906	-0.571
Water	-3.101	-3.287	-2.906	-3.058	-3.257	-2.834	-2.959	-3.093	-2.837
Other	0.427	0.117	0.756	0.880	0.624	1.135	0.352	0.152	0.548

† Negative estimates for the three first variables (distances to anthropogenic features) must be interpreted as follow: bear GPS locations were closer to roads or cabins than random points.

Table 10.4 Ranking of linear models between individual slopes for cabins, small roads, large roads, and anthropogenic features density in home range (cabin, small and large road), home range composition for habitat (Cut (0-5), Cut (6-20), Mixed, Open, Mature forest and Old forest) and individual characteristics (Sex and Reproductive status). Most parsimonious models are shown in bold font following model selection based on AIC_C .

	Model	Variables	Cabin		Small road		Large road	
			ΔAIC_C	R ²	ΔAIC_C	R ²	ΔAIC_C	R ²
Spring	1	Anthropogenic	0.0	-0.03	0.0	0.03	0.0	0.55***
	2	Habitat	8.3	-0.09	6.0	0.04	26.1	0.16
	3	Individual	2.1	-0.04	0.6	0.07	27.5	-0.02
	4	1 + 2	13.3	0.05	16.5	0.00	6.3	0.67***
	5	1 + 3	12.1	-0.13	3.9	0.18	8.6	0.56***
	6	2 + 3	22.5	-0.13	13.3	0.21	43.6	0.03
	7	1 + 2 + 3	33.9	0.01	25.9	0.28	24.1	0.69***
Summer	1	Anthropogenic	3.0	0.01	5.1	-0.06	1.7	-0.07
	2	Habitat	9.7	-0.03	9.1	-0.04	3.5	0.00
	3	Individual	0.0	0.07	0.0	0.04	0.0	-0.03
	4	1 + 2	13.1	0.02	12.6	-0.04	8.2	-0.02
	5	1 + 3	5.1	0.06	6.6	0.01	7.8	-0.10
	6	2 + 3	9.1	0.11	11.6	0.03	10.4	-0.02
	7	1 + 2 + 3	10.5	0.17	14.3	0.03	13.0	0.03
Fall	1	Anthropogenic	0.0	0.08	0.0	0.10*	5.2	0.01
	2	Habitat	7.0	0.00	1.5	0.13*	1.4	0.14*
	3	Individual	6.1	-0.05	6.5	-0.02	0.0	0.11*
	4	1 + 2	11.7	0.01	4.9	0.10	6.8	0.11
	5	1 + 3	8.0	0.01	5.3	0.09	4.8	0.11
	6	2 + 3	16.0	-0.07	7.8	0.12	6.9	0.14
	7	1 + 2 + 3	22.2	-0.06	13.4	0.09	13.8	0.10

***: p-value < 0.001; **: 0.001 < p-value < 0.01; *: 0.01 < p-value < 0.05

Table 11.5 Coefficients (β) with 95% confidence interval of the most parsimonious generalized linear regression models between individual slopes and potential sources of interindividual variability for each season. In models with reproductive status, females with cubs are the reference category. Results of the Mantel tests, using residuals from the models described above and genetic relatedness index, are also displayed. Coefficients and Mantel's r values for which 95%CI are not overlapping zero are considered to have a significant effect and are shown in bold font.

Season	Cabin			Small road			Large road			
	β	95% CI (lower)	95% CI (upper)	β	95% CI (lower)	95% CI (upper)	β	95% CI (lower)	95% CI (upper)	
<i>Linear</i>										
Spring	Cabin	1.842	-0.869	4.553	4.164	-5.959	14.287	0.288	-4.068	4.644
	Small road	0.169	-0.292	0.629	-1.434	-3.153	0.285	-0.615	-1.355	0.124
	Large road	0.284	-1.033	1.602	0.971	-3.949	5.891	-6.513	-8.630	-4.396
Summer	Age	-0.016	-0.073	0.041	0.003	-0.046	0.051	-0.003	-0.065	0.059
	Lone female	-0.512	-0.924	-0.099	-0.162	-0.515	0.191	-0.022	-0.470	0.425
	Male	-0.328	-0.747	0.090	-0.409	-0.767	-0.050	-0.261	-0.715	0.193
Fall	Cabin	-0.396	-2.404	1.613	3.910	-1.284	9.104			
	Small road	0.055	-0.225	0.334	-0.968	-1.690	-0.245			
	Large road	-1.218	-2.146	-0.289	0.253	-2.148	2.653			
	Age							-0.076	-0.154	0.002
	Lone female							-0.649	-1.247	-0.051
	Male							-0.134	-0.716	0.448
	Cut (0-5)				5.672	0.049	11.295	2.304	-1.499	6.106
	Cut (6-20)				2.653	-0.545	5.850	-3.118	-5.280	-0.956
	Open				4.880	-0.592	10.352	1.019	-2.681	4.719
	Mixed				-2.827	-16.281	10.627	5.254	-3.843	14.350
Mature conif				5.468	-0.341	11.277	-2.290	-6.217	1.638	

Table 5. Continued

<i>Mantel</i>		R	95%CI (lower)	95%CI (upper)	R	95%CI (lower)	95%CI (upper)	R	95%CI (lower)	95%CI (upper)
Spr.	Male	0.077	-0.031	0.173	-0.001	-0.171	0.126	-0.023	-0.267	0.302
	Female	0.078	0.010	0.114	-0.004	-0.083	0.068	0.105	0.022	0.178
Sum.	Male	-0.145	-0.261	0.005	-0.035	-0.136	0.103	0.102	0.014	0.181
	Female	-0.008	-0.059	0.054	0.064	0.005	0.092	-0.040	-0.081	0.014
Fall	Male	0.072	0.020	0.107	0.012	-0.055	0.085	0.106	0.040	0.149
	Female	-0.041	-0.122	0.030	0.011	-0.067	0.048	0.025	-0.124	0.055

3.5 RESULTS

GPS locations from 31 bears/year in the spring ($\bar{x} = 914$ fixes ± 286 (SD)), 47 bears/year in the summer ($\bar{x} = 725 \pm 270$), and 49 bears/year in the fall ($\bar{x} = 1554 \pm 486$) were recorded and used for the analyses.

Models including individual habitat selection coefficients were the most parsimonious in all seasons, supporting the idea that individuals differed in their behavioural response to anthropogenic features (Table 3.2). Furthermore, these models performed better than those with individual intercepts only, having a higher Spearman's r following k-fold cross validations (Table 3.2). The most parsimonious spring model yielded population-level coefficients in which all land-cover types (except mixed forests) were avoided (Table 3.3). In summer, open non-regenerated, old conifer and mixed stands were selected land-cover types. In fall, disturbed habitats were selected (Cut 0-5 and Cut 6-20, Regeneration), while mature coniferous forested stands, swamps and open stands were avoided. All anthropogenic variables that have credible interval not including the zero (i.e. significant effect), were selected by bears.

Responses to anthropogenic features were clear and contrasted between bears for all seasons (Figure 3.1). Among the seven candidate models based on individual coefficients, model 1 (that includes anthropogenic features density within home ranges) ranked first in 5 of the 9 season-anthropogenic feature combinations (Table 3.5). Model 3 (that includes individual characteristics) ranked first for large and small roads and cabins in summer and for large roads only in fall. The habitat model accounting for functional responses (model 4) was the only other model selected, being the second most parsimonious one ($\Delta AICc < 2$; Burnham and Anderson, 2001) in fall for small and large roads. Five of the most parsimonious models had significant adjusted- R^2 values ranging from 0.10 to 0.55, while other models performed poorly.

Among variables influencing individual coefficients, most of them were functional responses mainly driven by anthropogenic feature density inside home ranges. Proportion

of habitat also triggered functional responses in fall for large roads. All but one functional response suggested a greater selection for anthropogenic features; for example, selection of large roads and cabins increased with large road density (Figure 3.2a, c), while selection for small roads increased with small road density (Figure 3.2d). The proportion of Cut (0-5), however, decreased large road attractiveness in summer (Table 3.5), but when we isolated its effect this variable was no longer significant (not shown in Figure 3.2). Individual characteristics also influenced individual coefficients, especially for cabins in summer by lone females, which selected proximity to cabins more strongly than males and females with cubs (Figure 3.2b).

After accounting for all other sources of variability, the partial Mantel test highlighted a positive correlation between similarity of habitat selection for large roads and genetic relatedness in all seasons (i.e. in summer and fall for males and in spring for females; Table 3.5). This relationship was also observed for female habitat selection for small roads in summer and cabins in spring, and for male selection for cabins in fall (Table 3.5).

Table 12.6 Mean genetic relatedness (Lynch and Ritland's coefficient; Lynch and Ritland, 1999) and standard deviation (SD) for males and females separately for each season.

	Spring		Summer		Fall	
	Male	Female	Male	Female	Male	Female
Mean	0.022	0.003	0.016	0.023	0.014	0.022
SD	0.200	0.184	0.214	0.229	0.202	0.228

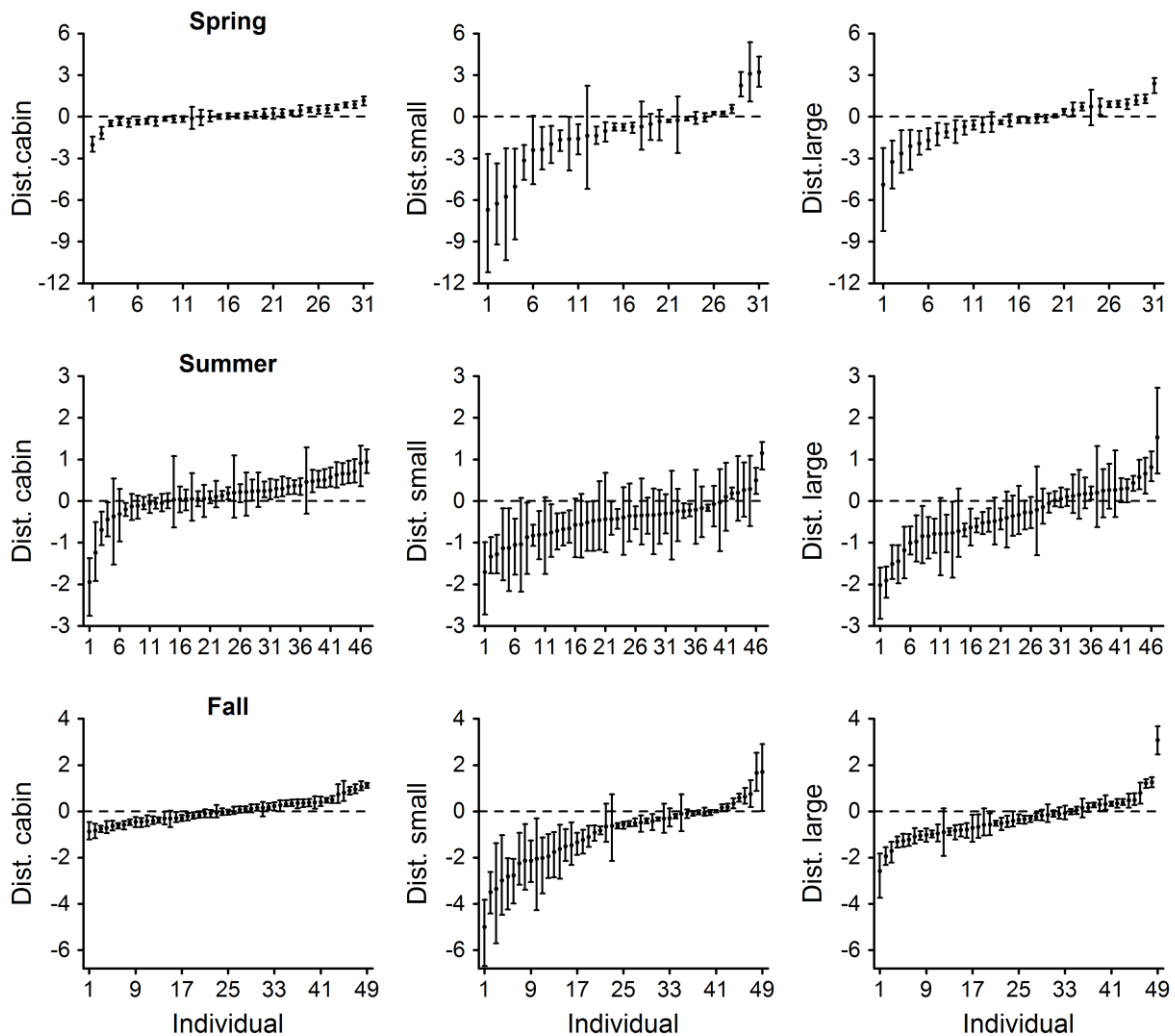


Figure 9.1 Values of individual coefficients (β) and associated 95% credible interval (95%CI) as extracted from Markov Chain Monte Carlo GLMMs with random coefficients for distance to cabin, small road and large road for spring (top), summer (middle) and fall (bottom). Coefficients for which the 95%CI overlap zero mean that bears neither selected nor avoided this anthropogenic feature, while a positive coefficient refers to an avoidance and a negative coefficient to a selection for this variable, as all three were measured as a distance. Individuals are sorted on the x-axis from the lowest y value to the highest, no matter their ID numbers.

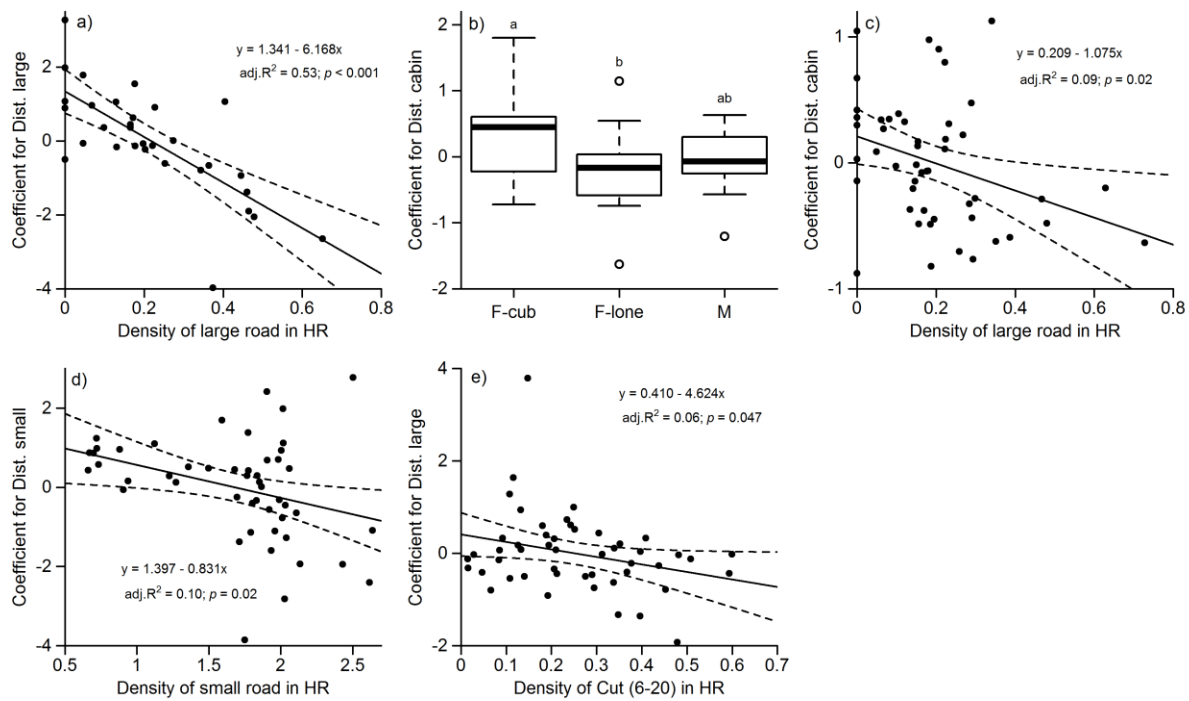


Figure 10.2 Relationships between residual from the most parsimonious models (as shown in Table 3.4) and each significant variable in spring (a), summer (b) and fall (c, d, e). Slope, intercept and adjusted- R^2 are shown for linear regression, while the different letters over boxplots indicate significant difference between groups.

3.6 DISCUSSION

According to our hypotheses, we found inter-individual variation in bear selection of anthropogenic features, and this variation was related to functional responses to anthropogenic disturbances, individual characteristics and, to some point, genetic relatedness. However, the relative importance of these three drivers of variability in bear behaviour varied between seasons and was dependent on the types of disturbance features. Constraints and limiting factors probably varied over seasons (e.g. food availability, Lesmerises, unpublished data; reproductive season, Rogers, 1987; intense foraging in fall, i.e. *hyperphagia*, Nelson *et al.*, 1983) and could partially explain the above-mentioned variability. For example, individual characteristics influenced selection for cabins in summer, while functional responses did the same for large roads in fall. Differences related to seasons and to anthropogenic features underline the importance of considering simultaneously several sources of variation to explain individual variability.

3.6.1 Functional responses

Unexpectedly we found that bears increased their use of anthropogenic features with increasing abundance of suitable habitat at the home-range scale (e.g. cut 6-20 years old vs. large roads in fall). Following the *displacement hypothesis* (Elfström *et al.*, 2016), we expected that the availability of selected habitat in home ranges should decrease the attractiveness of risky anthropogenic features due to an easier access to abundant food resources in the natural habitat (Lesmerises *et al.*, 2015b; Rogers, 1987). However, we obtained the opposite: bears selected areas close to large roads when their home range contained a large proportion of cut 6-20 years old, a selected habitat. This behaviour may mainly occur during the night (Switalski and Nelson, 2011), when traffic is virtually absent, because of the greater ease of travel on roads than in closed habitats (or initiated because of high food abundance in areas surrounding roads). Our results also highlighted that an increase in large or small roads density within individual home ranges resulted in an

increasing attractiveness of large roads in spring and of cabins and small roads in fall. Small roads are known to be selected during hyperphagia (i.e., intensive foraging behaviour preceding hibernation aiming to build fat reserves; Eagle and Pelton, 1983; Nelson *et al.*, 1983; Elowe and Dodge, 1989), especially if found at a high density (Beringer *et al.*, 1990), as small and derelict road banks are known to be rich in food during late summer and fall (Switalski and Nelson, 2011). Similar patterns can be observed in spring, with bears selecting for large roads, maybe because of the hasty greening found in such large, open area. Contrary to our initial predictions, this result suggests that a greater density of human-related structures is not associated with an increase in the perceived human encounter risk, or at least it does not decrease the attractiveness of these features. This counterintuitive result could be related to a lower perceived risk than expected or alternatively suggests that the benefits of using habitat surrounding roads and cabins could overcome the potential costs (Gilliam and Fraser, 1987). Bears could also increase the use of such a risky environment at night while using habitat with dense horizontal and vertical cover to conceal themselves from humans (Nellemann *et al.*, 2007; Ordiz *et al.*, 2011).

3.6.2 Individual characteristics

In addition to functional responses toward anthropogenic features, individual characteristics explained a significant part of the inter-individual variation in habitat selection observed during summer, as lone females were selecting for cabins more intensively than males and females with cubs did. This pattern could be explained by the avoidance of cabins, a risk-associated infrastructure for females with cubs, which is a pattern also observed in brown bears (Nellemann *et al.*, 2007; Ordiz *et al.*, 2011). Males are able to displace smaller females and might use suitable habitat farther from human-related disturbances (Elfström *et al.*, 2014). Most of the lone females are in a diapause (Spady *et al.*, 2007), trying to reach a minimal body condition to expect getting pregnant (Noyce and Garshelis, 1994), and do not have cubs to protect from predators and males. In consequence, lone females might be able to tolerate higher human-encounter risk to access

more abundant resources in such open areas or to find energy-rich anthropogenic food. This result, however, does not support the refuge hypothesis, as lone females are less vulnerable to predation risks than females with cubs, which we showed were staying farther from cabins. As a possible explanation, we suggest that females with cubs are more prone to select for natural habitat with less available food, because they have to move away from males and predators (including human disturbance; Rogers, 1987; Wielgus and Bunnell, 1994). Doing so, females could be adopting an advantageous behaviour for their cubs by decreasing the probability of encounter with males without increasing the probability of encounter with humans, supporting the displacement hypothesis. Finally, we found no effect of age on selection of anthropogenic features, suggesting that individual learning through experience had little or no influence on behavioural response to these features, but also that behaviour learning might differ among bears regardless of their age.

3.6.3 Cultural or genetic inheritance

Although it may be difficult to disentangle innate behaviour from parental learning regarding habitat selection behaviour without experimental manipulation (but see Nielsen *et al.*, 2013), our results suggest that individuals sharing a greater level of genetic relatedness may display similar habitat selection patterns for roads and cabins, but this relationship was weak and varied between sexes and among seasons. Because habitat selection is highly repeatable over the years for bears (Leclerc *et al.*, 2015), the relationship between selection for roads or cabins and genetic relatedness is interesting from ecological and management perspectives, especially considering that these patterns could be heritable (Dingemanse *et al.*, 2002). The sharing of similar habitat selection patterns with genetically related conspecifics was suggested to originate from the effect of heritable personality traits on the use of risky environments or suitable habitats (Dingemanse *et al.*, 2002; Sih *et al.*, 2004). Alternatively, black bear cubs, which stay for more than one year with their mother, might have learned habitat preferences from their mother. This learning could predetermine selection or avoidance of anthropogenic features throughout their lives (Davis and Stamps,

2004). Such a learned behaviour (i.e. habitat selection preference) has already been demonstrated for grizzly bears (Nielsen *et al.*, 2013). These authors argued that a similar behaviour observed in genetically related males should be driven by heritability of behaviour (i.e. instinct), because males do not provide parental care and male cubs cannot learn habitat preferences from their father. However, our results suggest that related males could share similar behaviour by both genetic inheritance and maternal-offspring learning, since we found limited influence of sex and reproductive status on inter-individual difference in behaviour. This means that males and females do not behave strikingly differently toward anthropogenic features and that both males and females could learn how to deal with them from their mother, without the need to have male model. However, unexplained variability remains even when considering genetic relatedness; it could be related to individual experience and local condition and may have a greater influence than heritable behaviour of parental learning.

3.7 CONCLUSION

We showed that habitat selection patterns, and particularly responses to anthropogenic features, are highly variable among individuals and that different types of factors can explain this variability. We demonstrated that individual characteristics, functional responses and genetic relatedness explain a significant proportion of the inter-individual behaviour variability. While an increasing number of studies separately account for these factors, here we tried to simultaneously disentangle their respective effects. Among other things, we showed that the respective influence of these three factors on animal behaviour changed depending on seasons. We argue that it is essential to simultaneously consider the sources of inter-individual variability in behaviour, in addition to other factors that could potentially have an effect that we did not consider in this study. Indeed, while we highlighted correlations between some sources of variability and habitat selection patterns, an important part of the variance remained unexplained, especially for some disturbance – season combinations (e.g. cabin in summer and small road in spring). It

means that other factors might promote behavioural variability, in addition to those considered in this study, such as environmental condition at birth (Lindström, 1999), local density of conspecifics (Morris, 1989) and previous experiences (Ollason, 1980). Considering a more complete picture could reduce the risk of misinterpreting sources of individual variations in behaviour and help understand wildlife – habitat relationships in more detail.

3.8 ACKNOWLEDGEMENT

We thank C. Dussault, S. Gravel, D. Grenier, C. Harvey and G. Lupien for bear captures, as well as A. Bérubé-Deschênes, K. Bédard, N. Bradette, C. Chicoine, J. Fillion, M. Leclerc, J.-P. Marcoux, M. Serra-David and F. Taillefer for their assistance in the field. We also thank Kimberly Malcom, D. Réale, D. Berteaux and A. Dupuch for useful comments on an earlier version of this manuscript. This project was funded by the Fonds de recherche du Québec – Nature et technologies and the Fonds de recherche forestière du Saguenay–Lac-St-Jean (Grant # 2011-FS-141452 to M.-H. St-Laurent), the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (Discovery Grant #386661-2010 to M.-H. St-Laurent), the Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec, Resolu Forest Products Inc. and the Université du Québec à Rimouski.

Table 13.7 Δ DIC of MCMC GLMM models with only one variable transformed by a decay function and random terms including individual slopes and intercept. Different decay constant values (5 to 5000) were used and values with the lowest DIC, in bold font, were kept in the complete RSF.

Decay distance	Spring			Summer			Fall		
	Cabin	Small	Large	Cabin	Small	Large	Cabin	Small	Large
5	8.0	0.0	2.3	45.1	330.9	145.2	129.9	1659.8	473.3
10	5.7	36.6	0.6	37.9	329.8	145.3	93.0	1654.3	464.7
25	1.5	87.1	0.4	22.1	320.6	141.6	39.3	1618.0	466.8
50	0.0	107.6	2.9	7.9	294.3	131.2	7.7	1522.4	483.1
100	3.4	112.8	6.9	0.0	229.9	112.2	0.0	1284.6	502.1
200	11.8	108.8	8.0	9.4	118.9	86.8	38.9	794.0	495.5
300	18.0	103.7	6.2	26.2	50.6	70.8	90.5	417.2	468.0
400	22.7	100.6	4.4	43.0	13.6	59.2	140.1	176.9	436.6
500	26.5	99.4	3.2	58.3	0.0	50.3	184.8	47.0	406.1
750	33.5	100.9	3.0	89.8	21.6	34.7	275.2	0.0	333.8
1000	38.5	103.8	4.5	112.9	66.6	24.7	341.3	105.7	269.7
1250	42.6	106.1	6.3	130.3	107.2	18.1	390.3	233.5	215.9
1500	46.0	107.6	7.5	143.5	138.7	12.9	427.3	348.4	171.6
2000	51.8	109.2	8.2	161.6	180.8	5.2	477.1	524.8	105.9
2500	56.7	109.9	7.2	172.8	208.7	0.9	507.8	649.6	62.5
3000	60.9	110.2	5.5	179.8	229.1	0.0	527.8	743.6	34.2
3500	64.4	110.3	3.7	184.1	245.1	2.3	541.0	818.7	16.4
4000	67.5	110.4	2.1	186.6	258.0	7.3	550.0	881.2	6.0
4500	70.0	110.4	0.8	188.0	268.7	14.5	556.1	934.5	0.9
5000	72.1	110.4	0.0	188.6	277.7	23.4	560.3	980.8	0.0

CONCLUSION GÉNÉRALE

La variabilité comportementale interindividuelle, thème central de cette thèse, est importante chez l'ours noir (*Ursus americanus*). Elle se retrouve à la fois dans les stratégies alimentaires et dans la sélection d'habitat. Cette variabilité a comme conséquence de rendre hasardeuse toute tentative visant à cerner un patron populationnel dans un contexte d'étude comportementale de l'espèce ou des relations au sein de la communauté. En effet, des comportements opposés ont été observés, faisant en sorte qu'utiliser une tendance moyenne pour la population, sans tenir compte des différences individuelles, s'avèrerait pour le moins risqué. Certes, l'ours noir est une espèce présentant des caractéristiques qui rendent particulièrement propice la détection de pareille variabilité. Sa capacité à exploiter une grande variabilité d'habitat (Mosnier *et al.*, 2008; Hostetler *et al.*, 2009), son régime alimentaire varié (Noyce *et al.*, 1997; Mosnier *et al.*, 2008), sa tolérance envers l'homme (Mattson 1990; Rogers et Wolker, 1990), la modification accélérée de son habitat (White *et al.*, 2001; Brodeur *et al.*, 2008), ses besoins variables selon la période de l'année (Eagle et Pelton, 1983; McLellan, 2011) et selon son statut reproducteur (Elowe et Dodge, 1989; Samson et Huot, 1995) font en sorte que plusieurs stratégies différentes peuvent coexister au sein d'une même population (Latham *et al.*, 2011). Toutefois, il est plausible de croire que cette variabilité se retrouve également chez plusieurs autres espèces (par ex. : phoque gris *Halichoerus grypus*, Austin *et al.*, 2004; orignal *Alces americanus*, Gillingham et Parker, 2010) et que l'ignorer augmenterait la probabilité de mal interpréter les résultats d'analyses comportementales. En plus de ces préoccupations analytiques, conceptuelles et théoriques, chacun des chapitres de la présente thèse a contribué à accroître nos connaissances sur l'écologie de l'ours noir. Afin d'avoir un portrait global des résultats présentés dans cette thèse, je ferai donc un retour sur les trois principaux chapitres en insistant sur les contributions issues de mes travaux, tant sur les plans conceptuels qu'appliqués, ainsi que sur les limites de l'étude, puis poursuivrai avec les contributions

théoriques de ces recherches de même que celles relatives à l'écologie de l'ours avant de compléter avec un survol des prochaines questions scientifiques soulevées par mes résultats.

4.1 STRATÉGIES DE QUÊTE ALIMENTAIRE

Le suivi du régime alimentaire à fine échelle temporelle et spatiale a rendu possible la caractérisation de la diète individuelle, ce qui est déjà ardu chez des espèces cryptiques (Giroux *et al.*, 2012), mais a de plus permis de la relier avec les habitats visités lors de l'ingestion. Cette approche méthodologique a apporté un éclairage nouveau sur l'éventail de stratégies retrouvées au sein d'une même population. En effet, il est apparu que les caractéristiques individuelles étaient corrélées à l'utilisation de certaines sources alimentaires particulières. Par exemple, les femelles avec des oursons de l'année semblaient consommer davantage de ressources riches en protéines que les mâles et les femelles seules. La dépense énergétique liée à la lactation (Farley et Robbins, 1995), qui augmente après la sortie de la tanière, pourrait expliquer cette utilisation plus importante. Les ours solitaires, au contraire, semblaient orienter leur régime alimentaire vers les fruits et les baies, des ressources importantes et abondantes, riches en sucres et en glucides (Inman et Pelton, 2002) et donc toutes indiquées pour accumuler rapidement des réserves adipeuses. Cette couche de graisse est indispensable à leur survie pendant l'hibernation (Farley et Robbins, 1995; Harlow *et al.*, 2002), période pouvant atteindre plus de six mois et au cours de laquelle ils ne mangent ni ne boivent. Les femelles seules, puisqu'elles sont réceptives à l'accouplement, doivent également atteindre une condition physique minimale pour que l'embryon fécondé depuis le printemps s'implante dans l'utérus et puisse poursuivre son développement (Noyce et Garshelis, 1994; Samson et Huot, 1995). Dans le cas où ce minimum n'est pas atteint, il y a avortement et remise de la reproduction à l'année suivante (Rogers, 1976). Cette potentielle diminution de la valeur adaptative des individus explique sans doute leur propension à viser une acquisition optimale de ressources alimentaires riches en énergie (Eagle et Pelton, 1983), surtout lorsqu'ils n'ont pas de progéniture à

protéger. En effet, les femelles accompagnées d'ours sont face à un compromis entre la sécurité et l'apport énergétique (Elowe et Dodge, 1989). C'est potentiellement pour cette raison que parmi les femelles suivies, les femelles accompagnées d'ours utilisaient des habitats possédant un couvert plus important lors de leur alimentation. Elles y trouvaient probablement moins de ressources énergétiques (baies et fruits) mais ces habitats favorisaient sans doute une survie plus élevée de leurs jeunes.

4.1.1 Limite de l'étude

Le nombre limité de fèces récoltées n'a pas permis de dresser un portrait saisonnier du comportement alimentaire individuel. De plus, un nombre de fèces plus élevé par catégorie d'individus que celui dont nous disposons (c.-à-d. de 17 à 28) aurait offert une plus grande assurance que les différences de diète n'étaient pas le fruit du hasard et représentaient bien des différences comportementales réelles. Puisque la récolte des fèces était jumelée à d'autres mesures effectuées sur l'habitat, le nombre de localisations GPS inventoriées par jour était restreint. De plus, les localisations d'ours en déplacement, tout comme celles d'ours en repos, ont été visitées. Il est apparu qu'il y avait une probabilité beaucoup plus élevée de retrouver des fèces aux sites de repos. Le temps de résidence plus long, jumelé à une possible réaction physiologique associant la défécation et le repos expliquent sans doute ce constat. Le protocole n'a toutefois pas été modulé en cours de route et les localisations à inventorier ont continué d'être aléatoirement sélectionnées parmi toutes celles récoltées durant la semaine précédente. En planifiant une campagne d'échantillonnage qui ciblerait spécifiquement les sites de repos, le pourcentage de visites qui mènerait à une récolte de fèces serait sans aucun doute beaucoup plus élevé, entraînant une taille d'échantillon plus imposante pour un même effort. Si l'objectif est de caractériser la diète individuelle saisonnière, cette approche conviendrait davantage. Toutefois, si l'objectif est de relier le contenu des fèces aux habitats visités lors de l'ingestion, récolter les fèces aux sites de repos n'est pas la meilleure option. En effet, puisque les ours peuvent demeurer entre 4 et 8 heures au même endroit pendant ces périodes de repos et qu'il est

impossible de savoir à quel moment exact les fèces ont été excrétées, il s'avère très difficile de déterminer à quel moment et donc à quel endroit l'ingestion a eu lieu. Le transit alimentaire chez le grizzly est d'environ 12 heures (Fuller *et al.*, 2011) et l'intervalle le plus pertinent pour expliquer le lien entre le contenu des fèces et les habitats visités lors de l'ingestion pour l'ours noir (tel que mesuré dans le chapitre 1) est de 10 à 16 heures; en conséquence, le début de cet intervalle peut avoir une influence importante sur les habitats qui seront considérés avoir été visités lors de l'ingestion. Si les localisations précédentes et suivantes sont géographiquement espacées de celle inventoriée, considérant le temps de déplacement, la marge d'erreur est réduite et l'habitat considéré comme utilisé lors de l'ingestion est plus précisément défini. Il s'agit donc d'un compromis entre la taille d'échantillon souhaité, l'effort d'échantillonnage consenti, le type de question posé et la précision voulue.

La méthode utilisée pour délimiter les habitats utilisés (c.-à-d. les ponts Browniens) entraîne certains avantages et inconvénients. La création d'ellipses rejoignant deux localisations permet d'inclure des habitats qui ne se retrouvent pas sur le tracé rectiligne reliant deux points successifs. Comme il n'y a pas d'informations disponibles quant au type de déplacement que l'individu a effectivement réalisé (rectiligne ou sinueux), une ellipse de largeur variable selon la distance entre deux localisations (p. ex. : plus étroite si elles sont plus éloignées) permet de considérer des habitats qui pourraient être visités tout en tenant compte de la capacité de déplacement de l'animal. Inversement, la création d'ellipses plus larges pour relier deux localisations rapprochées inclut davantage d'habitats sans démontrer leur utilisation, pouvant mener à des résultats erronés. Il est en effet possible que l'individu se soit tout simplement déplacé lentement et de façon quasi rectiligne. Cette méthode s'avère donc imparfaite mais pallie le manque d'information disponible considérant les limites induites par la fréquence des localisations. La seule manière permettant d'obtenir une description précise de l'habitat utilisé serait de réduire l'intervalle entre les localisations jusqu'à ce qu'il soit presque impossible pour l'animal d'avoir effectué autre chose qu'un trajet rectiligne. Évidemment, une telle résolution quant au suivi télémétrique s'accompagne d'une diminution de la durée de la batterie du dispositif GPS.

Malgré la grande diversité des ressources consommées par l'ours noir, il n'était pas trop difficile d'identifier les fragments d'items alimentaires retrouvés dans les fèces. L'ours, appartenant à l'ordre des carnivores, n'a pas un système digestif ni une dentition lui permettant de réduire sa nourriture végétale en fragments difficiles à identifier (Pritchard et Robbins, 1990). Néanmoins, il est tout de même possible que la diversité de la diète ait été sous-estimée, en particulier si certaines ressources alimentaires étaient consommées en très petite quantité. Une analyse génétique des fragments d'items alimentaires (c.-à-d. *metabarcoding*) servant à identifier les différentes sources présentes (De Barba *et al.*, 2004) et jumelée à une estimation visuelle du contenu (pour en évaluer les proportions) aurait été la méthode la plus complète et la plus robuste pour décrire la diète de l'ours noir. Je suis néanmoins convaincu que les résultats actuels représentent bien le régime alimentaire de la population étudiée et que les quelques imprécisions potentielles concernent principalement les ressources rares.

4.2 VARIABILITÉ INTERINDIVIDUELLE DU COMPORTEMENT DE SÉLECTION D'HABITAT

La sélection d'habitat, un comportement central en écologie animale, illustre les relations que l'animal entretient avec l'habitat dans lequel il évolue (Rosenzweig, 1981; 1991). Ces relations dépendent d'une multitude de facteurs qui incluent la qualité et la disponibilité des habitats retrouvés de même que les compromis entre survie et reproduction (Johnson, 1980; Jaenike et Holt, 1991; Orians et Wittenberger, 1991), qui eux peuvent varier de façon importante entre les individus (Careau *et al.*, 2008; Gillingham et Parker, 2010). Tout comme une variabilité interindividuelle avait été observée dans le régime alimentaire de l'ours noir, une variabilité importante a aussi été décelée en sélection d'habitat, à un point tel que des patrons opposés ont été observés pour plusieurs variables d'habitat (voir les figures 2.1 à 2.3). Cela veut donc dire qu'au sein d'une même population et dans une aire d'étude possédant des caractéristiques climatiques et environnementales similaires, différentes stratégies de sélection d'habitat coexistaient. Il a déjà été démontré

dans la littérature qu'une telle diversité de stratégies comportementales pouvait être le fruit de la variabilité environnementale (Komers, 1997; Dingemanse *et al.*, 2004; Fortin *et al.*, 2008) ou d'une variation de la densité intraspécifique pluriannuelle (Nicolaus *et al.*, 2016), où un schéma comportemental est favorisé pendant un certain temps puis, suivant l'évolution des conditions, est surpassé par une autre stratégie (Granadeiro *et al.*, 1998; Dall *et al.*, 2004). Ces changements réguliers permettent donc de maintenir une diversité comportementale qu'un milieu constant éliminerait, conservant seulement la stratégie la plus efficace.

Les caractéristiques individuelles telles que l'âge, le sexe, le statut reproducteur et la condition physique peuvent aussi être à la source de différences comportementales (Ruckstuhl *et al.*, 2003; Latham *et al.*, 2011; Starling *et al.*, 2013). Les besoins énergétiques, les compromis entre sécurité et accès aux ressources, la compétition et les relations de dominance varient entre ces catégories d'individus (Elowe et Dodge, 1989; Farley et Robbins, 1995; Koehler et Pierce, 2005). Nous avons utilisé ces caractéristiques qui sont relativement faciles à observer ou mesurer, tout en sachant qu'il existe d'autres facteurs pouvant expliquer la présence d'une variabilité interindividuelle. En mettant en relation la variabilité observée dans le comportement de sélection d'habitat et ces caractéristiques individuelles, nous sommes parvenus à déceler des patrons généraux qui expliquaient une grande partie de la variance. Tout d'abord, il est apparu qu'au printemps, les femelles avec oursons démontraient une sélection plus grande pour les résineux matures alors que les mâles et les individus en bonne condition physique se retrouvaient davantage dans les coupes âgées de 6 à 20 ans. Pendant l'été, les coupes récentes (0 à 5 ans) attiraient particulièrement les individus âgés, au détriment des femelles seules. Enfin, à l'automne les jeunes coupes attiraient encore les ours plus âgés mais aussi ceux en bonne condition physique, alors que les mâles préféraient les milieux humides et les femelles seules les peuplements mixtes.

Ces résultats suggèrent une ségrégation spatiale des différents individus. Les mâles et les individus plus âgés ou avec une condition physique élevés semblaient sélectionner davantage les habitats reconnus pour être très riches d'un point de vue alimentaire, mais

plutôt déficients en terme de couvert de protection (Rémi Lesmerises, données non publiées). Au contraire, les femelles accompagnées d'ours de l'année sélectionnaient les forêts matures, en particulier au printemps alors que les jeunes sont particulièrement vulnérables (LeCount, 1987). Ces différentes stratégies peuvent s'expliquer par des relations de dominance, les individus plus âgés et en bonne condition physique étant sans doute en mesure de déplacer les individus plus jeunes et plus faibles (Rogers, 1987). En effet, le dimorphisme sexuel chez le grizzly permet aux mâles, naturellement plus gros que les femelles, de pouvoir s'attribuer les meilleurs habitats, au détriment de ces dernières (Rode *et al.*, 2006). Comme le dimorphisme sexuel est aussi très présent chez l'ours noir, il est tout à fait probable que cette situation s'observe également chez cette espèce. Outre la compétition intraspécifique, le risque de prédation et le cannibalisme (des restes d'ours ont été retrouvés dans les fèces d'un grand mâle lors des analyses présentées en détail au chapitre 1) jouent fort probablement un rôle important dans ces différences comportementales. Chez l'ours brun en Scandinavie, il a été démontré que les femelles recherchaient la proximité des structures humaines pour se soustraire au cannibalisme causé par les mâles envers les oursons (Steyart *et al.*, 2016), l'absence d'autres prédateurs ne laissant que ces derniers comme menace importante. En forêt boréale canadienne, le loup s'ajoute à la liste des prédateurs potentiels (Rogers et Mech, 1981), pour les oursons mais aussi pour les adultes (une femelle accompagnée d'un ourson a été tuée par des loups pendant l'étude). Les individus plus petits et ceux accompagnés de jeunes ont donc ainsi avantage à utiliser les habitats pouvant offrir un couvert de protection important. Cette décision s'accompagne toutefois d'un coût important, ces peuplements de forêt mature étant beaucoup moins riches en nourriture de toute sorte que les peuplements perturbés plus ouverts (R. Lesmerises, données non publiées; Mosnier *et al.*, 2008).

Contrairement aux hypothèses formulées, les individus en moins bonne condition physique ne semblent pas prêts à prendre davantage de risques afin d'acquérir plus de ressources. Il est par contre difficile de statuer si leur mauvaise condition physique est le résultat de leur sélection d'habitat ou si leur sélection est un choix fait en fonction de leur condition physique. Il est apparu qu'au printemps, les individus en bonne condition se

retrouvaient en milieu ouvert et ceux en mauvaise condition dans les forêts matures résineuses. Toutefois, les femelles avec oursons se retrouvaient aussi en forêts résineuses. Il est donc possible que cette relation entre les habitats et la condition physique s'opère par le biais de ces femelles, qui sont reconnues par la littérature comme étant généralement en moins bonne condition physique à cause des demandes énergétiques importantes liées à l'allaitement (Farley et Robbins, 1995). Toutefois, comme ces deux caractéristiques (femelles avec oursons et condition physique) n'étaient pas corrélées au point de devoir exclure l'une des deux variables des analyses statistiques, des ours ayant un autre statut reproducteur et une condition physique variable se retrouvaient également répartis entre habitats ouverts et habitats fermés.

En conclusion, ce chapitre a permis de mettre en lumière une grande variabilité interindividuelle dans le comportement de sélection d'habitat et de relier une partie de cette variabilité à des caractéristiques physiques telles que l'âge, la condition physique et le statut reproducteur. Toutefois, il est évident que plusieurs autres facteurs peuvent contribuer à expliquer ces différences comportementales, parmi lesquels certains ont été étudiés dans le cadre du chapitre 3.

4.2.1 Limite de l'étude

La description et l'analyse des réponses individuelles en sélection d'habitat, telles que réalisées dans ce chapitre, illustrent bien les risques liés à les ignorer. Des réponses opposées, pour plusieurs variables, peuvent mener à de fausses interprétations à l'échelle populationnelle. Sans rien enlever à l'importance de ces conclusions, un élément important de la notion de variabilité individuelle n'a pas été considéré dans ce chapitre. En effet, la variabilité intra-individuelle n'a pas été considérée ou interprétée. Pourtant, il pourrait être attendu que les ours ajustent leur comportement pour répondre aux conditions biotiques et environnementales changeantes d'une année à l'autre, tel qu'observé chez plusieurs autres espèces (Komers, 1997; Dingemanse *et al.*, 2004; Fortin *et al.*, 2008). Bien qu'il ait été

découvert que les ours brun en Scandinavie présentaient une certaine répétabilité de leur comportement de sélection d'habitat (Leclerc *et al.*, 2015), une importante variabilité interannuelle était tout de même observée. Il est possible que ce phénomène survienne également chez l'ours noir, quoique de relier les patrons de sélection à des caractéristiques individuelles se doive d'être fait avec prudence, a fortiori si ce patron a été calculé sur une seule année. Ces corrélations annuelles peuvent en effet disparaître ou varier d'une année à l'autre selon – par exemple – l'abondance relative de nourriture (Rogers 1967; Elowe et Dodge 1989). L'objectif de ce chapitre, qui était davantage de mettre en évidence les risques inhérents à ne pas considérer la variabilité interindividuelle dans le comportement de sélection d'habitat, a été atteint. Toutefois, une utilisation de cette approche dans une optique de conservation (par exemple) nécessiterait de mesurer à la fois la variabilité interindividuelle mais aussi la répétabilité intraindividuelle afin de ne pas baser des mesures d'aménagement sur des corrélations qui pourraient être le reflet des conditions annuelles particulières (Elowe et Dodge, 1989; Fortin *et al.*, 2008; Leclerc *et al.*, 2015).

4.3 RÉPONSES INDIVIDUELLES AUX STRUCTURES ANTHROPIQUES ET INFLUENCES RESPECTIVES DES RÉPONSES FONCTIONNELLES, DES CARACTÉRISTIQUES INDIVIDUELLES ET DE L'APPARENTEMENT

Les structures anthropiques sont reconnues pour susciter des réponses marquées de la part de la faune sauvage (Berger, 2007; Lesmerises *et al.*, 2012; Lesmerises *et al.*, 2013), particulièrement chez les espèces carnivores de forte taille comme l'ours noir (Hostetler *et al.*, 2009). J'ai conséquemment décidé de limiter les réponses individuelles à ces seules variables, pour ne pas surcharger les modèles analytiques, tout en considérant la composition du domaine vital sur le comportement des ours face à ces structures humaines. De plus, comme les réponses fonctionnelles peuvent être le résultat de la disponibilité de la variable mesurée mais aussi de la disponibilité d'autres variables (c.-à-d. des réponses fonctionnelles en sélection d'habitat), les habitats naturels avaient aussi le potentiel d'augmenter l'évitement ou l'attrait des structures anthropiques (Moreau *et al.*, 2012;

Mabille *et al.*, 2012; Knopff *et al.*, 2014). Outre de telles réponses fonctionnelles, j'ai voulu tester l'impact des caractéristiques individuelles, ayant démontré dans le chapitre précédent que ces variables pouvaient avoir une influence considérable sur le type de comportement adopté. Enfin, il a été reconnu que le comportement animal avait une origine génétique et que deux individus partageant davantage de gènes avaient une plus forte probabilité d'afficher un comportement similaire (Saetre *et al.*, 2006; Dochtermann *et al.*, 2015). Toutefois, comme chez l'ours la période d'élevage est relativement longue, il est aussi probable qu'un apprentissage ait lieu (Gilbert, 1999). Ainsi, distinguer la part génétique de la part liée à l'apprentissage est une tâche difficile, voire impossible avec le type de suivi réalisé dans cette étude. En effet, pour se faire il aurait fallu disposer d'un pedigree génétique et culturel indépendant (Danchin *et al.*, 2013), ce qui est presque impossible en milieu naturel. Néanmoins, comme cet apparentement était mis en relation avec les résidus des coefficients de sélection individuels, c'est-à-dire sans l'effet des caractéristiques individuelles ou des réponses fonctionnelles (selon le meilleur modèle retenu), toute corrélation significative était donc le fruit (confondu, certes) d'une proximité génétique ou de l'apprentissage.

Caractéristiques individuelles

Contrairement à la sélection d'habitat des milieux naturels (voir chapitre 2), le comportement des ours face aux structures anthropiques semblait être beaucoup moins influencé par le sexe, l'âge et le statut reproducteur. En effet, cet ensemble de variables n'avait un effet important qu'envers les chalets en été. Durant cette saison, les femelles seules se retrouvaient plus près des habitations humaines que les mâles et les femelles accompagnées d'oursons. Leurs besoins énergétiques, importants afin d'atteindre une masse suffisante pour se reproduire, jumelés à l'absence d'oursons vulnérables, pourrait expliquer ce patron (Noyce et Garshelis, 1994; Samson et Huot, 1995). Les mâles semblent éviter ces zones plus à risque, probablement parce qu'ils sont davantage visés par les chasseurs que les femelles (Czertwytynski *et al.*, 2007). Les femelles avec oursons semblent aussi sélectionner moins intensément la proximité des structures anthropiques et

se concentrent probablement dans les forêts matures, tel que démontré dans le chapitre précédent.

Réponses fonctionnelles

En ce qui concerne les réponses fonctionnelles, il est apparu que la quantité d'habitat naturel de bonne qualité avait une influence mitigée sur la sélection des structures anthropiques, contrairement à ce qui était attendu. En effet, j'avais prédit qu'une abondance d'habitats sélectionnés diminuerait la compétition intraspécifique pour le couvert et la nourriture et donc le besoin d'utiliser les zones sises à proximité des routes et des chalets. Pourtant, dans un des cas où les habitats naturels ont eu une influence, elle était positive, c'est-à-dire qu'une plus grande proportion d'anciennes coupes forestières entraînait une plus grande sélection pour les routes de grande dimension. Ce patron peut s'expliquer de deux manières : soit les routes achalandées ne représentent pas réellement une perturbation importante pour les ours noirs, ce qui irait à l'encontre de la plupart des études sur le sujet (Brody et Pelton, 1989; Beringer *et al.*, 1990; Lewis *et al.*, 2011), soit le gain (énergétique ou sécuritaire) de se maintenir à proximité serait plus élevé que le risque de dérangement occasionné par la présence humaine. Cette dernière hypothèse est la plus plausible car les routes offrent une grande abondance de nourriture de chaque côté de leur emprise (Rémi Lesmerises, données non publiées; Switalski et Nelson, 2004) reliée à l'ouverture de la canopée, en plus d'être évitées par les prédateurs lorsqu'en forte densité (Whittington *et al.* 2005; Lesmerises *et al.*, 2012). De plus, une étude récente menée sur les ours bruns en Scandinavie (Steyart *et al.*, 2016) a démontré que les femelles avec oursons utilisaient les structures anthropiques afin de limiter la mortalité des oursons induite par les mâles. Néanmoins, c'est peut-être davantage la nourriture que la sécurité qui pousse les ours à s'approcher des structures anthropiques. En effet, lorsque des milieux ouverts tels que les coupes récentes abondaient dans leur domaine vital, les ours démontraient une moins grande sélection envers les routes secondaires.

Outre les habitats naturels, l'abondance même des structures anthropiques avait une influence certaine sur leur attractivité. Ainsi, une augmentation de la densité de routes

principales dans le domaine vital augmentait leur sélection et il en était de même pour les routes secondaires. Il semble donc que plus ces structures étaient abondantes, plus elles étaient utilisées. Sachant que la densité moyenne de route dans l'aire d'étude était de $1,8 \text{ km/km}^2$, au moment de la récolte de données, ces structures s'avéraient déjà très présentes et pouvaient offrir des opportunités alimentaires de même que des voies de déplacement fortement utilisées (Young et Beecham, 1986; Switalski et Nelson, 2011). Il est difficile d'expliquer pourquoi les routes étaient davantage utilisées lorsqu'abondantes. Une hypothèse possible pourrait être que lorsqu'elles étaient abondantes, elles offraient alors une alternative facilement accessible pour se déplacer d'un endroit à un autre et que les ours prenaient l'habitude de les utiliser. Dans les secteurs où elles étaient moins présentes, le gain était peut-être moins important, s'il leur fallait faire un détour pour les utiliser. Il est aussi possible qu'à faible densité de route, l'habitation face à ces structures n'ait pas eu lieu (Cooper *et al.*, 2008; Cyr et Romero, 2009; Rankin *et al.*, 2009) et que les ours les considéraient davantage comme des sources de dérangement que comme des structures à exploiter.

Apparemment

L'apparemment a aussi une influence importante sur les différences comportementales interindividuelles. Alors que je m'attendais à une relation plus forte entre les femelles puisque les oursons femelles peuvent apprendre directement de leur mère comment agir une fois adultes (Nielsen *et al.*, 2013), ces relations existaient pour les deux sexes et étaient semblables en termes d'importance. Ce constat peut s'expliquer de diverses façons. Tout d'abord, il est possible qu'il y ait une origine génétique aux patrons comportementaux observés chez les individus. Plusieurs recherches ont démontré que deux individus ayant un bagage génétique semblable avaient une plus forte probabilité d'exprimer des comportements similaires (Breed et Sanchez, 2010; Dochtermann *et al.*, 2015). Il se pourrait alors que l'influence du sexe de l'ourson sur son apprentissage n'ait qu'un faible impact sur le type de comportement exprimé face à ces structures anthropiques. Nielsen *et al.*, (2013) ont soutenus que les oursons mâles ne pouvaient apprendre de leurs parents puisque les mâles ne participent pas à l'élevage des jeunes. Ils

ont donc assumé que les mâles et les femelles ont des comportements distincts. Nos résultats tendent à démontrer que le sexe n'avait qu'une faible influence sur les patrons de sélection des ours face aux routes et aux chalets. Si les mâles et les femelles n'agissent pas différemment, il n'y a alors aucune raison pour que les oursons mâles ne puissent apprendre de leur mère comment agir face à ces structures. Dans ce cas, le lien entre l'apparement des mâles et leur réponse comportementale pourrait se faire par le biais d'une mère commune ou d'une ancêtre commune qui aurait montré un type de réponse comportementale à sa descendance femelle et mâle, phénomène déjà observé chez le dauphin (Krützen *et al.*, 2005) et différentes espèces de primate (Schaik *et al.*, 2003). Comme il est impossible, avec les résultats obtenus, de différencier la part génétique de la part acquise, il est tout à fait plausible qu'il s'agisse d'une combinaison de ces deux paramètres.

4.3.1 Limite de l'étude

En plus des limites propres au chapitre 2 et qui se retrouvent également dans ce chapitre, la large part de variance inexpliquée par les trois sources de variation individuelle considérées demeure une faiblesse de l'étude. En effet, pour certaines combinaisons de structures anthropiques et saisons, aucune variable n'expliquait significativement les réponses des individus aux routes et aux chalets. Les sources de variation utilisées sont pourtant fréquemment utilisées pour tenter d'expliquer le comportement animal (Lea et Blumstein, 2011; Dochtermann *et al.* 2015; Losier *et al.*, 2015). Néanmoins, il semblerait que d'autres facteurs importants jouent un rôle prépondérant dans l'expression de ce comportement face aux structures anthropiques. Les interactions passées entre les individus et ces structures, par exemple via des rencontres fortuites ou délibérées avec l'homme ou encore par le biais de l'acquisition de nourriture riche en énergie et facile d'accès, peuvent avoir modelé leurs réponses comportementales (Rogers, 1987; Mattson *et al.*, 1992; Frost *et al.*, 2007). Ces expériences pouvant mener à des comportements aussi divers que de l'évitement constant ou une habituation à l'homme (Madsen, 1985; Knight et Temple,

1986; Fowler, 1999), l'âge de l'individu ne peut exprimer aucune tendance générale, ce qui est manifestement le cas à la lumière des résultats. Cette source probablement importante de la variabilité interindividuelle est difficile à mesurer en nature, d'autant plus pour une espèce vivant en milieu fermé telle que l'ours, puisqu'il faudrait suivre chaque individu à long terme et observer ses réactions à divers stimuli en lien avec ces structures humaines (p. ex. : Madsen, 1985; Knight et Temple, 1986).

Parmi les autres sources de variabilité non considérées, la densité locale de l'espèce pourrait également avoir une influence sur ce type de comportement. En effet, chez le grizzly, une plus forte densité de l'espèce entraînerait une plus grande habitude à l'homme et une diminution des conflits avec ce dernier (Smith *et al.*, 2005). Il se pourrait donc qu'une plus forte densité d'ours augmente la tolérance des ours face aux structures anthropiques. Une augmentation de la densité pourrait aussi avoir comme effet de contraindre les individus à diversifier leur comportement pour limiter la compétition intraspécifique (Svanbäck et Bolnick, 2005). Il a ainsi été démontré qu'une augmentation de la densité intraspécifique entraînait une diète plus diversifiée au sein d'une population d'épinoche (Svanbäck et Bolnick, 2007). Les réponses fonctionnelles peuvent aussi être influencées par la densité de population, tel qu'établi par van Beest *et al.* (2016) chez le wapiti (*Cervus canadensis manitobensis*). En effet, les réponses face à une variation de la disponibilité de certains habitats étaient opposées selon que la population était à faible ou à forte densité. Chez l'ours noir, les femelles sont territoriales (Powell, 1987; Samson et Huot, 2001), ce qui pourrait entraîner, en cas de forte densité, les individus plus jeunes ou moins dominants à être obligés de se contenter d'habitats moins riches ou présentant une plus grande empreinte anthropique (Young et Ruff, 1982; Rogers, 1987). Même en absence de territorialité, une plus forte densité pourrait donc pousser certains individus à exploiter certains habitats ou certaines structures moins recherchées par les autres ours, tels que les structures humaines.

Si les différences entre les individus étaient triviales, complexifier à ce point l'analyse n'apporterait que peu de bénéfices. Toutefois, il y avait des écarts très importants entre les ours suivis, et ce pour toutes les variables pour lesquelles des pentes individuelles

étaient permises, autant pour le chapitre 2 que pour le chapitre 3. Lorsqu'il y a des réponses opposées parmi un échantillon, il devient risqué d'utiliser la réponse moyenne, car celle-ci ne signifie plus rien (Gillies *et al.*, 2006; Digemanse et Dochtermann, 2013). Ces réponses opposées ont été observées pour toutes les variables anthropiques, pour toutes les saisons. Ces différences importantes de comportement s'expliquent donc en partie par le statut reproducteur de l'individu, par la composition de son domaine vital et par un mélange inconnu d'instinct et d'apprentissage. Il existe sans doute d'autres paramètres pouvant mener à ces réponses comportementales (p. ex. : conditions environnementales à la naissance, Lindström, 1999; densité locale de l'espèce, Morris, 1989; et expériences précédentes, Ollason, 1980) et il est souhaitable d'en considérer le plus possible afin d'avoir une image la plus complète et la plus réaliste possible. En effet, savoir qu'il existe des stratégies différentes au sein d'une population étudiée est intéressant, connaître les causes de ces différences permet de mieux comprendre les relations complexes entre les individus et leur environnement (Fortin *et al.* 2008; Nicolaus *et al.*, 2016). Cette compréhension peut ensuite faciliter la mise en place de mesures de conservation, si l'espèce étudiée est en déclin, ou de contrôle, si l'espèce est surabondante. En effet, en plus de pouvoir identifier quels types d'individus et quel agencement du milieu augmente les possibilités pour un habitat ou une structure d'être sélectionné, il serait possible d'associer cette sélection à une mesure de la valeur adaptative des individus. Ainsi, un plan d'aménagement créant un paysage sélectionné par les individus les plus productifs augmenterait les probabilités d'assister au rétablissement d'une population en difficulté.

4.4 CONTRIBUTION THÉORIQUE

La variabilité individuelle étant un sujet de plus en plus étudié par les écologistes, de nombreuses avancées ont eu lieu au cours des dernières années. L'humble contribution de cette thèse à cet effort de recherche concerne principalement la prise de conscience de l'importance d'inclure cette variabilité dans les analyses populationnelles, non pas dans le but d'en enlever l'effet mais plutôt comme une façon d'approfondir nos connaissances fines

du comportement de l'espèce étudiée. Les approches traditionnelles de sélection d'habitat visant à considérer cette variabilité sans s'y intéresser particulièrement n'atteignent d'ailleurs pas leur objectif, et les réponses populationnelles peuvent s'avérer tout autant inexactes. Gillies *et al.* (2006) soutenaient déjà l'importance de considérer cette variabilité de manière plus holistique, en permettant l'expression d'une réponse différente pour chaque individu, reflétant ainsi davantage la composition réelle de l'échantillon. Ma contribution s'arrime justement à ces différences, puisqu'en ne les percevant plus comme un bruit statistique avec lequel il faut composer, je décris avec davantage de détails les relations existant entre les individus et leur environnement. Une population n'est d'ailleurs qu'une collection d'individus ayant des contraintes et des besoins différents; en conséquence, les regrouper tous ensemble ne se fait qu'au prix d'une perte substantielle d'information. À l'inverse, utiliser ces différences et identifier les facteurs pouvant en être la cause permet de tirer profit de toute l'information obtenue du suivi d'une population animale. De plus, une telle perspective permet d'extrapoler quant aux conséquences futures de ces différences comportementales sur le potentiel adaptatif d'un individu.

Les deux premiers chapitres avaient comme principal objectif de démontrer cette variabilité et la possibilité de la relier à des facteurs tels que les caractéristiques individuelles, et cela pour deux types de comportement régulièrement étudiés en écologie à une échelle populationnelle. Le troisième chapitre a voulu explorer une façon de mettre en compétition différentes hypothèses pour expliquer cette variabilité individuelle. Trois types de causes fréquemment retrouvées dans la littérature ont été utilisées pour expliquer la variabilité du comportement de sélection d'habitat (caractéristiques individuelles, réponses fonctionnelles et apparemment) mais en les opposant ou en les combinant, alors qu'ils ont été jusqu'à maintenant étudiés séparément (Latham *et al.*, 2011; Shafer *et al.*, 2012; Losier *et al.*, 2015). J'ai découvert que ces trois sources pouvaient, simultanément ou alternativement, avoir une influence sur la variabilité interindividuelle. Les résultats ont aussi démontré qu'il existe toujours une large part de la variance qui reste à expliquer, malgré la considération de trois sources de variabilité reconnues comme importante dans la littérature. Ainsi, ma thèse démontre l'existence manifeste de multiples facteurs pouvant

influencer le comportement individuel. Considérant l'ampleur des différences interindividuelles, identifier les sources de cette variabilité est porteur d'un gain en connaissances considérable.

4.5 CONNAISSANCES SUR LA BIOLOGIE DE L'OURS NOIR

4.5.1 Régime alimentaire

Cette étude sur l'ours noir a permis de développer et d'ajouter des connaissances quant à l'écologie de l'ours noir, en particulier en forêt boréale aménagée. D'un point de vue alimentaire, la prédation du castor (*Castor canadensis*) et du lièvre (*Lepus americanus*) apparaît dans cette population comme étant relativement fréquente et dépasse celle obtenue par la plupart des études précédentes sur l'ours noir (Smith *et al.*, 1994; Mosnier *et al.*, 2008). Ces deux proies sont toutefois recherchées à des moments différents au cours de l'année. Les lièvres, pour la plupart des jeunes (basé sur la taille des fragments osseux) beaucoup moins mobiles, ont été retrouvés dans les fèces principalement au printemps lors de la période de mise bas de cette espèce. Au contraire, les restes de castor ont été retrouvés plus fréquemment à l'automne. Cela pourrait s'expliquer par la plus grande vulnérabilité des jeunes, nouvellement sortis de la hutte et participant à la récolte de nourriture sur la terre ferme (Dyck et MacArthur, 1992). Les adultes sont aussi plus à risque pendant l'automne puisqu'ils doivent accumuler des réserves de nourriture en prévision de l'hiver, cela se traduisant par un niveau d'activité plus intense et donc une plus grande proportion de la journée passée hors de la hutte (Dyck et MacArthur, 1992). Pendant l'été, les ours suivis ont adopté un régime alimentaire presque exclusivement myrmécophage (c.-à-d. consommation de fourmis). Cette spécialisation alimentaire a déjà été observée chez d'autres populations (Graber et White, 1983; Noyce *et al.*, 1997; Auger *et al.*, 2004). L'aire d'étude était particulièrement propice à cette ressource puisqu'elle a fait l'objet de coupes forestières de grande ampleur au cours des 40 dernières années. En effet, les souches et les débris ligneux représentent des habitats de choix pour les espèces de fourmis dont se

nourrissent les ours (Noyce *et al.*, 1997). De plus, en été les colonies de fourmis sont en pleine croissance et la quantité de larves présente dans les nids est maximale (Kipyatkov, 2001). Comme les larves sont plus riches en protéines et en lipides que les adultes, il est plus rentable énergétiquement pour les ours de s'en nourrir pendant cette période (Auger *et al.*, 2004). Néanmoins, cette ressource n'est pas consommée exclusivement pendant cette période de l'année. En fait, elle constitue une part importante du régime alimentaire pendant toute la saison active. Les ours y trouvent sans doute une source importante de protéine, élément retrouvé en plus faible quantité dans les végétaux et dans les fruits (Pritchard et Robbins, 1990; Noyce *et al.*, 1997), les autres ressources les plus abondamment consommées. Même si la taille de l'échantillon est faible, il semblerait que les oursons consomment davantage de ressources facilement digestibles (Bunnell et Hamilton, 1983). Puisqu'il a été impossible de les séparer par saison en raison de leur faible nombre, ce constat peut aussi être dû au fait que ces derniers sont sevrés progressivement au cours de l'été et que les ressources alimentaires les plus facilement digestibles sont plus abondantes en automne (Pritchard et Robbins, 1990).

D'un point de vue individuel, les résultats obtenus confirment que les mâles, de même que les individus plus âgés et en meilleure condition physique, utilisent davantage les milieux ouverts pour y rechercher les ressources les plus abondantes. Les femelles avec des oursons de l'année quant à elles semblent utiliser davantage les milieux offrant un bon couvert, même si les ressources sont moins abondantes. Certains habitats sont utilisés par ces deux catégories d'ours mais comme les ressources qui y sont consommées ne sont pas les mêmes, il est possible que ces habitats soient fréquentés à des moments différents de l'année (p. ex. : les routes pour les fourmis en été et pour les fruits en automne). Cette potentielle ségrégation temporelle pourrait être une stratégie afin de limiter les rencontres fortuites entre les mâles et les oursons, sachant que ces derniers peuvent être tués par les mâles (LeCount, 1987).

4.5.2 Sélection d'habitat

En ce qui concerne la sélection d'habitat, contrairement à ce qui était attendu au printemps, les ours sélectionnaient majoritairement les peuplements matures de conifères et de feuillus ainsi que les peuplements mélangés. En effet, ces peuplements bloquent davantage la lumière et sont les derniers à conserver des accumulations de neige au printemps (Anderson, 1956), avec pour conséquence une reprise de la croissance végétale généralement retardée comparativement aux milieux plus ouverts (Ross *et al.*, 1986). Comme les ours consomment principalement des nouvelles pousses végétales au printemps (Mosnier *et al.*, 2008; Lesmerises *et al.*, 2015b), il est difficile d'expliquer cet évitement des milieux ouverts et cette sélection des milieux fermés par une recherche alimentaire. Évidemment, à la sortie de la tanière les ours ont encore un métabolisme ralenti par l'hibernation et la recherche de nourriture ne représente probablement pas une activité très importante (Tøien *et al.*, 2011). La recherche d'habitats offrant un bon couvert pour le repos et la reprise graduelle des activités pourraient motiver sans doute cette sélection des forêts matures. Ce patron de sélection s'est avéré encore plus marqué chez les femelles avec oursons, probablement parce que ces derniers étaient encore très peu mobiles et très vulnérables en milieu ouvert, leur principale protection étant la fuite en grim pant dans les arbres matures. Le reste de l'année, les individus plus âgés et en meilleure condition physique sélectionnaient davantage les coupes récentes, les milieux ouverts non-régénérés, tandis que les mâles se retrouvaient plus souvent dans les tourbières, particulièrement en automne. Les forêts matures semblaient continuer à être sélectionnées par les femelles avec oursons en été et à l'automne, bien que ce patron était moins clair et moins prononcé.

L'effet des structures anthropiques sur la sélection d'habitat a fait l'objet de moins d'études chez l'ours noir que chez le grizzly. L'abondance et la grande répartition de l'ours noir n'ont pas poussé les scientifiques à chercher à minimiser l'impact de ces perturbations (mais voir Beringer *et al.*, 1990; Lewis *et al.*, 2011; Switalski *et al.*, 2011). Néanmoins, les quelques études réalisées sur l'effet des routes ont obtenu comme résultat un évitement des routes achalandées et une utilisation importante des routes refermées (Lewis *et al.*, 2011;

Switalski *et al.*, 2011). Ces réponses populationnelles camouflaient sans doute une variabilité interindividuelle importante, comme j'ai pu le démontrer au sein de la population étudiée dans le cadre de cette thèse. Alors que les réponses populationnelles obtenues dans le chapitre 2 démontraient une sélection tant pour les routes achalandées que pour les routes secondaires, un examen plus approfondi a démontré que certains individus évitaient ces structures. En ce qui concerne les chalets, il s'agissait – à ma connaissance – de la première étude exhaustive sur le sujet pour l'ours noir et les réactions obtenues face à ces structures sont apparues très contrastées. En effet, les coefficients populationnels ne démontraient aucune tendance nette, alors que les réponses individuelles illustraient clairement que les chalets sont évités et sélectionnés par une proportion approximativement égale d'individus.

Ces différences individuelles marquées étaient, comme discuté précédemment, à la fois corrélées aux caractéristiques individuelles (p. ex. : statut reproducteur) mais aussi à l'abondance de ces mêmes structures ou des habitats disponibles (c.-à-d. réponses fonctionnelles). Ainsi, les routes, tant primaires que secondaires, étaient davantage sélectionnées lorsqu'elles étaient plus abondantes. Même les chalets avaient un potentiel attractif plus élevé lorsque les routes primaires étaient plus abondantes.

4.5.3 Relations avec le caribou forestier

Le caribou forestier (*Rangifer tarandus caribou*) est un écotype du caribou des bois qu'on retrouve de façon discontinue dans la ceinture de forêt boréale au Canada (Courtois *et al.*, 2003). Dans la majeure partie de son aire de répartition, cette espèce connaît un déclin marqué de ses effectifs (Vors et Boyce, 2009). Parmi les nombreuses causes retenues, une mortalité importante des faons au cours de leurs premières semaines de vie semble avoir une influence particulièrement négative sur le taux de croissance de l'espèce (Gustine *et al.*, 2006; Dussault *et al.*, 2002; Leclerc *et al.*, 2014). L'ours noir a été reconnu comme un prédateur important des faons caribous, et cela dans l'aire d'étude même où ont

été capturés les ours suivis dans le cadre de cette thèse (voir Leclerc *et al.*, 2014). Ainsi, les résultats obtenus dans ma thèse sont intéressants à interpréter à la lumière de cette relation prédateur – proie. En ce qui concerne d'éventuels indices de prédation, aucune trace de caribou n'a été retrouvée dans l'ensemble des fèces récoltées. En ce qui concerne les autres proies potentielles, il n'y avait des traces de veau orignal que dans un seul échantillon de fèces, provenant d'un ourson, une proie probablement abattue par sa mère, bien qu'il soit également possible qu'il s'agisse de restes d'une carcasse abandonnée par les loups. Une carcasse d'orignal provenant d'une mortalité hivernale a aussi été visitée par un ours suivi par télémétrie. Enfin, lors des inventaires d'habitat, menés conjointement avec la récolte des fèces, des sites de prédation d'un castor et de lièvres ont été découverts. En résumé, aucun indice laissant présumer d'une prédation importante du caribou par l'ours noir n'a été mis en évidence, à tout le moins sur le plan individuel, à partir des fèces ou des inventaires d'habitat. Cela signifie donc que du point de vue de l'ours noir, le caribou forestier n'est pas une proie fréquente et donc probablement peu recherchée (Bastille-Rousseau *et al.*, 2011). Toutefois, du point de vue du caribou, il en est tout autrement et cette disparité provient sans doute du grand écart de densité entre les deux espèces. En effet, la harde de caribou retrouvée dans ce secteur est en déclin et l'espèce se retrouve en faible densité (Équipe de rétablissement du caribou forestier 2013), alors que l'ours noir est beaucoup plus abondant (Lamontagne *et al.*, 2006; Chicoine, 2014), profitant du rajeunissement des forêts causé par l'aménagement forestier (Brodeur *et al.*, 2008; Mosnier *et al.*, 2008). Il suffit donc qu'une faible fraction des ours du secteur trouve, au fil de ses déplacements, les quelques faons caribous produits chaque année pour que l'impact sur le recrutement du caribou soit majeur alors que les avantages pour l'ours soient minimales et les indices de prédation rares à l'échelle populationnelle (Pinard *et al.*, 2011).

Bien qu'aucune trace de la prédation du caribou par l'ours n'ait été décelée, il est possible de déceler certains patrons de sélection d'habitat qui rendent propice la rencontre entre les deux espèces. Ces rencontres sont d'autant plus probables que l'importance de l'ours comme cause de mortalité a été démontrée dans l'aire d'étude (Leclerc *et al.*, 2014) et à proximité (Pinard *et al.*, 2012). Au printemps, période de l'année où les faons sont les

plus vulnérables, les ours femelles accompagnés par leurs oursons fréquentent des habitats semblables à ceux recherchés par les femelles caribous (Hins *et al.*, 2009; Leclerc *et al.*, 2014). Cette utilisation des forêts résineuses matures par les deux espèces pourrait entraîner une plus grande probabilité de rencontre entre elles. De même, la tendance à l'évitement des chalets par les mâles en été pourrait les pousser à fréquenter les mêmes secteurs que les femelles caribou accompagnées de leur faon, puisque ces dernières évitent également leur proximité (Leclerc *et al.*, 2014). Enfin, Beauchesne *et al.* (2013) ont démontrés que les caribous femelles utilisaient davantage les coupes forestières la nuit. Comme l'ours noir, principalement les mâles et les individus en bonne condition physique (voir le chapitre 2), utilisent également ces habitats pendant la période de vulnérabilité des faons (Leclerc *et al.*, 2014) et que l'ours est particulièrement actif la nuit (voir Figure 4.1), les probabilités de rencontre entre les deux espèces sont potentiellement plus élevées dans ces coupes. Évidemment, il est impossible d'affirmer que ces patrons de sélection similaires résultent automatiquement en une plus grande probabilité de rencontre. Il se peut également que certains individus se spécialisent dans la recherche de faons au cours des quelques semaines que dure leur période de vulnérabilité, aidés en cela par la prédictibilité des sites de mise bas de caribou (Rayl *et al.*, 2014), et que ces individus n'aient pas été capturés. Cette incapacité à déceler une prédation du caribou par l'ours noir provient probablement de la grande différence de densité entre les deux espèces, rendant les quelques cas de prédation ayant lieu à chaque année difficiles à détecter parmi l'abondante population d'ours noirs. Cette réalité est d'autant plus complexe que la période de vulnérabilité des faons caribou est relativement limitée dans le temps.

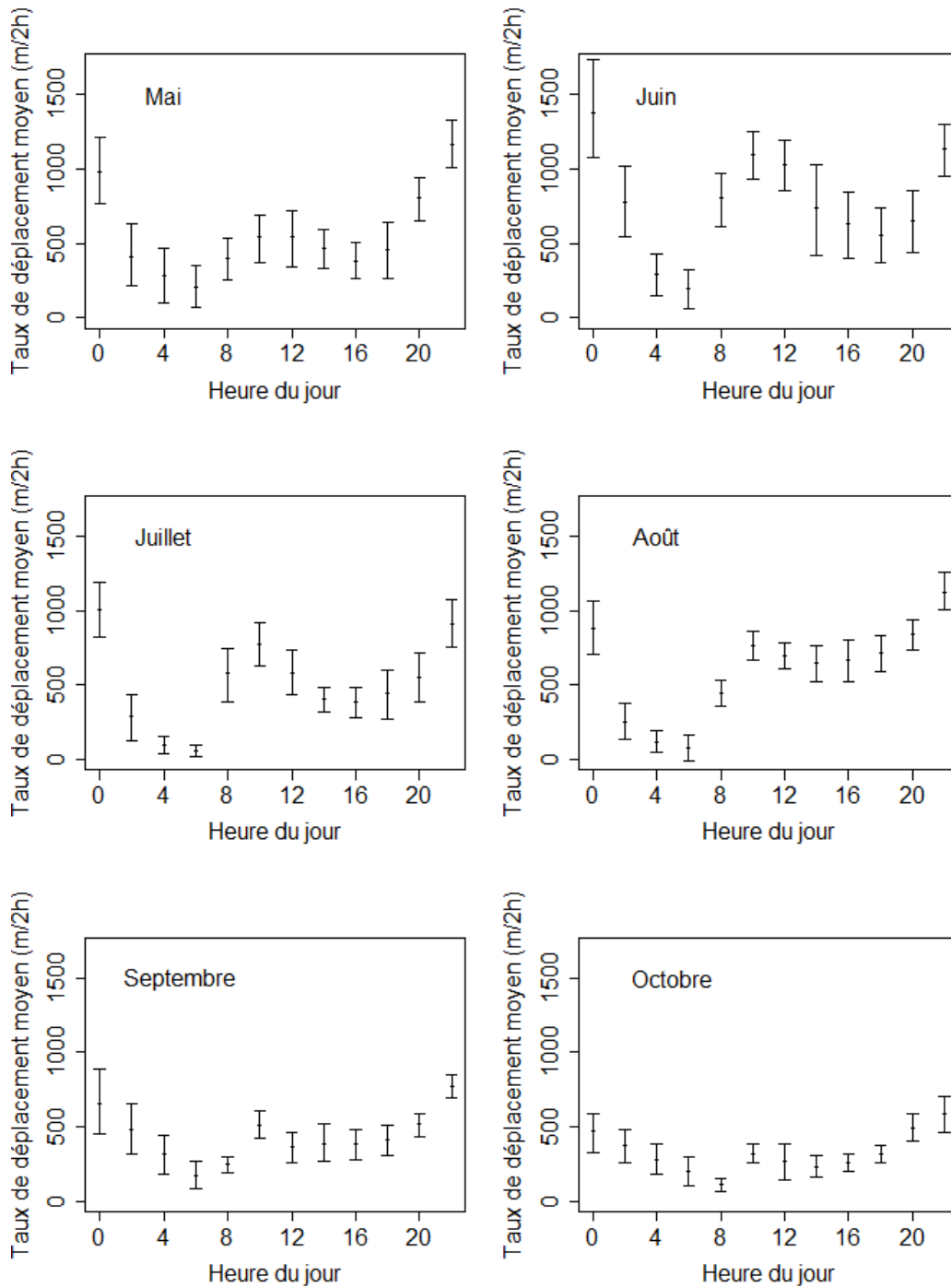


Figure 4.11 Taux de déplacement moyen (\pm écart-type) par intervalle de 2 heures des ours mâles suivis par télémétrie GPS au nord du Saguenay, Québec, Canada, entre 2011 et 2013, selon l'heure de la journée et le mois de l'année.

Du point de vue du rétablissement du caribou forestier, les résultats présentés dans cette thèse donnent peu de pistes de solution pour limiter la prédation par l'ours noir. Si cette prédation est un événement purement aléatoire et opportuniste, la méthode la plus efficace de la réduire est d'abaisser régionalement la densité d'ours. Cette réduction pourrait se faire par un prélèvement accru mais comme il s'agit d'un territoire reculé, le potentiel d'augmentation de la pression de chasse et de trappage est limité. À plus long terme, un aménagement de l'habitat qui limiterait les ressources alimentaires pourrait être utilisé pour maintenir les densités à de niveaux plus faibles (Elowe et Dodge, 1989). Comme les ours se nourrissent principalement de fourmis et de fruits (Lesmerises *et al.*, 2015b), deux ressources plus abondantes dans les parterres de coupe, il serait important de limiter au maximum leur prévalence dans les secteurs reconnus pour abriter le caribou pendant la saison de mise bas. À plus grande échelle, un reboisement et des pratiques sylvicoles limitant la repousse en arbustes fruitiers permettraient de réduire l'abondance de nourriture et donc limiter les populations d'ursidés (Nadeau Fortin *et al.*, 2016). Enfin, comme certains ours recherchent particulièrement les mêmes habitats et évitent les mêmes structures, il serait avantageux de maintenir les derniers grands massifs forestier afin de permettre au caribou d'appliquer sa stratégie anti-prédatrice de dispersion à faible densité (Seip, 1991) tout en limitant les risques que les ours se retrouvent au centre de ces massifs. En effet, si les forêts matures sont sélectionnées par les ours femelles, les habitats plus ouverts sont tout de même utilisés pour acquérir leur nourriture (Lesmerises *et al.*, 2015b) et ils ne peuvent donc pas s'en éloigner exagérément sans que cela entraîne des coûts énergétiques plus importants. Maintenir suffisamment d'habitats d'intérieur, loin des chalets et des routes, permettrait sans doute de limiter les risques de rencontre entre les deux espèces.

4.6 PROPOSITIONS DE RECHERCHE

Les résultats obtenus dans cette thèse ajoutent une pierre de plus à l'édifice de l'écologie. Je me baserai donc sur ce que j'ai accompli dans ma thèse pour tenter de

proposer certaines des prochaines étapes. Comme les thèmes abordés portent à la fois sur le concept d'individualité et sur des concepts écologiques tels que la sélection d'habitat et les stratégies alimentaires, les propositions de recherche suivront également cette structure.

4.6.1 Variations comportementales individuelles

La variabilité interindividuelle a été largement considérée dans les chapitres de ma thèse. La variation intraindividuelle, quant à elle, a été plutôt mise de côté. La durée du suivi rendait difficile d'intégrer et de mesurer cette variabilité. Un suivi sur plusieurs années, malheureusement difficile à mener sur des grands mammifères pour des raisons logistiques et financières, est souhaitable pour évaluer l'importance de la variation intraindividuelle dans la variabilité comportementale observée au sein d'une population (Dingemanse et Dochtermann, 2013). Connaître les conditions environnementales abiotiques et biotiques de même que les caractéristiques individuelles qui favorisent une plus grande répétabilité interannuelle du comportement individuel ajouterait grandement aux connaissances acquises jusqu'à maintenant (Biro et Stamps, 2015; Auer *et al.*, 2016; Killen *et al.*, 2016). Déterminer si les différences entre les individus sont plus ou moins importantes que les variations interannuelles pour un même individu permettrait de contextualiser les relations entre les caractéristiques individuelles au sens large (p. ex. : sexe, âge, composition du domaine vital, génétique, personnalité) et les réponses comportementales obtenues. Alors que ces réponses peuvent varier entre les années, un certain patron pourrait émerger. Par exemple, les individus plus agressifs pourraient s'approprier systématiquement les secteurs les plus riches, même si ces secteurs changent d'une année à l'autre. Un type d'individu ne pourrait donc plus être relié à un type d'habitat mais plutôt à un rôle que l'habitat doit remplir (Buckley *et al.*, 2010), par exemple un rôle de protection, d'acquisition de nourriture, de recherche de partenaire sexuel.

Pour expliquer davantage cette variabilité, tant au sein d'un même individu qu'entre les individus, de nombreux facteurs restent à explorer et à évaluer. À ceux brièvement

abordés dans la section sur les limites du chapitre 3 s'ajouteraient les conditions environnementales abiotiques variables telles que le climat (Koehler et Pierce, 2003) et biotiques telles que l'abondance de nourriture (Rogers, 1976; Inman et Pelton, 2003), la densité locale de proies (Schwartz et Franzmann, 1991) et de prédateurs (Rogers et Mech, 1981) et l'intensité de la présence humaine (Mattson, 1990; Freedman *et al.*, 2003). Ces contraintes extérieures s'additionnent à celles propre à un individu telles que le changement de son statut reproducteur (Farley et Robbins, 1995), l'accumulation de l'expérience (Mazur, 2010), la présence d'une blessure ou d'une maladie (Cattet *et al.*, 2008), la croissance corporelle donnant la possibilité d'accéder à un rang social supérieur (Rogers, 1987) et la personnalité (Bell *et al.*, 2009). Dingemanse et Dochtermann (2013) ont proposé différentes approches méthodologiques pouvant être utilisées pour examiner ces questions. Il serait tout à fait pertinent de s'en inspirer pour étudier la sélection d'habitat et la quête alimentaire sous cet angle.

4.6.2 Sélection d'habitat et quête alimentaire chez l'ours noir

Malgré le nombre important d'études sur la sélection d'habitat de l'ours noir, dont cette thèse se veut un ajout pertinent, il demeure des zones d'ombre dans nos connaissances à ce sujet. En effet, la plupart des études ont été conduites à l'échelle du domaine vital ou de la localisation (Johnson 1980; Clark *et al.*, 1994; VanderHayden et Meslow, 1999; Mosnier *et al.*, 2008) et très peu se sont intéressées à la sélection à très fine échelle, c'est-à-dire les caractéristiques de l'habitat au microsite d'utilisation (mais voir Noyce *et al.*, 1997). De même, les variations selon la période du jour et les caractéristiques des sites de repos utilisés restent à étudier. Les inventaires terrains laissent à penser que les ours recherchent des milieux particuliers pour leur période de repos quotidienne. De même, il est fort probable que la période du jour ait une influence sur la proximité à des structures anthropiques ou sur l'utilisation de milieux ouverts, comme c'est le cas pour le loup (Benson *et al.*, 2015). Enfin, relier la sélection d'habitat des femelles avec leur succès reproducteur présent, passé et futur permettrait d'évaluer l'efficacité des différentes

stratégies individuelles retrouvées dans la population. Pour les mâles, bien qu'il soit techniquement possible de le faire également en réalisant des tests génétiques avec tous les oursons produits dans l'aire d'étude, il est apparu qu'il était très difficile d'avoir la signature génétique de tous les mâles potentiels. En effet, malgré un effort de capture très important, réalisé dans le cadre de cette thèse, la plupart des oursons génotypés étaient de père inconnu. De plus, le lien entre la sélection d'habitat des mâles et leur succès reproducteur est moins direct que pour les femelles, puisque ceux-ci ne participent pas à l'élevage des jeunes. D'un autre côté, leurs gains énergétiques contribuent à l'atteinte d'une masse corporelle leur permettant d'avoir un accès privilégié aux femelles lors de la saison de reproduction (Rogers, 1987) et pourrait être un proxy de leur succès reproducteur. L'influence des apports alimentaires est toutefois mieux appréhendée sous le prisme de la quête alimentaire.

Le chapitre 1 a déjà permis de faire de grandes avancées dans nos connaissances du régime alimentaire, des habitats visités lors de l'alimentation et des différences entre les statuts reproducteurs. Il resterait néanmoins à augmenter la taille d'échantillon pour pouvoir avoir un suivi temporel plus fin, sachant que les ressources consommées varient selon leur disponibilité qui elles, varient grandement au cours de l'année. Un autre élément qu'il serait intéressant d'évaluer est la quantité de nourriture consommée selon l'habitat, le type de ressource utilisé et la période de l'année et en quoi cela varie entre les individus. Évidemment, quantifier la biomasse de nourriture ingérée chez une espèce telle que l'ours noir est tout un défi. Chez des espèces retrouvées en milieu ouvert, il est possible de compter le nombre de bouchées et ainsi déterminer la biomasse ingérée (Wickstrom *et al.*, 1984). Chez l'ours, il serait possible d'équiper certains individus de colliers GPS munis de caméras qui filmeraient ce que l'ours consomme tout en sachant dans quel habitat cela a eu lieu (Lavelle *et al.*, 2015). Une autre option serait de réduire l'intervalle d'enregistrement entre les localisations et de suivre la trace des ours quelques temps après leur passage. L'utilisation de chiens pisteurs capable de retrouver les fèces (Hunter, 2011) ajouterait à la probabilité de détection. En récoltant toutes les fèces, il serait possible de mesurer leur masse sèche, d'identifier leur contenu (en sous-échantillonnant si nécessaire) et les relier

aux habitats visités lors de l'ingestion (le type de peuplement mais aussi des mesures prises sur place telles que la disponibilité alimentaire et le couvert). Il serait alors possible de connaître précisément quel type d'habitat est le plus avantageux à fréquenter pour chaque type de ressource et pour chaque type d'ours. La somme de travail terrain serait considérable mais les informations obtenues seraient à la hauteur des efforts consentis et dépasseraient de beaucoup les simples inférences entre l'utilisation d'un habitat et leur potentiel alimentaire.

Il serait également intéressant de mesurer l'évolution du régime alimentaire chez un même individu au cours de sa vie et de le relier à sa croissance, à son statut reproducteur, son niveau hiérarchique, aux conditions environnementales et à ses expériences. Cela nécessiterait évidemment un suivi à long terme, d'ici à ce que les avancées technologiques permettent de mesurer cette diète à partir de structures de stockage qui gardent une trace de la composition chimique du régime alimentaire (p. ex. : ratio isotopique, acides gras) depuis les premières années de vie de l'animal. Les couches de ciment qui se déposent annuellement sur les dents des mammifères en sont un exemple (Hobson et Sease, 1998).

4.7 CONCLUSION

Cette thèse avait comme objectif d'étudier la variabilité interindividuelle des comportements de sélection d'habitat et de quête alimentaire chez l'ours noir. Le premier chapitre a contribué à identifier la diète propre à un groupe d'individus ayant des caractéristiques semblables. Le deuxième chapitre a souligné le risque de ne pas considérer la variation individuelle du comportement à l'intérieur d'une population et démontré qu'il était possible de la relier à des caractéristiques individuelles faciles à obtenir. Le troisième chapitre a quant à lui permis d'identifier les sources de cette variabilité interindividuelle et à en estimer l'importance relative en se basant sur les causes les plus souvent rapportées dans la littérature. Ces résultats illustrent que l'étude des réponses individuelles en écologie animale est une opportunité qui ouvre la porte à de nouvelles questions de recherche, à une

meilleure compréhension des relations faune – habitat et à des mesures d'aménagement appuyées sur des patrons comportementaux beaucoup plus détaillés. En effet, il devient alors possible d'expliquer les mécanismes qui sous-tendent les comportements observés au sein d'une population, de limiter les conclusions erronées causées par une trop grande variabilité interindividuelle et de proposer des mesures de conservation ou de contrôle qui intègre cette variabilité afin d'en tirer profit.

Cet effort de recherche a également permis de parfaire notre connaissance de l'écologie de l'ours noir en milieu boréal, sur ses réactions face aux perturbations anthropiques qui sont de plus en plus présentes suite à l'aménagement forestier et comment cette espèce adaptable réussit à tirer profit, d'un point de vue alimentaire, des modifications récentes de son habitat. Enfin, il a été possible de s'intéresser aux relations interspécifiques avec le caribou forestier et en quoi les résultats obtenus dans le cadre de cette thèse pouvaient offrir des pistes d'explication sur l'influence majeure qu'a l'ours sur la démographie du caribou tout en offrant des solutions pour y remédier. En terminant, les résultats présentés ici tracent la voie pour de futurs travaux de recherche qui permettront de compléter notre compréhension de la variabilité comportementale individuelle, toute espèce confondue.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abramsky, Z., M. L. Rosenzweig, B. Pinshow, J. S. Brown, B. Kotler et W. A. Mitchell. 1990. "Habitat Selection: An Experimental Field Test with Two Gerbil Species." *Ecology* 71 (6): 2358–69. doi:10.2307/1938646.
- Adriaenssens, Bart et Jürgen I. Johnsson. 2013. "Natural Selection, Plasticity and the Emergence of a Behavioural Syndrome in the Wild." *Ecology Letters* 16 (1): 47–55. doi:10.1111/ele.12011.
- Agrawal, Anurag A et Corinne N Klein. 2000. "What Omnivores Eat: Direct Effects of Induced Plant Resistance on Herbivores and Indirect Consequences for Diet Selection by Omnivores." *Journal of Animal Ecology* 69 (3): 525–35. doi:10.1046/j.1365-2656.2000.00416.x.
- Allredge, J. Richard et James Griswold. 2006. "Design and Analysis of Resource Selection Studies for Categorical Resource Variables." *Journal of Wildlife Management* 70 (2): 337–46. doi:10.2193/0022-541X(2006)70[337:DAAORS]2.0.CO;2.
- Anderson, H. W. 1956. "Forest-Cover Effects on Snowpack Accumulation and Melt, Central Sierra Snow Laboratory." *Eos, Transactions American Geophysical Union* 37 (3): 307–12. doi:10.1029/TR037i003p00307.
- Angeloni, Lisa, Martin A. Schlaepfer, Joshua J. Lawler et Kevin R. Crooks. 2008. "A Reassessment of the Interface between Conservation and Behaviour." *Animal Behaviour* 75 (2): 731–737.
- Ardia, Daniel R et Keith L Bildstein. 1997. "Sex-Related Differences in Habitat Selection in Wintering American kestrels, *Falco Sparverius*." *Animal Behaviour* 53 (6): 1305–11. doi:10.1006/anbe.1996.0364.
- Aresco, Matthew J. 2010. "Competitive Interactions of Two Species of Freshwater Turtles, a Generalist Omnivore and an Herbivore, Under Low Resource Conditions." *Herpetologica* 66 (3): 259–68. doi:10.1655/09-004.1.

- Aryal, A., S. Sathyakumar et B. Kreigenhofer. 2010. "Opportunistic Animal's Diet Depend on Prey Availability: Spring Dietary Composition of the Red Fox (*Vulpes Vulpes*) in the Dhorpatan Hunting Reserve, Nepal." *Journal of Ecology and the Natural Environment* 2 (4): 59–63.
- Auer, Sonya K., Ronald D. Bassar, Karine Salin et Neil B. Metcalfe. 2016. "Repeatability of Metabolic Rate Is Lower for Animals Living under Field versus Laboratory Conditions." *Journal of Experimental Biology* 219 (5): 631–34. doi:10.1242/jeb.133678.
- Auger, Janene, Gary L. Ogborn, Clyde L. Pritchett et Hal L. Black. 2004. "Selection of ants by the American black bear (*Ursus americanus*)." *Western North American Naturalist* 64 (2): 166–74.
- Aune, Keith E. 1994. "Comparative Ecology of Black and Grizzly Bears on the Rocky Mountain Front, Montana." *Bears: Their Biology and Management* 9 (January): 365–74. doi:10.2307/3872723.
- Austin, Deborah, W. D Bowen et J. I McMillan. 2004. "Intraspecific Variation in Movement Patterns: Modeling Individual Behaviour in a Large Marine Predator."
- Baldwin, Roger A. et Louis C. Bender. 2009a. "Foods and Nutritional Components of Diets of Black Bear in Rocky Mountain National Park, Colorado." *Canadian Journal of Zoology* 87 (11): 1000–1008. doi:10.1139/Z09-088.
- . 2009b. "Survival and Productivity of a Low-Density Black Bear Population in Rocky Mountain National Park, Colorado." *Human–Wildlife Interactions*, October. <http://digitalcommons.unl.edu/hwi/2>.
- Bastille-Rousseau, Guillaume, Daniel Fortin et Christian Dussault. 2010. "Inference from Habitat-Selection Analysis Depends on Foraging Strategies." *Journal of Animal Ecology* 79 (6): 1157–63. doi:10.1111/j.1365-2656.2010.01737.x.
- Bastille-Rousseau, Guillaume, Daniel Fortin, Christian Dussault, Réhaume Courtois et Jean-Pierre Ouellet. 2011. "Foraging Strategies by Omnivores: Are Black Bears Actively Searching for Ungulate Neonates or Are They Simply Opportunistic Predators?" *Ecography* 34 (4): 588–96. doi:10.1111/j.1600-0587.2010.06517.x.

- Battin, James. 2004. "When Good Animals Love Bad Habitats: Ecological Traps and the Conservation of Animal Populations." *Conservation Biology* 18 (6): 1482–91. doi:10.1111/j.1523-1739.2004.00417.x.
- Beauchesne, David, Jochen AG Jaeger et Martin-Hugues St-Laurent. 2013. "Disentangling Woodland Caribou Movements in Response to Clearcuts and Roads across Temporal Scales." *PLOS ONE* 8 (11): e77514. doi:10.1371/journal.pone.0077514.
- Beckmann, Jon P. et Joel Berger. 2003. "Rapid Ecological and Behavioural Changes in Carnivores: The Responses of Black Bears (*Ursus Americanus*) to Altered Food." *Journal of Zoology* 261 (2): 207–12. doi:10.1017/S0952836903004126.
- Belkhir, K., P. Borsa, L. Chikhi, N. Raufaste et F. Bonhomme. 2004. "GENETIX 4.05, Population Genetics Software for Windows TM." Université de Montpellier II. Montpellier.
- Bell, Alison M., Shala J. Hankison et Kate L. Laskowski. 2009. "The Repeatability of Behaviour: A Meta-Analysis." *Animal Behaviour* 77 (4): 771–83. doi:10.1016/j.anbehav.2008.12.022.
- Bellemain, Eva, Jon E. Swenson, David Tallmon, Sven Brunberg et Pierre Taberlet. 2005. "Estimating Population Size of Elusive Animals with DNA from Hunter-Collected Feces: Four Methods for Brown Bears." *Conservation Biology* 19 (1): 150–61. doi:10.1111/j.1523-1739.2005.00549.x.
- Benson, John F., Peter J. Mahoney et Brent R. Patterson. 2015. "Spatiotemporal Variation in Selection of Roads Influences Mortality Risk for Canids in an Unprotected Landscape." *Oikos* 124 (12): 1664–73. doi:10.1111/oik.01883.
- Benus, R. F. et M. Rödigs. 1997. "The Influence of the Postnatal Maternal Environment in Accounting for Differences in Aggression and Behavioural Strategies in *Mus Domesticus*." *Behaviour* 134 (7/8): 623–41.
- Berger, Joel. 2007. "Fear, Human Shields and the Redistribution of Prey and Predators in Protected Areas." *Biology Letters* 3 (6): 620–23. doi:10.1098/rsbl.2007.0415.

- Bergmüller, Ralph et Michael Taborsky. 2010. “Animal Personality due to Social Niche Specialisation.” *Trends in Ecology & Evolution* 25 (9): 504–11. doi:10.1016/j.tree.2010.06.012.
- Beringer, Jeffrey J., Steven G. Seibert et Michael R. Pelton. 1990. “Incidence of Road Crossing by Black Bears on Pisgah National Forest, North Carolina.” *Bears: Their Biology and Management* 8: 85–92. doi:10.2307/3872906.
- Best, Louis B. 1986. “Conservation Tillage: Ecological Traps for Nesting Birds?” *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)* 14 (3): 308–17.
- Beston, Julie A. 2011. “Variation in Life History and Demography of the American Black Bear.” *The Journal of Wildlife Management* 75 (7): 1588–96. doi:10.1002/jwmg.195.
- Beyer, Hawthorne L., Daniel T. Haydon, Juan M. Morales, Jacqueline L. Frair, Mark Hebblewhite, Michael Mitchell et Jason Matthiopoulos. 2010. “The Interpretation of Habitat Preference Metrics under Use–availability Designs.” *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365 (1550): 2245–54. doi:10.1098/rstb.2010.0083.
- Biro, Peter A. et Judy A. Stamps. 2008. “Are Animal Personality Traits Linked to Life-History Productivity?” *Trends in Ecology & Evolution* 23 (7): 361–68. doi:10.1016/j.tree.2008.04.003.
- . 2015. “Using Repeatability to Study Physiological and Behavioural Traits: Ignore Time-Related Change at Your Peril.” *Animal Behaviour* 105 (July): 223–30. doi:10.1016/j.anbehav.2015.04.008.
- Bivand, R. et C. Rundel. 2016. *Rgeos: Interface to Geometry Engine—open Source (GEOS)(R Package Version 0.3-14)* 2015. R.
- Bjørneraas, Kari, Ivar Herfindal, Erling Johan Solberg, Bernt-Erik Sæther, Bram van Moorter et Christer Moe Rolandsen. 2012. “Habitat Quality Influences Population Distribution, Individual Space Use and Functional Responses in Habitat Selection by a Large Herbivore.” *Oecologia* 168 (1): 231–43. doi:10.1007/s00442-011-2072-3.
- Boal, Clint W. et R. William Mannan. 1999. “Comparative Breeding Ecology of Cooper’s Hawks in Urban and Exurban Areas of Southeastern Arizona.” *The Journal of Wildlife Management* 63 (1): 77–84. doi:10.2307/3802488.

- Boersen, Mark R., Joseph D. Clark et Tim L. King. 2003. Estimating black bear population density and genetic diversity at Tensas River, Louisiana using microsatellite DNA markers. *Wildlife Society Bulletin* 31(1): 197-207.
- Bolker, Benjamin M., Mollie E. Brooks, Connie J. Clark, Shane W. Geange, John R. Poulsen, M. Henry H. Stevens et Jada-Simone S. White. 2009. "Generalized Linear Mixed Models: A Practical Guide for Ecology and Evolution." *Trends in Ecology & Evolution* 24 (3): 127–35. doi:10.1016/j.tree.2008.10.008.
- Bolnick, Daniel I., Richard Svanbäck, James A. Fordyce, Louie H. Yang, Jeremy M. Davis, C. Darrin Hulsey et Matthew L. Forister. 2003. The ecology of individuals: Incidence and implications of individual specialization. *The American Naturalist* 161 (1): 1-28. doi: 10.1086/343878
- Bolnick, Daniel I., Priyanga Amarasekare, Márcio S. Araújo, Reinhard Bürger, Jonathan M. Levine, Mark Novak, Volker H.W. Rudolf, Sebastian J. Schreiber, Mark C. Urban et David A. Vasseur. 2011. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 28(4): 183-192. doi: 10.1016/j.tree.2011.01.009
- Boyce, Mark S. et Lyman L. McDonald. 1999. "Relating Populations to Habitats Using Resource Selection Functions." *Trends in Ecology & Evolution* 14 (7): 268–72. doi:10.1016/S0169-5347(99)01593-1.
- Boyce, Mark S., Pierre R. Vernier, Scott E. Nielsen et Fiona K. A. Schmiegelow. 2002. "Evaluating Resource Selection Functions." *Ecological Modelling* 157 (2–3): 281–300. doi:16/S0304-3800(02)00200-4.
- Breck, S. W., C. L. Williams, J. P. Beckmann, S. M. Matthews, C. W. Lackey et J. J. Beecham. 2008. "Using Genetic Relatedness to Investigate the Development of Conflict Behavior in Black Bears." *Journal of Mammalogy* 89 (2): 428–34. doi:10.1644/07-MAMM-A-028R2.1.
- Breed, Michael D. et Leticia Sanchez. 2010. "Both Environment and Genetic Makeup Influence Behavior | Learn Science at Scitable." *Nature Education Knowledge* 3 (10): 68.
- Brodeur, Vincent, Jean-Pierre Ouellet, Réhaume Courtois et Daniel Fortin. 2008. "Habitat Selection by Black Bears in an Intensively Logged Boreal Forest." *Canadian Journal of Zoology* 86 (11): 1307–16. doi:10.1139/Z08-118.

- Brody, Allan J. et Michael R. Pelton. 1989. "Effects of Roads on Black Bear Movements in Western North Carolina." *Wildlife Society Bulletin* 17 (1): 5–10.
- Brown, Joel S. et Burt P. Kotler. 2004. "Hazardous Duty Pay and the Foraging Cost of Predation." *Ecology Letters* 7 (10): 999–1014. doi:10.1111/j.1461-0248.2004.00661.x.
- Brown, Joel S., John W. Laundré et Mahesh Gurung. 1999. "The Ecology of Fear: Optimal Foraging, Game Theory, and Trophic Interactions." *Journal of Mammalogy* 80 (2): 385–99. doi:10.2307/1383287.
- Buckley, Lauren B., Mark C. Urban, Michael J. Angilletta, Lisa G. Crozier, Leslie J. Rissler et Michael W. Sears. 2010. "Can Mechanism Inform Species' Distribution Models?" *Ecology Letters* 13 (8): 1041–1054. doi:10.1111/j.1461-0248.2010.01479.x.
- Budaev, Sergey V., Dmitry D. Zworykin et Andrei D. Mochek. 1999. "Individual Differences in Parental Care and Behaviour Profile in the Convict Cichlid: A Correlation Study." *Animal Behaviour* 58 (1): 195–202. doi:10.1006/anbe.1999.1124.
- Bull, E. L., T. R. Torgersen et T. L. Wertz. 2001. "The Importance of Vegetation, Insects, and Neonate Ungulates in Black Bear Diet in Northeastern Oregon." *Northwest Science* 75 (3): 244–53.
- Bunnell, Fred L. et Tony Hamilton. 1983. "Forage Digestibility and Fitness in Grizzly Bears." *Bears: Their Biology and Management* 5 (January): 179–85. doi:10.2307/3872536.
- Burnham, Kenneth P. et David R. Anderson. 2001. "Kullback-Leibler Information as a Basis for Strong Inference in Ecological Studies." *Wildlife Research* 28 (2): 111–19.
- Buse, A., S. J. Dury, R. J. W. Woodburn, C. M. Perrins et J. E. G. Good. 1999. "Effects of Elevated Temperature on Multi-Species Interactions: The Case of Pedunculate Oak, Winter Moth and Tits." *Functional Ecology* 13 (June): 74–82. doi:10.1046/j.1365-2435.1999.00010.x.

- Cagnacci, Francesca, Luigi Boitani, Roger A. Powell et Mark S. Boyce. 2010. "Animal Ecology Meets GPS-Based Radiotelemetry: A Perfect Storm of Opportunities and Challenges." *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365 (1550): 2157–62. doi:10.1098/rstb.2010.0107.
- Calenge, Clément. 2015. "Home range estimation in R: the adehabitatHR package." The Comprehensive R Archive Network. Available: <http://cran.r-project.org/web/packages/adehabitatHR/vignettes/adehabitatHR.pdf>. Récupéré le 30 avril 2015.
- Careau, V., D. Thomas, M. M. Humphries et D. Réale. 2008. "Energy Metabolism and Animal Personality." *Oikos* 117 (5): 641–653. doi:10.1111/j.0030-1299.2008.16513.x.
- Cassaing, Jacques, Cécile Derré, Issam Moussa et Gilles Cheylan. 2007. "Diet Variability of Mediterranean Insular Populations of *Rattus Rattus* Studied by Stable Isotope Analysis." *Isotopes in Environmental and Health Studies* 43 (3): 197–213. doi:10.1080/10256010701562919.
- Cattet, Marc R.L, Nigel A Caulkett, Martyn E Obbard et Gordon B Stenhouse. 2002. "A Body-Condition Index for Ursids." *Canadian Journal of Zoology* 80 (7): 1156–61. doi:10.1139/z02-103.
- Cattet, Marc, John Boulanger, Gordon Stenhouse, Roger A. Powell et Melissa J. Reynolds-Hogland. 2008. "An Evaluation of Long-Term Capture Effects in Ursids: Implications for Wildlife Welfare and Research." *Journal of Mammalogy* 89 (4): 973–90. doi:10.1644/08-MAMM-A-095.1.
- Chicoine, Christine. 2014. "Estimation Des Densités D'ours Noirs Par CMR et Génotypage Des Poils : Améliorations et Perspectives Liées Au Suivi Télémétrique GPS." Mémoire de maîtrise, Rimouski: Université du Québec à Rimouski.
- Clark, Deborah A. 1982. "Foraging Behavior of a Vertebrate Omnivore (*Rattus Rattus*): Meal Structure, Sampling, and Diet Breadth." *Ecology* 63 (3): 763–72. doi:10.2307/1936797.

- Clark, James S, David M Bell, Michelle H Hersh, Matthew C Kwit, Emily Moran, Carl Salk, Anne Stine, Denis Valle et Kai Zhu. 2011. "Individual-scale Variation, Species-scale Differences: Inference Needed to Understand Diversity." *Ecology Letters* 14 (12): 1273–87. doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01685.x.
- Clark, Joseph D., Daniel L. Clapp, Kimberly G. Smith et Belinda Ederington. 1994. "Black Bear Habitat Use in Relation to Food Availability in the Interior Highlands of Arkansas." *Bears: Their Biology and Management* 9 (January): 309–18. doi:10.2307/3872716.
- Clutton-Brock, Tim et Ben C Sheldon. 2010. "Individuals and Populations: The Role of Long-Term, Individual-Based Studies of Animals in Ecology and Evolutionary Biology." *Trends in Ecology & Evolution, Special Issue: Long-term ecological research*, 25 (10): 562–73. doi:10.1016/j.tree.2010.08.002.
- Cody, Martin L. 1974. *Bird Communities*. Princeton University Press.
- Cooper, Christopher A., Allison J. Neff, David P. Poon et Geoffrey R. Smith. 2008. "Behavioral Responses of Eastern Gray Squirrels in Suburban Habitats Differing in Human Activity Levels." *Northeastern Naturalist* 15 (4): 619–25. doi:10.1656/1092-6194-15.4.619.
- Costello, Cecily M. et Richard W. Sage. 1994. "Predicting Black Bear Habitat Selection from Food Abundance under 3 Forest Management Systems." *Bears: Their Biology and Management* 9 (January): 375–87. doi:10.2307/3872724.
- Courbin, Nicolas, Daniel Fortin, Christian Dussault, Viviane Fargeot et Réhaume Courtois. 2013. "Multi-Trophic Resource Selection Function Enlightens the Behavioural Game between Wolves and Their Prey." *Journal of Animal Ecology* 82 (5): 1062–71. doi:10.1111/1365-2656.12093.
- Courtois, Réhaume, Louis Bernatchez, Jean-Pierre Ouellet et Laurier Breton. 2003. "Significance of Caribou (*Rangifer Tarandus*) Ecotypes from a Molecular Genetics Viewpoint." *Conservation Genetics* 4 (3): 393–404. doi:10.1023/A:1024033500799.
- Creel, Scott et David Christianson. 2008. "Relationships between Direct Predation and Risk Effects." *Trends in Ecology & Evolution* 23 (4): 194–201. doi:10.1016/j.tree.2007.12.004.

- Cyr, Nicole E. et L. Michael Romero. 2009. "Identifying Hormonal Habituation in Field Studies of Stress." *General and Comparative Endocrinology* 161 (3): 295–303. doi:10.1016/j.ygcen.2009.02.001.
- Czetwertynski, Sophie M., Mark S. Boyce et Fiona K. Schmiegelow. 2007. "Effects of Hunting on Demographic Parameters of American Black Bears." *Ursus* 18 (1): 1–18. doi:10.2192/1537-6176(2007)18[1:EOHODP]2.0.CO;2.
- D'Eon, Robert G. et Donna Delparte. 2005. "Effects of Radio-Collar Position and Orientation on GPS Radio-Collar Performance, and the Implications of PDOP in Data Screening." *Journal of Applied Ecology* 42 (2): 383–88. doi:10.1111/j.1365-2664.2005.01010.x.
- Dalerum, F. et A. Angerbjörn. 2005. "Resolving Temporal Variation in Vertebrate Diets Using Naturally Occurring Stable Isotopes." *Oecologia* 144 (4): 647–58. doi:10.1007/s00442-005-0118-0.
- Dall, Sasha R. X., Alasdair I. Houston et John M. McNamara. 2004. "The Behavioural Ecology of Personality: Consistent Individual Differences from an Adaptive Perspective." *Ecology Letters* 7 (8): 734–39. doi:10.1111/j.1461-0248.2004.00618.x.
- Dall, Sasha R. X., Alison M. Bell, Daniel I. Bolnick et Francis L. W. Ratnieks. 2012. "An Evolutionary Ecology of Individual Differences." *Ecology Letters* 15 (10): 1189–98. doi:10.1111/j.1461-0248.2012.01846.x.
- Dall, Sasha R. X. et Simon C. Griffith. 2014. "An Empiricist Guide to Animal Personality Variation in Ecology and Evolution." *Behavioral and Evolutionary Ecology* 2: 3. doi:10.3389/fevo.2014.00003.
- Danchin, Étienne et Richard H. Wagner. 2009. Inclusive heritability: combining genetic and non-genetic information to study animal behavior and culture. *Oikos* 119(2): 210-218. doi: 10.1111/j.1600-0706.2009.17640.x
- Danchin, Etienne, Benoit Pujol et Richard H. Wagner. 2013. "The Double Pedigree: A Method for Studying Culturally and Genetically Inherited Behavior in Tandem." *PLOS ONE* 8 (5): e61254. doi:10.1371/journal.pone.0061254.
- David, Morgan et Luc-Alain Giraldeau. 2012. "Zebra Finches in Poor Condition Produce More and Consume More Food in a Producer–scrounger Game." *Behavioral Ecology* 23 (1): 174–80. doi:10.1093/beheco/arr171.

- Davis, Jeremy M. et Judy A. Stamps. 2004. "The Effect of Natal Experience on Habitat Preferences." *Trends in Ecology & Evolution* 19 (8): 411–16. doi:10.1016/j.tree.2004.04.006.
- De Barba, Marta, Christian Miquel, F. Boyer, C. Mercier, D. Rioux, E. Coissac et Pierre Taberlet. 2014. "DNA Metabarcoding Multiplexing and Validation of Data Accuracy for Diet Assessment: Application to Omnivorous Diet." *Molecular Ecology Resources* 14 (2): 306–23. doi:10.1111/1755-0998.12188.
- De Barba, Marta, Lisette P. Waits, Piero Genovesi, Ettore Randi, Roberta Chirichella et Ermanno Cetto. 2010. "Comparing Opportunistic and Systematic Sampling Methods for Non-Invasive Genetic Monitoring of a Small Translocated Brown Bear Population." *Journal of Applied Ecology* 47 (1): 172–81. doi:10.1111/j.1365-2664.2009.01752.x.
- Deagle, Bruce E., Austen C. Thomas, Amanda K. Shaffer, Andrew W. Trites et Simon N. Jarman. 2013. "Quantifying Sequence Proportions in a DNA-Based Diet Study Using Ion Torrent Amplicon Sequencing: Which Counts Count?" *Molecular Ecology Resources* 13 (4): 620–33. doi:10.1111/1755-0998.12103.
- DeAngelis, Donald L. et Wolf M. Mooij. 2005. "Individual-Based Modeling of Ecological and Evolutionary Processes." *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36: 147–68.
- DeCesare, Nicholas J. 2012. "Separating Spatial Search and Efficiency Rates as Components of Predation Risk." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, September. doi:10.1098/rspb.2012.1698.
- DeCesare, Nicholas J., Mark Hebblewhite, Fiona Schmiegelow, David Hervieux, Gregory J. McDermid, Lalenia Neufeld, Mark Bradley, Jesse Whittington, Kirby G. Smith, Luigi E. Morgantini, Matthew Wheatley et Marco Musiani. 2012. "Transcending Scale Dependence in Identifying Habitat with Resource Selection Functions." *Ecological Applications* 22 (4): 1068–83. doi:10.1890/11-1610.1.
- Dingemanse, Niels J, Christiaan Both, Piet J Drent et Joost M Tinbergen. 2004. "Fitness Consequences of Avian Personalities in a Fluctuating Environment." *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 271 (1541): 847–52.

- Dingemanse, Niels J, Christiaan Both, Piet J Drent, Kees van Oers et Arie J van Noordwijk. 2002. "Repeatability and Heritability of Exploratory Behaviour in Great Tits from the Wild." *Animal Behaviour* 64 (6): 929–38. doi:10.1006/anbe.2002.2006.
- Dingemanse, Niels J., Anahita J.N. Kazem, Denis Réale et Jonathan Wright. 2010. "Behavioural Reaction Norms: Animal Personality Meets Individual Plasticity." *Trends in Ecology & Evolution* 25 (2): 81–89. doi:10.1016/j.tree.2009.07.013.
- Dingemanse, Niels J. et Ned A. Dochtermann. 2013. "Quantifying Individual Variation in Behaviour: Mixed-Effect Modelling Approaches." *Journal of Animal Ecology* 82 (1): 39–54. doi:10.1111/1365-2656.12013.
- Dochtermann, Ned A. et Niels J. Dingemanse. 2013. "Behavioral Syndromes as Evolutionary Constraints." *Behavioral Ecology*, February, art002. doi:10.1093/beheco/art002.
- Dochtermann, Ned A., Tori Schwab et Andrew Sih. 2015. "The Contribution of Additive Genetic Variation to Personality Variation: Heritability of Personality." *Proc. R. Soc. B* 282 (1798): 20142201. doi:10.1098/rspb.2014.2201.
- Doniol-Valcroze, Thomas, Véronique Lesage, Janie Giard et Robert Michaud. 2011. "Optimal Foraging Theory Predicts Diving and Feeding Strategies of the Largest Marine Predator." *Behavioral Ecology* 22 (4): 880–88. doi:10.1093/beheco/arr038.
- Drolet, Amélie., Christian Dussault et Steve D. Côté. 2016. "Simulated drilling noise affects the space use of a large terrestrial mammal." *Wildlife Biology*, in press.
- Duchesne, Thierry, Daniel Fortin et Nicolas Courbin. 2010. "Mixed Conditional Logistic Regression for Habitat Selection Studies." *Journal of Animal Ecology* 79 (3): 548–555. doi:10.1111/j.1365-2656.2010.01670.x.
- Duckworth, Renée A. 2010. "Evolution of Personality: Developmental Constraints on Behavioral Flexibility." *The Auk* 127 (4): 752–58. doi:10.1525/auk.2010.127.4.752.

- Duckworth, Renée A. et Alexander V. Badyaev. 2007. "Coupling of Dispersal and Aggression Facilitates the Rapid Range Expansion of a Passerine Bird." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104 (38): 15017–22. doi:10.1073/pnas.0706174104.
- Dussault, Christian, Jean-Pierre Ouellet, Réhaume Courtois, Jean Huot, Laurier Breton et Hélène Jolicoeur. 2005. "Linking Moose Habitat Selection to Limiting Factors." *Ecography* 28 (5): 619–28. doi:10.1111/j.2005.0906-7590.04263.x.
- Dussault, Christian, Véronique Pinard, Jean-Pierre Ouellet, Réhaume Courtois et Daniel Fortin. 2012. "Avoidance of Roads and Selection for Recent Cutovers by Threatened Caribou: Fitness-Rewarding or Maladaptive Behaviour?" *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279 (1746): 4481–88. doi:10.1098/rspb.2012.1700.
- Dyck, Alvin P. et Robert A. MacArthur. 1992. "Seasonal Patterns of Body Temperature and Activity in Free-Ranging Beaver (*Castor Canadensis*)." *Canadian Journal of Zoology* 70 (9): 1668–72. doi:10.1139/z92-232.
- Eagle, Thomas C. et Michael R. Pelton. 1983. "Seasonal Nutrition of Black Bears in the Great Smoky Mountains National Park." *Bears: Their Biology and Management* 5 (January): 94–101. doi:10.2307/3872524.
- Edwards, Mark A., Andrew E. Derocher, Keith A. Hobson, Marsha Branigan et John A. Nagy. 2010. "Fast Carnivores and Slow Herbivores: Differential Foraging Strategies among Grizzly Bears in the Canadian Arctic." *Oecologia* 165 (4): 877–89. doi:10.1007/s00442-010-1869-9.
- Elfström, Marcus, Marie L. Davey, Andreas Zedrosser, Martin Müller, Marta De Barba, Ole-Gunnar Støen, Christian Miquel, Pierre Taberlet, Klaus Hackländer et Jon E. Swenson. 2014. "Do Scandinavian Brown Bears Approach Settlements to Obtain High-Quality Food?" *Biological Conservation* 178 (October): 128–35. doi:10.1016/j.biocon.2014.08.003.
- Elfström, Marcus, Ole-Gunnar Støen, Andreas Zedrosser, Ian Warrington et Jon E. Swenson. 2013. "Gut Retention Time in Captive Brown Bears *Ursus Arctos*." *Wildlife Biology* 19 (3): 317–24. doi:10.2981/12-121.
- Elowe, Kenneth D. et Wendell E. Dodge. 1989. "Factors Affecting Black Bear Reproductive Success and Cub Survival." *The Journal of Wildlife Management* 53 (4): 962–68. doi:10.2307/3809596.

- ESRI. 2010. ArcGIS Desktop 10.0. Environmental Systems Research Institute Inc. Redlands, USA.
- Eubanks, Micky D. et Robert F. Denno. 1999. "The Ecological Consequences of Variation in Plants and Prey for an Omnivorous Insect." *Ecology* 80 (4): 1253–66. doi:10.2307/177072.
- Fagen, Robert et Johanna M Fagen. 1996. "Individual Distinctiveness in Brown Bears, *Ursus Arctos* L." *Ethology* 102 (2): 212–26. doi:10.1111/j.1439-0310.1996.tb01119.x.
- Farley, Sean D. et Charles T. Robbins. 1995. "Lactation, Hibernation, and Mass Dynamics of American Black Bears and Grizzly Bears." *Canadian Journal of Zoology* 73 (12): 2216–22. doi:10.1139/z95-262.
- Farrell, Shannon L., Michael L. Morrison, Andrew J. Campomizzi et R. Neal Wilkins. 2012. "Conspecific Cues and Breeding Habitat Selection in an Endangered Woodland Warbler." *Journal of Animal Ecology* 81 (5): 1056–64. doi:10.1111/j.1365-2656.2012.01995.x.
- Fauchald, Per et Torkild Tveraa. 2003. "Using First-Passage Time in the Analysis of Area-Restricted Search and Habitat Selection." *Ecology* 84 (2): 282–88.
- Feil, Robert et Mario F. Fraga. 2012. "Epigenetics and the Environment: Emerging Patterns and Implications." *Nature Reviews Genetics* 13 (2): 97–109. doi:10.1038/nrg3142.
- Fieberg, John, Jason Matthiopoulos, Mark Hebblewhite, Mark S. Boyce et Jacqueline L. Frair. 2010. "Correlation and Studies of Habitat Selection: Problem, Red Herring or Opportunity?" *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365 (1550): 2233–44. doi:10.1098/rstb.2010.0079.
- Flaxman, Samuel M. et Yuan Lou. 2009. "Tracking Prey or Tracking the Prey's Resource? Mechanisms of Movement and Optimal Habitat Selection by Predators." *Journal of Theoretical Biology* 256 (2): 187–200. doi:10.1016/j.jtbi.2008.09.024.
- Fletcher, Robert J., John L. Orrock et Bruce A. Robertson. 2012. "How the Type of Anthropogenic Change Alters the Consequences of Ecological Traps." *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, February, rspb20120139. doi:10.1098/rspb.2012.0139.

- Floyd, Timothy. 1999. "Bear-Inflicted Human Injury and Fatality." *Wilderness & Environmental Medicine* 10 (2): 75–87. doi:10.1580/1080-6032(1999)010[0075:BIHIAF]2.3.CO;2.
- Fontaine, J. J., T. E. Martin, Éditeur Associé: Tim Coulson et Éditeur: Jonathan B. Losos. 2006. "Habitat Selection Responses of Parents to Offspring Predation Risk: An Experimental Test." *The American Naturalist* 168 (6): 811–18. doi:10.1086/508297.
- Forester, James D., Anthony R. Ives, Monica G. Turner, Dean P. Anderson, Daniel Fortin, Hawthorne L. Beyer, Douglas W. Smith et Mark S. Boyce. 2007. "State-Space Models Link Elk Movement Patterns to Landscape Characteristics in Yellowstone National Park." *Ecological Monographs* 77 (2): 285–99.
- Forsman, A. 2015. "Rethinking Phenotypic Plasticity and Its Consequences for Individuals, Populations and Species." *Heredity* 115 (4): 276–84. doi:10.1038/hdy.2014.92.
- Forsman, Anders et Lena Wennersten. 2016. "Inter-Individual Variation Promotes Ecological Success of Populations and Species: Evidence from Experimental and Comparative Studies." *Ecography* 39 (7): 630–48. doi:10.1111/ecog.01357.
- Fortin, Daniel, Douglas W. Morris et Philip D. McLoughlin. 2008. "Habitat Selection and the Evolution of Specialists in Heterogeneous Environments." *Israel Journal of Ecology & Evolution* 54 (3–4): 311–28. doi:10.1560/IJEE.54.3-4.311.
- Fortin, Daniel, Hawthorne L. Beyer, Mark S. Boyce, Douglas W. Smith, Thierry Duchesne et Julie S. Mao. 2005. "Wolves influence elk movements: behavior shapes a trophic cascade in Yellowstone national park." *Ecology* 86 (5): 1320–30. doi:10.1890/04-0953.
- Fowler, Gene S. 1999. "Behavioral and Hormonal Responses of Magellanic Penguins (*Spheniscus Magellanicus*) to Tourism and Nest Site Visitation." *Biological Conservation* 90 (2): 143–49. doi:10.1016/S0006-3207(99)00026-9.

- Frair, Jacqueline L., Scott E. Nielsen, Evelyn H. Merrill, Subhash R. Lele, Mark S. Boyce, Robin H. M. Munro, Gordon B. Stenhouse et Hawthorne L. Beyer. 2004. "Removing GPS Collar Bias in Habitat Selection Studies." *Journal of Applied Ecology* 41 (2): 201–12. doi:10.1111/j.0021-8901.2004.00902.x.
- Francis, Darlene, Josie Diorio, Dong Liu et Michael J. Meaney. 1999. Nongenomic transmission across generation of maternal behavior and stress responses in the rat. *Science* 286(5442): 1155-1158. doi: 10.1126/science.286.5442.1155.
- Freedman, Adam H., Kenneth M. Portier et Melvin E. Sunkist. 2003. "Life History Analysis for Black Bears (*Ursus Americanus*) in a Changing Demographic Landscape." *Ecological Modelling* 167 (1–2): 47–64. doi:10.1016/S0304-3800(03)00171-6.
- Frid, A. et L. M Dill. 2002. "Human-Caused Disturbance Stimuli as a Form of Predation Risk." *Conservation Ecology* 6 (1): 11.
- Friedman, Milton. 1937. "The Use of Ranks to Avoid the Assumption of Normality Implicit in the Analysis of Variance." *Journal of the American Statistical Association* 32 (200): 675–701. doi:10.1080/01621459.1937.10503522.
- Frost, Ashley J, Alexandria Winrow-Giffen, Paul J Ashley et Lynne U Sneddon. 2007. "Plasticity in Animal Personality Traits: Does Prior Experience Alter the Degree of Boldness?" *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274 (1608): 333–39. doi:10.1098/rspb.2006.3751.
- Fuller, Grace, Susan W Margulis et Rachel Santymire. 2011. "The Effectiveness of Indigestible Markers for Identifying Individual Animal Feces and Their Prevalence of Use in North American Zoos." *Zoo Biology* 30 (4): 379–98. doi:10.1002/zoo.20339.
- Gavin, S.D. et P.E. Komers. 2006. "Do Pronghorn (*Antilocapra Americana*) Perceive Roads as a Predation Risk?" *Canadian Journal of Zoology* 84 (12): 1775–80. doi:10.1139/z06-175.
- Gardner, Beth, J. Andrew Royle, Michael T. Wegan, Raymond E. Rainbolt et Paul D. Curtis. 2010. Estimating black bear density using DNA data from hair snares. *Journal of Wildlife Management* 74(2): 318-325. doi: 10.2193/2009-101.

- Gilbert, Barrie K. 1999. "Opportunities for Social Learning in Bears." In *Mammalian Social Learning: Comparative and Ecological Perspectives*, Cambridge University Press, 225–35. Cambridge, United Kingdom: Hilary O. Box, Kathleen Rita Gibson.
- Gilliam, James F. et Douglas F. Fraser. 1987. "Habitat Selection Under Predation Hazard: Test of a Model with Foraging Minnows." *Ecology* 68 (6): 1856–62. doi:10.2307/1939877.
- Gillies, Cameron S., Mark Hebblewhite, Scott E. Nielsen, Meg A. Krawchuk, Cameron L. Aldridge, Jacqueline L. Frair, D. Joanne Saher, Cameron E. Stevens et Christopher L. Jerde. 2006. "Application of Random Effects to the Study of Resource Selection by Animals." *Journal of Animal Ecology* 75 (4): 887–98. doi:10.1111/j.1365-2656.2006.01106.x.
- Gillingham, Michael P. et Katherine L Parker. 2010. "The importance of individual variation in defining habitat selection by moose in northern British Columbia." *Alces: A Journal Devoted to the Biology and Management of Moose* 44 (June): 7–20.
- Giroux, Marie-Andrée, Christian Dussault, Nicolas Lecomte, Jean-Pierre Tremblay et Steeve D. Côté. 2012. "A New Way of Assessing Foraging Behaviour at the Individual Level Using Faeces Marking and Satellite Telemetry." *PLoS ONE* 7 (11): e49719. doi:10.1371/journal.pone.0049719.
- Goslee, S.C. et Urban, D.L. 2007. "The ecodist package for dissimilarity-based analysis of ecological data." *Journal of Statistical Software* 22 (7): 1-19.
- Graber, David M. et Marshall White. 1983. "Black Bear Food Habits in Yosemite National Park." *Bears: Their Biology and Management* 5 (January): 1–10. doi:10.2307/3872514.
- Graham, Michael H. 2003. "Confronting Multicollinearity in Ecological Multiple Regression." *Ecology* 84 (11): 2809–15. doi:10.1890/02-3114.
- Granadeiro, José P, Manuela Nunes, Mónica C Silva et Robert W Furness. 1998. "Flexible Foraging Strategy of Cory's shearwater, *Calonectris Diomedea*, during the Chick-Rearing Period." *Animal Behaviour* 56 (5): 1169–76. doi:10.1006/anbe.1998.0827.

- Gustine, David D., Katherine L. Parker, Roberta J. Lay, Michael P. Gillingham et Douglas C. Heard. 2006. "Calf Survival of Woodland Caribou in a Multi-Predator Ecosystem." *Wildlife Monographs*, 1–32. doi:10.2193/0084-0173(2006)165[1:CSOWCI]2.0.CO;2.
- Hadfield, Jarrod D. 2010. "MCMC Methods for Multi-Response Generalized Linear Mixed Models: The MCMCglmm R Package." *Journal of Statistical Software* 33 (2): 1–22.
- Hadfield, Jarrod D., Alastair J. Wilson, Dany Garant, Ben C. Sheldon, Loeske E. B. Kruuk et Éditeur: Ruth G. Shaw. 2010. "The Misuse of BLUP in Ecology and Evolution." *The American Naturalist* 175 (1): 116–25. doi:10.1086/648604.
- Harlow, Henry J., Tom D. Lohuis, R. G. Grogan et Thomas D. I. Beck. 2002. "Body Mass and Lipid Changes by Hibernating Reproductive and Nonreproductive Black Bears (*Ursus Americanus*)." *Journal of Mammalogy* 83 (4): 1020–1025.
- Hayes, Jack P., et Stephen H. Jenkins. 1997. "Individual Variation in Mammals." *Journal of Mammalogy* 78 (2): 274–93. doi:10.2307/1382882.
- Hebblewhite, Mark et Evelyn Merrill. 2008. "Modelling Wildlife–human Relationships for Social Species with Mixed-Effects Resource Selection Models." *Journal of Applied Ecology* 45 (3): 834–844. doi:10.1111/j.1365-2664.2008.01466.x.
- Heithaus, Michael R. et Lawrence M. Dill. 2002. "Food availability and tiger shark predation risk influence bottlenose dolphin habitat use." *Ecology* 83 (2): 480–91. doi:10.1890/0012-9658(2002)083[0480:FAATSP]2.0.CO;2.
- Hellgren, Eric C. 1993. "Status, Distribution, and Summer Food Habits of Black Bears in Big Bend National Park." *The Southwestern Naturalist* 38 (1): 77–80. doi:10.2307/3671651.
- Herrero, Stephen et Susan Fleck. 1990. "Injury to People Inflicted by Black, Grizzly or Polar Bears: Recent Trends and New Insights." *Bears: Their Biology and Management* 8 (January): 25–32. doi:10.2307/3872900.
- Hewitt, David G. et Charles T. Robbins. 1996. "Estimating Grizzly Bear Food Habits from Fecal Analysis." *Wildlife Society Bulletin* 24 (3): 547–50.

- Hilderbrand, Grant V., Sean D. Farley, Charles T. Robbins, Thomas A. Hanley, Kimberly Titus et Christopher Servheen. 1996. "Use of Stable Isotopes to Determine Diets of Living and Extinct Bears." *Canadian Journal of Zoology* 74 (11): 2080–2088.
- Hins, Caroline, Jean-Pierre Ouellet, Claude Dussault et Martin-Hugues 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 (2): 636–43. doi:10.1016/j.foreco.2008.09.049.
- Hobson, Keith A. et John L Sease. 1998. "Stable isotope analyses of tooth annuli reveal temporal dietary records: an example using Steller sea lions." *Marine Mammal Science* 14 (1): 116–29. doi:10.1111/j.1748-7692.1998.tb00694.x.
- Holechek, Jerry L., Martin Vavra et Rex D. Pieper. 1982. "Botanical Composition Determination of Range Herbivore Diets: A Review." *Journal of Range Management* 35 (3): 309–15. doi:10.2307/3898308.
- Hooten, Mevin B. et N. T. Hobbs. 2015. "A Guide to Bayesian Model Selection for Ecologists." *Ecological Monographs* 85 (1): 3–28. doi:10.1890/14-0661.1.
- Horne, Jon S., Edward O. Garton, Stephen M. Krone et Jesse S. Lewis. 2007. "Analyzing animal movements using Brownian bridges." *Ecology* 88 (9): 2354–63. doi:10.1890/06-0957.1.
- Hostetler, Jeffrey A., J. Walter McCown, Elina P. Garrison, Aletris M. Neils, Mark A. Barrett, Melvin E. Sunquist, Stephanie L. Simek et Madan K. Oli. 2009. "Demographic Consequences of Anthropogenic Influences: Florida Black Bears in North-Central Florida." *Biological Conservation* 142 (11): 2456–63. doi:10.1016/j.biocon.2009.05.029.
- Hudgins, James E., Gerald L. Storm et James S. Wakeley. 1985. "Local Movements and Diurnal-Habitat Selection by Male American Woodcock in Pennsylvania." *The Journal of Wildlife Management* 49 (3): 614–19. doi:10.2307/3801682.
- Hunter, Susan. 2011. "Resource Partitioning between Generalist Competitors & Factors Affecting the Detectability of Scat by Dogs." Thesis. <https://etd.auburn.edu/handle/10415/2800>.

- Inman, Robert M. et Michael R. Pelton. 2002. "Energetic Production by Soft and Hard Mast Foods of American Black Bears in the Smoky Mountains." *Ursus* 13 (January): 57–68.
- Jaenike, John et Robert D. Holt. 1991. "Genetic Variation for Habitat Preference: Evidence and Explanations." *The American Naturalist* 137: S67–90. doi:10.2307/2462289.
- Janzen, Fredric J. et Carrie L. Morjan. 2001. "Repeatability of Microenvironment-Specific Nesting Behaviour in a Turtle with Environmental Sex Determination." *Animal Behaviour* 62 (1): 73–82. doi:10.1006/anbe.2000.1732.
- Johnson, Chris J, Dale R Seip et Mark 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 (2): 238–51. doi:10.1111/j.0021-8901.2004.00899.x.
- Johnson, Chris J., Katherine L. Parker, Douglas C. Heard et Michael P. Gillingham. 2002. "Movement Parameters of Ungulates and Scale-Specific Responses to the Environment." *Journal of Animal Ecology* 71 (2): 225–235. doi:10.1046/j.1365-2656.2002.00595.x.
- Johnson, Chris J., Scott E. Nielsen, Evelyn H. Merrill, Trent L. McDonald et Mark S. Boyce. 2006. "Resource Selection Functions Based on Use–Availability Data: Theoretical Motivation and Evaluation Methods." *Journal of Wildlife Management* 70 (2): 347–57. doi:10.2193/0022-541X(2006)70[347:RSFBOU]2.0.CO;2.
- Johnson, J. Chadwick et Andrew Sih. 2007. "Fear, Food, Sex and Parental Care: A Syndrome of Boldness in the Fishing Spider, *Dolomedes Triton*." *Animal Behaviour* 74 (5): 1131–38. doi:10.1016/j.anbehav.2007.02.006.
- Johnson, Douglas H. 1980. "The Comparison of Usage and Availability Measurements for Evaluating Resource Preference." *Ecology* 61 (1): 65–71. doi:10.2307/1937156.
- Judson, Olivia P. 1994. "The Rise of the Individual-Based Model in Ecology." *Trends in Ecology & Evolution* 9 (1): 9–14. doi:16/0169-5347(94)90225-9.

- Keith, Lloyd B., Orrin J. Rongstad et E. Charles Meslow. 1966. "Regional Differences in Reproductive Traits of the Snowshoe Hare." *Canadian Journal of Zoology* 44 (5): 953–61. doi:10.1139/z66-097.
- Killen, Shaun S., B. Adriaenssens, S. Marras, G. Claireaux et S. J. Cooke. 2016. "Context Dependency of Trait Repeatability and Its Relevance for Management and Conservation of Fish Populations." *Conservation Physiology* 4 (1): cow007. doi:10.1093/conphys/cow007.
- Kipyatkov, Vladilen E. 2001. "Seasonal Life Cycles and the Forms of Dormancy in Ants (Hymenoptera: Formicoidea)." *Acta Soc. Zool. Bohem* 65: 211–238.
- Klar, Nina, Néstor Fernández, Stephanie Kramer-Schadt, Mathias Herrmann, Manfred Trinzen, Ingrid Büttner et Carsten Niemitz. 2008. "Habitat Selection Models for European Wildcat Conservation." *Biological Conservation* 141 (1): 308–19. doi:10.1016/j.biocon.2007.10.004.
- Klare, Unn, Jan F. Kamler et David W. Macdonald. 2011. "A Comparison and Critique of Different Scat-Analysis Methods for Determining Carnivore Diet." *Mammal Review* 41 (4): 294–312. doi:10.1111/j.1365-2907.2011.00183.x.
- Knight, Richard L. et Stanley A. Temple. 1986. "Why Does Intensity of Avian Nest Defense Increase during the Nesting Cycle?" *The Auk* 103 (2): 318–27.
- Knopff, Aliah Adams, Kyle H. Knopff, Mark S. Boyce et Colleen Cassady St. Clair. 2014. "Flexible Habitat Selection by Cougars in Response to Anthropogenic Development." *Biological Conservation* 178 (October): 136–45. doi:10.1016/j.biocon.2014.07.017.
- Koehler, Gary M. et D. John Pierce. 2005. "Survival, Cause-Specific Mortality, Sex, and Ages of American Black Bears in Washington State, USA." *Ursus* 16 (2): 157–66. doi:10.2192/1537-6176(2005)016[0157:SCMSAA]2.0.CO;2.
- Kohn, Michel H. et Robert K. Wayne. 1997. "Facts from Feces Revisited." *Trends in Ecology & Evolution* 12 (6): 223–27. doi:10.1016/S0169-5347(97)01050-1.

- Kolenosky, George B. 1986. "The Effects of Hunting on an Ontario Black Bear Population." *Bears: Their Biology and Management* 6 (January): 45–55. doi:10.2307/3872805.
- Komers, Petr E. 1997. "Behavioural Plasticity in Variable Environments." *Canadian Journal of Zoology* 75 (2): 161–69. doi:10.1139/z97-023.
- Koper, Nicola et Micheline Manseau. 2009. "Generalized Estimating Equations and Generalized Linear Mixed-effects Models for Modelling Resource Selection." *Journal of Applied Ecology* 46 (3): 590–99. doi:10.1111/j.1365-2664.2009.01642.x.
- Koteja, Paweł, Patrick A. Carter, John G. Swallow et Theodore Garland Jr. 2003. "Food Wasting by House Mice: Variation among Individuals, Families, and Genetic Lines." *Physiology & Behavior* 80 (2–3): 375–83. doi:10.1016/j.physbeh.2003.09.001.
- Krützen, Michael, Janet Mann, Michael R. Heithaus, Richard C. Connor, Lars Bejder et William B. Sherwin. 2005. "Cultural Transmission of Tool Use in Bottlenose Dolphins." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102 (25): 8939–43. doi:10.1073/pnas.0500232102.
- Lai, Yi-Te, Jiun-Hong Chen et Ling-Ling Lee. 2011. "Prey Selection of a Shell-invading Leech as Predicted by Optimal Foraging Theory with Consumption Success Incorporated into Estimation of Prey Profitability." *Functional Ecology* 25 (1): 147–57. doi:10.1111/j.1365-2435.2010.01774.x.
- Lamontagne, G., H. Jolicoeur et S. Lefort. 2006. "Plan de Gestion de L'ours Noir. 2006-2013." Plan de gestion. Québec: Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune, Direction du développement de la faune.
- Latham, A.D.M., M.C. Latham et Mark S. Boyce. 2011. "Habitat Selection and Spatial Relationships of Black Bears (*Ursus Americanus*) with Woodland Caribou (*Rangifer Tarandus Caribou*) in Northeastern Alberta." *Canadian Journal of Zoology* 89 (4): 267–77. doi:10.1139/z10-115.
- Laundré, John W. 2010. "Behavioral Response Races, Predator-Prey Shell Games, Ecology of Fear, and Patch Use of Pumas and Their Ungulate Prey." *Ecology* 91 (10): 2995–3007.

- Laundré, John W., J.M.M. Calderas et L. Hernández. 2009. "Foraging in the Landscape of Fear, the Predator's Dilemma: Where Should I Hunt." *Open Ecology Journal* 2: 1–6.
- Laundré, John W., L. Hernández et W. J. Ripple. 2010. "The Landscape of Fear: Ecological Implications of Being Afraid." *Open Ecology Journal* 3: 1–7.
- Lavelle, Michael J., Chad R. Blass, Justin W. Fischer, Scott E. Hygnstrom, David G. Hewitt et Kurt C. VerCauteren. 2015. "Food Habits of Adult Male White-Tailed Deer Determined by Camera Collars." *Wildlife Society Bulletin* 39 (3): 651–57. doi:10.1002/wsb.556.
- Lea, Amanda J. et Daniel T. Blumstein. 2011. "Age and Sex Influence Marmot Antipredator Behavior during Periods of Heightened Risk." *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65 (8): 1525–33. doi:10.1007/s00265-011-1162-x.
- Leclerc, Martin, Christian Dussault et Martin-Hugues St-Laurent. 2014. "Behavioural Strategies towards Human Disturbances Explain Individual Performance in Woodland Caribou." *Oecologia* 176 (1): 297–306. doi:10.1007/s00442-014-3012-9.
- Leclerc, Martin, Christian Dussault et Martin-Hugues 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. doi:10.1016/j.foreco.2012.09.010.
- Leclerc, Martin, Eric Vander Wal, Andreas Zedrosser, Jon E. Swenson, Jonas Kindberg et Fanie Pelletier. 2015. "Quantifying Consistent Individual Differences in Habitat Selection." *Oecologia*, November, 1–9. doi:10.1007/s00442-015-3500-6.
- LeCount, Albert L. 1987. "Causes of Black Bear Cub Mortality." *Bears: Their Biology and Management* 7 (January): 75–82. doi:10.2307/3872610.
- Lesmerises, Frédéric, Christian Dussault et Martin-Hugues St-Laurent. 2012. "Wolf Habitat Selection Is Shaped by Human Activities in a Highly Managed Boreal Forest." *Forest Ecology and Management* 276: 125–31. doi:10.1016/j.foreco.2012.03.025.
- . 2013. "Major Roadwork Impacts the Space Use Behaviour of Gray Wolf." *Landscape and Urban Planning* 112: 18–25. doi:10.1016/j.landurbplan.2012.12.011.

- Lesmerises, Rémi, Jean-Pierre Ouellet, Claude Dussault et Martin-Hugues St-Laurent. 2013. "The Influence of Landscape Matrix on Isolated Patch Use by Wide-Ranging Animals: Conservation Lessons for Woodland Caribou." *Ecology and Evolution* 3 (9): 2880–91. doi:10.1002/ece3.695.
- Lesmerises Rémi, Rebouillat Lucie, Dussault Claude, St-Laurent et Martin-Hugues. 2015a. Données de: "Linking GPS telemetry surveys and scat analyses helps explain inter-individual variability in black bear foraging strategies." 2015. Dryad Digital Repository. <http://dx.doi.org/10.5061/dryad.75r70>
- Lesmerises, Rémi, Lucie Rebouillat, Claude Dussault et Martin-Hugues St-Laurent. 2015b. "Linking GPS Telemetry Surveys and Scat Analyses Helps Explain Variability in Black Bear Foraging Strategies." *PLoS ONE* 10 (7): e0129857. doi:10.1371/journal.pone.0129857.
- Levin, Simon A. 1992. "The Problem of Pattern and Scale in Ecology: The Robert H. MacArthur Award Lecture." *Ecology* 73 (6): 1943. doi:10.2307/1941447.
- Lewis, Jesse S., Janet L. Rachlow, Jon S. Horne, Edward O. Garton, Wayne L. Wakkinen, James Hayden et Peter Zager. 2011. "Identifying Habitat Characteristics to Predict Highway Crossing Areas for Black Bears within a Human-Modified Landscape." *Landscape and Urban Planning* 101 (2): 99–107. doi:10.1016/j.landurbplan.2011.01.008.
- Lindström, Jan. 1999. "Early Development and Fitness in Birds and Mammals." *Trends in Ecology & Evolution* 14 (9): 343–48. doi:10.1016/S0169-5347(99)01639-0.
- Litvaitis, John A. 2000. "Investigating food habits of terrestrial vertebrates." Dans: Boitani L, Fuller TK, editors. *Research Techniques in Animal Ecology*. New York: Columbia University Press; pp. 165-190.
- Łomnicki, Adam. 1999. "Individual-Based Models and the Individual-Based Approach to Population Ecology." *Ecological Modelling* 115 (2–3): 191–98. doi:10.1016/S0304-3800(98)00192-6.
- Losier, Chrystel L., Serge Couturier, Martin-Hugues St-Laurent, Pierre Drapeau, Claude Dussault, Tyler Rudolph, Vincent Brodeur, Jerod A. Merkle et Daniel Fortin. 2015. "Adjustments in Habitat Selection to Changing Availability Induce Fitness Costs for a Threatened Ungulate." *Journal of Applied Ecology* 52 (2): 496–504. doi:10.1111/1365-2664.12400.

- Lozano, George A. 1991. "Optimal Foraging Theory: A Possible Role for Parasites." *Oikos* 60 (3): 391–95. doi:10.2307/3545084.
- Lynch, Michael et Kermit Ritland. 1999. "Estimation of Pairwise Relatedness With Molecular Markers." *Genetics* 152 (4): 1753–66.
- Mabille, Géraldine, Christian Dussault, Jean-Pierre Ouellet et Catherine Laurian. 2012. "Linking Trade-Offs in Habitat Selection with the Occurrence of Functional Responses for Moose Living in Two Nearby Study Areas." *Oecologia* 170 (4): 965–77. doi:10.1007/s00442-012-2382-0.
- MacArthur, Robert H. et Eric R. Pianka. 1966. "On Optimal Use of a Patchy Environment." *The American Naturalist* 100 (916): 603–9. doi:10.2307/2459298.
- MacCracken, James G. et Richard M. Hansen. 1987. "Coyote Feeding Strategies in Southeastern Idaho: Optimal Foraging by an Opportunistic Predator?" *The Journal of Wildlife Management* 51 (2): 278–85. doi:10.2307/3801003.
- Madsen, Jesper. 1985. "Impact of Disturbance on Field Utilization of Pink-Footed Geese in West Jutland, Denmark." *Biological Conservation* 33 (1): 53–63. doi:10.1016/0006-3207(85)90004-7.
- Manly, Bryan F. J. 2002. *Resource Selection by Animals: Statistical Design and Analysis for Field Studies*. Springer.
- Mantel, N. 1967. "The Detection of Disease Clustering and a Generalized Regression Approach." *Cancer Research* 27 (2): 209–20.
- Manville, Albert M. 1983. "Human Impact on the Black Bear in Michigan's Lower Peninsula." *Bears: Their Biology and Management* 5 (January): 20–33. doi:10.2307/3872516.
- Marchand, Pascal, Mathieu Garel, Gilles Bourgoïn, Dominique Dubray, Daniel Maillard et Anne Loison. 2015. "Coupling Scale-Specific Habitat Selection and Activity Reveals Sex-Specific Food/cover Trade-Offs in a Large Herbivore." *Animal Behaviour* 102 (April): 169–87. doi:10.1016/j.anbehav.2015.01.011.
- Marcum, C. Les et Don O. Loftsgaarden. 1980. "A Nonmapping Technique for Studying Habitat Preferences." *The Journal of Wildlife Management* 44 (4): 963–68. doi:10.2307/3808336.

- Martins, Catarina I. M., Johan W. Schrama et Johan A. J. Verreth. 2005. "The Consistency of Individual Differences in Growth, Feed Efficiency and Feeding Behaviour in African Catfish *Clarias Gariepinus* (Burchell 1822) Housed Individually." *Aquaculture Research* 36 (15): 1509–1516. doi:10.1111/j.1365-2109.2005.01372.x.
- Martins, Q., W. G. C. Horsnell, W. Titus, T. Rautenbach et S. Harris. 2011. "Diet Determination of the Cape Mountain Leopards Using Global Positioning System Location Clusters and Scat Analysis." *Journal of Zoology* 283 (2): 81–87. doi:10.1111/j.1469-7998.2010.00757.x.
- Mattson, David J. 1990. "Human Impacts on Bear Habitat Use." *Bears: Their Biology and Management* 8 (January): 33–56. doi:10.2307/3872901.
- Mattson, David J., Bonnie M. Blanchard et Richard R. Knight. 1992. "Yellowstone Grizzly Bear Mortality, Human Habituation, and Whitebark Pine Seed Crops." *The Journal of Wildlife Management* 56 (3): 432–42. doi:10.2307/3808855.
- Mattson, David J., Stephen Herrero et Troy Merrill. 2005. "Are Black Bears a Factor in the Restoration of North American Grizzly Bear Populations?" *Ursus* 16 (1): 11–30. doi:10.2192/1537-6176(2005)016[0011:ABBAFI]2.0.CO;2.
- Mattson, William J. 1980. "Herbivory in Relation to Plant Nitrogen Content." *Annual Review of Ecology and Systematics* 11 (January): 119–61. doi:10.2307/2096905.
- Mayor, Stephen J., David C. Schneider, James A. Schaefer et Shane P. Mahoney. 2009. "Habitat Selection at Multiple Scales." *Ecoscience* 16 (2): 238–47. doi:10.2980/16-2-3238.
- Mazur, Rachel L. 2010. "Does Aversive Conditioning Reduce Human—Black Bear Conflict?" *The Journal of Wildlife Management* 74 (1): 48–54. doi:10.2193/2008-163.
- McCracken, Marti L., Bryan F. J. Manly et Madeleine Vander Heyden. 1998. "The Use of Discrete-Choice Models for Evaluating Resource Selection." *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* 3 (3): 268–79. doi:10.2307/1400582.

- McGarigal, Kevin, Ho Yi Wan, Kathy A. Zeller, Brad C. Timm et Samuel A. Cushman. 2016. "Multi-Scale Habitat Selection Modeling: A Review and Outlook." *Landscape Ecology*, April, 1–15. doi:10.1007/s10980-016-0374-x.
- McInnis, Michael L., Martin Vavra et William C. Krueger. 1983. "A Comparison of Four Methods Used to Determine the Diets of Large Herbivores." *Journal of Range Management* 36 (3): 302–6. doi:10.2307/3898474.
- McLellan, Bruce N. 2011. "Implications of a High-Energy and Low-Protein Diet on the Body Composition, Fitness, and Competitive Abilities of Black (*Ursus Americanus*) and Grizzly (*Ursus Arctos*) Bears." *Canadian Journal of Zoology* 89 (6): 546–58. doi:10.1139/z11-026.
- McLellan, Bruce N. et F.W. Hovey. 1995. "The Diet of Grizzly Bears in the Flathead River Drainage of Southeastern British Columbia." *Canadian Journal of Zoology/Revue Canadienne de Zoologie* 73 (4): 704–712.
- Mech, Stephen G., and Patrick A. Zollner. 2002. "Using Body Size to Predict Perceptual Range." *Oikos* 98 (1): 47–52. doi:10.1034/j.1600-0706.2002.980105.x.
- Miller, Sterling D. 1990. "Impact of Increased Bear Hunting on Survivorship of Young Bears." *Wildlife Society Bulletin* 18 (4): 462–67.
- Miller, Sterling D., Earl F. Becker et Warren B. Ballard. 1987. "Black and brown bear density estimates using modified capture-recapture techniques in Alaska." *Bears: Their Biology and Management* 7: 23-35. doi: 10.2307/3872604.
- Mitchell, Michael S. et Roger A. Powell. 2003. "Response of Black Bears to Forest Management in the Southern Appalachian Mountains." *The Journal of Wildlife Management* 67 (4): 692–705. doi:10.2307/3802676.
- Moreau, Guillaume, Daniel Fortin, Serge Couturier et Thierry Duchesne. 2012. "Multi-Level Functional Responses for Wildlife Conservation: The Case of Threatened Caribou in Managed Boreal Forests." *Journal of Applied Ecology* 49 (3): 611–620. doi:10.1111/j.1365-2664.2012.02134.x.
- Morris, Douglas W. 1987a. "Ecological Scale and Habitat Use." *Ecology* 68 (2): 362–69. doi:10.2307/1939267.

- . 1987b. “Tests of Density-Dependent Habitat Selection in a Patchy Environment.” *Ecological Monographs* 57 (4): 270–81. doi:10.2307/2937087.
- . 1989. “Density-Dependent Habitat Selection: Testing the Theory with Fitness Data.” *Evolutionary Ecology* 3 (1): 80–94. doi:10.1007/BF02147934.
- . 2003a. “Toward an Ecological Synthesis: A Case for Habitat Selection.” *Oecologia* 136 (1): 1–13. doi:10.1007/s00442-003-1241-4.
- . 2003b. “How Can We Apply Theories of Habitat Selection to Wildlife Conservation and Management?” *Wildlife Research* 30 (4): 303–19.
- Morris, Douglas W., Douglas L. Davidson et Charles J. Krebs. 2000. “Measuring the Ghost of Competition: Insights from Density-Dependent Habitat Selection on the Co-Existence and Dynamics of Lemmings.” *Evolutionary Ecology Research* 2 (1): 69–80.
- Mosnier, Arnaud, Jean-Pierre Ouellet et Réhaume Courtois. 2008. “Black Bear Adaptation to Low Productivity in the Boreal Forest.” *Ecoscience* 15 (4): 485–97. doi:10.2980/15-4-3100.
- Murphy, Shannon M. et Yan B. Linhart. 1999. “Comparative Morphology of the Gastrointestinal Tract in the Feeding Specialist *Sciurus Aberti* and Several Generalist Congeners.” *Journal of Mammalogy* 80 (4): 1325–30. doi:10.2307/1383182.
- Murtaugh, Paul A. 2007. “Simplicity and complexity in ecological data analysis.” *Ecology* 88 (1): 56–62. doi:10.1890/0012-9658(2007)88[56:SACIED]2.0.CO;2.
- Mysterud, Atle et Rolf Anker Ims. 1998. “Functional Responses in Habitat Use: Availability Influences Relative Use in Trade-off Situations.” *Ecology* 79 (4): 1435–41. doi:10.1890/0012-9658(1998)079[1435:FRIHUA]2.0.CO;2.
- Nadeau Fortin, Marie-Audrey, Luc Sirois et Martin-Hugues St-Laurent. 2016. “Extensive Forest Management Contributes to Maintain Suitable Habitat Characteristics for the Endangered Atlantic-Gaspésie Caribou.” *Canadian Journal of Forest Research* 46 (7): 933–42. doi:10.1139/cjfr-2016-0038.

- Nellemann, Christian, Ole-Gunnar Støen, Jonas Kindberg, Jon E. Swenson, Ingunn Vistnes, Göran Ericsson, Jonna Katajisto, Bjørn Petter Kaltenborn, Jodie Martin et Andrés Ordiz. 2007. "Terrain Use by an Expanding Brown Bear Population in Relation to Age, Recreational Resorts and Human Settlements." *Biological Conservation* 138 (1–2): 157–65. doi:10.1016/j.biocon.2007.04.011.
- Nelson, Ralph A., G. Edgar Folk, Egbert W. Pfeiffer, John J. Craighead, Charles J. Jonkel et Dianne L. Steiger. 1983. "Behavior, Biochemistry, and Hibernation in Black, Grizzly, and Polar Bears." *Bears: Their Biology and Management* 5 (January): 284–90. doi:10.2307/3872551.
- Neu, Clyde W., C. Randall Byers et James M. Peek. 1974. "A Technique for Analysis of Utilization-Availability Data." *The Journal of Wildlife Management* 38 (3): 541–45. doi:10.2307/3800887.
- Nicolaus, Marion, Joost M. Tinbergen, Richard Ubels, Christiaan Both et Niels J. Dingemanse. 2016. "Density Fluctuations Represent a Key Process Maintaining Personality Variation in a Wild Passerine Bird." *Ecology Letters* 19 (4): 478–86. doi:10.1111/ele.12584.
- Nielsen, Scott E., Aaron B. A. Shafer, Mark S. Boyce et Gordon B. Stenhouse. 2013. "Does Learning or Instinct Shape Habitat Selection?" *PloS One* 8 (1): e53721.
- Norbury, G. L. et G. D. Sanson. 1992. "Problems with Measuring Diet Selection of Terrestrial, Mammalian Herbivores." *Australian Journal of Ecology* 17 (1): 1–7. doi:10.1111/j.1442-9993.1992.tb00774.x.
- Northrup, Joseph M., Mevin B. Hooten, Charles R. Anderson et George Wittemyer. 2013. "Practical Guidance on Characterizing Availability in Resource Selection Functions under a Use-availability Design." *Ecology* 94 (7): 1456–63. doi:10.1890/12-1688.1.
- Noyce, Karen V. et David L. Garshelis. 1994. "Body Size and Blood Characteristics as Indicators of Condition and Reproductive Performance in Black Bears." *Bears: Their Biology and Management* 9 (January): 481–96. doi:10.2307/3872736.
- . 1997. "Influence of Natural Food Abundance on Black Bear Harvests in Minnesota." *The Journal of Wildlife Management* 61 (4): 1067–74. doi:10.2307/3802103.

- Noyce, Karen V., Paul B. Kanno et Michael R. Riggs. 1997. "Black Bears as Ant-Eaters: Seasonal Associations between Bear Myrmecophagy and Ant Ecology in North-Central Minnesota." *Canadian Journal of Zoology* 75 (10): 1671–86. doi:10.1139/z97-794.
- Obbard, Martyn E., Bruce A. Pond et Ajith Perera. 1998. "Preliminary Evaluation of GPS Collars for Analysis of Habitat Use and Activity Patterns of Black Bears." *Ursus* 10 (January): 209–17.
- Økland, Rune Halvorsen. 1999. "On the Variation Explained by Ordination and Constrained Ordination Axes." *Journal of Vegetation Science* 10 (1): 131–36. doi:10.2307/3237168.
- Oksanen, Jari, F. Guillaume Blanchet, Roeland Kindt, Pierre Legendre, Peter R. Minchin, R. B. O'Hara, Gavin L. Simpson, Peter Solymos, M. Henry H. Stevens et Helene Wagner. 2013. "Package 'vegan.'" *Community Ecology Package, Version 2 (9)*. <http://mirror.bjtu.edu.cn/cran/web/packages/vegan/vegan.pdf>.
- Ollason, JG. 1980. "Learning to Forage—optimally?" *Theoretical Population Biology* 18 (1): 44.
- Ordiz, Andrés, Ole-Gunnar Støen, Miguel Delibes et Jon E. Swenson. 2011. "Predators or Prey? Spatio-Temporal Discrimination of Human-Derived Risk by Brown Bears." *Oecologia* 166 (1): 59–67. doi:10.1007/s00442-011-1920-5.
- Orians, Gordon H. et James F. Wittenberger. 1991. "Spatial and Temporal Scales in Habitat Selection." *The American Naturalist* 137: S29–49.
- Panasci, Michael, Warren B. Ballard, Stewart Breck, David Rodriguez, Llewellyn D. Densmore, David B. Wester et Robert J. Baker. 2011. "Evaluation of Fecal DNA Preservation Techniques and Effects of Sample Age and Diet on Genotyping Success." *The Journal of Wildlife Management* 75 (7): 1616–24. doi:10.1002/jwmg.221.
- Pebesma, Edzer. et Roger Bivand. 2016. "Classes and Methods for Spatial Data." April 2016. The Comprehensive R Archive Network. <http://cran.r-project.org/web/packages/sp/sp.pdf>. Récupéré le: 25 juin 2016

- Pérez-Harguindeguy, Natalia, Sandra Díaz, Fernanda Vendramini, Johannes H. C. Cornelissen, Diego E. Gurvich et Marcelo Cabido. 2003. "Leaf Traits and Herbivore Selection in the Field and in Cafeteria Experiments." *Austral Ecology* 28 (6): 642–650. doi:10.1046/j.1442-9993.2003.01321.x.
- Pierce, Graham John et J. G. Ollason. 1987. "Eight Reasons Why Optimal Foraging Theory Is a Complete Waste of Time." *Oikos* 49 (1): 111–17. doi:10.2307/3565560.
- Pinard, Véronique, Christian Dussault, Jean-Pierre Ouellet, Daniel Fortin et Réhaume Courtois. 2012. "Calving Rate, Calf Survival Rate, and Habitat Selection of Forest-dwelling Caribou in a Highly Managed Landscape." *The Journal of Wildlife Management* 76 (1): 189–99. doi:10.1002/jwmg.217.
- Podgórski, Tomasz, Grzegorz Baś, Bogumiła Jędrzejewska, Leif Sönnichsen, Stanisław Śnieżko, Włodzimierz Jędrzejewski et Henryk Okarma. 2013. "Spatiotemporal Behavioral Plasticity of Wild Boar (*Sus Scrofa*) under Contrasting Conditions of Human Pressure: Primeval Forest and Metropolitan Area." *Journal of Mammalogy* 94 (1): 109–19. doi:10.1644/12-MAMM-A-038.1.
- Polfus, J.L., M. Hebblewhite et K. Heinemeyer. 2011. "Identifying Indirect Habitat Loss and Avoidance of Human Infrastructure by Northern Mountain Woodland Caribou." *Biological Conservation* 144 (11): 2637–46. doi:10.1016/j.biocon.2011.07.023.
- Polis, Gary A., Christopher A. Myers et William R. Hess. 1984. "A Survey of Intraspecific Predation within the Class Mammalia." *Mammal Review* 14 (4): 187–98. doi:10.1111/j.1365-2907.1984.tb00345.x.
- Powell, Roger A. 1987. "Black Bear Home Range Overlap in North Carolina and the Concept of Home Range Applied to Black Bears." *Bears: Their Biology and Management* 7 (January): 235–42. doi:10.2307/3872630.
- Powell, Roger A, John W Zimmerman, D. Erran Seaman et James F Gilliam. 1996. "Demographic Analyses of a Hunted Black Bear Population with Access to a Refuge." *Conservation Biology* 10 (1): 224–34. doi:10.1046/j.1523-1739.1996.10010224.x.

- Pritchard, Geoffrey T. et Charles T. Robbins. 1990. "Digestive and Metabolic Efficiencies of Grizzly and Black Bears." *Canadian Journal of Zoology* 68 (8): 1645–51. doi:10.1139/z90-244.
- Prokopenko, Christina M., Mark S. Boyce et Tal Avgar. 2016. Characterizing wildlife behavioural responses to roads using integrated step selection analysis. *Journal of Applied Ecology* 54: 1365-2664. doi: 10.1111/1365-2664.12768
- Pruitt, Jonathan N. et Susan E. Riechert. 2009. "Sex Matters: Sexually Dimorphic Fitness Consequences of a Behavioural Syndrome." *Animal Behaviour* 78 (1): 175–81. doi:10.1016/j.anbehav.2009.04.016.
- Pulliam, H. Ronald et Brent J. Danielson. 1991. "Sources, Sinks, and Habitat Selection: A Landscape Perspective on Population Dynamics." *The American Naturalist* 137: S50–66. doi:10.2307/2462288.
- Purcell, Kathryn L. et Jared Verner. 1998. "Density and Reproductive Success of California Towhees." *Conservation Biology* 12 (2): 442–50. doi:10.1111/j.1523-1739.1998.96354.x.
- R Development Core Team. 2013. "A language and environment for statistical computing." R Foundation for Statistical Computing, Austria.
- Raine, R. Michael et John L. Kansas. 1990. "Black Bear Seasonal Food Habits and Distribution by Elevation in Banff National Park, Alberta." *Bears: Their Biology and Management* 8 (January): 297–304. doi:10.2307/3872932.
- Ramón-Laca, Ana, Dianne Gleeson, Ivor Yockney, Michael Perry, Graham Nugent et David M. Forsyth. 2014. "Reliable Discrimination of 10 Ungulate Species Using High Resolution Melting Analysis of Faecal DNA." *PLoS ONE* 9 (3): e92043. doi:10.1371/journal.pone.0092043.
- Rankin, Catharine H., Thomas Abrams, Robert J. Barry, Seema Bhatnagar, David F. Clayton, John Colombo, Gianluca Coppola, et al. 2009. "Habituation Revisited: An Updated and Revised Description of the Behavioral Characteristics of Habituation." *Neurobiology of Learning and Memory, Special Issue: Neurobiology of Habituation*, 92 (2): 135–38. doi:10.1016/j.nlm.2008.09.012.

- Ratti, John T. et Kerry P. Reese. 1988. "Preliminary Test of the Ecological Trap Hypothesis." *The Journal of Wildlife Management* 52 (3): 484–91. doi:10.2307/3801596.
- Rayl, Nathaniel D., Todd K. Fuller, John F. Organ, John E. McDonald, Shane P. Mahoney, Colleen Soulliere, Steve E. Gullage, et al. 2014. "Mapping the Distribution of a Prey Resource: Neonate Caribou in Newfoundland." *Journal of Mammalogy* 95 (2): 328–39. doi:10.1644/13-MAMM-A-133.1.
- Rettie, W. James et François Messier. 2000. "Hierarchical Habitat Selection by Woodland Caribou: Its Relationship to Limiting Factors." *Ecography* 23 (4): 466–78. doi:10.2307/3683077.
- Robbins, Charles T., Jennifer K. Fortin, Karyn D. Rode, Sean D. Farley, Lisa A. Shipley et Laura A. Felicetti. 2007. "Optimizing Protein Intake as a Foraging Strategy to Maximize Mass Gain in an Omnivore." *Oikos* 116 (10): 1675–82. doi:10.1111/j.0030-1299.2007.16140.x.
- Robitaille A, Saucier J-P. 1998. *Paysages régionaux du Québec méridional*. Sainte-Foy, Québec: Publications du Québec.
- Rode, K. D. et C. T. Robbins. 2000. "Why Bears Consume Mixed Diets during Fruit Abundance." *Canadian Journal of Zoology* 78 (9): 1640–45. doi:10.1139/z00-082.
- Rode, Karyn D., Sean D. Farley et Charles T. Robbins. 2006. "Sexual Dimorphism, Reproductive Strategy, and Human Activities Determine Resource Use by Brown Bears." *Ecology* 87 (10): 2636–46.
- Rogers, Lynn L. 1987. "Effects of Food Supply and Kinship on Social Behavior, Movements, and Population Growth of Black Bears in Northeastern Minnesota." *Wildlife Monographs*, no. 97(Avril): 3–72.
- Rogers, Lynn L. et L. David Mech. 1981. "Interactions of Wolves and Black Bears in Northeastern Minnesota." *Journal of Mammalogy* 62 (2): 434–36. doi:10.2307/1380735.
- Rogers, Lynn L. et Gregory W. Wilker. 1990. "How to Obtain Behavioral and Ecological Data from Free-Ranging, Researcher-Habituated Black Bears." *Bears: Their Biology and Management* 8 (January): 321–27. doi:10.2307/3872935.

- Romero, Susan, James F. Campbell, James R. Nechols et Kimberly A. With. 2009. "Movement Behavior in Response to Landscape Structure: The Role of Functional Grain." *Landscape Ecology* 24 (1): 39–51. doi:10.1007/s10980-008-9278-8.
- Rosenzweig, Michael L. 1981. "A Theory of Habitat Selection." *Ecology* 62 (2): 327–35. doi:10.2307/1936707.
- . 1991. "Habitat Selection and Population Interactions: The Search for Mechanism." *The American Naturalist* 137: S5–28. doi:10.2307/2462286.
- Ross, Michael S., Lawrence B. Flanagan et George H. La Roi. 1986. "Seasonal and Successional Changes in Light Quality and Quantity in the Understory of Boreal Forest Ecosystems." *Canadian Journal of Botany* 64 (11): 2792–99. doi:10.1139/b86-373.
- Ruckstuhl, K. E., M. Festa-Bianchet et J. T. Jorgenson. 2003. "Bite Rates in Rocky Mountain Bighorn Sheep (*Ovis Canadensis*): Effects of Season, Age, Sex and Reproductive Status." *Behavioral Ecology and Sociobiology* 54 (2): 167–73. doi:10.1007/s00265-003-0615-2.
- Saetre, P., E. Strandberg, P. -E Sundgren, U. Pettersson, E. Jazin et T. F Bergström. 2006. "The Genetic Contribution to Canine Personality." *Genes, Brain and Behavior* 5 (3): 240–48. doi:10.1111/j.1601-183X.2005.00155.x.
- Sagarin, Raphael et Aníbal Pauchard. 2010. "Observational Approaches in Ecology Open New Ground in a Changing World." *Frontiers in Ecology and the Environment* 8 (7): 379–86. doi:10.1890/090001.
- Samson, Claude et Jean Huot. 1995. "Reproductive Biology of Female Black Bears in Relation to Body Mass in Early Winter." *Journal of Mammalogy* 76 (1): 68–77. doi:10.2307/1382315.
- . 2001. "Spatial and Temporal Interactions between Female American Black Bears in Mixed Forests of Eastern Canada." *Canadian Journal of Zoology* 79 (4): 633–41. doi:10.1139/cjz-79-4-633.
- Sanders, Kenneth D., Bill E. Dahl et Gretchen Scott. 1980. "Bite-Count vs Fecal Analysis for Range Animal Diets." *Journal of Range Management* 33 (2): 146–49. doi:10.2307/3898431.

- Schaik, Carel P. van, Marc Ancrenaz, Gwendolyn Borgen, Birute Galdikas, Cheryl D. Knott, Ian Singleton, Akira Suzuki, Sri Suci Utami et Michelle Merrill. 2003. "Orangutan Cultures and the Evolution of Material Culture." *Science* 299 (5603): 102–5. doi:10.1126/science.1078004.
- Scheidel, Ulrich et Helge Bruelheide. 1999. "Selective Slug Grazing on Montane Meadow Plants." *Journal of Ecology* 87 (5): 828–838. doi:10.1046/j.1365-2745.1999.00402.x.
- Schlaepfer, Martin A., Michael C. Runge et Paul W. Sherman. 2002. "Ecological and Evolutionary Traps." *Trends in Ecology & Evolution* 17 (10): 474–80. doi:10.1016/S0169-5347(02)02580-6.
- Schleuter, D. et R. Eckmann. 2008. "Generalist versus Specialist: The Performances of Perch and Ruffe in a Lake of Low Productivity." *Ecology of Freshwater Fish* 17 (1): 86–99. doi:10.1111/j.1600-0633.2007.00262.x.
- Schwartz, Charles C. et Albert W. Franzmann. 1991. "Interrelationship of Black Bears to Moose and Forest Succession in the Northern Coniferous Forest." *Wildlife Monographs*, no. 113(January): 3–58.
- Seip, Dale R. 1991. "Predation and Caribou Populations." *Rangifer* 11 (4): 46–52. doi:10.7557/2.11.4.993.
- Selonen, Vesa, Ilpo Hanski et André Desrochers. 2010. "Measuring Habitat Availability for Dispersing Animals." *Landscape Ecology* 25 (3): 331–35. doi:10.1007/s10980-009-9432-y.
- Shafer, Aaron B. A., Joseph M. Northrup, Kevin S. White, Mark S. Boyce, Steeve D. Côté et David W. Coltman. 2012. "Habitat Selection Predicts Genetic Relatedness in an Alpine Ungulate." *Ecology* 93 (6): 1317–29. doi:10.1890/11-0815.1.
- Shannon, Graeme, Line S. Cordes, Amanda R. Hardy, Lisa M. Angeloni et Kevin R. Crooks. 2014. "Behavioral Responses Associated with a Human-Mediated Predator Shelter." *PLOS ONE* 9 (4): e94630. doi:10.1371/journal.pone.0094630.
- Sih, Andrew et Bent Christensen. 2001. "Optimal Diet Theory: When Does It Work, and When and Why Does It Fail?" *Animal Behaviour* 61 (2): 379–90. doi:10.1006/anbe.2000.1592.

- Sih, Andrew, Alison M Bell, J Chadwick Johnson et Robert E Ziemba. 2004. "Behavioral Syndromes: An Integrative Overview." *The Quarterly Review of Biology* 79 (3): 241–77.
- Sih, Andrew, Julien Cote, Mara Evans, Sean Fogarty et Jonathan Pruitt. 2012. "Ecological Implications of Behavioural Syndromes." *Ecology Letters* 15 (3): 278–89. doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01731.x.
- Sih, Andrew, Kimberley J. Mathot, María Moirón, Pierre-Olivier Montiglio, Max Wolf et Niels J. Dingemanse. 2015. "Animal Personality and State-behaviour Feedbacks: A Review and Guide for Empiricists." *Trends in Ecology & Evolution* 30 (1): 50–60. doi:10.1016/j.tree.2014.11.004.
- Smith, Brian R. et Daniel T. Blumstein. 2008. "Fitness Consequences of Personality: A Meta-Analysis." *Behavioral Ecology* 19 (2): 448–55. doi:10.1093/beheco/arm144.
- . 2010. "Behavioral Types as Predictors of Survival in Trinidadian Guppies (*Poecilia Reticulata*)." *Behavioral Ecology*, June, arq084. doi:10.1093/beheco/arq084.
- Smith, Douglas W., David R. Trauba, Raymond K. Anderson et Rolf O. Peterson. 1994. "Black Bear Predation on Beavers on an Island in Lake Superior." *The American Midland Naturalist* 132 (2): 248–55. doi:10.2307/2426580.
- Smith, Tom S., Stephen Herrero et Terry D. DeBruyn. 2005. "Alaskan Brown Bears, Humans, and Habituation." *Ursus* 16 (1): 1–10. doi:10.2192/1537-6176(2005)016[0001:ABBHAH]2.0.CO;2.
- Smouse, Peter E., Jeffrey C. Long et Robert R. Sokal. 1986. "Multiple Regression and Correlation Extensions of the Mantel Test of Matrix Correspondence." *Systematic Zoology* 35 (4): 627. doi:10.2307/2413122.
- Spady, Thomas J., Donald G. Lindburg et Barbara S. Durrant. 2007. "Evolution of Reproductive Seasonality in Bears." *Mammal Review* 37 (1): 21–53. doi:10.1111/j.1365-2907.2007.00096.x.
- Spaulding, Rick, Paul R. Krausman et Warren B. Ballard. 2000. "Observer Bias and Analysis of Gray Wolf Diets from Scats." *Wildlife Society Bulletin* 28 (4): 947–50.

- Spiegelhalter, David J., Nicola G. Best, Bradley P. Carlin et Angelika Van Der Linde. 2002. "Bayesian Measures of Model Complexity and Fit." *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Statistical Methodology)* 64 (4): 583–639. doi:10.1111/1467-9868.00353.
- Stamps, Judy A. et Ronald R. Swaisgood. 2007. "Someplace like Home: Experience, Habitat Selection and Conservation Biology." *Applied Animal Behaviour Science, Conservation, Enrichment and Animal Behaviour*, 102 (3–4): 392–409. doi:10.1016/j.applanim.2006.05.038.
- Stamps, Judy et Ton G. G Groothuis. 2010. "The Development of Animal Personality: Relevance, Concepts and Perspectives." *Biological Reviews* 85 (2): 301–25. doi:10.1111/j.1469-185X.2009.00103.x.
- Starling, Melissa J., Nicholas Branson, Peter C. Thomson et Paul D. McGreevy. 2013. "Age, Sex and Reproductive Status Affect Boldness in Dogs." *The Veterinary Journal* 197 (3): 868–72. doi:10.1016/j.tvjl.2013.05.019.
- Stephens, David W. et John R. Krebs. 1986. *Foraging Theory*. Princeton University Press.
- Stephens, David W., Joel Steven Brown et Ronald C. Ydenberg. 2007. *Foraging: Behavior and Ecology*. University of Chicago Press.
- Steyaert, S. M. J. G., C. Reusch, S. Brunberg, J. E. Swenson, K. Hackländer et A. Zedrosser. 2013. "Infanticide as a Male Reproductive Strategy Has a Nutritive Risk Effect in Brown Bears." *Biology Letters* 9 (5): 20130624. doi:10.1098/rsbl.2013.0624.
- Steyaert, S. M. J. G., M. Leclerc, F. Pelletier, J. Kindberg, S. Brunberg, J. E. Swenson et A. Zedrosser. 2016. "Human Shields Mediate Sexual Conflict in a Top Predator." *Proc. R. Soc. B* 283 (1833): 20160906. doi:10.1098/rspb.2016.0906.
- Svanbäck, Richard et Daniel I. Bolnick. 2005. "Intraspecific Competition Affects the Strength of Individual Specialization: An Optimal Diet Theory Method." *Evolutionary Ecology Research* 7 (7): 993–1012.
- . 2007. "Intraspecific Competition Drives Increased Resource Use Diversity within a Natural Population." *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 274 (1611): 839–44. doi:10.1098/rspb.2006.0198.

- Svanbäck, Richard, Peter Eklöv, Rebecka Fransson et Kerstin Holmgren. 2008. "Intraspecific Competition Drives Multiple Species Resource Polymorphism in Fish Communities." *Oikos* 117 (1): 114–24. doi:10.1111/j.2007.0030-1299.16267.x.
- Sweeney, Kayla, Ryan D. H. Gadd, Zachary L. Hess, Donna R. McDermott, Leigh MacDonald, Patrick Cotter, Fawn Armagost, et al. 2013. "Assessing the Effects of Rearing Environment, Natural Selection, and Developmental Stage on the Emergence of a Behavioral Syndrome." *Ethology* 119 (5): 436–47. doi:10.1111/eth.12081.
- Switalski, T. Adam et Cara R. Nelson. 2011. "Efficacy of Road Removal for Restoring Wildlife Habitat: Black Bear in the Northern Rocky Mountains, USA." *Biological Conservation* 144 (11): 2666–73. doi:10.1016/j.biocon.2011.07.026.
- Tambling, C. J., S. D. Laurence, S. E. Bellan, E. Z. Cameron, J. T. du Toit et W. M. Getz. 2012. "Estimating Carnivore Diets Using a Combination of Carcass Observations and Scats from GPS Clusters." *Journal of Zoology* 286 (2): 102–9. doi:10.1111/j.1469-7998.2011.00856.x.
- Terraube, Julien, Beatriz Arroyo, Mike Madders et François Mougeot. 2011. "Diet Specialisation and Foraging Efficiency under Fluctuating Vole Abundance: A Comparison between Generalist and Specialist Avian Predators." *Oikos* 120 (2): 234–244. doi:10.1111/j.1600-0706.2010.18554.x.
- Thompson, David R., Sarah J. Bury, Keith A. Hobson, Leonard I. Wassenaar et Joseph P. Shannon. 2005. "Stable Isotopes in Ecological Studies." *Oecologia* 144 (4): 517–19. doi:10.1007/s00442-005-0171-8.
- Tøien, Øivind, John Blake, Dale M. Edgar, Dennis A. Grahn, H. Craig Heller et Brian M. Barnes. 2011. "Hibernation in Black Bears: Independence of Metabolic Suppression from Body Temperature." *Science* 331 (6019): 906–9. doi:10.1126/science.1199435.
- Tomkiewicz, Stanley M., Mark R. Fuller, John G. Kie et Kirk K. Bates. 2010. "Global Positioning System and Associated Technologies in Animal Behaviour and Ecological Research." *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365 (1550): 2163–76. doi:10.1098/rstb.2010.0090.

- Tufto, Jarle, Reidar Andersen et John Linnell. 1996. "Habitat Use and Ecological Correlates of Home Range Size in a Small Cervid: The Roe Deer." *Journal of Animal Ecology* 65 (6): 715–24. doi:10.2307/5670.
- van Beest, Floris M., Philip D. McLoughlin, Atle Mysterud et Ryan K. Brook. 2016. "Functional Responses in Habitat Selection Are Density Dependent in a Large Herbivore." *Ecography* 39 (6): 515–23. doi:10.1111/ecog.01339.
- VanderHeyden, M. et E. C Meslow. 1999. "Habitat Selection by Female Black Bears in the Central Cascades of Oregon."
- Vincent, Thomas L. et Joel Steven Brown. 2005. *Evolutionary Game Theory, Natural Selection, and Darwinian Dynamics*. Cambridge University Press.
- Visser, M. E., A. J. van Noordwijk, J. M. Tinbergen et C. M. Lessells. 1998. "Warmer Springs Lead to Mistimed Reproduction in Great Tits (*Parus Major*)." *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 265 (1408): 1867–70. doi:10.1098/rspb.1998.0514.
- Vors, Liv Solveig et Mark Stephen Boyce. 2009. "Global Declines of Caribou and Reindeer." *Global Change Biology* 15 (11): 2626–33. doi:10.1111/j.1365-2486.2009.01974.x.
- Wang, Jinliang. 2011. "Coancestry: A Program for Simulating, Estimating and Analysing Relatedness and Inbreeding Coefficients." *Molecular Ecology Resources* 11 (1): 141–45. doi:10.1111/j.1755-0998.2010.02885.x.
- Wang, Wenxia, Lan He, Baoqing Liu, Linhai Li, Ning Wei, Ran Zhou, Lei Qi, Shuqiang Liu et Defu Hu. 2015. "Feeding Performance and Preferences of Captive Forest Musk Deer While on a Cafeteria Diet." *Folia Zoologica* 64 (2): 151–60.
- Wasko, Dennis K. et Mahmood Sasa. 2012. "Food Resources Influence Spatial Ecology, Habitat Selection, and Foraging Behavior in an Ambush-Hunting Snake (*Viperidae: Bothrops Asper*): An Experimental Study." *Zoology* 115 (3): 179–87. doi:10.1016/j.zool.2011.10.001.

- Wells, Adam G., Colby C. Blair, Edward O. Garton, Clifford G. Rice, Jon S. Horne, Janet L. Rachlow et David O. Wallin. 2014. "The Brownian Bridge Synoptic Model of Habitat Selection and Space Use for Animals Using GPS Telemetry Data." *Ecological Modelling* 273 (February): 242–50. doi:10.1016/j.ecolmodel.2013.11.008.
- White, Thomas H., Jacob L. Bowman, Harry A. Jacobson, Bruce D. Leopold et Winston P. Smith. 2001. "Forest Management and Female Black Bear Denning." *The Journal of Wildlife Management* 65 (1): 34–40. doi:10.2307/3803274.
- Whittington, Jesse, Colleen Cassady St. Clair et George Mercer. 2005. "Spatial Responses of Wolves to Roads and Trails in Mountain Valleys." *Ecological Applications* 15 (2): 543–53.
- Wickstrom, Mark L., Charles T. Robbins, Thomas A. Hanley, Donald E. Spalinger et Steven M. Parish. 1984. "Food Intake and Foraging Energetics of Elk and Mule Deer." *The Journal of Wildlife Management* 48 (4): 1285–1301. doi:10.2307/3801789.
- Wielgus, Robert B. et Fred L. Bunnell. 1994. "Sexual Segregation and Female Grizzly Bear Avoidance of Males." *The Journal of Wildlife Management* 58 (3): 405–13. doi:10.2307/3809310.
- Wiens, John A. 1989. "Spatial Scaling in Ecology." *Functional Ecology* 3 (4): 385–97. doi:10.2307/2389612.
- Wilson, David Sloan. 1998. "Adaptive Individual Differences within Single Populations." *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 353 (1366): 199–205. doi:10.1098/rstb.1998.0202.
- With, Kimberly A. 1994. "Using Fractal Analysis to Assess How Species Perceive Landscape Structure." *Landscape Ecology* 9 (1): 25–36. doi:10.1007/BF00135076.
- Wolf, Max et Franz J. Weissing. 2010. "An Explanatory Framework for Adaptive Personality Differences." *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365 (1560): 3959–68. doi:10.1098/rstb.2010.0215.

- . 2012. “Animal Personalities: Consequences for Ecology and Evolution.” *Trends in Ecology & Evolution* 27 (8): 452–61. doi:10.1016/j.tree.2012.05.001.
- Wright, T.F., J.R. Eberhard, E.A. Hobson, M.L. Avery et M.A. Russello. 2010. “Behavioral Flexibility and Species Invasions: The Adaptive Flexibility Hypothesis.” *Ethology Ecology & Evolution* 22 (4): 393–404. doi:10.1080/03949370.2010.505580.
- Young, Barry F. et Robert L. Ruff. 1982. “Population Dynamics and Movements of Black Bears in East Central Alberta.” *The Journal of Wildlife Management* 46 (4): 845–60. doi:10.2307/3808217.
- Young, D. D. et John J. Beecham. 1986. “Black Bear Habitat Use at Priest Lake, Idaho.” *Bears: Their Biology and Management* 6 (January): 73–80. doi:10.2307/3872808.
- Zager, Peter et John Beecham. 2006. “The Role of American Black Bears and Brown Bears as Predators on Ungulates in North America.” *Ursus* 17 (2): 95–108.
- Zhou, Y.B., C. Newman, C.D. Buesching, A. Zalewski, Y. Kaneko, D.W. Macdonald et Z.Q. Xie. 2011. “Diet of an Opportunistically Frugivorous Carnivore, *Martes Flavigula*, in Subtropical Forest.” *Journal of Mammalogy* 92 (3): 611–619.