



Université du Québec
à Rimouski

**Effets des variations temporelles sur le comportement de
l'orignal près d'un réseau routier au Bas-Saint-Laurent :
compromis entre coûts et bénéfices en absence de loups**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en biologie
en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR

© MIREILLE GAGNON

Août 2023

Composition du jury :

Magella Guillemette, président du jury, Université du Québec à Rimouski

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

**Frédéric Lesmerises, codirecteur de recherche, Ministère de l'Environnement, de la
Lutte contre les changements climatiques, de la Faune et des Parcs**

Jean-Pierre Tremblay, examinateur externe, Université Laval

Dépôt initial le 25 avril 2023

Dépôt final le 31 août 2023

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 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

Je remercie mon directeur Martin-Hugues St-Laurent de m'avoir offert cette incroyable opportunité de maîtrise. Je me souviens de t'avoir abordé lors de mon baccalauréat pour réaliser une introduction à la recherche dans ton équipe et de ton enthousiasme immédiat. Je tiens à te dire qu'à ce moment précis, tu as joué un rôle clé dans ma poursuite aux études supérieures. Cette passion pour ton travail qui transparaissait m'a recentrée sur mon chemin lors d'une période difficile. Ta présence remarquable pour tes étudiant(e)s gradué(e)s, ton encadrement et ta rigueur scientifique m'ont permis d'avancer d'un pas soutenu pendant ces deux années de maîtrise. Merci pour ton soutien, tes conseils et ta confiance.

Je tiens à remercier mon codirecteur Frédéric Lesmerises pour sa grande contribution dans le projet. Tes connaissances et ton expertise m'ont été d'une aide inestimable tout au long de mes études de 2^e cycle. Ta gentillesse et ton écoute font de toi une personne attentionnée et je suis très reconnaissante d'avoir eu un codirecteur autant présent et impliqué.

L'équipe de recherche en gestion de la faune terrestre de l'Université du Québec à Rimouski (ci-après UQAR) m'a également été d'une grande aide. J'aimerais particulièrement remercier Fabien St-Pierre, Rebecca Lacerte, Chloé Morineau, Éloïse Lessard, Lisandre Robichaud, Julie-Pier Viau, Louana Tassi et Jessica Bao pour votre écoute et vos suggestions. Merci aux professionnelles de recherche (actuelles ou passées) Jacinthe Gosselin et Kimberly Malcom pour votre temps et vos judicieux conseils. Un merci spécial à Laurie Derguy, ma complice de maîtrise, sans qui mon parcours n'aurait pas été le même. Merci à tous les membres actuels pour ces beaux moments passés en votre compagnie. Cette belle équipe était comme une grande, très grande famille sur laquelle je pouvais compter.

Je voudrais aussi remercier Alain Caron (UQAR) pour les précieux conseils en analyses spatiales et statistiques. Je me considère privilégiée d'avoir eu accès à ton expertise au cours de ces deux années. Merci à Luc Sirois (UQAR) et Jérôme Laliberté du ministère de l'Environnement, de la Lutte contre les changements climatiques, de la Faune et des Parcs (ci-après MELCCFP) pour votre implication qui, lors de l'évaluation de mon devis de recherche, m'a aidé à mieux définir le cadre conceptuel de l'étude. Du ministère des Transports du Québec, merci également à Jessie Héon et Karine Dumas pour votre contribution et vos commentaires tout au long de cette étude, et à Simon Lavoie et Jonathan Côté pour les efforts déployés à mettre sur pied un projet de suivi télémétrique d'originaux dans cette région du Bas-Saint-Laurent.

J'aimerais prendre le temps de remercier ma famille et mes ami(e)s pour le soutien incroyable. Les plus petites réussites semblaient être à vos yeux de grandes victoires. Cette immense fierté à mon égard m'a poussée à me rendre jusqu'ici et à devenir la personne que je suis. Un merci à mon père pour m'avoir montré la persévérance et la détermination, à ma mère de m'avoir fait découvrir la nature qui nous entoure dès mon plus jeune âge et à mon frère pour ces sorties en VTT à capturer des insectes. Cette proximité avec la forêt a éveillé en moi le désir de la comprendre et de l'étudier.

Je tiens à souligner le support financier du ministère des Transports du Québec, de la subvention à la découverte du Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG) octroyée à Martin-Hugues St-Laurent et de la Fondation de l'Université du Québec à Rimouski. Finalement, merci aux membres du jury, Magella Guillemette et Jean-Pierre Tremblay, pour les commentaires qui ont aidé à améliorer ce mémoire.

RÉSUMÉ

La perte et la fragmentation d'habitats, induites par les perturbations naturelles et anthropiques, peuvent moduler la distribution spatio-temporelle des risques et des ressources dans un paysage. Les réseaux routiers, considérés comme un risque important pour de nombreuses espèces, peuvent contraindre les déplacements fauniques qui sont modelés par les saisons et les phases du jour, la quête alimentaire, la disponibilité d'abris contre les intempéries ainsi que le risque de prédation. Chaque décision relative aux déplacements a pour objectif de maximiser les bénéfices tout en limitant les coûts. Chez l'orignal (*Alces alces americana*), le risque de prédation et la présence humaine peuvent influencer ce compromis entre coûts et bénéfices. Peu d'études se sont intéressées à la réponse comportementale de l'orignal près des routes en l'absence de son principal prédateur, le loup gris (*Canis lupus*), une espèce qui utilise ces structures linéaires pour accroître ses déplacements et sa capacité de chasse. Notre étude visait à caractériser les variations temporelles du comportement de l'orignal face à un réseau routier en absence du loup, à l'aide de données télémétriques récoltées sur 18 orignaux femelles entre 2017 et 2019 près de l'autoroute Claude-Bécharde au Bas-Saint-Laurent. Notre hypothèse soutenait que les patrons de sélection d'habitat et d'utilisation de l'espace des orignaux sont fonction du compromis entre l'acquisition de ressources, les coûts de déplacement et l'atténuation du risque de prédation opportuniste par les coyotes (*Canis latrans*) et les ours noirs (*Ursus americanus*) sur les veaux, le tout sous l'influence des phases du jour et des périodes biologiques. Nos résultats ont souligné des variations de comportement chez les orignaux entre les phases du jour et les périodes biologiques, et offrent une compréhension affinée du comportement de recherche de nourriture, d'évitement du risque de prédation pour les veaux, des contraintes de déplacement en hiver ainsi que de l'évitement des routes. Ces connaissances mettent en lumière la forte aversion des orignaux face aux infrastructures humaines ainsi que l'importance de considérer l'effet des phases du jour sur ces réponses. Notre étude contribue à combler le manque d'informations relatives au comportement de l'orignal près des routes dans un paysage inoccupé par le loup.

Mots clés : chemins forestiers, cycles circadiens et annuels, domaines vitaux, ongulés, routes pavées, sélection d'habitat, taux de mouvement

ABSTRACT

Habitat loss and fragmentation, induced by natural and anthropogenic disturbances, can modulate the spatiotemporal distribution of risks and resources across a landscape. Road networks, considered as a significant risk to many species, can constrain wildlife movements that are shaped by seasons, day phases, foraging, availability of weather shelters, and predation risk. Every decision related to movement thus reflects a quest to maximize benefits while limiting costs. For moose (*Alces alces americana*), human presence and the risk of predation can influence the trade-off between costs and benefits. However, few studies have examined the behavioral response of moose near roads in the absence of their main predator, the gray wolf (*Canis lupus*), a species that uses linear structures to increase its movement and hunting success. This study aimed to characterize temporal variations in moose behaviour near a road network in the absence of wolves, using telemetry data collected on 18 females between 2017 and 2019 near the Claude-Béchar Highway on the south shore of the St. Lawrence River (Quebec, Canada). Our hypothesis states that moose space use and habitat selection patterns are modulated by the trade-off between resources acquisition, movement costs, and mitigating the risk of incidental predation by coyotes (*Canis latrans*) and black bears (*Ursus americanus*) on moose calves, with variations between day phases and biological periods. Our results highlighted variation in moose behavior between day phases and biological periods, and provided a refined understanding of foraging behavior, predation risk avoidance for calves, winter movement limitations, and road avoidance. This knowledge highlights the strong aversion of moose for human infrastructures but also the importance of day phases on this behavioral response. Our study thus fills the information gap on moose behavior near roads in a landscape unoccupied by wolves.

Keywords: circadian and annual cycles, forest roads, habitat selection, home ranges, movement rates, paved roads, ungulates

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	vii
RÉSUMÉ.....	ix
ABSTRACT.....	xi
TABLE DES MATIÈRES.....	xiii
LISTE DES TABLEAUX.....	xv
LISTE DES FIGURES.....	xvii
LISTE DES ANNEXES.....	xix
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
PERTURBATIONS DE L'HABITAT.....	2
MODÈLE BIOLOGIQUE À L'ÉTUDE : L'ORIGINAL.....	4
OBJECTIF ET PRINCIPAUX RÉSULTATS.....	8
CHAPITRE 1 VARIATIONS TEMPORELLES DES RÉPONSES DES ORIGNAUX AUX ROUTES ET À L'EXPLOITATION FORESTIÈRE EN ABSENCE DE LOUPS.....	11
RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE.....	11
TEMPORAL VARIATIONS IN MOOSE RESPONSES TO ROADS AND LOGGING IN THE ABSENCE OF WOLVES.....	14
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	57
RETOUR SUR LE CONTEXTE DE L'ÉTUDE.....	57
RETOUR SUR LES PRINCIPAUX RÉSULTATS OBTENUS.....	58
CONTRIBUTIONS THÉORIQUES ET APPLIQUÉES DE L'ÉTUDE À L'AVANCEMENT DES CONNAISSANCES.....	59
LIMITES DE L'ÉTUDE.....	61

PERSPECTIVES.....	62
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	65

LISTE DES TABLEAUX

Table 1.1: Description of each landcover type based on 1: 20,000 ecoforestry maps from the MRNF and its availability (%) in the area.....	23
Table 1.2: Coefficients estimates (β) and 95 % confidence interval (95 % CI; [Lower : Upper]) of the most parsimonious mixed regression model explaining variations in movement rates (m/h) of female moose for each biological period between 2017 and 2019 near the Claude-Bécharde Highway in the Bas-Saint-Laurent region, Canada. Coefficients for which the 95 % CI did not overlap zero had a significant effect on the movement rates. The day phase was used as the reference category.	30
Table 1.3: Coefficients estimates (β) and 95 % confidence interval (95 % CI; [Lower : Upper]) of the most parsimonious mixed regression model explaining variations in home-range size of female moose between 2017 and 2019 near the Claude-Bécharde Highway in the Bas-Saint-Laurent region, Canada. Coefficients for which the 95 % CI did not overlap zero had a significant effect on the home-range size.....	32
Table 1.4: Coefficients estimates (β) and 95 % confidence interval (95 % CI; [Lower : Upper]) of the most parsimonious mixed logistic regression model explaining relative probability of moose occurrence for each biological period between 2017 and 2019 near the Claude-Bécharde Highway in the Bas-Saint-Laurent region, Canada. Coefficients for which the 95 % CI did not overlap zero had a significant effect on the relative probability of occurrence. The deciduous and mixed stands +12 m and the day phase were used as the reference categories.....	34

LISTE DES FIGURES

<p>Figure 0.1 : Schéma intégrateur des différents éléments pouvant influencer les patrons d'utilisation de l'espace et de sélection d'habitat de l'orignal où l'épaisseur des flèches indique en ordre d'importance l'influence sur le comportement, puis les boîtes et les flèches colorées correspondent aux éléments abordés dans le projet.</p>	8
<p>Figure 1.1: Study area near the Claude-Bécharde Highway (85-185) in the Bas-Saint-Laurent region, Canada. The area frequented by moose was estimated using the 95 % kernel method (Brownian bridges: Horne <i>et al.</i>, 2007; built with the <i>adehabitatHR</i> library: Calenge, 2021) with telemetry data collected on 18 moose between 2017 and 2019.</p>	20
<p>Figure 1.2: Mean squares (MS) of female moose movement rates ($\pm 95\%$ CI) (a) and home-range size ($\pm 95\%$ CI) (b) according to the biological periods between 2017 and 2019 near the Claude-Bécharde Highway in the Bas-Saint-Laurent region, Canada. Mean square values with the same letter are not significantly different from each other.</p>	29
<p>Figure 1.3: Female moose movement rates prediction ($\pm 95\%$ CI) and the interaction effect between the day phase and distance to a forest road during the spring/green-up (a) and calving (b) biological periods between 2017 and 2019 near the Claude-Bécharde Highway in the Bas-Saint-Laurent region, Canada. Gray circles are for the “day” phase and black triangles are for “dusk-night-dawn” phase.</p>	31
<p>Figure 1.4: Interaction effect between day phase and distance to roads on the relative probability of female moose occurrence ($\pm 95\%$ CI) for every biological period between 2017 and 2019 near the Claude-Bécharde Highway in the Bas-Saint-Laurent region, Canada: distance to a forest road for the winter (a) and calving (b) periods, distance to a paved road (c) and forest road (d) during spring/green-up, distance to a paved road (e) and forest road (f) in summer/rearing and distance to a paved road (g) and forest road (h) during fall/rut. Gray circles are for the “day” phase and black triangles are for “dusk-night-dawn” phase.</p>	35

LISTE DES ANNEXES

Appendix 1.1: Average cut-off dates for each biological period per year (\pm SD) of female moose ($n = 18$) captured in 2017 and monitored until May 2019 near the Claude-Bécharde Highway in the Bas-Saint-Laurent region, Canada. Breaks were identified using the distribution of mean movement rates in function of Julian days for each individual-year combination.	52
Appendix 1.2: Candidate models for the linear mixed regression with ΔAIC_c and the number of parameters (k) ¹ used to explain variations in movement rates of female moose ($n = 18$) captured in 2017 near the Claude-Bécharde Highway in the Bas-Saint-Laurent region, Canada (n ID – year = 43 winter, 41 spring/green-up, 32 calving, 32 summer/rearing, 27 fall/rut). The most parsimonious model is shown in bold for each biological period.	53
Appendix 1.3: Candidate models for the linear mixed regression with ΔAIC_c and the number of parameters (k) used to explain home-range size of female moose ($n = 18$) captured in 2017 near the Claude-Bécharde Highway in the Bas-Saint-Laurent region, Canada (n ID = 18 in winter, spring/green-up, calving and summer/rearing, 14 in fall/rut). The most parsimonious model is shown in bold for each biological period.	54
Appendix 1.4: Candidate models for the mixed logistic regression with ΔAIC_c and the number of parameters (k) ¹ used to assess the habitat selection of female moose ($n = 18$) captured in 2017 near the Claude-Bécharde Highway in the Bas-Saint-Laurent region, Canada (n ID – year = 43 winter, 41 spring/green-up, 32 calving, 32 summer/rearing, 27 fall/rut). The most parsimonious model is shown in bold.	55

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Les animaux se déplacent afin de combler différents besoins : chercher de la nourriture ou des abris, s'éloigner de la compétition ou du risque de prédation et trouver des partenaires de reproduction (Nathan *et al.*, 2008). Ces déplacements entraînent cependant des coûts énergétiques (Dailey et Hobbs, 1989; VonBank *et al.*, 2021) qui peuvent varier selon la saison (Parker *et al.*, 1984; Bryce *et al.*, 2022) et la phase du jour (Van der Vinne *et al.*, 2015), d'où l'importance de considérer les effets des variations journalières et annuelles sur le comportement des animaux (p. ex. Laurian *et al.*, 2008ab; Lagos *et al.*, 2012; Stewart *et al.*, 2022). Ces variations temporelles peuvent entre autres affecter la quête alimentaire (Merkle *et al.*, 2016), le risque de prédation (Kittle *et al.*, 2022) et conséquemment la survie individuelle (Larsen et Boutin, 1994; Jessop *et al.*, 2018) et la reproduction (Fahrig, 2007; Robertson *et al.*, 2018). Chaque organisme est doté d'un cycle circadien (Dibner et Schibler, 2015), souvent calqué aux phases de luminosité (Theuerkauf *et al.*, 2003; Krauze-Gryz *et al.*, 2017), qui est mesuré selon les périodes d'activité et de repos d'une espèce (Merrow *et al.*, 2005). À titre d'exemple, le campagnol des prés (*Microtus pennsylvanicus*) présente une activité majoritairement nocturne (Amber *et al.*, 2021), tandis que le loup gris (*Canis lupus*) présente une plus forte activité à l'aube et au crépuscule (Theuerkauf *et al.*, 2003). La revue de littérature de Merrow *et al.* (2005) décrit ce principe d'horloge interne comme étant essentiellement des réactions biochimiques modulées par la température (Brown *et al.*, 2002) et la lumière (Spoelstra *et al.*, 2004) qui permettent aux animaux de se préparer et d'anticiper les changements environnementaux.

Chaque prise de décision relative aux déplacements a pour objectif de maximiser les bénéfices et par le fait même de limiter les coûts qui y sont associés (Larsen et Boutin, 1994; Baker et Rao, 2004). Les différents bénéfices peuvent consister en l'obtention de ressources alimentaires (Merkle *et al.*, 2016) et le marquage du territoire (Wronski *et al.*, 2006), tandis

que les dépenses énergétiques (VonBank *et al.*, 2021), l'évitement d'insectes piqueurs (Vistnes *et al.*, 2008) et l'accès à des abris contre la prédation (Pokallus et Pauli, 2016) sont des exemples de risque. Les animaux peuvent s'ajuster à ces différents coûts et bénéfices rencontrés dans un paysage en modulant leurs patrons d'utilisation de l'espace (Dechen Quinn *et al.*, 2013; Bryce *et al.*, 2022) et de sélection d'habitat (Dussault *et al.*, 2005a; Mason *et al.*, 2017). À titre d'exemple, l'étude de Dechen Quinn *et al.* (2013) a montré que certains paramètres du paysage (p. ex. l'agrégation de différents types de parcelles et l'indice de juxtaposition) affectaient la taille des domaines vitaux chez une espèce de cervidé (cerf de Virginie : *Odocoileus virginianus*) dans un paysage fragmenté composé principalement de forêt et d'agriculture.

PERTURBATIONS DE L'HABITAT

La fragmentation et la perte d'habitats naturels représentent une contrainte aux déplacements fauniques (Haddad *et al.*, 2015; Young *et al.*, 2018) en réduisant la quantité, la qualité et la contiguïté des habitats disponibles (Jaeger *et al.*, 2005). Ces perturbations engendrent une augmentation des dépenses énergétiques liées aux déplacements et conséquemment accroissent les risques de mortalités (Baker et Rao, 2004), contribuant aux fluctuations d'abondance des individus au sein des populations fauniques (Andrews, 1990; Haila, 1999; Fahrig, 2002; Haddad *et al.*, 2015). La perte d'habitat fait référence à la conversion d'un paysage naturel en un paysage de moindre qualité pour une espèce, tandis que la fragmentation consiste en l'augmentation du nombre de parcelles d'un habitat (Fahrig *et al.*, 2019). Ainsi, un paysage auparavant vaste et continu se transforme en un milieu hétérogène où plusieurs fragments de plus petite taille sont plus ou moins isolés les uns des autres par une matrice de moindre qualité (Haila, 1999; Miller et Cale, 2000; Fahrig, 2003; Hadley et Betts, 2016). La fragmentation du paysage peut quant à elle être interprétée comme une réduction de la connectivité (Jaeger, 2007; Rus *et al.*, 2021) qui se définit comme étant le degré par lequel le paysage facilite ou entrave les déplacements des individus entre les

parcelles de ressources (Taylor *et al.*, 1993). Ces perturbations de l'habitat peuvent découler de perturbations naturelles (p. ex. feux de forêt : Bosso *et al.*, 2018) et anthropiques, comprenant les coupes forestières (Hargis *et al.*, 1999) ou encore la construction de nouvelles routes (Fahrig et Rytwinski, 2009; Cai *et al.*, 2013; Fahrig *et al.*, 2019).

Les réseaux routiers sont devenus indispensables aux activités humaines en procurant un accès accru aux services (Straub, 2008), mais peuvent être considérés comme des obstacles aux déplacements et à la dispersion de la faune (Jaeger *et al.*, 2005; Haddad *et al.*, 2015) selon l'espèce (Fahrig et Rytwinski, 2009) et le type de chemin (p. ex. routes pavées vs chemins forestiers : Laurian *et al.*, 2012). Les effets des réseaux routiers sur la faune, autres que la fragmentation et la perte d'habitat (Fahrig *et al.*, 2019; Barbosa *et al.*, 2020), peuvent consister en des mortalités par collision avec des véhicules (Bouchard *et al.*, 2009; Kociolek *et al.*, 2011; Martin *et al.*, 2018) et aussi par le prélèvement découlant de la chasse, ces voies d'accès offrant une plus grande accessibilité pour les chasseurs (Courtois et Beaumont, 1999). Les réseaux routiers peuvent de plus faciliter la dispersion d'espèces envahissantes (Forman et Deblinger, 2000) et induire des changements de comportement animal (p. ex. des patrons de déplacement et de réaction de fuite modifiés : Trombulak et Frissell, 2000; la création de limites artificielles du domaine vital : Mata *et al.*, 2017). Bien que les effets sur la faune s'avèrent négatifs dans la plupart des cas, certaines situations peuvent amener une espèce à tirer avantage de la présence ou de la proximité d'un réseau routier (Munro *et al.*, 2012; Hill *et al.*, 2021). Ces effets positifs peuvent consister en la création de refuges pour les proies (p. ex. effet aversif des routes achalandées : Berger, 2007; clôtures bloquant l'accès aux prédateurs : Ascensao *et al.*, 2012) ou encore en une disponibilité de ressources alimentaires accrue en bordure de route (p. ex. accès à une végétation hâtive au printemps : Bowman *et al.*, 2010; présence de carcasses : Prosser *et al.*, 2008) ou de minéraux importants (p. ex. le sodium présent dans les mares salines : Leblond *et al.*, 2007).

MODÈLE BIOLOGIQUE À L'ÉTUDE : L'ORIGNAL

Les animaux craintifs de l'homme tendent à s'éloigner des infrastructures anthropiques qui induisent une perte fonctionnelle d'habitat (Polfus *et al.*, 2011); lorsqu'ils le peuvent, ils les contournent afin de ne pas les traverser (Shepard *et al.*, 2008; Ford et Fahrig, 2008). Cette zone d'évitement, de part et d'autre des routes, peut varier en taille selon le sexe de l'animal (Shanley et Pyare, 2011), l'espèce considérée (Laurian *et al.*, 2012; Parsons *et al.*, 2020), la phase du jour ou encore la saison (Wattles *et al.*, 2018). Selon Fahrig et Rytwinski (2009), les animaux de grande taille ayant un taux de reproduction moindre que les petites espèces ainsi que de larges domaines vitaux sont plus susceptibles d'être affectés négativement par les réseaux routiers. Cela s'explique en partie par le risque plus élevé de rencontrer des routes lors de leurs déplacements sur de grandes superficies (Jaeger *et al.*, 2019). Il a par exemple été montré que les routes agissaient comme des barrières aux déplacements chez plusieurs de ces espèces dont le caribou (*Rangifer tarandus caribou* : Dyer *et al.*, 2002), le cerf élaphe (*Cervus elaphus* : Gagnon *et al.*, 2007) et l'antilope d'Amérique (*Antilocapra americana* : Robb *et al.*, 2022). L'orignal (*Alces alces americana*) constitue également un exemple intéressant considérant qu'il produit seulement un à deux veaux par année par femelle (Van Ballenberghe et Ballard, 2007) et qu'il occupe des domaines vitaux annuels de relativement grande taille (c.-à-d. 13 à 130 km² : Labonté *et al.*, 1993; Cederlund et Sand, 1994). En plus d'être une espèce de gibier prisée (Lefort et Massé, 2015), l'orignal est le plus grand mammifère fréquemment impliqué dans les collisions faune-véhicule dans l'hémisphère nord (Lavsund et Sandegren, 1991; Rea, 2003; Laliberté et St-Laurent, 2020a), générant plusieurs millions de dommages ainsi que de nombreuses blessures et mortalités humaines (Huijser *et al.*, 2009).

Compromis coûts – bénéfiques

Chez l'orignal, le compromis entre les coûts et les bénéfices liés à l'utilisation de l'espace et à la sélection d'habitat peut être modulé par le risque de prédation (Dussault *et al.*, 2005a; Melin *et al.*, 2019), la disponibilité (Van Ballenberghe et Ballard, 2007) et la qualité (Sæther et Andersen, 1990) de la nourriture trouvée dans un habitat, le couvert de neige (Dussault *et al.*, 2005b), les températures ambiantes (Montgomery *et al.*, 2019) ainsi que les parasites et les maladies (Van Ballenberghe et Ballard, 2007). Dans un paysage occupé par le loup gris, la sélection de secteurs présentant un fort couvert de neige est un bel exemple de compromis entre les risques et les bénéfices pour l'orignal (Dussault *et al.*, 2005a). Ce dernier, s'exposant ainsi à une plus grande dépense énergétique en fréquentant les secteurs fortement enneigés (Dussault *et al.*, 2005b), réduit cependant la probabilité d'être pris en chasse par son principal prédateur en raison des contraintes aux déplacements du loup que le couvert nival impose (Dussault *et al.*, 2005a). Certaines portions de l'aire de répartition de l'orignal situées au Québec (Villemure et Jolicoeur, 2004), en Norvège (Eldegard *et al.*, 2012) ou encore en Finlande (Melin *et al.*, 2019), sont cependant exemptes de loups. On y retrouve toutefois des prédateurs de moindre efficacité tels que l'ours noir (*Ursus americanus*) et le coyote (*Canis latrans*), considérés comme des prédateurs opportunistes des veaux (Patterson et Messier, 2003; Ballard et Van Ballenberghe, 2007).

Selon l'hypothèse de Byers (1997), une proie qui a coexisté pendant plusieurs générations avec son prédateur ne perd pas nécessairement son comportement d'anti-prédation lors de la disparition du prédateur en question. À ce titre, l'étude de Melin *et al.* (2019) en Finlande s'est intéressée aux différences comportementales d'originaux femelles pendant la mise bas dans deux paysages différents; l'un avec une grande perturbation humaine (p. ex. agriculture) et une faible pression de prédation (absence de loups et peu d'ours), l'autre avec une faible présence humaine et une densité de loups et d'ours importante. Dans les deux cas, ces auteurs ont noté une sélection de forêts de conifères denses par les femelles lors de la mise bas, traduisant un comportement similaire d'évitement de la prédation (Melin *et al.*, 2019). L'étude de Chekchak *et al.* (1998) a aussi montré que les

originaux sélectionnaient les sites de mise bas situés en haut de pente afin de limiter la prédation par le loup et l'ours noir. Les originaux femelles accompagnées de leurs jeunes de l'année favorisent également les habitats propices à la protection (c.-à-d. une végétation dense) peu importe le prédateur (loup : Bowyer *et al.*, 2001; ours : Melin *et al.*, 2019) au détriment des habitats davantage riches en ressources alimentaires. Ces derniers consistent en de jeunes peuplements en régénération naturelle (Mumma *et al.*, 2021) où les originaux y trouvent des bourgeons et des feuilles d'arbres décidues pendant les saisons chaudes (Wam et Hjeljord, 2010) ainsi que des rameaux de conifères et de feuillus à l'hiver (Schwartz et Renecker, 2007).

Réponse aux réseaux routiers

Les obstacles que constituent les réseaux routiers influencent les patrons de déplacements (Brown *et al.*, 2018) et de sélection d'habitat (Laurian *et al.*, 2012) des originaux. Certaines études ont montré que ces cervidés avaient des vitesses de déplacement plus élevées à proximité des routes pavées (Wattles *et al.*, 2018) et des chemins forestiers (Brown *et al.*, 2018), une réponse qui peut s'expliquer à la fois par un évitement de différents risques ou sources de dérangement (Boyle *et al.*, 2020) doublée d'une attraction pour les routes pour y chercher certaines ressources (Leblond *et al.*, 2007). Le comportement d'évitement à l'égard des réseaux routiers mis en évidence chez les originaux, et ce peu importe la saison (Laurian *et al.*, 2012; Boyle *et al.*, 2020), peut être expliqué par une fréquentation humaine plus importante sur les routes (p. ex. trafic et bruit : Eldegard *et al.*, 2012) et par l'utilisation des chemins forestiers faite par les prédateurs (DeMars et Boutin, 2018; St-Pierre *et al.*, 2022). Le loup est d'ailleurs une espèce qui fréquente les secteurs où les chemins forestiers abondent (Lesmerises *et al.*, 2012; Muhly *et al.*, 2019) afin d'accroître ses déplacements (Dickie *et al.*, 2017) et sa capacité de chasse (James et Stuart-Smith, 2000), une réponse également notée chez le coyote (Chow-Fraser *et al.*, 2022).

Malgré le risque élevé de rencontrer un prédateur sur une route (ou à proximité), l'évitement exprimé par l'orignal semble moins marqué pendant la nuit, l'aube et le crépuscule (Leblond *et al.*, 2007; Laurian *et al.*, 2008a; Laliberté et St-Laurent, 2020a). La méta-analyse de Steiner *et al.* (2014) a d'ailleurs noté une grande présence de cervidés sur les routes et les voies ferrées pendant ces phases du jour, qui sont associées à un taux de déplacement plus élevé chez ces espèces (Haikonen et Summala, 2001; Krauze-Gryz *et al.*, 2017). Ce plus faible évitement peut également s'expliquer par une présence humaine moindre (p. ex. trafic : Wattles *et al.*, 2018; équipements d'exploitation forestière et agricole : Van Langevelde *et al.*, 2009) permettant ainsi à l'orignal d'acquérir des ressources en bordure de routes (Laurian *et al.*, 2008b; Bowman *et al.*, 2010). En effet, l'orignal, attiré par les mares salines aux abords des routes pavées au printemps (Miller et Litvaitis, 1992; Leblond *et al.*, 2007; Laurian *et al.*, 2008b; Rea *et al.*, 2021), se déplace plus rapidement, et ce sur de grandes distances afin de rejoindre ces mares d'eau stagnante où se concentrent les sels de déglacage (Laurian *et al.*, 2008b; Grosman *et al.*, 2011). En plus du sodium retrouvé dans les mares salines, les bordures de routes offrent aussi une végétation hâtive au printemps (Bowman *et al.*, 2010). C'est d'ailleurs à cette période de l'année que les plantes s'avèrent les plus digestibles et fournissent le maximum d'énergie pour l'orignal (Schwartz et Renecker, 2007).

Plusieurs projets de recherche menés au Québec ont été réalisés dans des aires d'étude où l'orignal vit en sympatrie avec le loup (p. ex. route 175 : Leblond *et al.*, 2007; Laurian *et al.*, 2008ab, 2012), mais très peu se sont intéressés à ce jour à mieux comprendre les réponses comportementales de l'orignal face à un réseau routier dans un paysage inoccupé par son principal prédateur. Il est plausible d'avancer que, devant l'absence de ce carnivore depuis ~170 ans (Villemure et Jolicoeur, 2004), les patrons d'utilisation de l'espace et de sélection d'habitat de l'orignal diffèrent des paysages où le loup est présent dans le compromis coûts – bénéfiques (Figure 0.1).

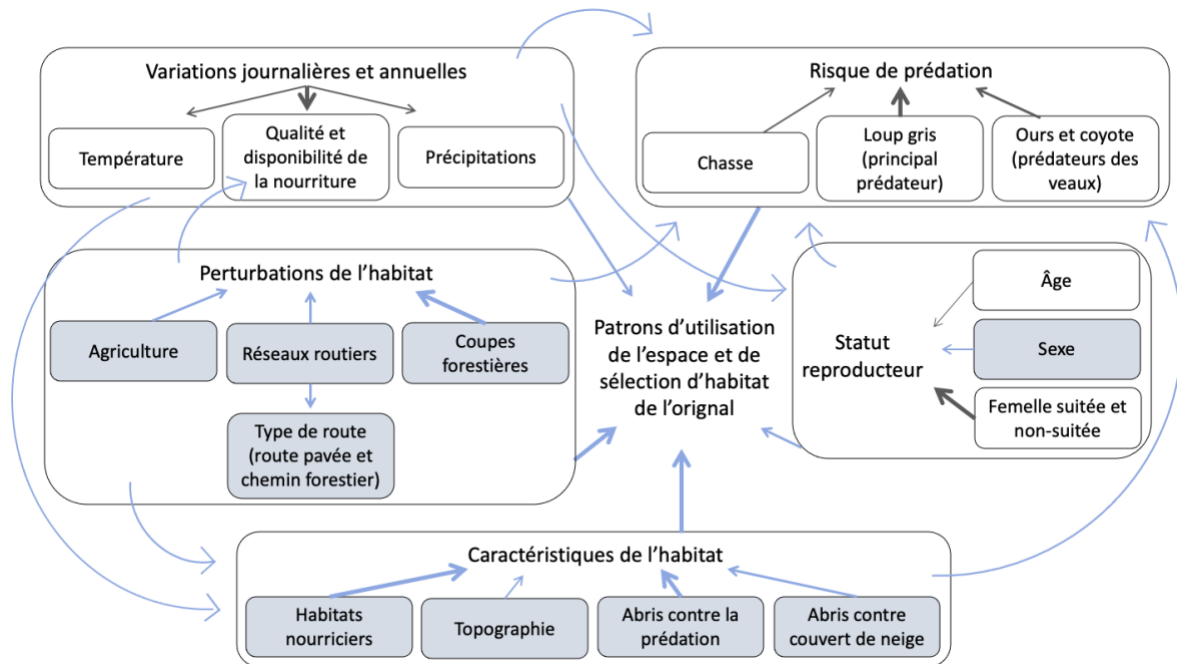


Figure 0.1 : Schéma intégrateur des différents éléments pouvant influencer les patrons d'utilisation de l'espace et de sélection d'habitat de l'orignal où l'épaisseur des flèches indique en ordre d'importance l'influence sur le comportement, puis les boîtes et les flèches colorées correspondent aux éléments abordés dans le projet.

OBJECTIF ET PRINCIPAUX RÉSULTATS

Le projet proposé visait à analyser les différents patrons d'utilisation de l'espace et de sélection d'habitat des orignaux femelles à proximité d'un réseau routier en absence de loups, sous l'angle des variations journalières et annuelles. Afin de répondre à cet objectif, différentes périodes biologiques (hiver, fonte des neiges, mise bas, élevage-été, rut-automne) ont été définies à la lumière des connaissances disponibles dans la littérature et des variations des taux de mouvement journalier de chaque individu. Nous avons également défini deux phases du jour (jour et crépuscule-nuit-aube) à l'aide des heures de lever et de coucher du soleil puisque les cycles circadiens des orignaux sont en phase avec les périodes de luminosité (plus grande activité pendant le crépuscule, la nuit et l'aube : Haikonen et Summala, 2001; Krauze-Gryz *et al.*, 2017). Huit catégories d'habitat, définies par des

combinaisons d'âge, de type de couvert et de perturbation des peuplements forestiers, ainsi que deux catégories de route (routes pavées, chemins forestiers) ont également été considérées. L'hypothèse soutenait qu'en absence de loups, les patrons d'utilisation de l'espace et de sélection d'habitat des orignaux seraient fonction du compromis entre l'acquisition des ressources, les coûts de déplacement et l'atténuation du risque de prédation opportuniste par les coyotes et les ours noirs sur les jeunes orignaux, et ce avec des variations entre les phases du jour et les périodes biologiques.

Mes résultats ont mis en évidence l'importance des variations temporelles sur le comportement des orignaux. Ces derniers sélectionnaient les peuplements nourriciers à la fonte des neiges, l'élevage-été et le rut-automne, puis les peuplements de type abris contre la prédation opportuniste pendant la mise bas. À l'hiver, la taille des domaines vitaux diminuait avec la proportion de peuplements offrant nourriture et abris contre les précipitations. Mes résultats ont également permis de montrer l'effet aversif des chemins forestiers et des routes pavées et ce pour chaque période biologique. Cette réponse comportementale différait toutefois selon les phases du jour, en présentant un plus faible évitement pendant la phase « crépuscule-nuit-aube ». Mon étude vient combler le manque d'information sur le comportement de l'orignal près des routes dans un paysage inoccupé par le loup au Québec, puis met en lumière les risques associés aux infrastructures et aux activités humaines ainsi que l'importance des phases du jour sur la réponse comportementale des orignaux vis-à-vis les réseaux routiers.

CHAPITRE 1

VARIATIONS TEMPORELLES DES RÉPONSES DES ORIGNAUX AUX ROUTES ET À L'EXPLOITATION FORESTIÈRE EN ABSENCE DE LOUPS

RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE

Les déplacements fauniques sont influencés par les cycles circadiens et annuels, avec comme objectif d'acquérir des ressources alimentaires, d'éviter le risque de prédation et de trouver des partenaires de reproduction. Les infrastructures humaines, qui augmentent le risque d'être confronté à des êtres humains ou des prédateurs, peuvent moduler la distribution spatio-temporelle des ressources et des risques dans un paysage. Chaque prise de décision relative aux déplacements vise donc à maximiser les bénéfices tout en limitant les coûts qui y sont associés, notamment dans des paysages hétérogènes et exploités de manière intensive par l'industrie forestière ou agricole. La prédation par les loups (*Canis lupus*) a été identifiée comme le principal facteur de sélection de l'habitat de l'orignal (*Alces alces americana*), et il a été montré que les structures linéaires (p. ex. les routes) augmentent l'efficacité des loups à se déplacer, à chasser et à tuer leurs proies. Contrairement aux régions où les loups et les orignaux cohabitent encore, peu d'études ont décrit la réponse comportementale des orignaux face aux routes et à l'exploitation forestière en l'absence de loups au Canada. Par conséquent, notre objectif était de caractériser les patrons de sélection d'habitat et d'utilisation de l'espace des orignaux à proximité d'un réseau routier dans un paysage agroforestier, tout en tenant compte de l'influence des différentes phases du jour et des périodes biologiques. Nous avons utilisé les données télémétriques récoltées sur 18 femelles entre 2017 et 2019 près de l'autoroute Claude-Bécharde sur la rive sud du fleuve Saint-Laurent (Québec, Canada), un territoire exempt de loups. Nous avons utilisé des fonctions de sélection des ressources et des régressions linéaires mixtes pour expliquer respectivement les variations des patrons de sélection d'habitat, la taille des domaines vitaux et les taux de mouvement selon cinq périodes

biologiques. Les modèles candidats incluait l'influence des phases du jour, des catégories d'habitat, de la topographie, des routes pavées et des chemins forestiers. Nos résultats ont mis en évidence des variations du comportement des orignaux au fil des périodes biologiques rencontrées dans un cycle annuel d'activités. Les femelles sélectionnaient les peuplements nourriciers lorsque leurs déplacements n'étaient pas limités par le couvert de neige (c.-à-d. à la fonte des neiges, à l'élevage-été et au rut-automne) et les peuplements offrant une protection contre la prédation opportuniste pendant la mise bas. En hiver, la taille des domaines vitaux diminuait avec la proportion de peuplements offrant à la fois nourriture et abris contre les conditions climatiques difficiles afin de limiter les coûts énergétiques associés aux déplacements. Nos résultats ont réaffirmé l'effet aversif des routes pavées et des chemins forestiers tout au long de l'année, même en absence de loups. Cet évitement différait entre les phases du jour, étant plus faible pendant la phase « crépuscule-nuit-aube », sans doute en raison d'un plus bas niveau d'activité humaine sur et à proximité des routes. Le comportement des orignaux dans notre aire d'étude était similaire à celui observé dans les paysages où les orignaux et les loups cohabitent, peut-être parce qu'ils perçoivent les humains comme un autre type de risque de prédation. Notre étude permet de mieux comprendre les réponses comportementales des orignaux face à un réseau routier en l'absence de leur principal prédateur et ouvre la possibilité que le risque associé aux humains surpasse celui de la prédation par le loup, en particulier dans les paysages fortement perturbés.

J'ai rédigé cet article, intitulé « *Temporal variations in moose responses to roads and logging in the absence of wolves* », en collaboration avec mon directeur Martin-Hugues St-Laurent, professeur à l'UQAR, et mon codirecteur Frédéric Lesmerises, biologiste pour le MELCCFP. Il sera soumis pour publication dans la revue scientifique « *Ecology and Evolution* » ayant un comité de révision par les pairs. En tant que première auteure, ma contribution couvrait la méthodologie, les analyses géomatiques et statistiques ainsi que la rédaction et la révision de l'article. Mes co-auteurs ont participé à l'ensemble des étapes soit : l'orientation et l'encadrement du projet, la rédaction et la révision de l'article ainsi que les démarches pour assurer un financement. Une version abrégée de cet article a été présentée

au congrès Forêt et faune : dernières avancées en recherche à l'UQAR et au congrès de la Société Québécoise pour l'Étude Biologique du Comportement (SQÉBC) en novembre 2022.

TEMPORAL VARIATIONS IN MOOSE RESPONSES TO ROADS AND LOGGING IN THE ABSENCE OF WOLVES

ABSTRACT

Animal movements are influenced by annual and circadian cycles, and serve to acquire food resources, avoid predation risk, and find breeding partners. Human infrastructures, which often increase the risk of facing humans or predators, can modulate the spatiotemporal distribution of resources and risk in a landscape. Every decision related to movement thus reflects a quest to maximize benefits while limiting the costs associated to movement, especially in heterogeneous landscapes intensively managed by logging and agricultural activities. Predation by wolves (*Canis lupus*) has been identified as the major driver of moose (*Alces alces americana*) habitat selection patterns, and linear features (e.g., roads) have been shown to increase wolf efficiency to travel, hunt and kill prey. In contrast with areas where wolves and moose still cohabit, fewer studies have described moose behavioral response to roads and logging in the absence of wolves in Canada. Consequently, our objective was to characterize moose habitat selection and space use patterns near a road network in an agroforested landscape, while considering the influence of different day phases and biological periods. We used telemetry data collected on 18 females between 2017 and 2019 near the Claude-Bécharé Highway on the south shore of the St. Lawrence River (Quebec, Canada), a wolf-free area. We used resource selection functions and mixed linear regressions to explain variations in habitat selection patterns, home-range size and movement rates during five biological periods. The candidate models considered the influence of day phases, landcover types, topography, and paved and forest roads. Our results highlighted the presence of variations in moose behavior across the biological periods encountered in an annual cycle of activity. Female moose selected forest stands providing forage when movement was not impeded by snow cover (i.e., during spring/green-up, summer/rearing, and fall/rut) and stands offering protection against incidental predation during calving. In winter, home-range size decreased with the proportion of stands providing both food and shelter against harsh weather conditions to limit the energetic costs associated to movement. Our results

reaffirmed the aversive effect of paved and forest roads all year long, even in the absence of wolves. Moose avoidance differed between day phase, with a lower aversion during the “dusk-night-dawn” phase, perhaps due to a lower level of human activity on and near roads. Moose behavior in our study area was similar to what was observed in landscapes where moose and wolves cohabit, perhaps because moose perceive humans as another type of predation risk. Our study provides insight into moose behavioral responses to a road network in the absence of their main predator and opens the possibility that the risk associated with humans outweighs that of wolf predation, especially in heavily altered landscapes.

INTRODUCTION

Understanding the determinants of animal space use and habitat selection patterns implies taking into account circadian and annual cycles in animal behavior (e.g., Lagos *et al.*, 2012; Barocas *et al.*, 2022; Stewart *et al.*, 2022). Temporal variations can affect resource consumption (Merkle *et al.*, 2016), predation (Kittle *et al.*, 2022), and, consequently, individual survival (Larsen and Boutin, 1994; Jessop *et al.*, 2018) and reproduction (Fahrig, 2007; Robertson *et al.*, 2018). Merrow *et al.* (2005) described circadian cycles as a set of biochemical reactions modulated by temperature (Brown *et al.*, 2002) and light (Spoelstra *et al.*, 2004). This internal clock, common to every organism (Merrow *et al.*, 2005; Dibner and Schibler, 2015), facilitates the anticipation of, and responses to, daily environmental changes (DeCoursey and Krulas, 1998; Beaver *et al.*, 2002; Rubin *et al.*, 2017). By their influence on movements, these behavioural adjustments allow animals to optimise their food acquisition, predation avoidance, and search for breeding partners (Fahrig, 2007; Nathan *et al.*, 2008; Liedvogel *et al.*, 2013). In addition to circadian cycles, some energetic costs associated with movements (e.g., higher energy expenditure caused by snow cover: Parker *et al.*, 1984; Bryce *et al.*, 2022), quality and availability of food resources (Merkle *et al.*, 2016), and the availability and necessity of shelters against predators and harsh weather conditions (Rueda *et al.*, 2008) can vary between seasons. Individual space use and habitat selection patterns therefore reflect a quest to maximize benefits (e.g., territory marking: Wronski *et al.*, 2006)

and thereby limit costs (e.g., avoidance of biting insects: Vistnes *et al.*, 2008; access to shelters against predation: Pokallus and Pauli, 2016) at different temporal scales (Larsen and Boutin, 1994; Baker and Rao, 2004).

In landscape ecology, the loss, alteration, and fragmentation of natural habitats can modulate the spatiotemporal distribution of resources and risks (Jaeger *et al.*, 2005; Young *et al.*, 2018). These habitat disturbances can originate from natural or anthropogenic causes (e.g., wildfires: Bosso *et al.*, 2018; timber harvest: Hargis *et al.*, 1999). Road networks also lead to these habitat disturbances (Fahrig and Rytwinski, 2009; Cai *et al.*, 2013; Fahrig *et al.*, 2019) and can be considered as barriers to wildlife movement and dispersal (Jaeger *et al.*, 2005; Haddad *et al.*, 2015) depending on the species (Fahrig and Rytwinski, 2009) and road characteristics (Leblond *et al.*, 2011; Laurian *et al.*, 2012). Roads can trigger changes in animal behavior by altering movement patterns and escape responses (Trombulak and Frissell, 2000) or by acting as artificial home-range boundaries (Mata *et al.*, 2017). Animals usually perceive roads and traffic as a danger (Jaeger *et al.*, 2005) and tend to space away from such linear features (Polfus *et al.*, 2011; Barocas *et al.*, 2022). When possible, they circumvent these barriers instead of crossing them (Shepard *et al.*, 2008; Ford and Fahrig, 2008). Even though roads and traffic are mostly considered as stressors (Ditmer *et al.*, 2018), there are situations where wildlife species could benefit from being close to roads (Fahrig and Rytwinski, 2009; Hill *et al.*, 2021). For instance, roadsides can act as refuges for prey species through the aversive effect that traffic has on predators (Hebblewhite *et al.*, 2005; Berger, 2007) or through fences that keep predators away (Ascensao *et al.*, 2012). Roads can also provide an increased availability of food resources (e.g., access to young vegetation on roadsides in spring: Bowman *et al.*, 2010; road-killed carcasses: Prosser *et al.*, 2008) or important nutrients (e.g., minerals such as Na in roadside salt pools: Leblond *et al.*, 2007).

According to Fahrig and Rytwinski (2009), large mammals with a low reproductive rate and a large home range are more likely to be negatively affected by road networks, in part because the larger the home ranges, the greater the probability of encountering roads (Jaeger *et al.*, 2019). Roads are known to act as barriers to movement for many of these

species, including caribou (*Rangifer tarandus caribou*: Dyer *et al.*, 2002), red deer (*Cervus elaphus*: Gagnon *et al.*, 2007), pronghorn (*Antilocapra americana*: Robb *et al.*, 2022), and moose (*Alces alces americana*: Wattles *et al.*, 2018). Moose is a long-lived ungulate that produces 1-2 calves per year per female (Van Ballenberghe and Ballard, 2007), and its annual home-range sizes vary from 13 to 130 km² (Labonté *et al.*, 1993; Cederlund and Sand, 1994). It is also the largest mammal commonly involved in wildlife – vehicle collisions in the northern hemisphere (Lavsund and Sandegren, 1991; Laliberté and St-Laurent, 2020). Moose is thus an interesting biological model to disentangle the effects of landscape heterogeneity and anthropogenic disturbances on temporal variations in space use behavior and habitat selection patterns. Road networks are known to influence the movement patterns of moose, as they tend to move faster and over greater distances when close to paved (Wattles *et al.*, 2018) and forest roads (Brown *et al.*, 2018). These behavioral responses illustrate the compromises moose have to make in order to balance the risk of facing humans (Eldegard *et al.*, 2012) or predators (DeMars and Boutin, 2018; St-Pierre *et al.*, 2022) near roads with the attractiveness of salt pools and early-seral vegetation found on roadsides in spring (Miller and Litvaitis, 1992; Leblond *et al.*, 2007; Laurian *et al.*, 2008a; Rea *et al.*, 2021).

Moose behavioral responses vs. roads is well documented in areas where gray wolf (*Canis lupus*) is found (e.g., Quebec: Laurian *et al.*, 2008ab, 2012; Ontario: Boyle *et al.*, 2020; Scandinavia: Loosen *et al.*, 2021), but fewer studies have focused on a landscape where this main predator has been extirpated (e.g., Norway: Eldegard *et al.*, 2012). Our study thus aims at assessing, in the absence of wolf, the temporal variations in the space use and habitat selection patterns of female moose in a disturbed landscape characterized by a dense road network. Considering that behavior is known to vary between seasons, we defined 5 biological periods to address our objective: winter, spring/green-up, calving, summer/rearing, and fall/rut. Also, since moose circadian cycles are in phase with luminosity (greater activity during dusk, night and dawn; Haikonen and Summala, 2001; Krauze-Gryz *et al.*, 2017), we defined 2 day phases: day and dusk-night-dawn. Our hypothesis states that in the absence of wolf, moose space use and habitat selection patterns will be less dependent on predation risk only, but instead driven by the trade-off between resources acquisition,

movement costs, and the mitigation of the risk of incidental predation by coyotes (*Canis latrans*) and black bears (*Ursus americanus*) on moose calves, with variations between day phases and biological periods. We thus predicted that moose home ranges in winter will be 1) smaller due to higher energetic constraints associated with deep snow cover and 2) larger with a greater proportion of habitat that provides shelter against snow. We also predicted that movement rates will be greater 3) during spring/green-up, summer/rearing and fall/rut, as movements are not impeded by snow cover, 4) at dusk-night-dawn for all biological periods, as moose activity is known to be higher during these day phases, and 5) near paved and forest roads for all biological periods and day phases due to the compromise between the risk of facing humans or predators and the attractiveness of resources located near roads. Finally, we predicted that moose will select for 6) habitats with a greater availability of food resources at dusk-night-dawn during spring/green-up, summer/rearing and fall/rut, 7) foraging opportunities found along paved and forest roads at dusk-night-dawn during spring/green-up, summer/rearing and fall/rut, and 8) habitats offering shelter against incidental predation risk during calving, and they will stay closer to paved roads.

METHODS

Study area

The study took place in the Bas-Saint-Laurent region (Quebec, Canada; Figure 1.1), on the south shore of the St. Lawrence River, in the balsam fir (*Abies balsamea*) – yellow birch (*Betula alleghaniensis*) bioclimatic domain (Blouin and Berger, 2012). The study area encompasses the Claude-Bécharde Highway (85, formerly known as Highway 185) that connects the border of the province of New Brunswick to the city of Rivière-du-Loup (Quebec). The landscape is dominated by forest (~80 %) and agriculture (~10 %) with several small rural villages. This region has a subhumid, continental climate with mean annual temperatures of 2.5 °C and is characterized by a mean elevation of 285 m with rolling hills (slopes of 7 % on average; Robitaille and Saucier, 1998). Precipitation varies between

750 and 1250 mm, of which 35 % is snow (Blouin and Berger, 2012). The vegetation is dominated by balsam fir, yellow birch, white birch (*Betula papyrifera*), white spruce (*Picea glauca*), and eastern white cedar (*Thuja occidentalis*) (Blouin and Berger, 2012). Moose, white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*), coyote, and black bear are the main large mammals observed in this region, and moose densities reach 5 moose/10 km² of habitat (MFFP, 2016). Gray wolf was extirpated from the region ~170 years ago (Villemure and Jolicoeur, 2004). Moose densities are higher in this area than in regions where wolves are still found in the province of Quebec (e.g., 2.2/10 km² in the Laurentides Wildlife Reserve, on the north shore of the St. Lawrence River; Rochette and Dumont, 2022). The high moose densities in our study area are also the result of intensive forest management practices deployed following the 1980-1990 spruce budworm (*Choristoneura fumiferana*) outbreak (Boulangier and Arseneault, 2004) and the ban on the use of chemical herbicides on Crown forest lands in Quebec since 2001 (Thompson and Pitt, 2003), which both provide abundant food resources to moose, as well as the implementation of sport hunting management strategies that promoted the growth of the population (Lefort and Massé, 2015). During data collection, the Claude-Bécharde Highway was under construction to upgrade the two-lane road into a four-lane highway. In addition to this 100 km-long paved road, several forest and farm (gravel) roads (mean density = 1.04 km/km²) and small paved roads (mean density = 0.43 km/km²) crisscross the study area. The annual average daily traffic reaches ~7500 vehicles on Road 85/185 and ~1100 vehicles for smaller paved roads.

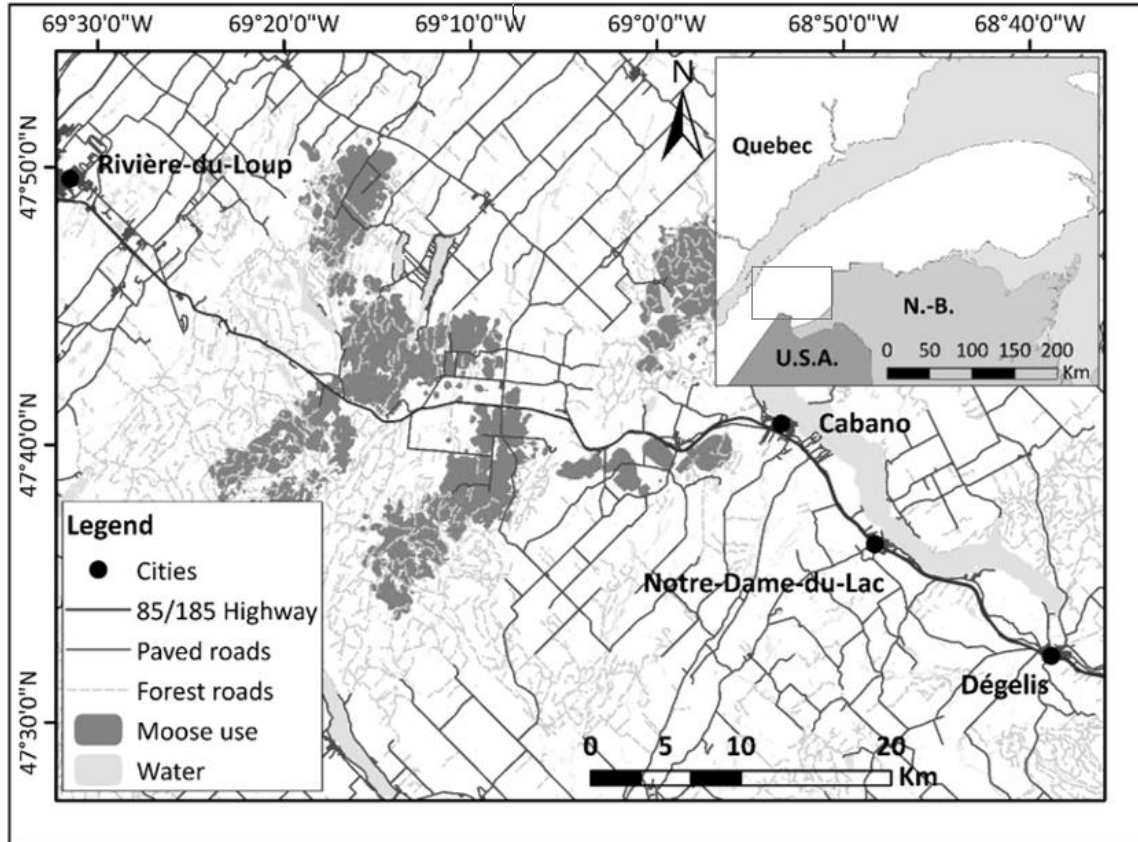


Figure 1.1: Study area near the Claude-Bécharde Highway (85-185) in the Bas-Saint-Laurent region, Canada. The area frequented by moose was estimated using the 95 % kernel method (Brownian bridges: Horne *et al.*, 2007; built with the *adehabitathR* library: Calenge, 2021) with telemetry data collected on 18 moose between 2017 and 2019.

Capture and telemetry data

Telemetry data were collected on 20 moose (2 males, 18 females; 151,029 GPS locations) between 2017 and 2019. Capture and handling took place in February and March 2017, and our protocols were approved by the ministère de l'Environnement, de la Lutte contre les Changements Climatiques, de la Faune et des Parcs (hereafter MELCCFP; wildlife management permit SEG # 2017-02-10-010-01-S-F) and by the Animal Welfare Committee of the Université du Québec à Rimouski (hereafter UQAR; certificate CPA #68-17-183). We located moose by helicopter, and the selected individuals were directed to an open area where

they could be darted to receive a dose of chemical immobilizer (9 mg of etorphine per animal). The dosage was adjusted for the sex and the mass estimated by the veterinarian who supervised and participated to the capture and handling operations. A GPS/Iridium telemetry collar (Vectronic Vertex Lite 3D) programmed to collect locations every 2 h was fitted to each animal's neck, and the antidote (270 mg of Naltraxone per animal) was administered before release. During capture and handling, 9 females were seen with a calf. Moose were monitored for 2½ years after which the collars automatically fell off due to a drop-off system. The location acquisition success of the collars was 99.2 %. Among the 20 moose, 14 were followed for the entire or near-complete monitoring, while 6 moose (2 males and 4 females) died a few months after capture, in most cases due to harvest by sport hunters. We thus removed the 2 males from our dataset because of the lack of data and to remove any confounding variability associated with the sex (see below how we dealt with the data of the 4 females that died). The telemetry data of the first 3 days were removed from the dataset to prevent a potential bias caused by the stress of capture and handling. We also removed GPS locations with a positional dilution of precision (hereafter PDOP) >10 (representing 0.1 % of the dataset) to limit potential bias.

Determination of biological periods and day phases

We delineated 5 biological periods (winter, spring/green-up, calving, summer/rearing, fall/rut) and 2 day phases (day, dusk-night-dawn) in order to consider the temporal variations in moose behavior associated with these factors. We determined the cut-off dates of the biological periods by identifying breaks in the distribution of mean movement rates in function of Julian days and using the available knowledge on moose ecology (Hundertmark, 2007; Leblond *et al.*, 2010); we did so for each individual-year combination. For each year, we used the average dates (see Appendix 1.1) of each biological period for the moose that did not exhibit clear breaks in their movement rates (i.e., 17 % of ID – biological period – year).

We defined day phases using the official sunrise and sunset times (National Research Council Canada, 2021): the day was bounded by the 60-minute period following sunrise to the 60-minute period preceding sunset, and dusk-night-dawn was bounded by the 60-minute period preceding sunset to the 60-minute period following sunrise. However, we ended up combining the dusk, dawn, and night phases to limit the number of categories in our analyses due to our small sample size, and because moose behavioral responses towards major paved roads were shown to be quite similar between these three day phases of low luminosity in our study area (see Laliberté and St-Laurent, 2020).

Geomatic analyses

We defined landcover types using 1: 20,000 ecoforestry maps published by the ministère des Ressources naturelles et des Forêts (hereafter MRNF) and combined information from two mapping exercises (4th and 5th decennial inventories) to create updated annual maps to account for anthropogenic disturbance, and fit the GPS data collected from our collared moose (from 2017 to 2019). The minimum mapping size of the map was 4 ha for productive forest stands and <2 ha for non-forested polygons (e.g., water bodies and agricultural fields). Resolution for forest operations updated annually could be as small as 0.1 ha. We regrouped the map polygons into a total of 8 landcover types relevant to moose ecology based on stand cover, composition, height, age, disturbance, land types, and representativity (Table 1). We decided to combine stands <4 m high (i.e., forest cuts and natural disturbances, covering ~4 % of the study area) with other anthropogenic activities (covering ~14 %, of which 83.1 % were agricultural fields) because of the similar early successional vegetation they support, and uncategorized polygons (that represented only 0.3 %) because of their low availability in the study area. We created a digital elevation model from 1: 20,000 hypsometry maps published by the MRNF to obtain topographic information, from which we calculated the slope (°) and the elevation (m). Both rasters had a 10 m x 10 m resolution. We classified roads into two categories using the 1: 20,000 Routard maps provided by the MRNF: 1) paved roads (e.g., Highway 85: average width of 107 m;

road 185 and smaller local roads: average width of 34 m), and 2) forest roads (e.g., unpaved roads: average width of ~7 m).

Table 1.1: Description of each landcover type based on 1: 20,000 ecoforestry maps from the MRNF and its availability (%) in the area.

Landcover types	Description	Availability (%)
0-4 m habitats	[0-4[m high stands, all cover types including disturbed habitats by anthropogenic activities (e.g., agriculture and habitation) and all the uncategorized polygons	17.7
4-7 m coniferous	[4-7[m high coniferous stands	1.8
4-7 m deciduous and mixed	[4-7[m high deciduous and mixed stands	2.4
7-12 m deciduous and mixed	[7-12[m high deciduous and mixed stands	5.6
+12 m deciduous and mixed	[+12 m high deciduous and mixed stands	41.2
+7 m low density coniferous	[+7 m high coniferous stands with 25 to 60 % of density, including high density polygons that have been commercially thinned or partially cut	3.9
+7 m high density coniferous	[+7 m high coniferous stands with 60 % and over of density, excluding polygons that have been commercially thinned or partially cut	14.6
Wetlands and water bodies	Bog, fens, marshes, lakes and rivers	12.8

Space use patterns

We used moose movement rate and home-range size to explain changes in space use patterns using habitat covariates while considering variations associated to biological periods and day phases. We estimated movement rates (in m/h) for each individual and for each step (i.e., the trajectory linking two successive locations spaced by a 2 h interval) using Euclidean distances. Irregular time steps ($6700 \text{ sec} > dt > 7700 \text{ sec}$) were removed from the dataset for analyses. We generated ellipses around each step using Brownian bridges (Horne *et al.*, 2007)

built with the *adehabitatHR* library (Calenge, 2021) in R (R Core Team, 2021), as Lesmerises *et al.* (2015) did for black bears. We set two parameters (*sig1* and *sig2*) *a priori* to calculate the Brownian bridges (Horne *et al.*, 2007); *sig1* referred to animal speed and was calculated with the *liker* function (Horne *et al.*, 2007) for each ID – biological period (mean = 1.54, min = 0.22, max = 3.37), while *sig2* referred to the standard deviation of the distance between GPS locations and real animal locations and was set at 5 considering that we already removed locations with a PDOP >10. Sensitivity tests with different *sig2* (2, 5, 8, 10) also showed relatively small changes in the size of ellipses (mean variation of $\pm 0.6\%$). We used the *getverticeshr* function with a probability of use >75 % to delineate the ellipses in order to analyze movement rates at a fine scale while taking into account non-rectilinear paths of moose. We calculated the proportion of landcover types, mean elevation (km) and slope ($^{\circ}$) within the ellipses as well as coefficients of variation of slope. In order to test the importance of roads in explaining variation in moose movement rates, we calculated, for each GPS location, the minimum Euclidian distances to the nearest paved and forest road in ArcGIS 10.6.1 (ESRI, 2019). We categorized these distances (m) as a semi-quantitative variable, i.e. in a buffer zone along roads, to facilitate model convergence with binary variables. We tested a range of buffer zone widths (0-100 m, 0-150 m, 0-250 m, and 0-75 m for forest roads and 0-400 m for paved roads) and used Akaike's Information Criterion corrected for small sample size (AIC_c) to select the size that provided the most parsimonious model (i.e., buffer for forest roads = 0-75 m for all periods; for paved roads = 0-400 m in winter, 0-150 m in spring/green-up, 0-100 m in calving, summer/rearing and fall/rut).

We delineated seasonal home ranges using the kernel method based on Brownian bridges (Horne *et al.*, 2007), using the same two parameters as for the ellipses (*sig1* and *sig2*) with a probability of use >95 % in order to take into account animal movement. Under each of the 175 home ranges obtained (combination of moose ID, biological period and year), we extracted the proportion of the different landcover types, the mean elevation (km), the mean slope ($^{\circ}$), and the density of the two road classes (i.e., of forest road and of all road types combined because of the low density of paved road in the study area).

Habitat selection patterns

We characterized moose habitat selection patterns using resource selection functions (hereafter RSF; Manly *et al.*, 2002) with the different landcover types and other covariates (elevation, slope, day phase, presence of forest and paved roads in buffer zone) for each biological period. To do so, we delineated seasonal home ranges for each ID – biological period – year using 100 % minimum convex polygons (MCP; Mohr, 1947) to adequately contrast use (moose locations) with availability (random points) (Leclerc *et al.*, 2012; Laliberté and St-Laurent, 2020). The number of random points distributed within the home ranges was equal to the number of GPS locations. For each moose location and random point, we extracted the landcover types as well as the elevation (km), slope (°) and minimum (Euclidian) distances (m) to the nearest paved and forest road. We converted the distances into a semi-quantitative variable to obtain a buffer zone along roads to facilitate model convergence as previously done by Laurian *et al.* (2012). We tested the same range of buffer zone widths that we used for movement rates (see above). We selected the buffer size that proved to be the most parsimonious in our habitat selection models using the AIC_c (i.e., buffer for forest roads = 0-75 m for all periods except fall/rut, during which it reached 0-100 m; paved roads = 0-150 m in winter and spring/green-up, 0-100 m in calving, summer/rearing and fall/rut). Finally, we randomly attributed a day phase to the random points in the same proportion than what we had for the GPS locations for each ID – biological period.

Statistical analyses

For each biological period, we retained only combinations of individual ID – year for which we had data for the entire or nearly the entire duration of the biological period (i.e., ~4% of the ID – year were removed from the dataset for the statistical analyses). As our sample size was small, we conducted *a priori* tests using the different combinations of topography variables (slope, elevation, coefficient of variation of slope) to retain only the most parsimonious ones (using AIC_c) for the following analytical steps in order to limit the

number of covariates. We considered ID – year as a random factor in all the models described below to limit pseudo-replication (Gillies *et al.*, 2006), except for home ranges for which we used the ID. We identified the most parsimonious models using the AIC_c (Boyce *et al.*, 2002; Manly *et al.*, 2002). We assessed multicollinearity between independent variables using the variance inflation factor (VIF) and found no problems for all models (i.e., VIF <4) (Zuur *et al.*, 2007). We performed all statistical analyses using R software (R Core Team, 2021).

Space use patterns

We log-transformed movement rates and home-range sizes (natural logarithm, *ln*) to ensure normality in our statistical analyses. We compared moose space use patterns between biological periods using an analysis of variance (ANOVA) with repeated measures followed by a multiple comparison test (Tukey). The analyses were conducted with their respective random factor. We used linear mixed models to identify which variables influenced the movement rate and home-range size for each biological period. The independent variables were the day phases (only for movement rates), the proportion of landcover type, the topography variables (see below), the presence of forest and paved roads in the buffer zone (see above; for movement rates), and the road density (for home-range sizes). The topography variables included in the most parsimonious models changed according to the biological period for movement rates (i.e., elevation, slope and coefficient of variation of slope in winter and spring/green-up; elevation in calving and fall/rut; elevation and coefficient of variation of slope during summer/rearing) but was the same for home-range size (i.e., elevation). We built candidate models that represent our *a priori* hypothesis and predictions (see Appendix 1.2 and 1.3) and estimated model adjustment using the pseudo-R² (Zuur *et al.*, 2007).

Habitat selection patterns

The RSF we used to describe the habitat selection patterns was a mixed logistic regression contrasting GPS locations (coded 1) with random points (coded 0) with different combinations of the following independent variables: landcover types, topography variables, day phases, and the presence of forest and paved roads in the buffer zone around each location. We determined the reference habitat category by calculating the use/availability (U/A) ratio of each landcover type for each biological period. The category with the U/A ratio closest to 1 was the deciduous and mixed stands of +12 m in height for all biological periods (U/A ratio of 0.89 in winter, 1.15 in spring/green-up, 1.08 during calving, 0.91 in summer/rearing, and 0.75 during fall/rut). Topographic variables included in our models changed according to the biological period (i.e., slope and elevation for winter, summer/rearing and fall/rut; slope only for spring/green-up and calving). We ranked our candidate models (representing *a priori* hypothesis; see Appendix 1.4) using AIC_c and assessed the robustness of the most parsimonious model for each biological period using a k-fold cross-validation (Boyce *et al.*, 2002; Johnson *et al.*, 2006). To do so, we calculated parameter estimates by randomly selecting 75 % of the observations and applied the resulting model to predict the values of the remaining 25 %. We calculated the Spearman-rank correlation coefficient (r_s) by ranking the predicted values into 10 equal bins and comparing them with the frequency of real points in each bin. We repeated this procedure 40 times to obtain the mean r_s and its standard deviation.

RESULTS

Space use patterns

The ANOVA results showed that movement rates of female moose differed between biological periods ($F_{4,133824} = 5175.9$; $P < 0.001$): all combinations of mean movement rates were significantly different ($p < 0.001$) except for spring/green-up and fall/rut. Mean movement rates were higher in the summer/rearing biological period (25.84 m/h \pm 0.67 SE),

in fall/rut (21.65 m/h \pm 0.60 SE) and in spring/green-up (21.16 m/h \pm 0.60 SE) (Figure 1.2a). The most parsimonious mixed regression models explaining variations in movement rates for each biological period had a poor fit to the data (pseudo- R^2 = 0.04 winter, 0.05 spring/green-up, 0.28 calving, 0.08 summer/rearing, 0.05 fall/rut). Most of the variables had a significant effect on variations in movement rates. With regards to our predictions, we noted that for summer/rearing, fall/rut and winter, mean movement rates were higher during the “dusk-night-dawn” phase and near paved and forest roads (Table 1.2). The interaction between forest roads and day phases was also significant for the spring/green-up and calving biological periods (Table 1.2), as mean movement rates were higher near forest roads (<75 m) during the “day” phase in spring/green-up (Figure 1.3a). During calving, mean movement rate was lower during the “day” phase no matter if moose were near or far from forest roads (Figure 1.3b).

The mean home-range size of female moose differed between biological periods ($F_{4,155} = 61.73$; $P < 0.001$), with smaller home ranges during calving (0.29 km² \pm 0.06 SE) and winter (0.40 km² \pm 0.07 SE) and the larger ones during summer/rearing (6.03 km² \pm 1.23 SE) and fall/rut (5.18 km² \pm 1.15 SE) (Figure 1.2b). No difference in mean home-range size was noted neither between winter and calving nor between summer/rearing and fall/rut. The most parsimonious models explaining home-range size variations had a relatively good fit depending on the pseudo- R^2 (conditional = 0.40 in winter, 0.88 for spring/green-up, 0.91 during calving, 0.88 in summer/rearing, and 0.76 for fall/rut; marginal = 0.40 in winter, 0.10 for spring/green-up, 0.43 during calving, 0.17 in summer/rearing, 0.08 for fall/rut). None of the fixed variables had a significant effect on variation in home-range size except for the winter and calving periods (Table 1.3). An increase in home-range size was associated to a greater proportion of 0-4 m (height) habitats and a higher road density in winter, and with a lower proportion of 4-7 m deciduous and mixed stands (Table 1.3). During calving, the home-range size increased with a greater density of forest roads (Table 1.3).

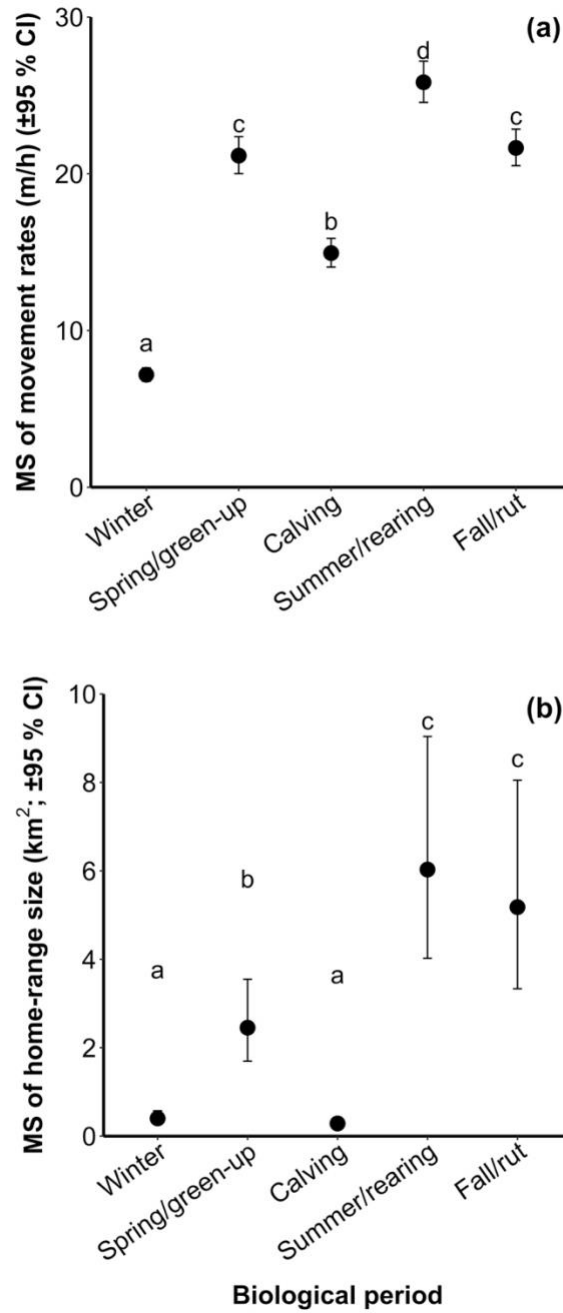


Figure 1.2: Mean squares (MS) of female moose movement rates ($\pm 95\%$ CI) (a) and home-range size ($\pm 95\%$ CI) (b) according to the biological periods between 2017 and 2019 near the Claude-Bécharde Highway in the Bas-Saint-Laurent region, Canada. Mean square values with the same letter are not significantly different from each other.

Table 1.2: Coefficients estimates (β) and 95 % confidence interval (95 % CI; [Lower : Upper]) of the most parsimonious mixed regression model explaining variations in movement rates (m/h) of female moose for each biological period between 2017 and 2019 near the Claude-Bécharé Highway in the Bas-Saint-Laurent region, Canada. Coefficients for which the 95 % CI did not overlap zero had a significant effect on the movement rates. The day phase was used as the reference category.

Variables	Winter		Spring/green-up		Calving		Summer/rearing		Fall/rut	
	β	95% CI	β	95% CI	β	95% CI	β	95% CI	β	95% CI
Intercept	1.70	[1.57 : 1.84]	3.20	[2.94 : 3.48]	3.19	[2.71 : 3.68]	2.58	[2.44 : 2.71]	3.06	[2.83 : 3.28]
Elevation	0.40	[0.07 : 0.71]	-0.87	[-1.52 : -0.20]	-1.95	[-3.08 : -0.75]	0.88	[0.62 : 1.18]	-0.60	[-1.07 : -0.08]
CV slope	0.05	[0.04 : 0.06]	0.06	[0.03 : 0.09]	–	–	0.02	[0.01 : 0.03]	–	–
Slope	0.06	[0.05 : 0.07]	0.05	[0.02 : 0.08]	–	–	–	–	–	–
Dusk-night-dawn	0.14	[0.12 : 0.16]	0.14	[0.08 : 0.20]	0.30	[0.24 : 0.36]	0.54	[0.51 : 0.56]	0.41	[0.36 : 0.46]
Paved roads	0.10	[0.06 : 0.13]	0.36	[0.12 : 0.58]	–	–	0.49	[0.35 : 0.63]	0.27	[0.12 : 0.42]
Forest roads	0.18	[0.14 : 0.22]	0.49	[0.35 : 0.62]	0.18	[0.02 : 0.35]	0.21	[0.16 : 0.24]	0.08	[0.01 : 0.14]
0-4 m habitats	0.29	[0.22 : 0.36]	–	–	–	–	-0.03	[-0.11 : 0.04]	-0.27	[-0.39 : -0.15]
4-7 m deciduous and mixed	-0.13	[-0.18 : -0.08]	–	–	–	–	-0.25	[-0.34 : -0.17]	-0.30	[-0.43 : -0.16]
Dusk-night-dawn*Paved roads	–	–	-0.05	[-0.36 : 0.28]	–	–	–	–	–	–
Dusk-night-dawn*Forest roads	–	–	-0.30	[-0.46 : -0.13]	0.34	[0.11 : 0.57]	–	–	–	–
<i>Model fit (conditional R²)</i>	0.04		0.05		0.28		0.08		0.05	
<i>Model fit (marginal R²)</i>	0.01		0.01		0.03		0.05		0.02	

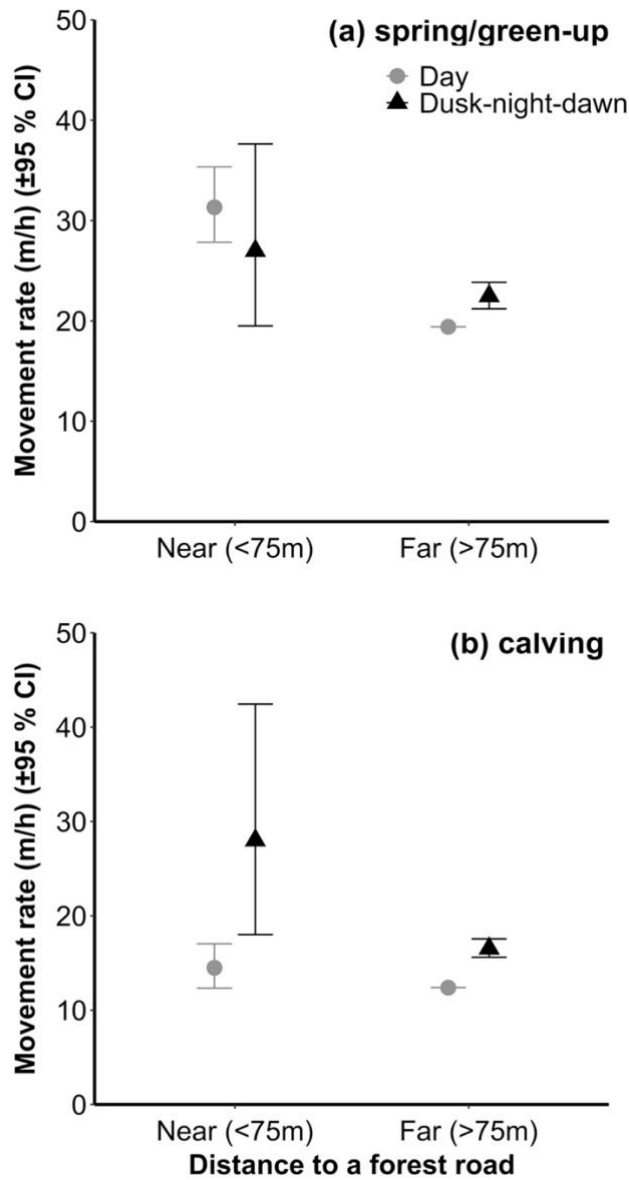


Figure 1.3: Female moose movement rates prediction ($\pm 95\%$ CI) and the interaction effect between the day phase and distance to a forest road during the spring/green-up (a) and calving (b) biological periods between 2017 and 2019 near the Claude-Bécharde Highway in the Bas-Saint-Laurent region, Canada. Gray circles are for the “day” phase and black triangles are for “dusk-night-dawn” phase.

Table 1.3: Coefficients estimates (β) and 95 % confidence interval (95 % CI; [Lower : Upper]) of the most parsimonious mixed regression model explaining variations in home-range size of female moose between 2017 and 2019 near the Claude-Bécharde Highway in the Bas-Saint-Laurent region, Canada. Coefficients for which the 95 % CI did not overlap zero had a significant effect on the home-range size.

Variables	Winter		Spring/green-up		Calving		Summer/rearing		Fall/rut	
	β	95% CI	β	95% CI	β	95% CI	β	95% CI	β	95% CI
Intercept	-0.73	[-3.05 : 1.45]	0.22	[-1.68 : 2.26]	-2.67	[-5.50 : 0.27]	3.34	[1.29 : 5.42]	1.28	[-2.18 : 4.88]
Elevation	-0.55	[-5.93 : 4.93]	0.08	[-4.56 : 4.67]	0.82	[-7.25 : 8.49]	-2.51	[-7.15 : 2.51]	1.20	[-6.71 : 9.08]
+7 m high density coniferous	-1.97	[-4.17 : 0.71]	1.03	[-2.21 : 4.19]	–	–	-1.57	[-5.11 : 1.84]	-0.98	[-5.40 : 3.27]
+7 m low density coniferous	-0.50	[-3.26 : 2.42]	6.54	[-0.46 : 13.16]	–	–	-5.31	[-11.02 : 0.21]	-1.82	[-11.11 : 7.09]
4-7 m deciduous and mixed	-3.45	[-6.47 : -0.31]	1.39	[-2.28 : 4.85]	2.04	[-1.33 : 5.44]	-0.35	[-6.89 : 5.66]	-0.26	[-10.74 : 11.14]
0-4 m habitats	8.62	[0.81 : 16.94]	1.98	[-1.25 : 5.26]	5.22	[-0.45 : 10.52]	1.72	[-5.27 : 8.30]	2.45	[-3.05 : 8.11]
Forest road density	–	–	–	–	1.54	[0.88 : 2.18]	–	–	–	–
Road density	0.68	[0.23 : 1.08]	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Model fit (conditional R²)</i>	0.40		0.88		0.91		0.88		0.76	
<i>Model fit (marginal R²)</i>	0.40		0.10		0.43		0.17		0.08	

Habitat selection patterns

The most parsimonious RSF models explaining variations in the probability of occurrence of female moose were robust to k-fold cross validation for all biological periods ($r_s = 0.89 \pm 0.04$ in winter, 0.97 ± 0.02 during spring/green-up, 0.94 ± 0.03 during calving, 0.93 ± 0.04 in summer/rearing, 0.98 ± 0.01 in fall/rut). For spring/green-up, summer/rearing, and fall/rut, moose selected 0-4 m (height) habitats and 4-7 m deciduous and mixed stands, and avoided +7 m coniferous stands that had a high density (Table 1.4). During calving, females selected +7 m coniferous stands of both low and high densities but avoided 0-4 m habitats (Table 1.4). Similar trends were observed in winter; however, selection for coniferous stands tended toward zero (U/A ratio of the reference habitat category = 0.89). We found interactions between day phases and paved or forest roads for most biological periods (except for paved roads during winter and calving; Table 1.4), suggesting an increase in the relative probability of occurrence near a forest or paved road during the “dusk-night-dawn” phase for all biological periods (Figure 1.4).

Table 1.4: Coefficients estimates (β) and 95 % confidence interval (95 % CI; [Lower : Upper]) of the most parsimonious mixed logistic regression model explaining relative probability of moose occurrence for each biological period between 2017 and 2019 near the Claude-Bécharde Highway in the Bas-Saint-Laurent region, Canada. Coefficients for which the 95 % CI did not overlap zero had a significant effect on the relative probability of occurrence. The deciduous and mixed stands +12 m and the day phase were used as the reference categories.

Variables	Winter		Spring/green-up		Calving		Summer/rearing		Fall/rut	
	β	95% CI	β	95% CI	β	95% CI	β	95% CI	β	95% CI
Intercept	2.34	[2.16 : 2.53]	0.26	[0.21 : 0.31]	0.06	[-0.01 : 0.13]	-1.51	[-1.66 : -1.36]	-1.18	[-1.41 : -0.96]
0-4 m habitats	-0.28	[-0.35 : -0.21]	0.37	[0.27 : 0.47]	-0.62	[-0.82 : -0.42]	0.34	[0.28 : 0.39]	1.19	[1.11 : 1.27]
4-7 m coniferous	0.09	[0.03 : 0.16]	-0.15	[-0.29 : -0.01]	-0.39	[-0.63 : -0.14]	-0.03	[-0.10 : 0.04]	0.90	[0.79 : 1.01]
4-7 m deciduous and mixed	0.02	[-0.04 : 0.07]	0.44	[0.34 : 0.55]	0.66	[0.51 : 0.80]	0.22	[0.16 : 0.28]	1.13	[1.03 : 1.22]
7-12 m deciduous and mixed	0.43	[0.39 : 0.47]	0.05	[-0.04 : 0.14]	0.19	[0.06 : 0.31]	0.30	[0.25 : 0.34]	0.54	[0.47 : 0.61]
+7 m high density coniferous	0.05	[0.02 : 0.09]	-0.83	[-0.93 : -0.74]	0.12	[0.02 : 0.22]	-0.04	[-0.08 : <-0.01]	-0.16	[-0.23 : -0.09]
+7 m low density coniferous	0.06	[0.01 : 0.11]	-0.54	[-0.69 : -0.40]	0.68	[0.51 : 0.86]	0.26	[0.20 : 0.32]	0.58	[0.48 : 0.68]
Wetlands and water bodies	-1.40	[-1.50 : -1.29]	-1.05	[-1.22 : -0.89]	-0.10	[-0.27 : 0.07]	-0.15	[-0.22 : -0.09]	-0.04	[-0.16 : 0.08]
Elevation	-5.79	[-6.19 : -5.40]	–	–	–	–	4.04	[3.72 : 4.35]	2.72	[2.20 : 3.23]
Slope	-0.15	[-0.16 : -0.14]	-0.04	[-0.07 : -0.02]	0.14	[0.10 : 0.19]	-0.09	[-0.10 : -0.07]	-0.13	[-0.16 : -0.11]
Dusk-night-dawn	-0.01	[-0.04 : 0.01]	-0.16	[-0.22 : -0.09]	-0.05	[-0.13 : 0.02]	-0.10	[-0.13 : -0.07]	-0.22	[-0.28 : -0.17]
Paved roads	-0.40	[-0.52 : -0.28]	-1.19	[-1.38 : -1.01]	-1.16	[-1.47 : -0.84]	-2.30	[-2.49 : -2.12]	-1.95	[-2.25 : -1.65]
Forest roads	-0.77	[-0.83 : -0.71]	-0.73	[-0.84 : -0.62]	-1.24	[-1.41 : -1.06]	-1.07	[-1.13 : -1.01]	-0.88	[-0.99 : -0.78]
Dusk-night-dawn*Paved roads	0.00	[-0.14 : 0.15]	0.45	[0.19 : 0.72]	0.38	[-0.06 : 0.82]	0.93	[0.70 : 1.16]	1.15	[0.82 : 1.49]
Dusk-night-dawn*Forest roads	0.20	[0.13 : 0.27]	0.78	[0.62 : 0.93]	0.58	[0.34 : 0.83]	0.77	[0.69 : 0.85]	0.77	[0.65 : 0.89]
<i>Model fit (R_s by rows \pm SD)</i>		0.89 \pm 0.04		0.97 \pm 0.02		0.94 \pm 0.03		0.93 \pm 0.04		0.98 \pm 0.01

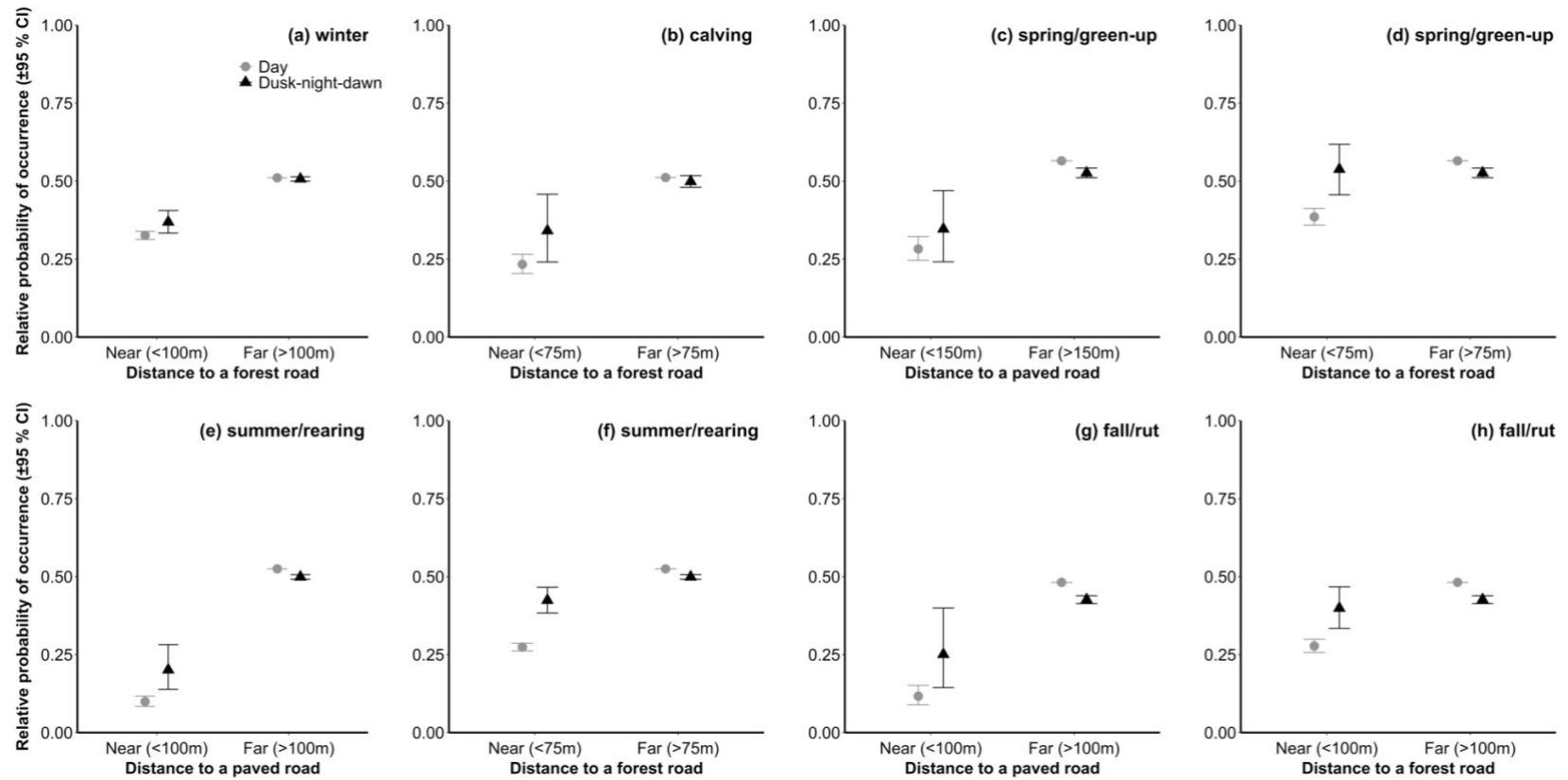


Figure 1.4: Interaction effect between day phase and distance to roads on the relative probability of female moose occurrence ($\pm 95\%$ CI) for every biological period between 2017 and 2019 near the Claude-Béchar Highway in the Bas-Saint-Laurent region, Canada: distance to a forest road for the winter (a) and calving (b) periods, distance to a paved road (c) and forest road (d) during spring/green-up, distance to a paved road (e) and forest road (f) in summer/rearing and distance to a paved road (g) and forest road (h) during fall/rut. Gray circles are for the “day” phase and black triangles are for “dusk-night-dawn” phase.

DISCUSSION

We successfully assessed the habitat selection patterns of female moose in an area intensively disturbed by timber harvesting, near a road network and in the absence of wolves. However, our capacity to highlight clear relationships between landscape covariates and movement rates or home-range sizes was more limited. Nevertheless, our results emphasized the variations in moose behavior between day phases and biological periods, with implications for the understanding of not only foraging behavior, predation risk avoidance, and constraints to movement in winter, but also moose behavior near paved and forest roads, thus fully supporting our hypothesis.

Constraints associated with winter

As predicted, female moose selected food-rich habitats and showed higher movement rates in most biological periods, except in winter, during which snow is known to impede movement (Dussault *et al.*, 2005a), and during calving, where newborn calves have limited traveling capacities (Ballard and Van Ballenberghe, 2007). Other studies found similar results (higher movement rates during warm seasons in Quebec, see Leblond *et al.*, 2010; a preference for food-rich habitats, i.e. young and naturally regenerating stands in British Columbia, see Mumma *et al.*, 2021). We showed that home-range sizes were smaller in winter, a possible consequence of greater energetic costs associated with movement in deep snow (Parker *et al.*, 1984), as noted by Dussault *et al.* (2005b) on the north shore of the St. Lawrence River. We also observed a decrease in home-range size with the increasing proportion of habitats offering simultaneously food and shelter (i.e., 4-7 m deciduous and mixed stands), suggesting that the adjacency between these resources helped moose to reduce their movements, an interpretation supported by the known selection for habitats offering both cover and food (in Norway: Bjørneraas *et al.*, 2011; in Quebec: Dussault *et al.*, 2006; Laurian *et al.*, 2012). In opposition with our prediction, home-range size did not increase with a greater proportion of sheltered habitats (i.e., +7 m coniferous stands of both low and

high densities), perhaps because these stands do not offer good forage opportunities (Severud *et al.*, 2019). However, home-range size did increase with the proportion of 0-4 m habitats. Such habitats provide little shelter against snow (Dussault *et al.*, 2006), especially since the majority of this category consisted of agricultural fields.

The influence of the landscape covariates we considered in our analyses on the variation in home-range size was very small: there was no significant effect and only a small portion of explained variance, most of the variation being linked to the interindividual variability. This suggests that some covariates are missing from our models. For example, this variation could be related to the difference in behavior between pregnant and lactating females (higher energy requirements: Richard *et al.*, 2017) or females that are accompanied or not by a 6-to-9-month-old calf (Bowyer *et al.*, 2001); this information was not available throughout our telemetry monitoring nor for all collared individuals.

Behavioral responses of moose to roads

Our results suggest that female moose showed an aversion to paved and forest roads, with higher movement rates near roads, larger home-range sizes when road density was higher (all roads in winter and forest roads during calving), and a strong avoidance of areas close to roads during all biological periods. These results corroborate findings made by others regarding the aversive effect of paved and forest roads on moose (e.g., Quebec: Laurian *et al.*, 2008b, 2012; Norway: Eldegard *et al.*, 2012). Such a negative response can be linked to human presence (e.g., cars and logging or agricultural equipment: Van Langevelde *et al.*, 2009; hunters: Neumann and Ericsson, 2018) and traffic volume (Eldegard *et al.*, 2012). The aversion may also have been exacerbated because of construction on Road 85/185 during the study, as noted on another road (Highway 175) by Leblond *et al.* (2013) on caribou and Lesmerises *et al.* (2013) on wolves. For forest roads in particular, avoidance by moose is usually explained by the use of roads by wolves (Lesmerises *et al.*, 2012; Muhly *et al.*, 2019), but finding similar patterns in an area where wolves are absent suggests that predation risk

can still be an issue in a system where incidental predators are using roads to facilitate the patrol of their home range (bears: see DeMars and Boutin, 2018 and St-Pierre *et al.*, 2022; coyotes: see Kolbe *et al.*, 2007 and Chow-Fraser *et al.*, 2022).

However, the fact that moose avoidance of roads was lower during the “dusk-night-dawn” phase suggests that human disturbance might be the major driver of moose behavioural response toward roads. The probability of facing a predator during the “dusk-night-dawn” phase is higher (peak activity for wolves: Bryce *et al.*, 2022 and coyotes: Thornton *et al.*, 2004), so if predator avoidance was guiding moose response to roads, we should expect the avoidance of roads to be greater during this period, which is contradicted by our observations. Such a lower level of road avoidance during the “dusk-night-dawn” phase is also supported by studies conducted in landscapes where wolves are still present (e.g., greater use of salt pools along paved roads: Leblond *et al.*, 2007; more crossing of paved and forest roads: Laurian *et al.*, 2008b; more moose-vehicle collisions: Kučas and Balčiauskas, 2020). According to the general framework proposed by Frid and Dill (2002), moose may thus perceive humans as an important predation risk or at least as a source of disturbance, which can be triggered by the proximity of housing (Lykkja *et al.*, 2009), by traffic volume (Wattles *et al.*, 2018) or by hunters (Ausilio *et al.*, 2022). During these day phases, moose have access to early-seral vegetation on roadsides (Bowman *et al.*, 2010) and minerals (e.g., sodium in roadside salt pools during spring: Leblond *et al.*, 2007), with minimum exposure to human disturbance (Eldegard *et al.*, 2012). Movement rates were also higher during the “dusk-night-dawn” phase, a result supported by several research teams who have reported higher activity for other cervid species during these day phases (white-tailed deer: Haikonen and Summala, 2001; roe deer, *Capreolus capreolus*: Krauze-Gryz *et al.*, 2017). We also noted a greater variation in the response of females near roads during the “dusk-night-dawn” phase. This variation could be linked to the difference in traffic volume (e.g., the average daily traffic in our study area varied between ~1100 and ~7500 vehicles, depending on the paved road type), or to an interindividual difference based on female reproductive status, which influences behavior (Bowyer *et al.*, 2001; Dussault *et al.*, 2005a).

Avoiding risk imposed by incidental predators

In support to our prediction, female moose selected habitats providing shelter against incidental predation during calving (i.e., +7 m coniferous stands); these stand types do not necessarily provide a dense lateral cover (Pinard *et al.*, 2012) but are known to be seldom used by coyotes near our study area (in Gaspésie, see Boisjoly *et al.*, 2010). Alternatively, these stands could also provide shelter from high temperature and intense solar radiation during the warm season (Dussault *et al.*, 2004). In areas where moose cohabit with wolves, female moose and their calves also favor conifer forests that lower predation risk or predator efficiency (Alaska: Bowyer *et al.*, 2001; Quebec: Dussault *et al.*, 2005a; Finland: Melin *et al.*, 2019). Although there have been no wolves in our study area for ~170 years, black bears and coyotes, known to predate moose neonates (Patterson and Messier, 2003; Ballard and Van Ballenberghe, 2007), are relatively abundant and could shape habitat selection patterns.

Limitations

Our inference potential is limited by a relatively small sample size of female moose, constraining the number of covariates included in our models (Tipton *et al.*, 2017) and lowering statistical power (Quinn and Keough, 2002). For example, we were not able to contrast behavioral responses to roads and landcover types between dusk, night and dawn and were forced to combine these day phases into a single category (vs. “day”). We also regrouped forest cuts and natural disturbances with other anthropogenic activities (agriculture) in order to balance our degrees of freedom more efficiently. Moreover, it was unfortunately impossible to identify females that gave birth and how long the calf survived, but we recognize that behavioral responses can be influenced by female reproductive status (Bowyer *et al.*, 2001; Dussault *et al.*, 2005a), temperature (Street *et al.*, 2015), as well as hunting activity in the fall (Neumann and Ericsson, 2018). Such information would have had the potential to improve the fit of our models for the different analyses we conducted,

especially for the movement rate analysis for which the poor fit of our models suggests that some important covariates were not considered.

Conclusion

We showed how female moose adjust their space use and habitat selection patterns to cope with the trade-off between resource acquisition, movement costs, and mitigation of predation risk and human disturbance in a heavily altered landscape, even in the absence of wolf. Behavioral responses to a heterogeneous landscape were similar to what was observed in landscapes where moose and wolves cohabit, suggesting that other forms of predation may affect moose behavior in our study area. Perhaps moose perceive humans as a greater predation risk, considering that they are an important game species in our study area (Lefort and Massé, 2015) and that humans can be considered as a "super predator" (Darimont *et al.*, 2015). As an alternative explanation, our results also suggest that incidental predators such as coyotes and bears could supersede specialized predators (in our case wolves) in shaping the behavioural responses of a prey species. Our study has the advantage of providing important information on female moose behavior in the absence of gray wolf in Canada, which was poorly covered in the literature. It also opens up the possibility that humans are increasingly perceived as a significant disturbance in heavily altered landscapes, an avenue that should receive greater attention in future research.

ACKNOWLEDGEMENTS

This project was funded by the ministère des Transports du Québec (hereafter MTQ; research grant to M.-H. St-Laurent), by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (Discovery Grants #2016-05196 and #2022-04307 to M.-H. St-Laurent) and by the MELCCFP. M. Gagnon received a scholarship from the Fondation de l'Université du Québec à Rimouski. We would like to thank L. Breton, P. Dubois, R. Lemieux and J.

Tremblay for moose capture and collaring. We are grateful to J. Héon and K. Dumas (MTQ) for their contribution throughout this study and A. Caron (UQAR) for help with statistical and geomatic analyses. We would also like to thank K. Malcolm, J. Bao, M. Guillemette (UQAR) and J.-P. Tremblay (Université Laval) for their constructive comments on previous versions of this manuscript.

LITERATURE CITED

Ascensao, F., A. P. Clevenger, C. Grilo, J. Filipe and M. Santos-Reis, 2012. Highway verges as habitat providers for small mammals in agrosilvopastoral environments. *Biodiversity and Conservation*, 21, 3681-3697

Ausilio, G., C. Wikenros, H. Sand, P. Wabakken, A. Eriksen and B. Zimmermann, 2022. Environmental and anthropogenic features mediate risk from human hunters and wolves for moose. *Ecosphere*, 13, e4323

Baker, M. B. and S. Rao, 2004. Incremental costs and benefits shape natal dispersal: Theory and example with *Hemilepistus reaumuri*. *Ecology*, 85, 1039-1051

Ballard, W. B. and V. Van Ballenberghe, 2007. Predator/ Prey relationships. In *Ecology and Management of the North American Moose*, 2nd ed., University Press of Colorado, Colorado, p. 247-274

Barocas, A., R. Hefner, M. Ucko, B. Shalmon, N. Leader and E. Geffen, 2022. Ruppell's fox movement and spatial behavior are influenced by topography and human activity. *Biodiversity and Conservation*, 31, 1345-1357

Beaver, L. M., B. O. Gvakharia, T. S. Vollintine, D. M. Hege, R. Stanewsky and J. M. Giebultowicz, 2002. Loss of circadian clock function decreases reproductive fitness in males of *Drosophila melanogaster*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99, 2134-2139

Berger, J., 2007. Fear, human shields and the redistribution of prey and predators in protected areas. *Biology Letters*, 3, 620-623

Bjørneraas, K., E. J. Solberg, I. Herfindal, B. V. Moorter, C. M. Rolandsen, J. P. Tremblay, C. Skarpe, B. E. Sæther, R. Eriksen and R. Astrup, 2011. Moose *Alces alces* habitat use at multiple temporal scales in a human-altered landscape. *Wildlife Biology*, 17, 44-54

- Blouin, J. and J. P. Berger, 2012. Guide de reconnaissance des types écologiques de la région écologique 4f – Collines des moyennes Appalaches. 2nd ed., ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Forêt Québec, Québec, 183 p.
- Boisjoly, D., J. P. Ouellet and R. Courtois, 2010. Coyote habitat selection and management implications for the Gaspésie caribou. *Journal of Wildlife Management*, 74, 3-11
- Bosso, L., L. Ancillotto, S. Smeraldo, S. D'Arco, A. Migliozi, P. Conti and D. Russo, 2018. Loss of potential bat habitat following a severe wildfire: A model-based rapid assessment. *International Journal of Wildland Fire*, 27, 756-769
- Boulanger, Y. and D. Arseneault, 2004. Spruce budworm outbreaks in eastern Quebec over the last 450 years. *Canadian Journal of Forest Research*, 34, 1035-1043
- Bowman, J., J. C. Ray, A. J. Magoun, D. S. Johnson and F. N. Dawson, 2010. Roads, logging, and the large-mammal community of an eastern Canadian boreal forest. *Canadian Journal of Zoology*, 88, 454-467
- Bowyer, R. T., B. M. Pierce, L. K. Duffy and D. A. Haggstrom, 2001. Sexual segregation in moose: Effects of habitat manipulation. *Alces*, 37, 109-123
- Boyce, M. S., P. R. Vernier, S. E. Nielsen and F. K. A. Schmiegelow, 2002. Evaluating resource selection functions. *Ecological Modelling*, 157, 281-300
- Boyle, S. P., J. D. Litzgus and D. Lesbarrères, 2020. Limited evidence for negative effects of highway widening on North American large mammals. *European Journal of Wildlife Research*, 66, 1-10
- Brown, C. L., K. Kielland, T. J. Brinkman, S. L. Gilbert and E. S. Euskirchen, 2018. Resource selection and movement of male moose in response to varying levels of off-road vehicle access. *Ecosphere*, 9, e02405
- Brown, S. A., G. Zumbrunn, F. Fleury-Olela, N. Preitner and U. Schibler, 2002. Rhythms of mammalian body temperature can sustain peripheral circadian clocks. *Current Biology*, 12, 1574-1583
- Bryce, C. M., C. E. Dunford, A. M. Pagano, Y. Wang, B. L. Borg, S. M. Arthur and T. M. Williams, 2022. Environmental correlates of activity and energetics in a wide-ranging social carnivore. *Animal Biotelemetry*, 10, 1-16
- Cai, X., Z. Wu and J. Cheng, 2013. Using kernel density estimation to assess the spatial pattern of road density and its impact on landscape fragmentation. *International Journal of Geographical Information Science*, 27, 222-230

- Calenge, C., 2021. Home range estimation in R: The adehabitatHR package. The Comprehensive R Archive Network. Available: <https://mran.microsoft.com/snapshot/2016-08-05/web/packages/adehabitatHR/vignettes/adehabitatHR.pdf>. Accessed 10 October 2021
- Cederlund, G. and H. Sand, 1994. Home-range size in relation to age and sex in moose. *Journal of Mammalogy*, 75, 1005-1012
- Chow-Fraser, G., N. Heim, J. Paczkowski, J. P. Volpe and J. T. Fisher, 2022. Landscape change shifts competitive dynamics between declining at-risk wolverines and range-expanding coyotes, compelling a new conservation focus. *Biological Conservation*, 266, 109435
- Darimont, C. T., C. H. Fox, H. M. Bryan and T. E. Reimchen, 2015. The unique ecology of human predators. *Science*, 349, 858-860
- DeCoursey, P. J. and J. R. Krulas, 1998. Behavior of SCN-lesioned chipmunks in natural habitat: A pilot study. *Journal of Biological Rhythms*, 13, 229-244
- DeMars, C. A. and S. Boutin, 2018. Nowhere to hide: Effects of linear features on predator-prey dynamics in a large mammal system. *Journal of Animal Ecology*, 87, 274-284
- Dibner, C. and U. Schibler, 2015. Circadian timing of metabolism in animal models and humans. *Journal of Internal Medicine*, 277, 513-527
- Ditmer, M. A., S. J. Rettler, J. R. Fieberg, P. A. Iaizzo, T. G. Laske, K. V. Noyce and D. L. Garshelis, 2018. American black bears perceive the risks of crossing roads. *Behavioral Ecology*, 29, 667-675
- Dussault, C., R. Courtois and J. P. Ouellet, 2006. A habitat suitability index model to assess moose habitat selection at multiple spatial scales. *Canadian Journal of Forest Research*, 36, 1097-1107
- Dussault, C., R. Courtois, J. P. Ouellet and I. Girard, 2005b. Space use of moose in relation to food availability. *Canadian Journal of Zoology*, 83, 1431-1437
- Dussault, C., J. P. Ouellet, R. Courtois, J. Huot, L. Breton and J. Larochelle, 2004. Behavioural responses of moose to thermal conditions in the boreal forest. *Ecoscience*, 11, 321-328
- Dussault, C., J. P. Ouellet, R. Courtois, J. Huot, L. Breton and H. Jolicoeur, 2005a. Linking moose habitat selection to limiting factors. *Ecography*, 28, 619-628

- Dyer, S. J., J. P. O'Neill, S. M. Wasel and S. Boutin, 2002. Quantifying barrier effects of roads and seismic lines on movements of female woodland caribou in northeastern Alberta. *Canadian Journal of Zoology*, 80, 839-845
- Eldegard, K., J. T. Lyngved and O. Hjeljord, 2012. Coping in a human-dominated landscape: Trade-off between foraging and keeping away from roads by moose (*Alces alces*). *European Journal of Wildlife Research*, 58, 969-979
- ESRI (Environmental Systems Research Institute), 2019. ArcGIS version 10.6.1. Environmental Systems Research Institute Inc., Redlands, Canada
- Fahrig, L., 2007. Non-optimal animal movement in human-altered landscapes. *Functional Ecology*, 21, 1003-1015
- Fahrig, L. and T. Rytwinski, 2009. Effects of roads on animal abundance: An empirical review and synthesis. *Ecology and Society*, 14, 21-41
- Fahrig, L., V. Arroyo-Rodríguez, J. R. Bennett, V. Boucher-Lalonde, E. Cazetta, D. J. Currie, F. Eigenbrod, A. T. Ford, S. P. Harrison, J. A. G. Jaeger, N. Koper, A. E. Martink, J. L. Martin, J. P. Metzger, P. Morrison, J. R. Rhodes, D. A. Saunders, D. Simberloff, A. C. Smith, L. Tischendorf, M. Vellends and J. I. Watling, 2019. Is habitat fragmentation bad for biodiversity?. *Biological Conservation*, 230, 179-186
- Ford, A. T. and L. Fahrig, 2008. Movement patterns of eastern chipmunks (*Tamias striatus*) near roads. *Journal of Mammalogy*, 89, 895-903
- Frid, A. and L. Dill, 2002. Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservation Ecology*, 6, 11
- Gagnon, J. W., T. C. Theimer, N. L. Dodd, S. Boe and R. E. Schweinsburg, 2007. Traffic volume alters elk distribution and highway crossings in Arizona. *Journal of Wildlife Management*, 71, 2318-2323
- Gillies, C. S., M. Hebblewhite, S. E. Nielsen, M. A. Krawchuk, C. L. Aldridge, J. L. Frair, D. J. Saher, C. E. Stevens and C. L. Jerde, 2006. Application of random effects to the study of resource selection by animals. *Journal of Animal Ecology*, 75, 887-898
- Haddad, N. M., L. A. Brudvig, J. Clobert, K. F. Davies, A. Gonzalez, R. D. Holt, T. E. Lovejoy, J. O. Sexton, M. P. Austin, C. D. Collins, W. M. Cook, E. I. Damschen, R. M. Ewers, B. L. Foster, C. N. Jenkins, A. J. King, W. F. Laurance, D. J. Levey, C. R. Margules, B. A. Melbourne, A. O. Nicholls, J. L. Orrock, D. X. Song and J. R. Townshend, 2015. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances*, 1, 1-9

- Haikonen, H. and H. Summala, 2001. Deer-vehicle crashes: Extensive peak at 1 hour after sunset. *American Journal of Preventive Medicine*, 21, 209-213
- Hargis, C. D., J. A. Bissonette and D. L. Turner, 1999. The influence of forest fragmentation and landscape pattern on American martens. *Journal of Applied Ecology*, 36, 157-172
- Hebblewhite, M., C. A. White, C. G. Nietvelt, J. A. McKenzie, T. E. Hurd, J. M. Fryxell, S. E. Bayley and P. C. Paquet, 2005. Human activity mediates a trophic cascade caused by wolves. *Ecology*, 86, 2135-2144
- Hill, J. E., T. L. DeVault and J. L. Belant, 2021. A review of ecological factors promoting road use by mammals. *Mammal Review*, 51, 214-227
- Horne, J. S., E. O. Garton, S. M. Krone and J. S. Lewis, 2007. Analyzing animal movements using Brownian bridges. *Ecology*, 88, 2354-2363
- Hundertmark, K. J., 2007. Home range, dispersal and migration. In *Ecology and Management of the North American Moose*, 2nd ed., University Press of Colorado, Colorado, p. 303-336
- Jaeger, J., A. Spanowicz, J. Bowman and A. Clewenger, 2019. Clôtures et passages fauniques pour les petits et moyens mammifères le long de la route 175 au Québec: Quelle est leur efficacité?. *Le Naturaliste canadien*, 143, 69-80
- Jaeger, J. A., J. Bowman, J. Brennan, L. Fahrig, D. Bert, J. Bouchard, N. Charbonneau, K. Frank, B. Gruber and K. T. Von Toschanowitz, 2005. Predicting when animal populations are at risk from roads: An interactive model of road avoidance behavior. *Ecological Modelling*, 185, 329-348
- Jessop, T. S., J. Webb, T. Dempster, B. Feit and M. Letnic, 2018. Interactions between corticosterone phenotype, environmental stressor pervasiveness and irruptive movement-related survival in the cane toad. *Journal of Experimental Biology*, 221, jeb187930
- Johnson, C. J., S. E. Nielsen, E. H. Merrill, T. L. McDonald and M. S. Boyce, 2006. Resource selection functions based on use-availability data: Theoretical motivation and evaluation methods. *Journal of Wildlife Management*, 70, 347-357
- Kittle, A. M., J. K. Bukombe, A. R. E. Sinclair, S. A. R. Mduma and J. M. Fryxell, 2022. Where and when does the danger lie? Assessing how location, season and time of day affect the sequential stages of predation by lions in western Serengeti National Park. *Journal of Zoology*, 316, 229-239

- Kolbe, J. A., J. R. Squires, D. H. Pletscher and L. F. Ruggiero, 2007. The effect of snowmobile trails on coyote movements within lynx home ranges. *Journal of Wildlife Management*, 71, 1409-1418
- Krauze-Gryz, D., M. Żmihorski, K. Jasińska, L. Kwaśny and J. Werka, 2017. Temporal pattern of wildlife-train collisions in Poland. *Journal of Wildlife Management*, 81, 1513-1519
- Kučas, A. and L. Balčiauskas, 2020. Temporal patterns of ungulate-vehicle collisions in Lithuania. *Journal of Environmental Management*, 273, 111172
- Labonté, J., R. Courtois and J. P. Ouellet, 1993. Déplacements et taille des domaines vitaux des orignaux (*Alces alces*) dans le Bas-Saint-Laurent et la Gaspésie. Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Québec, 38 p.
- Lagos, L., J. Picos and E. Valero, 2012. Temporal pattern of wild ungulate-related traffic accidents in northwest Spain. *European Journal of Wildlife Research*, 58, 661-668
- Laliberté, J. and M. H. St-Laurent, 2020. In the wrong place at the wrong time: Moose and deer movement patterns influence wildlife-vehicle collision risk. *Accident Analysis & Prevention*, 135, 105365
- Larsen, K. W. and S. Boutin, 1994. Movements, survival, and settlement of red squirrel (*Tamiasciurus hudsonicus*) offspring. *Ecology*, 75, 214-223
- Laurian, C., C. Dussault, J. P. Ouellet, R. Courtois and M. Poulin, 2012. Interactions between a large herbivore and a road network. *Ecoscience*, 19, 69-79
- Laurian, C., C. Dussault, J. P. Ouellet, R. Courtois, M. Poulin and L. Breton, 2008a. Behavioral adaptations of moose to roadside salt pools. *Journal of Wildlife Management*, 72, 1094-1100
- Laurian, C., C. Dussault, J. P. Ouellet, R. Courtois, M. Poulin and L. Breton, 2008b. Behavior of moose relative to a road network. *Journal of Wildlife Management*, 72, 1550-1557
- Lavsund, S. and F. Sandegren, 1991. Moose-vehicle relations in Sweden: A review. *Alces: A Journal Devoted to the Biology and Management of Moose*, 27, 118-126
- Leblond, M., C. Dussault and J. P. Ouellet, 2010. What drives fine-scale movements of large herbivores? A case study using moose. *Ecography*, 33, 1102-1112
- Leblond, M., C. Dussault and J. P. Ouellet, 2013. Avoidance of roads by large herbivores and its relation to disturbance intensity. *Journal of Zoology*, 289, 32-40

- Leblond, M., C. Dussault, J. P. Ouellet, M. Poulin, R. Courtois and J. Fortin, 2007. Electric fencing as a measure to reduce moose-vehicle collisions. *Journal of Wildlife Management*, 71, 1695-1703
- Leblond, M., J. Frair, D. Fortin, C. Dussault, J. P. Ouellet and R. Courtois, 2011. Assessing the influence of resource covariates at multiple spatial scales: An application to forest-dwelling caribou faced with intensive human activity. *Landscape Ecology*, 26, 1433-1446
- Leclerc, M., C. Dussault and M. H. St-Laurent, 2012. Multiscale assessment of the impacts of roads and cutovers on calving site selection in woodland caribou. *Forest Ecology and Management*, 286, 59-65
- Lefort, S. and S. Massé, 2015. Plan de gestion de l'orignal au Québec 2012-2019. Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs - Secteur de la faune et des parcs, Québec, 443 p.
- Lesmerises, F., C. Dussault and M. H. St-Laurent, 2012. Wolf habitat selection is shaped by human activities in a highly managed boreal forest. *Forest Ecology and Management*, 276, 125-131
- Lesmerises, F., C. Dussault and M. H. St-Laurent, 2013. Major roadwork impacts the space use behaviour of gray wolf. *Landscape and Urban Planning*, 112, 18-25.
- Lesmerises, R., L. Rebouillat, C. Dussault and M. H. St-Laurent, 2015. Linking GPS telemetry surveys and scat analyses helps explain variability in black bear foraging strategies. *PLoS One*, 10, e0129857
- Liedvogel, M., B. B. Chapman, R. Muheimet and S. Åkesson, 2013. The behavioural ecology of animal movement: Reflections upon potential synergies. *Animal Migration*, 1, 39-46
- Loosen, A. E., O. Devineau, B. Zimmermann, J. P. Cromsigt, S. E. Pfeffer, C. Skarpe and K. Marie Mathisen, 2021. Roads, forestry, and wolves interact to drive moose browsing behavior in Scandinavia. *Ecosphere*, 12, e03358
- Lykkja, O. N., E. J. Solberg, I. Herfindal, J. Wright, C. M. Rolandsen and M. G. Hanssen, 2009. The effects of human activity on summer habitat use by moose. *Alces: A Journal Devoted to the Biology and Management of Moose*, 45, 109-124
- Manly, B. F. J., L. L. MacDonald, D. L. Thomas, T. L. MacDonald and W. P. Erickson, 2002. Resource selection by animals: Statistical analysis and design for field studies. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, 221 p.

- Mata, C., P. Ruiz-Capillas and J. E. Malo, 2017. Small-scale alterations in carnivore activity patterns close to motorways. *European Journal of Wildlife Research*, 63, 1-12
- Melin, M., J. Matala, J. Pusenius and T. Packalen, 2019. Calving and post-calving habitat use of female moose in two contrasting landscapes. *Wildlife Biology*, 2019, 1-12
- Merkle, J. A., K. L. Monteith, E. O. Aikens, M. M. Hayes, K. R. Hersey, A. D. Middleton, B. A. Oates, H. Sawyer, B. M. Scurlock and M. J. Kauffman, 2016. Large herbivores surf waves of green-up during spring. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283, 20160456
- Merrow, M., K. Spoelstra and T. Roenneberg, 2005. The circadian cycle: Daily rhythms from behaviour to genes: First in the Cycles Review Series. *EMBO Reports*, 6, 930-935
- Miller, B. K. and J. A. Litvaitis, 1992. Use of roadside salt licks by moose, *Alces alces*, in northern New Hampshire. *Canadian Field-Naturalist. Ottawa ON*, 106, 112-117
- Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs (MFFP), 2016. Inventaire aérien de la grande faune : Projet de la 85/185. Gouvernement du Québec, Québec
- Mohr, C. O., 1947. Table of equivalent populations of North American small mammals. *The American Midland Naturalist*, 37, 223-249
- Muhly, T. B., C. A. Johnson, M. Hebblewhite, E. W. Neilson, D. Fortin, J. M. Fryxell, A. D. M. Latham, M. C. Latham, P. D. McLoughlin, E. Merrill, P. C. Paquet, B. R. Patterson, F. Schmiegelow, F. Scurrah and M. Musiani, 2019. Functional response of wolves to human development across boreal North America. *Ecology and Evolution*, 9, 10801-10815
- Mumma, M. A., M. P. Gillingham, S. Marshall, C. Procter, A. R. Bevington and M. Scheideman, 2021. Regional moose (*Alces alces*) responses to forestry cutblocks are driven by landscape-scale patterns of vegetation composition and regrowth. *Forest Ecology and Management*, 481, 118763
- Nathan, R., W. M. Getz, E. Revilla, M. Holyoak, R. Kadmon, D. Saltz and P. E. Smouse, 2008. A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 19052-19059
- National Research Council Canada (NRC), 2021. Sunrise/sunset calculator. Available: <https://www.nrc-cnrc.gc.ca/eng/services/sunrise/advanced.html>. Accessed 10 March 2021

- Neumann, W. and G. Ericsson, 2018. Influence of hunting on movements of moose near roads. *Journal of Wildlife Management*, 82, 918-928
- Parker, K. L., C. T. Robbins and T. A. Hanley, 1984. Energy expenditures for locomotion by mule deer and elk. *Journal of Wildlife Management*, 48, 474-488
- Patterson, B. R. and F. Messier, 2003. Age and condition of deer killed by coyotes in Nova Scotia. *Canadian Journal of Zoology*, 81, 1894-1898
- Pinard, V., C. Dussault, J. P. Ouellet, D. Fortin and R. Courtois, 2012. Calving rate, calf survival rate, and habitat selection of forest-dwelling caribou in a highly managed landscape. *Journal of Wildlife Management*, 76, 189-199
- Pokallus, J. W. and J. N. Pauli, 2016. Predation shapes the movement of a well-defended species, the North American porcupine, even when nutritionally stressed. *Behavioral Ecology*, 27, 470-475
- Polfus, J. L., M. Hebblewhite and K. Heinemeyer, 2011. Identifying indirect habitat loss and avoidance of human infrastructure by northern mountain woodland caribou. *Biological Conservation*, 144, 2637-2646
- Prosser, P., C. Nattrass and C. Prosser, 2008. Rate of removal of bird carcasses in arable farmland by predators and scavengers. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 71, 601-608
- Quinn, G. P. and M. J. Keough, 2002. Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge university press, New York, 537 p.
- R Core Team, 2021. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria
- Rea, R. V., M. C. Scheideman, G. Hesse and M. A. Mumma, 2021. The effectiveness of decommissioning roadside mineral licks on reducing moose (*Alces alces*) activity near highways: Implications for moose–vehicle collisions. *Canadian Journal of Zoology*, 99, 1009-1019
- Richard, Q., C. Toïgo, J. Appolinaire, A. Loison and M. Garel, 2017. From gestation to weaning: Combining robust design and multi-event models unveils cost of lactation in a large herbivore. *Journal of Animal Ecology*, 86, 1497-1509
- Robb, B. S., J. A. Merkle, H. Sawyer, J. L. Beck and M. J. Kauffman, 2022. Nowhere to run: Semi-permeable barriers affect pronghorn space use. *Journal of Wildlife Management*, 86, e22212

- Robertson, E. P., R. J. Fletcher, C. E. Cattau, B. J. Udell, B. E. Reichert, J. D. Austin and D. Valle, 2018. Isolating the roles of movement and reproduction on effective connectivity alters conservation priorities for an endangered bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115, 8591-8596
- Robitaille, A. and J. P. Saucier, 1998. Paysages régionaux du Québec méridional. Les publications du Québec, Sainte-Foy, Québec, Canada, 213 p.
- Rochette, B. and J. F. Dumont, 2022. Inventaire aérien de l'orignal dans la réserve faunique des Laurentides à l'hiver 2020. Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Québec, 23 p.
- Rubin, M. J., M. T. Brock, A. M. Davis, Z. M. German, M. Knapp, S. M. Welch, S. L. Harmer, J. N. Maloof, S. J. Davis and C. Weinig, 2017. Circadian rhythms vary over the growing season and correlate with fitness components. *Molecular Ecology*, 26, 5528-5540
- Rueda, M., S. Rebollo, L. Gálvez-Bravo and A. Escudero, 2008. Habitat use by large and small herbivores in a fluctuating Mediterranean ecosystem: Implications of seasonal changes. *Journal of Arid Environments*, 72, 1698-1708.
- Severud, W. J., G. D. DelGiudice and T. R. Obermoller, 2019. Association of moose parturition and post-parturition habitat with calf survival. *Journal of Wildlife Management*, 83, 175-183
- Shepard, D. B., A. R. Kuhns, M. J. Dreslik and C. A. Phillips, 2008. Roads as barriers to animal movement in fragmented landscapes. *Animal Conservation*, 11, 288-296
- Spoelstra, K., U. Albrecht, G. T. Van der Horst, V. Brauer and S. Daan, 2004. Phase responses to light pulses in mice lacking functional *per* or *cry* genes. *Journal of Biological Rhythms*, 19, 518-529
- St-Pierre, F., P. Drapeau and M. H. St-Laurent, 2022. Stairway to heaven or highway to hell? How characteristics of forest roads shape their use by large mammals in the boreal forest. *Forest Ecology and Management*, 510, 120108
- Stewart, D. G., W. D. Gulsby, S. S. Ditchkoff and B. A. Collier, 2022. Spatiotemporal patterns of male and female white-tailed deer on a hunted landscape. *Ecology and Evolution*, 12, e9277
- Street, G. M., A. R. Rodgers and J. M. Fryxell, 2015. Mid-day temperature variation influences seasonal habitat selection by moose. *Journal of Wildlife Management*, 79, 505-512

- Thompson D. G. and D. G. Pitt, 2003. A review of Canadian forest vegetation management research and practice. *Annals of Forest Science*, 60, 559-572
- Thornton, D. H., M. E. Sunkist and M. B. Main, 2004. Ecological separation within newly sympatric populations of coyotes and bobcats in south-central Florida. *Journal of Mammalogy*, 85, 973-982
- Tipton, E., K. Hallberg, L. V. Hedges and W. Chan, 2017. Implications of small samples for generalization: Adjustments and rules of thumb. *Evaluation Review*, 41, 472-505
- Trombulak, S. C. and C. A. Frissell, 2000. Review of ecological effects of roads on terrestrial and aquatic communities. *Conservation Biology*, 14, 18-30
- Van Ballenberghe, V. and W. B. Ballard, 2007. Population dynamics. In Ecology and Management of the North American Moose, 2nd ed., University Press of Colorado, Colorado, p. 223-245
- Van Langevelde, F., C. Van Dooremalen and C. F. Jaarsma, 2009. Traffic mortality and the role of minor roads. *Journal of Environmental Management*, 90, 660-667
- Villemure, M. and H. Jolicoeur, 2004. First confirmed occurrence of a wolf, *Canis lupus*, south of the St. Lawrence River in over 100 years. *The Canadian Field-Naturalist*, 118, 608-610
- Vistnes, I. I., C. Nellemann, P. Jordhøy and O. G. Støen, 2008. Summer distribution of wild reindeer in relation to human activity and insect stress. *Polar Biology*, 31, 1307-1317
- Wattles, D. W., K. A. Zeller and S. DeStefano, 2018. Response of moose to a high-density road network. *Journal of Wildlife Management*, 82, 929-939
- Wronski, T., A. Apio, J. Baranga and M. Plath, 2006. Scent marking and territorial defence in male bushbuck (*Tragelaphus scriptus*). *Journal of Zoology*, 270, 49-56
- Young, M. E., W. A. Ryberg, L. A. Fitzgerald and T. J. Hibbitts, 2018. Fragmentation alters home range and movements of the Dunes Sagebrush Lizard (*Sceloporus arenicolus*). *Canadian Journal of Zoology*, 96, 905-912
- Zuur, A., E. N. Ieno and G. M. Smith, 2007. Analyzing ecological data. Springer Science & Business Media, New York, 672 p.

SUPPORTING INFORMATION

Appendix 1.1: Average cut-off dates for each biological period per year (\pm SD) of female moose ($n = 18$) captured in 2017 and monitored until May 2019 near the Claude-Bécharé Highway in the Bas-Saint-Laurent region, Canada. Breaks were identified using the distribution of mean movement rates in function of Julian days for each individual-year combination.

Biological periods	Average dates \pm SD		
	2017	2018	2019
Spring/green-up	April 27 th \pm 5	April 28 th \pm 5	April 25 th \pm 4
Calving	May 20 th \pm 8	May 19 th \pm 3	–
Summer/rearing	June 5 th \pm 9	June 8 th \pm 7	–
Fall/rut	October 6 th \pm 11	September 29 th \pm 3	–
Winter	December 2 nd \pm 16	November 23 th \pm 11	–

Appendix 1.2: Candidate models for the linear mixed regression with ΔAIC_c and the number of parameters (k)¹ used to explain variations in movement rates of female moose ($n = 18$) captured in 2017 near the Claude-Bécharde Highway in the Bas-Saint-Laurent region, Canada (n ID – year = 43 winter, 41 spring/green-up, 32 calving, 32 summer/rearing, 27 fall/rut). The most parsimonious model is shown in bold for each biological period.

Models ²	Winter		Spring/ green-up		Calving		Summer/ rearing		Fall/rut	
	ΔAIC_c	k	ΔAIC_c	k	ΔAIC_c	k	ΔAIC_c	k	ΔAIC_c	k
Topography	373.90	3	72.09	3	152.37	1	2061.49	2	311.11	1
Topography + Day phase	172.64	4	58.90	4	29.88	2	148.97	3	25.22	2
Topography + Day phase + Paved road + Day phase*Paved road	161.21	6	52.94	6	32.25	4	100.16	5	21.77	4
Topography + Day phase + Forest road + Day phase*Forest road	104.00	6	6.90	6	0.00	4	62.88	5	31.08	4
Topography + Day phase + Paved road + Forest road + Day phase*Paved road + Day phase*Forest road	84.67	8	0.00	8	2.05	6	12.64	7	27.40	6
Topography + Day phase + Proportion of 4-7 m deciduous and mixed + Proportion of 0-4 m habitats + Day phase*Proportion of 4-7 m deciduous and mixed + Day phase*Proportion of 0-4 m habitats	97.59	8	61.61	8	40.79	6	122.86	70	11.33	6
Topography + Day phase + Paved road + Forest road + Proportion of 0-4 m habitats + Proportion of 4-7 m deciduous and mixed	0.00	8	0.43	8	7.85	6	0.00	7	0.00	6

¹ The number of parameters did not include ID – year as a random factor.

² The topographic variables changed depending on the biological period (see Statistical Analyses). Also, see section Geomatic Analyses for the paved and forest road buffer zone width used in the different biological periods.

Appendix 1.3: Candidate models for the linear mixed regression with ΔAIC_c and the number of parameters (k) used to explain home-range size of female moose ($n = 18$) captured in 2017 near the Claude-Bécharde Highway in the Bas-Saint-Laurent region, Canada (n ID = 18 in winter, spring/green-up, calving and summer/rearing, 14 in fall/rut). The most parsimonious model is shown in bold for each biological period.

Models ¹	k^2	ΔAIC_c				
		Winter	Spring/ green-up	Calving	Summer/ rearing	Fall/rut
Elevation	1	17.72	7.39	17.26	7.47	4.07
Elevation + Proportion of shelter habitat	3	16.46	1.57	15.24	1.28	1.85
Elevation + Proportion of food habitat	3	4.89	5.84	12.03	1.93	0.55
Elevation + Proportion of shelter habitat + Proportion of food habitat	5	5.00	0.00	11.58	0.00	0.00
Elevation + Proportion of shelter habitat + Forest road density	4	11.38	6.22	3.46	5.73	6.73
Elevation + Proportion of food habitat + Forest road density	4	1.26	10.35	0.00	5.72	3.64
Elevation + Proportion of shelter habitat + Proportion of food habitat + Forest road density	6	0.26	5.00	0.78	4.77	4.17
Elevation + Proportion of shelter habitat + Road density	4	10.54	6.18	11.76	5.33	6.34
Elevation + Proportion of food habitat + Road density	4	1.15	10.56	8.51	5.16	3.22
Elevation + Proportion of shelter habitat + Proportion of food habitat + Road density	6	0.00	5.03	8.84	3.58	3.62

¹ Shelter habitat included the proportion of both low and high density coniferous stands +7 m. Food habitat included the proportion of 0-4 m habitats and 4-7 m deciduous and mixed stands. Road density included all roads (paved and forest roads).

² The number of parameters did not include ID as a random factor.

Appendix 1.4: Candidate models for the mixed logistic regression with ΔAIC_c and the number of parameters (k)¹ used to assess the habitat selection of female moose ($n = 18$) captured in 2017 near the Claude-Bécharde Highway in the Bas-Saint-Laurent region, Canada (n ID – year = 43 winter, 41 spring/green-up, 32 calving, 32 summer/rearing, 27 fall/rut). The most parsimonious model is shown in bold.

Models ²	Winter		Spring/ green-up		Calving		Summer/ rearing		Fall/rut	
	ΔAIC_c	k	ΔAIC_c	k	ΔAIC_c	k	ΔAIC_c	k	ΔAIC_c	k
Landcover type + Topography	1344.45	9	377.78	8	324.06	8	2736.79	9	612.15	9
Model 1 + Day phase + Landcover type ³ *Day phase	1289.46	14	304.44	13	296.39	13	1584.43	14	374.01	14
Model 1 + Day phase + Paved road + Forest road	89.48	12	103.72	11	20.21	11	421.03	12	197.44	12
Model 1 + Day phase + Paved road + Forest road + Paved road*Day phase + Forest road*Day phase	0.00	14	0.00	13	0.00	13	0.00	14	0.00	14
Model 1 + Day phase + Forest road	195.10	11	330.73	10	89.24	10	1729.27	11	482.10	11
Model 1 + Day phase + Forest road + Forest road*Day phase	102.83	12	235.81	11	70.00	11	1363.21	12	331.56	12
Model 1 + Paved road + Forest road	89.66	11	101.91	10	18.34	10	420.10	11	201.42	11
Model 1 + Paved road	1258.92	10	166.34	9	263.20	9	1448.75	10	333.12	10
Model 1 + Forest road	195.11	10	329.05	9	87.48	9	1728.34	10	488.01	10

¹ The number of parameters did not include ID – year as a random factor.

² The topographic variables changed depending on the biological period (see Statistical Analyses). Also, see section Geomatic Analyses for the paved and forest road buffer zone width used in the different biological periods.

³ Only these landcover types were used in interaction with day phases: 0-4 m (height) habitats, 4-7 m deciduous and mixed stands, +7 m low density coniferous stands, +7 m high density coniferous stands.

CONCLUSION GÉNÉRALE

RETOUR SUR LE CONTEXTE DE L'ÉTUDE

Les décisions relatives aux déplacements fauniques ont comme objectif de maximiser les bénéfices (p. ex. l'obtention de ressources alimentaires : Merkle *et al.*, 2016; le marquage du territoire : Wronski *et al.*, 2006) et par le fait même de limiter les coûts (l'évitement d'insectes piqueurs : Vistnes *et al.*, 2008; l'accès à des abris contre la prédation : Pokallus et Pauli, 2016) à différentes échelles temporelles (Larsen et Boutin, 1994; Baker et Rao, 2004). Afin de s'ajuster à ces différents coûts et bénéfices rencontrés dans un paysage, les animaux peuvent moduler leurs patrons d'utilisation de l'espace (Dechen Quinn *et al.*, 2013; Bryce *et al.*, 2022) et de sélection d'habitat (Dussault *et al.*, 2005a; Mason *et al.*, 2017). Chez l'orignal, ce compromis peut être modulé par le risque de prédation (Dussault *et al.*, 2005a; Melin *et al.*, 2019), la disponibilité (Van Ballenberghe et Ballard, 2007) et la qualité (Sæther et Andersen, 1990) de la nourriture, le couvert de neige (Dussault *et al.*, 2005b) ainsi que les cycles circadiens et annuels (Laurian *et al.*, 2008ab; Krauze-Gryz *et al.*, 2017). De plus, diverses perturbations peuvent influencer les déplacements de l'orignal en modulant la distribution spatio-temporelle des risques et des ressources dans un paysage (Young *et al.*, 2018), dont les coupes forestières (Hargis *et al.*, 1999) et les réseaux routiers (Fahrig *et al.*, 2019). Des changements dans les patrons d'utilisation de l'espace (Brown *et al.*, 2018) et de sélection d'habitat (Laurian *et al.*, 2012) ont d'ailleurs été observés chez les orignaux à proximité des routes. En effet, près d'un réseau routier, ces derniers font face à un compromis entre l'évitement de différentes sources de risque (trafic et bruit : Eldegard *et al.*, 2012; présence de prédateurs : DeMars et Boutin, 2018; présence de chasseurs : Ausilio *et al.*, 2022) et l'attraction pour certaines ressources localisées en bordure de routes (mares salines : Leblond *et al.*, 2007; végétation hâtive : Bowman *et al.*, 2010).

L'orignal (*Alces alces americana*), un grand cervidé souvent impliqué dans les collisions avec des véhicules dans l'hémisphère nord (Lavsund et Sandegren, 1991; Laliberté et St-Laurent, 2020a), constitue un modèle biologique intéressant pour analyser les effets des perturbations anthropiques sur les variations temporelles des patrons d'utilisation de l'espace et de sélection d'habitat. La majorité des projets portant sur ce sujet ont été effectués dans des aires d'études où l'orignal était en sympatrie avec le loup gris (*Canis lupus*; p. ex. Québec : Laurian *et al.*, 2008ab, 2012; Ontario : Boyle *et al.*, 2020; Scandinavie : Loosen *et al.*, 2021). Il est possible que, devant l'absence de cet important carnivore, le comportement de l'orignal diffère des paysages où le loup est présent, entre autres quant au compromis entre les coûts et les bénéfices. Mon étude contribue donc à mieux comprendre les réponses comportementales de l'orignal face à un réseau routier dans un paysage inoccupé par son principal prédateur.

Mon objectif était par conséquent d'analyser les patrons d'utilisation de l'espace et de sélection d'habitat des orignaux à proximité d'un réseau routier en absence du loup, sous l'angle des variations journalières et annuelles. Pour ce faire, différentes périodes biologiques (hiver, fonte des neiges, mise bas, élevage-été, rut-automne) et phases du jour (jour, crépuscule-nuit-aube) ont été définies pour tester l'influence de huit catégories d'habitat et deux types de routes (routes pavées vs chemins forestiers). Devant la quasi-absence d'orignaux mâles dans mon échantillon, seules les données des femelles ont été analysées.

RETOUR SUR LES PRINCIPAUX RÉSULTATS OBTENUS

Alors que mes analyses décrivant les patrons d'utilisation de l'espace ne montraient qu'un faible effet des variables du paysage sur les variations des taux de mouvement ou de la taille des domaines vitaux des orignaux, les analyses de sélection d'habitat ont permis de mettre en évidence des effets marqués des différents types de couverts, de la topographie et des routes sur les patrons de sélection de l'orignal. Cependant, toutes mes analyses ont clairement montré les effets des phases du jour et des périodes biologiques sur ces réponses

comportementales par le biais de la recherche de nourriture, de l'évitement du risque de prédation, des contraintes aux déplacements dans la neige ou de l'évitement des routes pavées et des chemins forestiers, soutenant ainsi mon hypothèse générale. En effet, la taille des domaines vitaux diminuait avec l'augmentation de la proportion de peuplements offrant à la fois nourriture et abris contre les précipitations à l'hiver, suggérant une dépense énergétique moindre associée aux déplacements dans la neige. Les femelles sélectionnaient les peuplements nourriciers pendant les périodes où les mouvements ne sont pas restreints par le couvert de neige (c.-à-d. la fonte des neiges, l'élevage-été et le rut-automne), puis les peuplements procurant abris contre la prédation opportuniste des veaux pendant la mise bas. Elles évitaient les chemins forestiers et les routes pavées à chaque période biologique. Cet évitement était cependant plus faible durant la phase « crépuscule-nuit-aube » malgré l'activité plus élevée des prédateurs ce qui suggère une forte aversion de la présence humaine. Finalement, le comportement des orignaux dans ma zone d'étude était similaire aux études réalisées dans des paysages encore occupés par le loup.

CONTRIBUTIONS THÉORIQUES ET APPLIQUÉES DE L'ÉTUDE À L'AVANCEMENT DES CONNAISSANCES

Mon étude aide à mieux comprendre les mécanismes sous-jacents aux comportements de sélection d'habitat et d'utilisation de l'espace d'un grand mammifère dans un paysage fortement perturbé par l'activité humaine et où le principal prédateur est absent depuis plusieurs décennies. Nous pouvons interpréter à partir de mes résultats que les humains, le couvert de neige et le risque de prédation des veaux par l'ours noir (*Ursus americanus*) et le coyote (*Canis latrans*) jouent un rôle dans le compromis coûts – bénéfices des orignaux femelles. Les réponses comportementales des orignaux étaient similaires aux études réalisées dans des territoires occupés par le loup. La sélection d'abris pendant la mise bas, l'aversion des routes pavées et des chemins forestiers, l'évitement moindre des routes pendant la phase « crépuscule-nuit-aube » ainsi que les taux de mouvement et taille des domaines vitaux

diminués à l'hiver en sont des exemples. Cette similitude, surtout concernant l'évitement des routes, peut s'expliquer par une forte aversion vis-à-vis les humains qui sont d'ailleurs considérés comme des « super prédateurs » (Darimont *et al.*, 2015).

Selon le cadre général proposé par Frid et Dill (2002), les orignaux perçoivent peut-être les humains comme un risque de prédation plus important que le loup, guidant ainsi le comportement de ceux-ci. Dans notre zone d'étude, l'orignal est d'ailleurs une espèce de gibier prisée (Lefort et Massé, 2015) et est régulièrement confronté aux humains étant donné le paysage agroforestier où l'agriculture et les coupes forestières dominent. Mes résultats témoignent de l'importance du risque associé aux activités humaines sur le comportement des orignaux puisque ceux-ci sont plus près des routes pavées et des chemins forestiers pendant la phase « crépuscule-nuit-aube », malgré le risque plus élevé de rencontrer un prédateur (Thornton *et al.*, 2004). Pendant ces phases du jour, les orignaux peuvent acquérir des ressources en bordure de routes (végétation hâtive : Bowman *et al.*, 2010; nutriments présents dans les mares salines : Leblond *et al.*, 2007) avec une exposition minimale aux activités humaines (Eldegard *et al.*, 2012; Ausilio *et al.*, 2022). Également, le territoire du Bas-Saint-Laurent est occupé par le coyote (Larivière et Crête, 1992), un prédateur moins efficace que le loup et davantage opportuniste, mais plus abondant. Ce prédateur, jumelé à l'ours noir, peut représenter un risque de prédation considérable surtout pendant la mise bas où les femelles et les veaux sont à leurs plus vulnérables (Van Ballenberghe et Ballard, 2007).

Sous un angle davantage appliqué, les résultats de mon étude permettent de mieux cerner quels sont les peuplements forestiers importants pour l'orignal en absence de son principal prédateur, et ce, à différentes périodes de l'année, suivant les variations de ses besoins en ressources. Ces connaissances viennent s'ajouter à celles recueillies au nord du fleuve Saint-Laurent, dans des paysages occupés par le loup gris (p. ex. Dussault *et al.*, 2005ab; Leblond *et al.*, 2007; Laurian *et al.*, 2008ab, 2012), prodiguant des informations pouvant permettre d'améliorer la gestion de l'orignal et de son habitat. Par exemple, mes résultats suggèrent que le couvert de neige affecte grandement les patrons de sélection d'habitat et d'utilisation de l'espace des orignaux de mon aire d'étude, malgré la plus faible

quantité de précipitation qu'on retrouve au sud du fleuve. Mon étude a également mis en lumière l'importance des phases du jour sur le comportement des orignaux face à un réseau routier, et ce dans un paysage fortement perturbé par des activités agricoles et forestières. Sachant ce qui attire et éloigne les orignaux des routes (Leblond *et al.*, 2007; Bowman *et al.*, 2010; Eldegard *et al.*, 2012) ainsi que les saisons et phases du jour les plus à risques d'y rencontrer cet ongulé, il serait possible d'intégrer ces informations dans des actions préventives concernant les collisions faune-véhicule (voir p. ex. Grosman *et al.*, 2011 pour divers scénarios de gestion des mares salines ou encore Laliberté et St-Laurent, 2020b sur l'utilisation de modèles de connectivité afin de prédire les corridors de déplacement de la faune).

LIMITES DE L'ÉTUDE

Mon étude s'appuie uniquement sur un échantillon de femelles adultes et pour lesquelles je ne connaissais pas le statut reproducteur, ce qui limite l'inférence pouvant être faite à partir de mes résultats. C'est principalement le cas quant aux réponses comportementales que je n'ai pas contrastées entre les mâles et les femelles pour certaines périodes biologiques en raison de l'absence de mâles dans mon échantillon (p. ex. l'augmentation des déplacements des mâles pendant le rut : Leblond *et al.*, 2010; Neumann et Ericsson, 2018), ou encore aux patrons comportementaux différents des femelles qui font face à des besoins énergétiques marqués durant la gestation et la lactation (Richard *et al.*, 2017). Toutefois, ces contraintes n'étaient pas sous mon contrôle, puisque très peu de mâles étaient présents pendant les sessions de captures et les deux seuls mâles munis d'un collier télémétrique ont été abattus peu de temps après la capture, durant la période de chasse sportive, limitant de beaucoup la quantité de données à ma disposition. Il est également connu que la présence d'un veau influence le comportement de la femelle tant chez l'orignal (Bowyer *et al.*, 2001; Dussault *et al.*, 2005a) que chez d'autres espèces (p. ex. caribou : voir Leblond *et al.*, 2016; Lesmerises *et al.*, 2017). Malheureusement, il m'était difficile de

vérifier quelles femelles avaient mis bas, de savoir lesquelles avaient gardé leur veau en vie et pendant combien de temps. Ces informations auraient eu le potentiel d'améliorer grandement l'ajustement de mes modèles pour toutes les analyses, particulièrement pour le volet d'utilisation de l'espace. Les individus expliquaient d'ailleurs la majorité de la variation de la taille des domaines vitaux ($\approx 65\%$), et ce pour pratiquement l'ensemble des périodes biologiques.

La faible taille d'échantillon m'a également restreint quant au nombre de variables pouvant être considérées dans mes analyses statistiques. J'ai donc dû regrouper certaines catégories d'habitat (p. ex. les perturbations anthropiques et les peuplements de 0-4 m de hauteur), certaines phases du jour (crépuscule-nuit-aube) et types de routes (l'autoroute 85 et les routes locales de plus petites dimensions), alors que les considérer individuellement m'aurait permis d'affiner les réponses comportementales observées. Finalement, le faible ajustement des modèles de taux de mouvement (c.-à-d. le pseudo- R^2) suggère que certaines variables pouvant jouer un rôle dans l'explication du comportement de cet ongulé n'ont pas été considérées; ce pourrait être le cas de la présence d'un veau (Bowyer *et al.*, 2001; Dussault *et al.*, 2005a), de l'intensité de l'activité de chasse en automne (Neumann et Ericsson, 2018) ou encore de la température (Street *et al.*, 2015).

PERSPECTIVES

Les réseaux routiers, qui ne cessent de croître à l'échelle planétaire (Laurance *et al.*, 2017), sont considérés comme l'une des perturbations les plus répandues (Trombulak et Frissell, 2000; Laurance et Arrea, 2017) et peuvent modifier la structure, la composition et le fonctionnement des écosystèmes (Jones *et al.*, 2000; Haddad *et al.*, 2015). Il s'avère donc important de bien comprendre comment la faune répond au compromis entre coûts et bénéfices pour réaliser ses déplacements dans un paysage de plus en plus perturbé par les réseaux routiers, mais également par les activités agricoles et forestières. Cela s'avère d'autant plus vrai lorsque l'espèce de gibier concernée génère des retombées économiques

considérables (Lefort et Massé, 2015) certes, mais peut générer plusieurs millions de dommages ainsi que de nombreuses blessures et mortalités humaines lors de collisions faune-véhicule (Huijser *et al.*, 2009; Gren et Jägerbrand, 2019). Mon étude souligne l'importance des phases du jour sur les réponses comportementales des orignaux face aux routes (p. ex. évitement plus marqué le jour), mais offre aussi une meilleure compréhension de son comportement dans un paysage agroforestier et sans loups avec une forte présence humaine. Une étude complémentaire à celle-ci pourrait par exemple suivre simultanément deux groupes d'orignaux vivant près de réseaux routiers en utilisant les mêmes catégories d'habitats et les mêmes classes de routes, dans un paysage occupé par les loups et l'autre où le loup est absent, afin de mettre en évidence les différences de comportement, s'il y a lieu. Une telle étude pourrait porter tant sur les mâles que sur les femelles, tout en s'assurant d'avoir des observations permettant d'assurer un suivi sur les femelles gestantes ou non, suitées ou non, en considérant également la survie des veaux.

En conclusion, mon étude a l'avantage de combler le manque dans la littérature concernant la réponse comportementale des orignaux face à un réseau routier dans un paysage inoccupé par leur principal prédateur. Mes résultats ont montré comment les saisons et les phases du jour modulaient les patrons de sélection d'habitat et d'utilisation de l'espace, mais également comment les orignaux s'ajustaient au compromis entre l'acquisition des ressources, les coûts de déplacement dans la neige et l'atténuation du risque de prédation. Finalement, les réponses comportementales observées ont mis en lumière l'effet aversif lié à la présence humaine qui semble agir comme un risque de prédation considérable, voire même supérieur.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Amber, E. D., J. M. Myers, G. J. Lipps Jr et W. E. Peterman, 2021. Small mammal daily activity periods derived using AHDriFT camera traps. *Mammal Research*, 66, 289-300
- Andrews, A., 1990. Fragmentation of habitat by roads and utility corridors: A review. *Australian Zoologist*, 26, 130-141
- Ascensao, F., A. P. Clevenger, C. Grilo, J. Filipe et M. Santos-Reis, 2012. Highway verges as habitat providers for small mammals in agrosilvopastoral environments. *Biodiversity and Conservation*, 21, 3681-3697
- Ausilio, G., C. Wikenros, H. Sand, P. Wabakken, A. Eriksen et B. Zimmermann, 2022. Environmental and anthropogenic features mediate risk from human hunters and wolves for moose. *Ecosphere*, 13, e4323
- Baker, M. B. et S. Rao, 2004. Incremental costs and benefits shape natal dispersal: Theory and example with *Hemilepistus reaumuri*. *Ecology*, 85, 1039-1051
- Ballard, W. B. et V. Van Ballenberghe, 2007. Predator/prey relationships. Dans *Ecology and Management of the North American Moose*. University Press of Colorado, Colorado, p. 247-274
- Barbosa, P., N. H. Schumaker, K. R. Brandon, A. Bager et C. Grilo, 2020. Simulating the consequences of roads for wildlife population dynamics. *Landscape and Urban Planning*, 193, 103672
- Berger, J., 2007. Fear, human shields and the redistribution of prey and predators in protected areas. *Biology Letters*, 3, 620-623
- Bosso, L., L. Ancillotto, S. Smeraldo, S. D'Arco, A. Migliozi, P. Conti et D. Russo, 2018. Loss of potential bat habitat following a severe wildfire: A model-based rapid assessment. *International Journal of Wildland Fire*, 27, 756-769
- Bouchard, J., A. T. Ford, F. E. Eigenbrod et L. Fahrig, 2009. Behavioral responses of northern leopard frogs (*Rana pipiens*) to roads and traffic: Implications for population persistence. *Ecology and Society*, 14, 23

- Bowman, J., J. C. Ray, A. J. Magoun, D. S. Johnson et F. N. Dawson, 2010. Roads, logging, and the large-mammal community of an eastern Canadian boreal forest. *Canadian Journal of Zoology*, 88, 454-467
- Bowyer, R. T., B. M. Pierce, L. K. Duffy et D. A. Haggstrom, 2001. Sexual segregation in moose: Effects of habitat manipulation. *Alces*, 37, 109-123
- Boyle, S. P., J. D. Litzgus et D. Lesbarrères, 2020. Limited evidence for negative effects of highway widening on North American large mammals. *European Journal of Wildlife Research*, 66, 1-10
- Brown, C. L., K. Kielland, T. J. Brinkman, S. L. Gilbert et E. S. Euskirchen, 2018. Resource selection and movement of male moose in response to varying levels of off-road vehicle access. *Ecosphere*, 9, e02405
- Brown, S. A., G. Zumbrunn, F. Fleury-Olela, N. Preitner et U. Schibler, 2002. Rhythms of mammalian body temperature can sustain peripheral circadian clocks. *Current Biology*, 12, 1574-1583
- Bryce, C. M., C. E. Dunford, A. M. Pagano, Y. Wang, B. L. Borg, S. M. Arthur et T. M. Williams, 2022. Environmental correlates of activity and energetics in a wide-ranging social carnivore. *Animal Biotelemetry*, 10, 1-16
- Byers, J. A., 1997. The ghosts of predators past. Dans *American pronghorn: Social adaptations and the ghosts of predators past*. University of Chicago Press, Chicago, p. 234-244
- Cai, X., Z. Wu et J. Cheng, 2013. Using kernel density estimation to assess the spatial pattern of road density and its impact on landscape fragmentation. *International Journal of Geographical Information Science*, 27, 222-230
- Cederlund, G. et H. Sand, 1994. Home-range size in relation to age and sex in moose. *Journal of Mammalogy*, 75, 1005-1012
- Chekchak, T., R. Courtois, J. P. Ouellet, L. Breton et S. St-Onge, 1998. Caractéristiques des sites de mise bas de l'orignal (*Alces alces*). *Canadian Journal of Zoology*, 76, 1663-1670
- Chow-Fraser, G., N. Heim, J. Paczkowski, J. P. Volpe et J. T. Fisher, 2022. Landscape change shifts competitive dynamics between declining at-risk wolverines and range-expanding coyotes, compelling a new conservation focus. *Biological Conservation*, 266, 109435

- Courtois, R. et A. Beaumont, 1999. The influence of accessibility on moose hunting in northwestern Québec. *Alces: A Journal Devoted to the Biology and Management of Moose*, 35, 41-50
- Dailey, T. V. et N. T. Hobbs, 1989. Travel in alpine terrain: Energy expenditures for locomotion by mountain goats and bighorn sheep. *Canadian Journal of Zoology*, 67, 2368-2375
- Darimont, C. T., C. H. Fox, H. M. Bryan et T. E. Reimchen, 2015. The unique ecology of human predators. *Science*, 349, 858-860
- Dechen Quinn, A. C., D. M. Williams et W. F. Porter, 2013. Landscape structure influences space use by white-tailed deer. *Journal of Mammalogy*, 94, 398-407
- DeMars, C. A. et S. Boutin, 2018. Nowhere to hide: Effects of linear features on predator-prey dynamics in a large mammal system. *Journal of Animal Ecology*, 87, 274-284
- Dibner, C. et U. Schibler, 2015. Circadian timing of metabolism in animal models and humans. *Journal of Internal Medicine*, 277, 513-527
- Dickie, M., R. Serrouya, R. S. McNay et S. Boutin, 2017. Faster and farther: Wolf movement on linear features and implications for hunting behaviour. *Journal of Applied Ecology*, 54, 253-263
- Dussault, C., J. P. Ouellet, R. Courtois, J. Huot, L. Breton et H. Jolicoeur, 2005a. Linking moose habitat selection to limiting factors. *Ecography*, 28, 619-628
- Dussault, C., R. Courtois, J. P. Ouellet et I. Girard, 2005b. Space use of moose in relation to food availability. *Canadian Journal of Zoology*, 83, 1431-1437
- Dyer, S. J., J. P. O'Neill, S. M. Wasel et S. Boutin, 2002. Quantifying barrier effects of roads and seismic lines on movements of female woodland caribou in northeastern Alberta. *Canadian Journal of Zoology*, 80, 839-845
- Eldegard, K., J. T. Lyngved et O. Hjeljord, 2012. Coping in a human-dominated landscape, trade-off between foraging and keeping away from roads by moose (*Alces alces*). *European Journal of Wildlife Research*, 58, 969-979
- Fahrig, L., 2002. Effect of habitat fragmentation on the extinction threshold: A synthesis. *Ecological Applications*, 12, 346-353
- Fahrig, L., 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 487-515

- Fahrig, L., 2007. Non-optimal animal movement in human-altered landscapes. *Functional Ecology*, 21, 1003-1015
- Fahrig, L. et T. Rytwinski, 2009. Effects of roads on animal abundance: An empirical review and synthesis. *Ecology and Society*, 14, 21-41
- Fahrig, L., V. Arroyo-Rodríguez, J. R. Bennett, V. Boucher-Lalonde, E. Cazetta, D. J. Currie, F. Eigenbrodf, A. T. Fordg, S. P. Harrisonh, J. A. G. Jaegeri, N. Koperj, A. E. Martink, J. L. Martinl, J. P. Metzgerm, P. Morrisona, J. R. Rhodesn, D. A. Saunderso, D. Simberloffp, A. C. Smithq, L. Tischendorfr, M. Vellends et J. I. Watling, 2019. Is habitat fragmentation bad for biodiversity?. *Biological Conservation*, 230, 179-186
- Ford, A. T. et L. Fahrig, 2008. Movement patterns of eastern chipmunks (*Tamias striatus*) near roads. *Journal of Mammalogy*, 89, 895-903
- Forman, R. T. et R. D. Deblinger, 2000. The ecological road-effect zone of a Massachusetts (USA) suburban highway. *Conservation Biology*, 14, 36-46
- Frid, A. et L. Dill, 2002. Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservation Ecology*, 6, 11
- Gagnon, J. W., T. C. Theimer, N. L. Dodd, S. Boe et R. E. Schweinsburg, 2007. Traffic volume alters elk distribution and highway crossings in Arizona. *Journal of Wildlife Management*, 71, 2318-2323
- Gren, M. et A. Jägerbrand, 2019. Calculating the costs of animal-vehicle accidents involving ungulate in Sweden. *Transportation Research Part D: Transport and Environment*, 70, 112-122
- Grosman, P. D., J. A. Jaeger, P. M. Biron, C. Dussault et J. P. Ouellet, 2011. Trade-off between road avoidance and attraction by roadside salt pools in moose: An agent-based model to assess measures for reducing moose-vehicle collisions. *Ecological Modelling*, 222, 1423-1435
- Haddad, N. M., L. A. Brudvig, J. Clobert, K. F. Davies, A. Gonzalez, R. D. Holt, T. E. Lovejoy, J. O. Sexton, M. P. Austion, C. D. Collins, W. M. Cook, E. I. Damschen, R. M. Ewers, B. L. Foster, C. N. Jenkins, A. J. King, W. F. Laurance, D. J. Levey, C. R. Margules, B. A. Melbourne, A. O. Nicholls, J. L. Orrock, D. X. Song et J. R. Townshend, 2015. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances*, 1, 1-9
- Hadley, A. S. et M. G. Betts, 2016. Refocusing habitat fragmentation research using lessons from the last decade. *Current Landscape Ecology Reports*, 1, 55-66

- Haikonen, H. et H. Summala, 2001. Deer-vehicle crashes: Extensive peak at 1 hour after sunset. *American Journal of Preventive Medicine*, 21, 209-213
- Haila, Y. R. J. Ö., 1999. Islands and fragments. Dans *Maintaining biodiversity in forest ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, p. 234-264
- Hargis, C. D., J. A. Bissonette et D. L. Turner, 1999. The influence of forest fragmentation and landscape pattern on American martens. *Journal of Applied Ecology*, 36, 157-172
- Hill, J. E., T. L. DeVault et J. L. Belant, 2021. A review of ecological factors promoting road use by mammals. *Mammal Review*, 51, 214-227
- Hills, B. L., 1980. Vision, visibility, and perception in driving. *Perception*, 9, 183-216
- Huijser, M. P., J. W. Duffield, A. P. Clevenger, R. J. Ament et P. T. McGowen, 2009. Cost-benefit analyses of mitigation measures aimed at reducing collisions with large ungulates in the United States and Canada: A decision support tool. *Ecology and Society*, 14, 15
- Jaeger, J. A., 2007. Effects of the configuration of road networks on landscape connectivity. *Road Ecology Center*, 267-280
- Jaeger, J. A., A. Spanowicz, J. Bowman et A. Clevenger, 2019. Clôtures et passages fauniques pour les petits et moyens mammifères le long de la route 175 au Québec: Quelle est leur efficacité?. *Le Naturaliste canadien*, 143, 69-80
- Jaeger, J. A., J. Bowman, J. Brennan, L. Fahrig, D. Bert, J. Bouchard, N. Charbonneau, K. Frank, B. Gruber et K. T. Von Toschanowitz, 2005. Predicting when animal populations are at risk from roads: An interactive model of road avoidance behavior. *Ecological Modelling*, 185, 329-348
- James, A. R. et A. K. Stuart-Smith, 2000. Distribution of caribou and wolves in relation to linear corridors. *Journal of Wildlife Management*, 64, 154-159
- Jessop, T. S., J. Webb, T. Dempster, B. Feit et M. Letnic, 2018. Interactions between corticosterone phenotype, environmental stressor pervasiveness and irruptive movement-related survival in the cane toad. *Journal of Experimental Biology*, 221, jeb187930
- Jones, J. A., F. J. Swanson, B. C. Wemple et K. U. Snyder, 2000. Effects of roads on hydrology, geomorphology, and disturbance patches in stream networks. *Conservation Biology*, 14, 76-85

- Kittle, A. M., J. K. Bukombe, A. R. E. Sinclair, S. A. R. Mduma et J. M. Fryxell, 2022. Where and when does the danger lie? Assessing how location, season and time of day affect the sequential stages of predation by lions in western Serengeti National Park. *Journal of Zoology*, 316, 229-239
- Kociolek, A. V., A. P. Clevenger, C. C. St-Clair et D. S. Proppe, 2011. Effects of road networks on bird populations. *Conservation Biology*, 25, 241-249
- Krauze-Gryz, D., M. Żmihorski, K. Jasińska, L. Kwaśny et J. Werka, 2017. Temporal pattern of wildlife-train collisions in Poland. *Journal of Wildlife Management*, 81, 1513-1519
- Labonté, J., R. Courtois et J. P. Ouellet, 1993. Déplacements et taille des domaines vitaux des orignaux (*Alces alces*) dans le Bas-Saint-Laurent et la Gaspésie. Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Direction de la faune et des habitats, service de la faune terrestre, Québec, 38 p.
- Lagos, L., J. Picos et E. Valero, 2012. Temporal pattern of wild ungulate-related traffic accidents in northwest Spain. *European Journal of Wildlife Research*, 58, 661-668
- Laliberté, J. et M. H. St-Laurent, 2020a. In the wrong place at the wrong time: Moose and deer movement patterns influence wildlife-vehicle collision risk. *Accident Analysis & Prevention*, 135, 105365
- Laliberté, J. et M. H. St-Laurent, 2020b. Validation of functional connectivity modeling: The Achilles' heel of landscape connectivity mapping. *Landscape and Urban Planning*, 202, 103878.
- Larivière, S. et M. Crête, 1992. Causes et conséquences de la colonisation du Québec par le coyote (*Canis latrans*). Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Direction de la gestion des espèces et des habitats, Québec, 47 p.
- Larsen, K. W. et S. Boutin, 1994. Movements, survival, and settlement of red squirrel (*Tamiasciurus hudsonicus*) offspring. *Ecology*, 75, 214-223
- Laurance, W. F. et I. B. Arrea, 2017. Roads to riches or ruin?. *Science*, 358, 442-444
- Laurance, W. F., M. J. Campbell, M. Alamgir et M. I. Mahmoud, 2017. Road expansion and the fate of Africa's tropical forests. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 5, 75
- Laurian, C., C. Dussault, J. P. Ouellet, R. Courtois et M. Poulin, 2012. Interactions between a large herbivore and a road network. *Ecoscience*, 19, 69-79

- Laurian, C., C. Dussault, J. P. Ouellet, R. Courtois, M. Poulin et L. Breton, 2008a. Behavior of moose relative to a road network. *Journal of Wildlife Management*, 72, 1550-1557
- Laurian, C., C. Dussault, J. P. Ouellet, R. Courtois, M. Poulin et L. Breton, 2008b. Behavioral adaptations of moose to roadside salt pools. *Journal of Wildlife Management*, 72, 1094-1100
- Lavsund, S. et F. Sandegren, 1991. Moose-vehicle relations in Sweden: A review. *Alces: A Journal Devoted to the Biology and Management of Moose*, 27, 118-126
- Leblond, M., C. Dussault et J. P. Ouellet, 2010. What drives fine-scale movements of large herbivores? A case study using moose. *Ecography*, 33, 1102-1112
- Leblond, M., C. Dussault, J. P. Ouellet et M. H. St-Laurent, 2016. Caribou avoiding wolves face increased predation by bears – Caught between Scylla and Charybdis. *Journal of Applied Ecology*, 53, 1078-1087
- Leblond, M., C. Dussault, J. P. Ouellet, M. Poulin, R. Courtois et J. Fortin, 2007. Electric fencing as a measure to reduce moose-vehicle collisions. *Journal of Wildlife Management*, 71, 1695-1703
- Lefort, S. et S. Massé, 2015. Plan de gestion de l'orignal au Québec 2012-2019. Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs - Secteur de la faune et des parcs, Direction générale de l'expertise sur la faune et ses habitats et Direction générale du développement de la faune, Québec, 443 p.
- Lesmerises, F., C. Dussault et M. H. St-Laurent, 2012. Wolf habitat selection is shaped by human activities in a highly managed boreal forest. *Forest Ecology and Management*, 276, 125-131
- Lesmerises, F., C. J. Johnson et M. H. St-Laurent, 2017. Refuge or predation risk? Alternate ways to perceive hiker disturbance based on maternal state of female caribou. *Ecology and Evolution*, 7, 845-854
- Loosen, A. E., O. Devineau, B. Zimmermann, J. P. Cromsigt, S. E. Pfeffer, C. Skarpe et K. Marie Mathisen, 2021. Roads, forestry, and wolves interact to drive moose browsing behavior in Scandinavia. *Ecosphere*, 12, e03358
- Martin, A. E., S. L. Graham, M. Henry, E. Pervin et L. Fahrig, 2018. Flying insect abundance declines with increasing road traffic. *Insect Conservation and Diversity*, 11, 608-613

- Mason, T. H., F. Brivio, P. A. Stephens, M. Apollonio et S. Grignolio, 2017. The behavioral trade-off between thermoregulation and foraging in a heat-sensitive species. *Behavioral Ecology*, 28, 908-918
- Mata, C., P. Ruiz-Capillas et J. E. Malo, 2017. Small-scale alterations in carnivore activity patterns close to motorways. *European Journal of Wildlife Research*, 63, 1-12
- Melin, M., J. Matala, J. Pusenius et T. Packalen, 2019. Calving and post-calving habitat use of female moose in two contrasting landscapes. *Wildlife Biology*, 2019, 1-12
- Merkle, J. A., K. L. Monteith, E. O. Aikens, M. M. Hayes, K. R. Hersey, A. D. Middleton, B. A. Oates, H. Sawyer, B. M. Scurlock et M. J. Kauffman, 2016. Large herbivores surf waves of green-up during spring. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283, 20160456
- Merrow, M., K. Spoelstra et T. Roenneberg, 2005. The circadian cycle: Daily rhythms from behaviour to genes: First in the Cycles Review Series. *EMBO Reports*, 6, 930-935
- Miller, B. K. et J. A. Litvaitis, 1992. Use of roadside salt licks by moose, *Alces alces*, in northern New Hampshire. *Canadian Field-Naturalist*. Ottawa ON, 106, 112-117
- Miller, J. R. et P. Cale, 2000. Behavioral mechanisms and habitat use by birds in a fragmented agricultural landscape. *Ecological Applications*, 10, 1732-1748
- Montgomery, R. A., K. M. Redilla, R. J. Moll, B. Van Moorter, C. M. Rolandsen, J. J. Millspaugh et E. J. Solberg, 2019. Movement modeling reveals the complex nature of the response of moose to ambient temperatures during summer. *Journal of Mammalogy*, 100, 169-177
- Muhly, T. B., C. A. Johnson, M. Hebblewhite, E. W. Neilson, D. Fortin, J. M. Fryxell, A. D. M. Latham, M. C. Latham, P. D. McLoughlin, E. Merrill, P. C. Paquet, B. R. Patterson, F. Schmiegelow, F. Scurrah et M. Musiani, 2019. Functional response of wolves to human development across boreal North America. *Ecology and Evolution*, 9, 10801-10815
- Mumma, M. A., M. P. Gillingham, S. Marshall, C. Procter, A. R. Bevington et M. Scheideman, 2021. Regional moose (*Alces alces*) responses to forestry cutblocks are driven by landscape-scale patterns of vegetation composition and regrowth. *Forest Ecology and Management*, 481, 118763
- Munro, K. G., J. Bowman et L. Fahrig, 2012. Effect of paved road density on abundance of white-tailed deer. *Wildlife Research*, 39, 478-487

- Nathan, R., W. M. Getz, E. Revilla, M. Holyoak, R. Kadmon, D. Saltz et P. E. Smouse, 2008. A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 19052-19059
- Neumann, W. et G. Ericsson, 2018. Influence of hunting on movements of moose near roads. *Journal of Wildlife Management*, 82, 918-928
- Parker, K. L., C. T. Robbins et T. A. Hanley, 1984. Energy expenditures for locomotion by mule deer and elk. *Journal of Wildlife Management*, 48, 474-488
- Parsons, B. M., N. C. Coops, G. B. Stenhouse, A. C. Burton et T. A. Nelson, 2020. Building a perceptual zone of influence for wildlife: Delineating the effects of roads on grizzly bear movement. *European journal of wildlife research*, 66, 1-16
- Patterson, B. R. et F. Messier, 2003. Age and condition of deer killed by coyotes in Nova Scotia. *Canadian Journal of Zoology*, 81, 1894-1898
- Pokallus, J. W. et J. N. Pauli, 2016. Predation shapes the movement of a well-defended species, the North American porcupine, even when nutritionally stressed. *Behavioral Ecology*, 27, 470-475
- Polfus, J. L., M. Hebblewhite et K. Heinemeyer, 2011. Identifying indirect habitat loss and avoidance of human infrastructure by northern mountain woodland caribou. *Biological Conservation*, 144, 2637-2646
- Prosser, P., C. Nattrass et C. Prosser, 2008. Rate of removal of bird carcasses in arable farmland by predators and scavengers. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 71, 601-608
- Rea, R. V., 2003. Modifying roadside vegetation management practices to reduce vehicular collisions with moose *Alces alces*. *Wildlife Biology*, 9, 81-91
- Rea, R. V., M. C. Scheideman, G. Hesse et M. A. Mumma, 2021. The effectiveness of decommissioning roadside mineral licks on reducing moose (*Alces alces*) activity near highways: Implications for moose–vehicle collisions. *Canadian Journal of Zoology*, 99, 1009-1019
- Richard, Q., C. Toïgo, J. Appolinaire, A. Loison et M. Garel, 2017. From gestation to weaning: Combining robust design and multi-event models unveils cost of lactation in a large herbivore. *Journal of Animal Ecology*, 86, 1497-1509
- Robb, B. S., J. A. Merkle, H. Sawyer, J. L. Beck et M. J. Kauffman, 2022. Nowhere to run: Semi-permeable barriers affect pronghorn space use. *Journal of Wildlife Management*, 86, e22212

- Robertson, E. P., R. J. Fletcher, C. E. Cattau, B. J. Udell, B. E. Reichert, J. D. Austin et D. Valle, 2018. Isolating the roles of movement and reproduction on effective connectivity alters conservation priorities for an endangered bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115, 8591-8596
- Rus, A. I., C. McArthur, V. S. Mella et M. S. Crowther, 2021. Habitat fragmentation affects movement and space use of a specialist folivore, the koala. *Animal Conservation*, 24, 26-37
- Sæther, B. E. et R. Andersen, 1990. Resource limitation in a generalist herbivore, the moose *Alces alces*: Ecological constraints on behavioural decisions. *Canadian Journal of Zoology*, 68, 993-999
- Schwartz, C. C. et L. A. Renecker, 2007. Nutrition and energetics. Dans *Ecology and management of the North American moose*. University Press of Colorado, Colorado, p. 441-478
- Shanley, C. S. et S. Pyare, 2011. Evaluating the road-effect zone on wildlife distribution in a rural landscape. *Ecosphere*, 2, 1-16
- Shepard, D. B., A. R. Kuhns, M. J. Dreslik et C. A. Phillips, 2008. Roads as barriers to animal movement in fragmented landscapes. *Animal Conservation*, 11, 288-296
- Spoelstra, K., U. Albrecht, G. T. Van der Horst, V. Brauer et S. Daan, 2004. Phase responses to light pulses in mice lacking functional per or cry genes. *Journal of Biological Rhythms*, 19, 518-529
- St-Pierre, F., P. Drapeau et M. H. St-Laurent, 2022. Stairway to heaven or highway to hell? How characteristics of forest roads shape their use by large mammals in the boreal forest. *Forest Ecology and Management*, 510, 120108
- Steiner, W., F. Leisch et K. Hackländer, 2014. A review on the temporal pattern of deer-vehicle accidents: Impact of seasonal, diurnal and lunar effects in cervids. *Accident Analysis & Prevention*, 66, 168-181
- Stewart, D. G., W. D. Gulsby, S. S. Ditchkoff et B. A. Collier, 2022. Spatiotemporal patterns of male and female white-tailed deer on a hunted landscape. *Ecology and Evolution*, 12, e9277
- Straub, S., 2008. Infrastructure and growth in developing countries: Recent advances and research challenges. *World Bank Policy Research Working Paper*, 4460
- Street, G. M., A. R. Rodgers et J. M. Fryxell, 2015. Mid-day temperature variation influences seasonal habitat selection by moose. *Journal of Wildlife Management*, 79, 505-512

- Taylor, P. D., L. Fahrig, K. Henein et G. Merriam, 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Nordic Society Oikos*, 68, 571-573
- Theuerkauf, J., W. Jędrzejewski, K. Schmidt, H. Okarma, I. Ruczyński, S. Śniezko et R. Gula, 2003. Daily patterns and duration of wolf activity in the Białowieza Forest, Poland. *Journal of Mammalogy*, 84, 243-253
- Thornton, D. H., M. E. Sunkist et M. B. Main, 2004. Ecological separation within newly sympatric populations of coyotes and bobcats in south-central Florida. *Journal of Mammalogy*, 85, 973-982
- Trombulak, S. C. et C. A. Frissell, 2000. Review of ecological effects of roads on terrestrial and aquatic communities. *Conservation Biology*, 14, 18-30
- Van Ballenberghe, V. et W. B. Ballard, 2007. Population dynamics. Dans *Ecology and management of the North American moose*. University Press of Colorado, Colorado, p. 223-245
- Van der Vinne, V., J. A. Gorter, S. J. Riede et R. A. Hut, 2015. Diurnality as an energy-saving strategy: Energetic consequences of temporal niche switching in small mammals. *Journal of Experimental Biology*, 218, 2585-2593
- Van Langevelde, F., C. Van Dooremalen et C. F. Jaarsma, 2009. Traffic mortality and the role of minor roads. *Journal of Environmental Management*, 90, 660-667
- Villemure, M. et H. Jolicoeur, 2004. First confirmed occurrence of a wolf, *Canis lupus*, south of the St. Lawrence River in over 100 years. *The Canadian Field-Naturalist*, 118, 608-610
- Vistnes, I. I., C. Nellemann, P. Jordhøy et O. G. Støen, 2008. Summer distribution of wild reindeer in relation to human activity and insect stress. *Polar Biology*, 31, 1307-1317
- VonBank, J. A., M. D. Weegman, P. T. Link, S. A. Cunningham, K. J. Kraai, D. P. Collins et B. M. Ballard, 2021. Winter fidelity, movements, and energy expenditure of Midcontinent Greater White-fronted Geese. *Movement Ecology*, 9, 1-15
- Wam, H. K. et O. Hjeljord, 2010. Moose summer and winter diets along a large scale gradient of forage availability in southern Norway. *European Journal of Wildlife Research*, 56, 745-755
- Wattles, D. W., K. A. Zeller et S. DeStefano, 2018. Response of moose to a high-density road network. *Journal of Wildlife Management*, 82, 929-939

Wronski, T., A. Apio, J. Baranga et M. Plath, 2006. Scent marking and territorial defence in male bushbuck (*Tragelaphus scriptus*). *Journal of Zoology*, 270, 49-56

Young, M. E., W. A. Ryberg, L. A. Fitzgerald et T. J. Hibbitts, 2018. Fragmentation alters home range and movements of the Dunes Sagebrush Lizard (*Sceloporus arenicolus*). *Canadian Journal of Zoology*, 96, 905-912

