

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

**INFLUENCE DES PERTURBATIONS DE L'HABITAT SUR
LA FIDÉLITÉ AU SITE DU CARIBOU FORESTIER**

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ À

L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

Comme exigence partielle du programme de maîtrise en
Gestion de la Faune et de ses Habitats

PAR

GENEVIÈVE FAILLE

Octobre 2009

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

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

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier mon directeur de recherche, Jean-Pierre Ouellet, qui m'a donné la chance de m'investir dans ce projet. Malgré son horaire chargé, il a su me supporter à chaque étape de ma maîtrise et m'orienter avec ses conseils des plus rigoureux. Merci beaucoup Jean-Pierre. J'aimerais remercier grandement Christian Dussault, mon codirecteur pour ses conseils et son support qu'il a pu m'offrir par ses nombreux téléphones de son bureau de Québec ou au cours de ses visites très appréciées. J'ai grandement apprécié son efficacité remarquable à me répondre et à passer à travers toutes mes corrections. Ses encouragements constants m'ont permis de garder mon optimisme et de cheminer dans ma maîtrise avec un profond sentiment d'accomplissement. J'ai vraiment apprécié travailler de pair avec toi, merci. Je tiens aussi à remercier Martin-Hugues St-Laurent pour la qualité de son regard critique et de la pertinence de ses recommandations. Du début à la fin de ma maîtrise, il a fait partie intégrante de ma maîtrise et il m'a judicieusement conseillée et orientée. J'en pose des questions !

Je tiens à adresser un remerciement tout spécial à Alain Caron pour son grand support dans l'avancement de mes analyses géomatiques et statistiques. Le temps qu'il a passé à m'assister dans cette partie des plus ardues de ma maîtrise et sa patience m'ont vraiment permis d'avancer dans mon projet. Je souhaite aussi offrir mes remerciements à Laurier Breton, Serge Gravel, Marius Poulin, Bruno Rochette, B. Baillargeon et D. Guay pour leur soutien technique à la capture et au suivi des caribous. Sans vous, ce projet n'aurait jamais pu être réalisé.

Je souhaite également exprimer toute ma reconnaissance envers ma petite famille. Merci Étienne pour ton support, tes encouragements, ta patience et ton écoute autant pour m'écouter parler de mes analyses parfois incompréhensibles ou seulement pour me vider le coeur. Merci à Philippe, petit joyau de bonheur qui est venu modifier le cheminement de ma maîtrise, mais oh combien ça me fut profitable et enrichissant. Merci aussi à mes

parents qui m'ont toujours supportée tout au long de ma scolarité malgré la distance qui nous sépare et qui m'ont inculqué mon envie de toujours tout savoir et tout comprendre.

Je suis très reconnaissante aux membres de mon labo : Jo-Annie Charbonneau, Véronique Pinard, Caroline Hins, Arnaud Mosnier, Mathieu Leblond et Géraldine Mabile pour toutes les discussions des plus pertinentes, et parfois non (ça fait du bien), ainsi que pour leur support et patience face à toutes les questions que j'ai pu leur poser. Finalement et non les moindres, merci à mes proches. Merci à Marie-France Gévry, Sébastien Dupuis, Sébastien Lemieux et Dave Johnson avec qui j'ai pu partager du vraiment bon temps tout au long de ma maîtrise. Merci à Myriam Coutu pour son aide lors de la relecture finale et son amitié inestimable. Un merci particulier à mes compagnes de bureau Jo-Annie et Véro avec lesquelles j'ai pu partager mes émotions, idées, questionnements ou simplement mes fous rires. Merci beaucoup aussi de m'avoir permis d'explorer la Réserve avec vous, j'en garde un très bon et intense souvenir.

Ce projet à été réalisé grâce au soutien financier des organismes suivants : le Fonds québécois de recherche sur la nature et les technologies du Québec (FQRNT), le programme d'action concertée en partenariat avec le Fonds de la recherche forestière du Saguenay-Lac-Saint-Jean, le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG), le Ministère des Ressources naturelles et de la Faune (MRNF), Développement Économique du Canada, le Fonds mondial pour la nature, le Conseil de l'industrie forestière du Québec, la Fondation de la faune du Québec, Abitibi-Consolidated Inc., Bowater Inc., l'Université Laval et l'Université du Québec à Rimouski. Un merci spécial à la communauté des Innus d'Essipit pour l'accès à la base de données télémétrique des caribous capturés du lac des Coeurs. Le CRSNG m'a également octroyé une bourse durant ma maîtrise.

AVANT PROPOS

Ce mémoire est présenté sous la forme d'un article qui sera soumis à une revue scientifique. Il comprend une introduction générale et une conclusion générale rédigées en français et un chapitre principal écrit en anglais. Le chapitre principal a été rédigé en collaboration spéciale avec : mon directeur de maîtrise Jean-Pierre Ouellet, vice-recteur à l'Université du Québec à Rimouski ; Martin-Hugues St-Laurent, professeur au département de biologie de l'Université du Québec à Rimouski; Christian Dussault, Réhaume Courtois et Claude Dussault, biologistes au ministère des Ressources naturelles et de la Faune, ainsi que Daniel Fortin, professeur au département de biologie de l'Université Laval.

RÉSUMÉ

Le déclin actuel du caribou forestier serait indirectement causé par les perturbations de son habitat découlant de l'exploitation forestière. Les modifications de l'habitat du caribou auraient donc des impacts tant sur ses caractéristiques démographiques que sur son comportement tel la fidélité au site. La fidélité au site est un comportement qui favoriserait la survie et le succès reproducteur par une plus grande familiarité aux ressources. Ce comportement a été observé chez le caribou forestier en milieu non perturbé mais peu de travaux ont considéré l'effet de l'exploitation forestière qui se développe rapidement en forêt boréale. L'objectif de notre étude était de déterminer l'influence des perturbations de l'habitat, anthropiques et naturelles, sur la fidélité au site du caribou forestier. Pour ce faire, 47 femelles de trois populations québécoises ont été suivies à l'aide de la télémétrie GPS (Global Positioning System) dans les régions de Charlevoix, du Saguenay-Lac-St-Jean et de la Côte-Nord. Les trois sites possédaient un historique de perturbation différent permettant d'évaluer la réponse du caribou dans des conditions d'habitat variées. Cette étude a permis d'observer une tendance commune à tous les sites d'étude, soit une diminution de la fidélité au site (plus petits domaines vitaux et moins de chevauchement entre les domaines vitaux de deux années consécutives) lorsque l'habitat présent dans le domaine vital était davantage perturbé. Une plus faible fidélité au site pourrait avoir des impacts négatifs sur la survie et le succès reproducteur du caribou par la diminution de la familiarité aux ressources telles la nourriture et le couvert de fuite ainsi qu'au risque de prédation. Cependant, nos résultats démontraient un impact variable des perturbations en fonction du site et de la période. Dans les sites d'étude très perturbés par l'homme, la fidélité était davantage influencée négativement par les perturbations anthropiques tandis que les perturbations naturelles jouaient le rôle le plus important dans le site moins perturbé. L'âge des perturbations anthropiques importait, les vieilles coupes (6-30 ans) avaient un effet négatif important sur la fidélité au site dans le site de Charlevoix tandis que les coupes récentes (≤ 5 ans) influençaient davantage la taille du domaine vital au Saguenay. De plus, les perturbations anthropiques avaient le plus d'effet sur la fidélité à l'échelle annuelle ainsi que durant l'été et l'hiver, tandis que les perturbations naturelles semblaient être le facteur principal durant la mise bas. Les différents impacts des perturbations entre les périodes peuvent s'expliquer, entre autre, par le niveau de fidélité au site très variable entre celles-ci. En effet, les caribous démontraient une plus grande fidélité au site durant la mise bas et l'été que durant l'hiver. Il est donc nécessaire de considérer l'impact variable, mais majoritairement négatif, de l'exploitation forestière sur la fidélité au site du caribou lors de l'élaboration de plans de conservation.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	II
AVANT PROPOS	IV
TABLE DES MATIERES	VI
LISTE DES TABLEAUX.....	VIII
LISTE DES FIGURES.....	IX

CHAPITRE I

INTRODUCTION GENERALE	1
Contexte théorique.....	1
L'étude de la fidélité au site du caribou forestier	3
Objectifs de l'étude.....	6

CHAPITRE II

INFLUENCE OF HABITAT DISTURBANCES ON SITE FIDELITY OF FOREST-DWELLING

CARIBOU.....	8
Abstract.....	9
Introduction.....	10
Methods.....	12
Study area.....	12
Capture and telemetry	14
Space use and site fidelity.....	14
Habitat characterization	16
Statistical analyses	17
Results.....	19
Within-year and inter-annual fidelity.....	20
Effect of habitat disturbances on site fidelity	21
Within-year fidelity.....	21
Inter-annual fidelity	22
Inter-individual variability	22
Discussion.....	23
Impact of habitat disturbances on site fidelity	24
Variation in site fidelity between seasonal periods.....	27
Conservation implications	28
Acknowledgements.....	30

References.....	31
-----------------	----

CHAPITRE III

CONCLUSION GENERALE.....	50
---------------------------------	-----------

La fidélité au site : un outil pour étudier le comportement animal.....	50
-------------------------------------------------------------------------	----

La fidélité au site du caribou forestier	51
------------------------------------------------	----

Variations entre les périodes annuelles.....	51
----------------------------------------------	----

Effet des perturbations de l'habitat.....	52
-------------------------------------------	----

Conséquences potentielles sur la conservation de l'écotype	54
------------------------------------------------------------------	----

Recommandations pour l'aménagement.....	55
-----------------------------------------	----

Références de l'introduction et de la conclusion générale	58
-----------------------------------------------------------------	----

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1: Habitat characteristics of the Charlevoix, Saguenay, and Côte-Nord study sites, Québec, Canada (2004-2006).	38
Tableau 2: Candidate models used to assess the effects of anthropogenic and natural disturbances on site fidelity of caribou in Québec, Canada (2004-2006).	40
Tableau 3: Results of the model selection process to explain two site-fidelity measures (home-range size and mean interlocation distance) of caribou in Québec, Canada (2004-2006) based on habitat loss and fragmentation indices.	41
Tableau 4: Coefficients and standard error of the independent variables of the ‘best model’ explaining variations in home-range size and mean interlocation distance, two indices of caribou site fidelity, by time period and study site, Québec, Canada (2004-2006).	43
Tableau 5: Results of the model selection process to explain two site-fidelity measures (home-range overlap and distance between centroids) of caribou in Charlevoix, Québec, Canada (2004-2006) based on habitat loss and fragmentation indices.....	45
Tableau 6. Coefficients and standard error of the independent variables present in the ‘best model’ explaining variations in home-range overlap and distance between centroids by time period in Charlevoix, Québec, Canada (2004-2006).	46

LISTE DES FIGURES

- Figure 1:** Delineation of the three study sites in the boreal forest of Québec, Canada: Charlevoix, Saguenay and Côte-Nord. 47
- Figure 2:** Mean (\pm 95% C.I.) of the fidelity measures used to assess site fidelity of caribou in three study sites of Québec (Canada) from 2004 to 2006: a) Caribou home range size and mean interlocation distance, b) home range overlap and distance between centroids. Site fidelity was examined during three annual periods (calving, summer and winter) and for the entire year. 48
- Figure 3:** Inter-individual variability shown by the relationship between significant habitat variables from the best model and fidelity measures. a) Relationship between home-range size and proportion of recent clearcuts (0-5 years old) in Saguenay; b-c-d) relationship between home-range size or home-range overlap and proportion of old clearcuts (6-30 years old) in Charlevoix, Québec (Canada), 2004-2006. 49

CHAPITRE I

INTRODUCTION GENERALE

Contexte théorique

La fidélité au site peut être décrite comme un comportement d'utilisation de l'espace caractérisé par la concentration des activités d'un animal (Borger et al., 2008). Ce concept n'est pas récent; Darwin (1861) faisait déjà mention de plusieurs animaux qui restreignent leurs mouvements à des domaines vitaux spécifiques beaucoup plus petits que ce qui pourrait être attendu selon leur niveau de mobilité. Dans ce cas, les individus concentrant leurs activités annuelles ou saisonnières dans de petits domaines vitaux peuvent être considérés comme démontrant de la fidélité intra-annuelle ou intra-saisonnière (Wittmer et al., 2006). Le comportement de fidélité peut aussi être défini comme la tendance d'un animal à demeurer ou à revenir à un endroit particulier (White et Garrott, 1990). Dans ce cas, la fidélité est dite inter-annuelle, en faisant référence à la tendance à retourner au cours d'années consécutives dans une même région ou un même lieu spécifique. Par exemple, plusieurs études portant sur les oiseaux migrateurs ont observé annuellement le retour des individus au même site de nidification (Hepp et Kennamer, 1992; Blackmer et al., 2004). D'un autre côté, certaines espèces telles l'orignal ou le lièvre, vont démontrer de la fidélité saisonnière pour certaines zones utilisées à différentes fins (rut, mise bas, air d'hivernage, etc.) allant de quelques hectares à plusieurs kilomètres carré (Sweanor et Sandegren, 1989; Dahl et Willebrand, 2005). En effet, la fidélité au site est un comportement qui est observé chez une vaste gamme d'espèces incluant les oiseaux (Berry

et Eng, 1985) ainsi que les mammifères terrestres (Bergerud et al., 1990; Lesage et al., 2000; Dahl et Willebrand, 2005) et marins (Deutsch et al., 2003).

Les comportements d'utilisation de l'espace comme la fidélité au site ont des conséquences importantes sur les processus écologiques tels que la distribution et l'abondance des individus, la sélection d'habitat et la dynamique prédateur-proie (Borger *et al.*, 2008). En théorie, la fidélité au site permet une plus grande familiarité aux ressources présentes dans le milieu, comme les sites de nourritures et les couverts de fuite (Greenwood, 1980; Swingland et Greenwood, 1983; Schieck et Hannon, 1989), ce qui favorise l'accès aux ressources et l'évitement des prédateurs. De plus, les individus plus fidèles auront l'avantage d'être familiers aux variations spatiales et temporelles de la disponibilité de ces ressources (Greenwood et Harvey, 1976; Edge et al., 1985). Cette plus grande familiarité permettrait une survie et un succès reproducteur supérieurs (Jones, 1986; Sweanor et Sandegren, 1989). Quelques études ont effectivement observé que les individus démontrant plus de fidélité au site avaient un succès reproducteur plus élevé l'année suivante (Schieck et Hannon, 1989; Badyaev et Faust, 1996).

La fidélité au site peut en partie être influencée par le statut et le succès reproducteurs ainsi que par la structure sociale des populations (Rettie et Messier, 2001; Wittmer et al., 2006). De plus, il a été démontré que les perturbations anthropiques pouvaient affecter également la fidélité chez plusieurs espèces (Blackmer et al., 2004; Courtois et al., 2007; Tremblay et al., 2007). La réaction des individus à des perturbations telles que le dérangement humain et la coupe forestière se traduit souvent par une réduction de la fidélité inter-annuelle ainsi qu'une augmentation de la taille du domaine vital (Hood et

Inglis, 1974; Dorrance et al., 1975; Edge et al., 1985). Peu d'études ont cependant porté sur l'effet de l'exploitation forestière intensive sur la fidélité au site de grands mammifères ayant des taux de déplacement élevés et de grands domaines vitaux (Edge et al., 1985; Courtois et al., 2007; Tremblay et al., 2007).

L'étude de la fidélité au site chez le caribou forestier (*Rangifer tarandus caribou*)

L'écotype forestier du caribou des bois occupe de grands domaines vitaux et une bonne partie de son aire de répartition est soumise à une activité humaine intensive. Il est par conséquent des plus pertinent de s'attarder à la fidélité au site du caribou forestier puisque ce comportement joue un rôle potentiellement important dans la dynamique des populations du caribou ainsi que pour sa conservation. Le comportement de fidélité au site a été observé chez le caribou forestier mais les observations diffèrent en fonction des périodes de l'année et entre les diverses populations (Rettie et Messier, 2001; Ferguson et Elkie, 2004). Par exemple, certaines populations démontrent une fidélité inter-annuelle plus importante durant l'été qu'au cours de l'hiver (Schaefer et al., 2000; Ferguson et Elkie, 2004), tandis que pour d'autres populations aucune différence saisonnière n'est observée (Rettie et Messier, 2001).

Le caribou des bois est une sous-espèce composée de trois écotypes au Québec : le toundrique, le montagnard et le forestier. La conservation de l'écotype forestier est une problématique des plus actuelle et préoccupante. Au cours du vingtième siècle, les populations de caribou forestier ont connu un important déclin en terme d'abondance ainsi qu'une diminution de leur aire de répartition à travers toute l'Amérique du Nord (Courtois

et al., 2003b; Schaefer, 2003). Le caribou forestier est toujours en difficulté dans l'ensemble de son aire de répartition (Rettie et Messier, 1998; Courtois et al., 2003a; Wittmer et al., 2005a) et cet écotype est désigné menacé au Canada depuis 2002 (COSEWIC, 2006) et vulnérable au Québec depuis 2005 (MRNF, 2007). La limite méridionale de son aire de répartition au Québec a considérablement régressé vers le nord, se situant maintenant près du 49^e parallèle alors qu'elle rejoignait jadis le nord des États-Unis (Sebbane et al., 2002; Courtois et al., 2003b).

À l'origine, le déclin du caribou forestier aurait été causé essentiellement par la chasse et la prédation (Bergerud, 1974; Rettie et Messier, 1998), tandis qu'aujourd'hui, les modifications de son habitat par les perturbations anthropiques, qui favorisent la prédation, seraient le facteur le plus important (Heard et Vagt, 1998; Rettie et Messier, 1998; Schaefer, 2003; Wittmer et al., 2005b; Vors et al., 2007). Le caribou forestier est en effet très sensible aux perturbations anthropiques présentes dans son habitat qui découlent majoritairement de l'exploitation forestière.

Il a été démontré que les pratiques forestières actuelles modifient de façon significative le faciès de la forêt boréale (Boucher et al., 2006). D'importants changements sont ainsi observés dans la composition, la structure et la dynamique des communautés végétales et animales (Primack, 1998; Haila, 1999). Les forêts conifériennes matures et surannées se raréfient tandis que les peuplements feuillus et les jeunes stades de succession sont de plus en plus présents dans le paysage (Andersson et Ostlund, 2004; Boucher et al., 2006). L'exploitation forestière entraîne également la construction d'un important réseau routier facilitant l'accès au territoire et le développement d'infrastructures, qui par le fait

même augmentent le dérangement (Rempel et al., 1997; Trombulak et Frissell, 2000; Sebbane et al., 2002; Courtois et al., 2003a). Les modifications de l'habitat suivant les coupes forestières peuvent être favorables à certaines espèces (ex. original (*Alces alces*)) (Courtois et al., 1998) mais ont souvent des effets négatifs pour celles qui, comme le caribou forestier, sont associées aux forêts matures (St-Laurent et al., 2007).

Plusieurs études ont observé que les perturbations de l'habitat induites par les coupes forestières ont des impact négatifs autant sur la démographie que sur le comportement d'utilisation de l'espace du caribou (Cumming et Hyer, 1998; Courtois et al., 2008). Le taux de mortalité des caribous augmenterait entre autre avec la proportion de peuplements en régénération dans le paysage (Courtois et al., 2007; Wittmer et al., 2007). Bon nombre de travaux ont démontré que le caribou évitait les zones exploitées, récemment coupées ou en régénération (Chubbs et al., 1993; Smith et al., 2000; Metsaranta, 2002; Courtois et al., 2007, 2008; Hins et al., 2009).

Les impacts négatifs de l'exploitation forestière seraient principalement expliqués par le rajeunissement des peuplements qui favorise la prédation du caribou par le loup gris (*Canis lupus*), autant des adultes que des faons, et l'ours noir (*Ursus americanus*) s'attaquant uniquement aux faons (James et Stuart-Smith, 2000; Wittmer et al., 2007). Effectivement, les jeunes stades de succession sont très fréquentés par les orignaux (Courtois et al., 1998), ce qui favoriserait une augmentation locale de la densité de loups dans un délai de quelques années (Seip, 1992). De plus, les peuplements en régénération sont riches en espèces végétales produisant des petits fruits prisés par l'ours noir (Schwartz et Franzmann, 1991; Brodeur et al., 2008; Mosnier et al., 2008) qui est connu comme étant

un prédateur potentiel des faons (Rettie et Messier, 1998; Lambert et al., 2006). Les perturbations anthropiques ont donc pour résultat un risque de prédation accru, le facteur le plus limitant pour les populations de caribou, particulièrement sur les faons (Rettie et Messier, 1998; Wittmer et al., 2005a). D'autre part, durant l'hiver, le caribou dépend principalement des forêts matures où il peut trouver les lichens terricoles et arboricoles dont il s'alimente (Bergerud, 1972). Cependant, les peuplements de forêt résineuse mature, l'habitat préférentiel du caribou, sont aussi très prisés par l'industrie forestière, ce qui entraîne une pression considérable sur l'espèce (Sebbane et al., 2002).

En résumé, les études réalisées à ce jour démontrent que les modifications de l'habitat reliées à l'activité humaine peuvent entre autre affecter le comportement du caribou. Peu d'informations ont cependant été recueillies concernant les impacts précis des perturbations anthropiques sur la fidélité au site du caribou. Courtois et al. (2007) ont tout de même observé une plus faible fidélité inter-annuelle et de plus grands domaines vitaux lorsque la proportion de parterres de coupes augmentait dans le paysage, contrairement à Smith et al. (2000) qui ont trouvé la relation inverse durant l'hiver. Un manque de consensus subsiste donc dans la littérature. Pourtant le comportement de fidélité au site joue un rôle potentiellement important pour la conservation du caribou en influençant sa survie et son succès reproducteur. Il est de ce fait nécessaire d'éclaircir les relations potentielles entre la fidélité au site et les perturbations de l'habitat du caribou.

Objectifs de l'étude

La présente étude porte donc sur les relations entre les perturbations de l'habitat et la fidélité au site des femelles caribous sur une base annuelle et saisonnière. Pour ce faire,

nous avons évalué la fidélité intra-annuelle ou intra-saisonnière, par la taille du domaine vital et la distance moyenne entre toutes les paires de localisation, et la fidélité inter-annuelle par le chevauchement et la distance entre les centroïdes des domaines vitaux de deux années consécutives dans trois sites d'étude. Ces sites différaient entre eux notamment par l'intensité des perturbations anthropiques, nous permettant de comparer la réponse des caribous présents dans deux sites largement perturbés par l'exploitation forestière depuis au moins une cinquantaine d'années et un site plutôt régi par les perturbations naturelles. Nous avons prédit que la fidélité au site serait négativement influencée par les perturbations de l'habitat en général et que les perturbations découlant de l'activité humaine, comme la coupe forestière et les routes, auraient des impacts plus importants que celles d'origine naturelle (feux, chablis, épidémies d'insectes) (Vors *et al.*, 2007). Les caribous utilisant des domaines vitaux contenant plus d'habitats perturbés devraient donc avoir de plus grands domaines vitaux et démontrer moins de fidélité inter-annuelle. De plus, considérant que la prédation est un des facteurs limitants les plus importants pour le caribou, nous prédisons que les femelles seront plus fidèles durant la mise bas et l'été, périodes durant lesquelles le risque de prédation sur les faons est le plus élevé.

CHAPITRE II

INFLUENCE OF HABITAT DISTURBANCES ON SITE FIDELITY OF FOREST-DWELLING CARIBOU

Geneviève Faille¹, Jean-Pierre Ouellet¹, Christian Dussault^{2}, Daniel Fortin³, Réhaume Courtois², Martin-Hugues St-Laurent¹ and Claude Dussault⁴*

¹ Département de biologie, chimie et géographie & Centre d'études nordiques, Université du Québec à Rimouski, 300 allée des Ursulines, Rimouski (Québec), G5L 3A1, Canada

² Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec, Direction de l'expertise sur la faune et ses habitats, 880 chemin Ste-Foy, 2^e étage, Québec (Québec), G1S 4X4, Canada

³ NSERC-Université Laval industrial research chair in silviculture and wildlife, Département de biologie, Pavillon Alexandre-Vachon, Université Laval, 1045 av. de la Médecine, Québec (Québec), G1V 0A6, Canada

⁴ Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec, Direction de l'expertise Énergie-Faune-Forêts-Mines-Territoire du Saguenay–Lac-Saint-Jean, 3950 boul. Harvey, 4^e étage, Jonquière (Québec), G7X 8L6, Canada

* Author to whom correspondence should be addressed:

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

Email address: Christian.Dussault@mrrnf.gouv.qc.ca, Phone: 1-418-627-8694 x7462

ABSTRACT

Conservation of forest-dwelling caribou (*Rangifer tarandus caribou*) is of great concern across its entire range. Anthropogenic disturbances, mainly logging activities, have been identified as the most important cause of caribou decline. Caribou commonly display site fidelity, but the potential role of this life-history trait has been largely overlooked in conservation. The objective of this study was to investigate the relationship between habitat disturbances and site fidelity of forest-dwelling caribou across three study sites in Québec, Canada. Differences in disturbance history between study sites allowed us to evaluate caribou responses under a broad range of habitat conditions. Between 2004 and 2007, we tracked 47 adult female caribou using global positioning system (GPS) collars. In the more intensely managed study sites, caribou responded to anthropogenic disturbances by reducing site fidelity. In the more natural study site, site fidelity also decreased with disturbance but was best explained by natural disturbances. Lower site fidelity could translate into negative impacts on caribou survival and reproductive success through reduction of familiarity with food distribution, escape cover and predation risk. The influence of anthropogenic disturbances on site fidelity was high annually and during the summer and winter periods, whereas natural disturbances was the dominant factor affecting site fidelity during calving. Site fidelity varied between seasons, being higher during calving and summer and lower during winter. The consideration of site-fidelity behaviour for the planning of forest management in caribou habitat is thus essential.

Key words: woodland caribou, forest harvesting, site fidelity, GPS telemetry, boreal forest, *Rangifer tarandus caribou*.

INTRODUCTION

Forest harvesting has profoundly modified the boreal forest over the last century and led to significant changes in the composition, structure and dynamics of plant and animal communities (Primack, 1998; Haila, 1999). Although some early-successional species may benefit from forest harvesting over the mid-term (e.g., moose (*Alces alces*)) (Courtois et al., 1998), the habitat of other species, such as old-growth associated and interior species, is often degraded (St-Laurent et al., 2007).

The forest-dwelling ecotype of woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) is highly and negatively affected by anthropogenic disturbances. During winter, forest-dwelling caribou rely on mature coniferous forests where they can find the terrestrial lichens on which they feed (Bergerud, 1972). These mature coniferous stands are also the main target of the logging industry. The range distribution and abundance of forest-dwelling caribou have declined throughout North America since the end of the 19th Century (Courtois et al., 2003b; Schaefer, 2003), and this ecotype has been considered threatened across its entire Canadian distribution since 2002 (COSEWIC, 2006). Habitat modifications associated with human activities have been identified as the most important cause of caribou decline (Schaefer, 2003; Vors et al., 2007). Disturbances induced by forest harvesting are known to have negative impacts on caribou demography and behaviour. For instance, linear disturbances (such as power lines and roads) and oilfield complexes have been shown to reduce abundance of wild reindeer (*R. t. tarandus*), the European subspecies of caribou (Vistnes et al., 2001). In North America, caribou mortality (Courtois et al., 2007) and movement rates (Smith et al., 2000) have been found to be positively related

to the proportion of early seral stands in managed landscapes. Several studies have also reported that caribou avoid areas that are actively harvested, recently logged or in regeneration (Smith et al., 2000; Courtois et al., 2007, 2008; Hins et al., 2009).

There has been less focus on the impact of logging activities on site fidelity of caribou, a potentially important behaviour for the species. Site fidelity can be described as an area-restricted space-use behaviour (Borger et al., 2008) which could enhance survival and reproductive success through familiarity with food distribution, escape cover and predation risk (Greenwood, 1980). Animals concentrating their annual or seasonal activities within relatively small home ranges can be considered to show site fidelity within a year or within a shorter period, respectively (Wittmer et al., 2006). White and Garrott (1990) also defined site fidelity as the tendency of an animal to remain in or to return to a specific area for a determined period of time (e.g., inter-annual site fidelity refers to individuals returning to a specific site between consecutive years). Space-use patterns such as site fidelity have important consequences on ecological processes, such as the distribution and local abundance of individuals, habitat selection and predator-prey dynamics (Borger et al., 2008). Forest-dwelling caribou are known to adopt some site fidelity behaviour, which can fluctuate through seasonal periods and between populations (Rettie and Messier, 2001; Ferguson and Elkie, 2004). Despite the potentially important influence of site fidelity on caribou conservation, there is a gap in our knowledge concerning the degree of site fidelity of caribou and the potential influence of anthropogenic disturbances on this behaviour. For example, Courtois et al. (2007) observed lower inter-annual fidelity and larger home ranges

as the proportion of cut blocks increased over a boreal landscape whereas Smith et al. (2000) found the inverse relationship during the winter period.

In this study, we investigated the relationship between habitat disturbances and site fidelity of female forest-dwelling caribou. To distinguish between the influences of natural and anthropogenic disturbances, we conducted this study in two sites heavily impacted by human activities and one site located in a more natural environment. We predicted that site fidelity would be negatively influenced by habitat disturbances in general, and that those modifications originating from human activities (e.g. logging and roads) would have a higher influence than natural ones (e.g. forest fires, windthrows and outbreaks). We therefore expected to find a positive relationship between caribou home range size and proportion of disturbed habitats, and also that caribou living in disturbed environments would exhibit lower inter-annual fidelity. We also investigated whether site fidelity varied between seasonal periods. Because predation is the most important limiting factor for caribou, we expected that female site fidelity would be highest during the calving and summer periods, when predation risk on calves is highest (Rettie and Messier, 1998; Wittmer et al., 2005a).

METHODS

Study area

We conducted our study in three different sites in the boreal forest of Québec, Canada, namely Charlevoix, Saguenay-Lac-St-Jean, and Côte-Nord (Figure 1). The Charlevoix study site (47°40'N, 71°10'W; 8,000 km²) was dominated by coniferous stands

and tree species included balsam fir (*Abies balsamea*), black spruce (*Picea mariana*), white birch (*Betula papyrifera*) and trembling aspen (*Populus tremuloides*). Caribou were reintroduced in the region in the early 1970s following local extinction at the end of the 19th Century. Population size was 75 to 85 individuals (MRNF, 2005). The Saguenay-Lac-St-Jean study site (further referred to as Saguenay: 11,700 km²) was located south of the Pipmuacan Reservoir (49°10'N, 70°20'W). The tree layer was dominated by black spruce together with balsam fir, white birch, trembling aspen, white spruce (*P. glauca*) and jackpine (*Pinus banksiana*). The Côte-Nord study site (18,500 km²) was located south-west of the Manicouagan Reservoir (50°00'N, 69°20'W). Forest communities in the area were predominantly old-growth coniferous stands and open forest dominated by black spruce and balsam fir, with some jack pine stands (Courtois et al., 2007). Weather conditions were approximately the same in the three areas (Table 1) (Robitaille and Saucier, 1998; Environnement Canada, 2008). Moose (*Alces alces*), grey wolf (*Canis lupus*) and black bear (*Ursus americanus*) constituted the other large mammal species found in each region. White-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) were also occasionally seen in Charlevoix.

The three sites differed mainly according to forest-harvesting history and occurrence of natural disturbances, which allowed us to observe caribou responses under contrasting habitat conditions. Charlevoix and Saguenay were heavily impacted by the human footprint, with more than 40 years of logging activities, while Côte-Nord was dominated by natural disturbances (mainly fire) and only subject to forest harvesting for about 15 years (Table 1). The most noticeable differences between the three regions were age and

proportion of harvested stands, extent of natural disturbances, density of road networks and proportion of open conifer stands (Table 1).

Capture and Telemetry

Between April 2004 and March 2007, we tracked adult female caribou using global positioning system (GPS) telemetry collars (Telonics Inc. models TGW-3600 and Lotek Wireless Inc. models 2200L and 3300L). We used females because their behaviour (e.g. habitat selection) is likely to influence calf survival (Barten et al., 2001) and therefore population dynamics. During the three years, we tracked a total of 24 caribou in Charlevoix, 29 in Saguenay and 10 in Côte-Nord. Caribou were captured by net-gunning from a helicopter (Potvin and Breton, 1988) and fitted with GPS collars. Capture and handling procedures were approved by Animal Welfare Committees (certificates delivered to MRNF, UQAR and Université Laval). We recaptured caribou periodically (1- or 2-year intervals) to download location data and replace battery packs. We recovered collars following individual death or collar failure and either fitted the collar on a new individual or replaced the collar, respectively. We programmed GPS collars to attempt a location every 1, 2, 3, 4 or 7 hr, depending on the study area and the collar model. Prior to analyses, we systematically subsampled all data sets to obtain one location per individual every 4, 6 or 7 hr.

Space use and site fidelity

We defined each study site as the minimum convex polygon (MCP) (Mohr, 1947) encompassing the locations of all caribou monitored in that area, with a buffer of 10 km.

We used the Animal Movement Analysis extension (Hooge and Eichenlaub, 1997) for ArcView 3.2 (ESRI, 2000) to calculate the 100% MCP by year and by period (see below) for each female caribou. The MCP method was preferred to the kernel method because it tends to produce more accurate area estimates, especially for large numbers of locations that are obtained with GPS telemetry (Downs and Horner, 2008). Furthermore, Hemson et al. (2005) have observed that biases associated with kernel estimates are more likely when animals demonstrate site fidelity and intensive use of core areas. To assess site fidelity, we considered yearly ranges as areas occupied from 15 April of a given year to 14 April of the following year (spring to spring). We defined 3 seasonal periods based on calving dates, climatic data and habitat-selection patterns (see Hins et al. 2009): calving (21 May-20 June); summer (21 June-14 September); and winter (1 November-14 April). Calving and summer are critical periods because of the high vulnerability of calves to predation during the approximate 4 weeks following birth (Wittmer et al., 2005a; Gustine et al., 2006). During winter, caribou survival can be limited by habitat quality, which is highly dependent on the availability of terrestrial lichens (Wittmer et al., 2005a).

We assessed overall site fidelity according to the two different definitions, i.e. the tendency to remain in a given area within a year or a season, and the tendency to return to the same area during consecutive years. We assessed within-year site fidelity using two measures: home-range size (henceforth referred to as HRS) and the mean linear distance between all possible pairs of locations during a given seasonal period or the entire year (interlocation distance or *Interloc_dist*) (Conner and Leopold, 2001; Wittmer et al., 2006). We used two other measures to assess inter-annual fidelity. For each caribou followed for

at least 2 consecutive years, first we measured home range overlap (HR_overlap) between consecutive years for each season and for the entire year. We calculated HR_overlap using the following equation: $O/(A_1+A_2-O)$, where O is the overlap area and A_1 and A_2 are the areas occupied the first and second years, respectively (Dahl, 2005). Secondly, we averaged the latitudes and longitudes of all locations of a given individual for each seasonal period and the entire year to obtain centroids. We then calculated the distance between centroids (Centroid_dist) of 2 consecutive years for both the yearly and seasonal periods.

Habitat characterization

We identified forest cover types using ecoforestry maps published by the Ministère des Ressources naturelles et de la Faune (Québec). We updated those maps each year of the study by including new cut blocks and natural disturbances such as fires and windthrows. We also mapped roads and human infrastructures by adding a 15-m or 50-m buffer around the lines or points identifying these structures on the original map, respectively. We grouped habitats into five categories (Table 1). Anthropogenic disturbances consisted of three categories, to distinguish between short- and mid-term effects of logging activities: recent clearcuts (≤ 5 years old), old clearcuts (6-30 years old) and all other disturbances (Othdis, i.e. roads, infrastructures, hydro-electric dams, power lines, etc.). We then grouped burned areas, windthrows and stands that had been affected by a spruce budworm outbreak together to create a natural disturbances category. Lastly, we grouped all forest stands with age class ≥ 50 years old, water bodies and barren land into the undisturbed category (Table 1).

We overlaid caribou home ranges on the resulting maps and calculated the proportion of each habitat type within home ranges using ArcView 3.2a. We used four variables to evaluate landscape fragmentation. We first calculated the density of edges (m/ha) between undisturbed areas and anthropogenic (Edg_cut) or natural disturbances (Edg_nat) while excluding roads. Next, we calculated road density (Roads). Because roads were spatially correlated with cut blocks, we also calculated road density within undisturbed areas (Rds_undis) using ArcGIS 9.1 (ESRI, 2004) to better isolate the fragmentation effect of roads from logging activities.

Statistical Analyses

We only used caribou for which we obtained almost 1 complete year (spring to spring) of telemetry data (individuals with > 3 weeks missing were excluded from the database). For the winter season, a few other caribou for which we did not have the data for the last weeks of the years (1 to 3 weeks) were not used in the analyses. First, we used an ANOVA with study site, individual and year as random factors to test the effect of time period on HRS, Interloc_dist, HR_overlap, and Centroid_dist to see if site fidelity varied across periods regardless of study site. In second, for the same variable we used an ANOVA with individual and year as random factors to test the effect of time period and study sites together. We used pairwise comparisons of LSMEANS to identify differences between study sites and time periods. Secondly, we used generalized linear mixed models to assess the relationship between different kinds of habitat disturbances and the four measures of fidelity. We conducted the analyses separately within each study site to facilitate comparison of the factors influencing site fidelity between study sites. Prior to all

statistical analyses, we assessed colinearity between independent variables using the condition index (< 20) of PROC REG (SAS Institute Inc, 2002). Extent of old clearcuts was strongly correlated ($r > 0.75$) to other anthropogenic disturbances (Othdis), undisturbed areas (Undis), density of clearcut edges (Edg_cut) and roads (Roads). We thus chose to retain the proportion of old clearcuts (Cut_6-30) for analyses but interpreted results based on its strong association with those three other indices of anthropogenic fragmentation.

For inter-annual fidelity indices, we used landscape characteristics measured during the first year as independent variables. For the analysis of Centroid_dist, we used the residuals of the linear regression between Centroid_dist and HRS as the dependent variable to obtain Centroid_dist estimates that could be directly compared between individuals and time periods despite differences in HRS. Indeed, Centroid_dist must be assessed with respect to range size because a low Centroid_dist value does not measure the same extent of fidelity for different sizes of home ranges.

Using the remaining independent variables (condition index = 10.4) and based on our predictions, we tested four candidate models to explain variations in site fidelity (Anderson and Burnham, 2002). Our objective was not to find the best explanatory model but to assess the relative influence of natural and anthropogenic disturbances on site fidelity of caribou in contrasting environments. We therefore built candidate models (Table 2) based on the two types of disturbance. The first two models only included natural disturbances (models A and B) whereas the two other models included both natural and anthropogenic disturbances (models C and D). Natural disturbances included burned areas, windthrows and spruce budworm outbreaks and their fragmentation effect measured by

density of edges with undisturbed areas. For anthropogenic disturbances, we also considered the loss of mature forest due to recent and old clearcuts, and road density in undisturbed areas. We identified the best model using the corrected Akaike's information criterion (AIC_c), an appropriate small-sample version of AIC ($n/k < 40$) (Anderson and Burnham, 2002). To identify other appropriate models, we calculated ΔAIC_c for each model compared to the best one, and models having a $\Delta AIC_c \leq 2$ were considered reasonable alternatives. In such cases, we used model averaging to build the final model (Burnham and Anderson, 2001).

We verified the normality of residuals (Shapiro-Wilks' test) and homogeneity of variance assumptions (graphically) for the fidelity indices and used natural logarithm (for HRS, Interloc_dist and Centroid_dist) or square-root transformations (HR_overlap) when necessary. For all analyses, we considered year and individual as random factors. To assess model performance, we calculated a pseudo-R² by plotting observed against predicted values while removing random effects (Proffitt et al., 2009). Using that approach, we obtained a conservative estimate of the variance explained by final models. We performed statistical tests using the MIXED procedure in SAS 9.1 (SAS Institute Inc, 2002) and used $P = 0.05$ as the significance level.

RESULTS

We had at least 1 complete year of data locations for 47 female caribou, 20 of which were in Charlevoix, 17 in Saguenay and 10 in Côte-Nord. We calculated 93 annual home ranges, with 15, 18 and 14 caribou having been followed during 1, 2 and 3 years,

respectively. Mean annual number of locations per caribou was $1,489 \pm 364$ (SD) after subsampling and the smallest number of locations by individual and period (calving in Charlevoix: 117 ± 7 (SD)) was sufficient to consider the MCP accurate and unbiased (> 100 locations, Girard et al., 2002).

Within-year and inter-annual fidelity

On average across study sites, within-year site fidelity, measured by HRS and Interloc_dist, differed between seasonal periods (HRS: $F_{2,208} = 68.15$, $P < 0.001$; Interloc_dist: $F_{2,208} = 29.12$, $P < 0.001$), being low during calving, intermediate during summer and high during winter. We observed differences in HRS and Interloc_dist between study sites for the annual, summer and winter periods but not during calving (HRS annual: $F_{2,44} = 5.83$, $P = 0.006$, HRS period: $F_{4,204} = 6.42$, $P < 0.001$; Interloc_dist annual: $F_{2,44} = 3.61$, $P = 0.035$, Interloc_dist period: $F_{4,204} = 5.43$, $P = 0.004$; Figure 2). Mean HRS and Interloc_dist were usually small in Charlevoix, intermediate in Saguenay and large in Côte-Nord.

Inter-annual site fidelity, measured by HR_overlap and Centroid_dist, varied significantly between seasonal periods (HR_overlap: $F_{2,91} = 11.03$, $P < 0.001$; Centroid_dist = $F_{2,91} = 6.70$, $P = 0.002$; Figure 2), being higher (larger overlap and smaller centroid_dist) during summer than during other periods in the three study sites. HR_overlap and Centroid_dist did not differ between study sites when measured annually or by season (HR_overlap: $F_{2,14} = 0.49$, $P = 0.624$; Centroid_dist: $F_{2,14} = 0.92$, $P = 0.423$, Figure 2). Overlap between annual ranges of successive years was at least 10% and over one half of the caribou had annual ranges overlapping by more than 45%.

Effect of habitat disturbances on site fidelity

Within-year fidelity

The most parsimonious model to explain within-year site fidelity (i.e., HRS and Interloc_dist) sometimes differed between study sites, time periods and fidelity measures. In Charlevoix and Saguenay, the best models included both natural and anthropogenic disturbances (model D) and explained much of the variation in yearly, summer and winter HRS (Table 3). For those periods, the habitat characteristic that most influenced HRS was the proportion of old clearcuts in Charlevoix (Table 4) and the proportion of recent clearcuts in Saguenay (not significant in Saguenay for summer). In both cases, HRS increased with the proportion of clearcuts. In Charlevoix, HRS also increased as density of roads in undisturbed areas increased during the annual and summer periods. Beside, the annual HRS in Charlevoix decreased with increasing proportion of young clearcuts. For calving, however, the best model explaining HRS in both Charlevoix and Saguenay only included proportion of natural disturbances (model A), but the fit of the model was poor (Table 3). The relationship between extent of natural disturbances and HRS was negative and only significant in Charlevoix (Table 4).

In Côte-Nord, we observed the opposite tendency (Table 3). The proportion of natural disturbances (model A) best explained variations in HRS for the yearly, summer and winter periods, whereas calving HRS was best explained by the global model D. Across all time periods, caribou had larger home ranges as proportion of natural disturbances increased (a tendency for calving) (Table 4). Calving and summer HRS had also the tendency of being negatively related to the density of roads in undisturbed areas.

We obtained similar results for Interloc_dist as for HRS during calving and summer (Tables 3 and 4) in the three study sites. For the annual and winter periods, however, variations in Interloc_dist were often better explained by the model that only included natural disturbances (model A). Model fitting according to pseudo-R² was poorer for Interloc_dist than for HRS (Table 3).

Inter-annual fidelity

We could only assess inter-annual fidelity in Charlevoix because sample sizes were too small in Saguenay ($n=12$) and Côte-Nord ($n=7$). For annual, summer and winter periods, the best model explaining variations in HR_overlap and Centroid_dist was the global model (model D), except for Centroid_dist in summer when the natural disturbances model (model A) performed best (Table 5). The proportion of old clearcuts had a strong negative effect on inter-annual fidelity during summer and nearly significant during winter (Table 6). During summer, we also observed the tendency of a lower inter-annual fidelity as the proportion of natural edge density and recent clearcuts (nearly significant) increased. In contrast, during the calving period variations in HR_overlap and Centroid_dist were best explained by natural disturbances (model A; Table 5). Natural disturbances had a positive effect on inter-annual site fidelity for the annual and calving periods, i.e. reduced Centroid_dist (Table 6).

Inter-individual variability

The relationship between habitat variables and fidelity indices was often more complex than the general trend we observed when looking at the coefficients of the best

models. For example in Charlevoix, visual analysis suggested high inter-individual variability in HRS and HR_overlap when the proportion of old clearcuts within the home range was higher than approximately 25% (Figure 3). In Saguenay, inter-individual variability also increased when recent clearcuts constituted more than 4% of home range (Figure 3).

DISCUSSION

As we expected, caribou showed less site fidelity within years or seasonal periods (larger ranges) and between years (less HR_overlap and higher Centroid_dist) as their home range contained more disturbed areas. However, the best predictors of site fidelity differed between study sites. Clearcuts and density of roads had the greatest influence on caribou site fidelity in Charlevoix and Saguenay while natural disturbances (i.e. fires, windthrows and insect outbreaks) were the predominant factors in Côte-Nord, the least impacted area. As we expected, site fidelity also varied between seasons, being higher during calving and summer than winter. Furthermore, the factors influencing site fidelity during the calving period differed from those in the other periods. Site-fidelity indices, i.e. home-range size and mean interlocation distance (annual and winter), sometimes responded differently to a given habitat characteristic in the three study sites. Therefore, we focus our interpretation for those time periods on the home-range size model rather than the mean interlocation distance because of the better-fitting model.

Impact of habitat disturbances on site fidelity

Our results suggested that habitat variables had different influences on site fidelity in different sites. As observed by Fortin et al. (2008) for habitat selection, site fidelity of caribou varied according to the environmental context, namely vegetation cover and disturbance history. Caribou have evolved in landscapes shaped by natural disturbances and thus may adapt to forest fires, insect outbreaks and windthrows by avoiding them (Gustine and Parker, 2008). Our results showed that natural disturbances can affect site fidelity (only tested within a time period and not inter-annually) in an area where forestry activities and the human footprint are very low, such as Côte-Nord. In such conditions where less than 25% of each individual home range was affected by natural disturbances, we found a positive linear relationship between proportion of natural disturbances (mostly burned areas) and home-range size. Caribou ranging across a landscape that is more affected by natural disturbances thus appear to have large home-range sizes possibly to maintain a minimal amount of suitable habitat within the range (Ims et al., 1993; McLoughlin and Ferguson, 2000).

In contrast, when landscapes were heavily modified by human activities, such as in Charlevoix and Saguenay, site fidelity of caribou (both within time periods and inter-annually) was mostly influenced by proportion of anthropogenic disturbances and roads. Indeed, including road density in undisturbed areas as a variable often improved the model predictive ability (i.e., model D was often better than model C). It is also relevant to outline the strong association between old clearcuts and the density of road network, the proportion of other anthropogenic disturbances (roads, infrastructures) and the density of clearcut

edges. Undeniably, we can conclude that caribou site fidelity was lower when their home range included a dense road network.

Caribou are known to avoid areas disturbed by logging activities (Smith et al., 2000; Hins et al., 2009), which can partly be explained by the adoption of an anti-predator strategy. Predation is the most important limiting factor of caribou populations (Rettie and Messier, 1998; Wittmer et al., 2005a) and in the absence of migratory behaviour, forest-dwelling caribou spatially isolate themselves from predators and alternative prey species, principally moose (Rettie and Messier, 2000), which thrive in old clearcuts and regenerating stands (Courtois et al., 1998). Increased moose density is thought to result in a functional response of wolves, the primary predator of caribou, thereby enhancing predation risk in clearcut blocks 10-20 years following disturbance (Vors et al., 2007). Moreover, early successional forests also favour high densities of black bear (Schwartz and Franzmann, 1991; Brodeur et al., 2008), which are known to prey on caribou calves (Rettie and Messier, 1998; Lambert et al., 2006). Roads could also be avoided by caribou because of associated human disturbances and enhanced predation risk (James and Stuart-Smith, 2000; Dyer et al., 2002). Avoidance of alternative prey and predators, and the search for more-suitable habitat could explain why caribou ranging across highly disturbed landscapes had larger home ranges and a weak tendency to return to the same area the following year.

Interestingly, the anthropogenic disturbances that had the highest influence on caribou site fidelity had not the same age in Charlevoix and Saguenay. In Charlevoix, caribou showed low site fidelity (both within time periods and inter-annually) when their home range contained high proportions of old clearcuts, except during the calving period.

In contrast, proportion of old clearcuts did not affect site fidelity in Saguenay. A recent habitat-selection study in Saguenay demonstrated that caribou selected clearcuts 6-20 years old at the landscape scale, although this was likely due to the spatial association of old clearcuts with residual strips (60-m wide linear remnants) of old-growth forest that were highly preferred (Hins et al., 2009). This could explain the lack of a relationship between site fidelity and old clearcuts in Saguenay.

On the other hand, the proportion of recent clearcuts was the best predictor of site fidelity in Saguenay for the annual and winter periods, reducing site fidelity. Fine-scale habitat-selection analyses conducted in Saguenay showed that caribou avoid clearcuts younger than 5 years old during winter (Hins et al., 2009). We suggest that recent clearcuts have a particularly negative influence on caribou site fidelity during winter because terrestrial lichens are very scarce in such areas (Cumming and Beange, 1993; Johnson et al., 2001). In Charlevoix, recent clearcuts also reduced inter-annual fidelity in summer, but for fidelity within annual and summer periods, we observed the opposite relationship. Results of an ongoing study conducted in Charlevoix suggest that caribou select recent clearcuts from May to November, possibly because of high food availability during the snow-free period (J.-A. Charbonneau, Université du Québec à Rimouski, unpublished data). We suggest that food availability in recent clearcuts in Charlevoix could explain the tendency of caribou to exhibit reduced home ranges and mean interlocation distances in landscapes heavily impacted by recent clearcuts during summer.

Variation in site fidelity between seasonal periods

The relationship between site fidelity and habitat disturbances varied between seasonal periods. The most parsimonious model for the calving period differed considerably from that of other periods, with natural disturbances always having the highest influence on site fidelity. Model fitting tended to be lower for calving than for other periods, however, suggesting that other important factors may have influenced site fidelity. The degree of site fidelity fluctuated between periods, which could indicate the influence of varying limiting factors throughout the year. We observed that site fidelity was higher during calving and summer, and lower during winter, as found in other studies of woodland caribou (Brown et al., 2001; Ferguson and Elkie, 2004; Wittmer et al., 2006).

Calving and summer are critical periods for caribou, especially because of the vulnerability of newborn calves to predation (Rettie and Messier, 1998). Calf survival rate in Charlevoix is only about 50% and most calves die from wolf and black bear predation during the first month of life (Lambert et al., 2006). To reduce predation risk for newborn calves, females can limit their movements (Rettie and Messier, 2001), which could explain the higher site fidelity (smaller home ranges) during calving. Female caribou could also return to an area where they successfully reared a calf as a predator-avoidance strategy (Schaefer et al., 2000; Wittmer et al., 2006). Such behaviour could explain the relatively high inter-annual fidelity during summer. An a-posteriori analysis based on monitoring of calf survival (i.e. a companion study in Charlevoix, $n = 16$), showed that inter-annual site fidelity during the calving period was higher for females that did not lose their calf to predation than for females that did (mean centroid_dist for females which calf survived =

1.1 km, which calf died = 4.7 km, $t = 4.28$, $P < 0.001$). In contrast, the relatively low inter-annual fidelity we observed during winter could be a strategy to avoid food depletion by overgrazing the same patches of terrestrial lichens year after year, food being an important limiting factor during that period (Wittmer et al., 2006).

Conservation implications

Overall, caribou reacted to habitat disturbances by reducing site fidelity. Lowered site fidelity could imply negative impacts on caribou survival and reproductive success if individuals become less familiar with the spatial distribution of food, escape cover and predation risk (Greenwood, 1980; Schieck and Hannon, 1989). Indeed, some studies on birds have observed increased reproductive success for individuals demonstrating strong site fidelity (Schieck and Hannon, 1989; Badyaev and Faust, 1996).

Caribou display behavioural plasticity in habitat use, foraging strategy and also site fidelity (Barten et al., 2001; Gustine et al., 2006). Inter-individual variations in site fidelity could be partly related to the reproductive status of individuals or the social structure of populations (Rettie and Messier, 2001; Wittmer et al., 2006), but our study also demonstrated that anthropogenic disturbances can have a profound impact. Caribou with highly impacted home ranges exhibited a wide range of responses in site fidelity, both within-year and inter-annually, revealing potentially different individual strategies. Further investigations are required to determine how the variability in response to disturbed environments could affect long-term survival of caribou in the landscape.

Within-year site fidelity differed between study sites which can not be solely interpreted in terms of the intensity of habitat disturbances. In the landscape the less

impacted by anthropogenic disturbance (Côte-Nord), caribou showed mean annual home range size nearly 4 times larger than in the most disturbed one (Charlevoix). There are many other factors that need to be considered to explain the differences in home range size between study sites such as habitat productivity which is linked to latitude and precipitations (Harestad and Bunnell, 1979). Home ranges are supposed to be larger in less productive habitats. The three study sites differed in latitude and precipitation regime. Therefore, the effect of habitat disturbances intensity was only analysed within each study sites.

In contrast, inter-annual fidelity did not appear to differ between sites although sites differed extensively in terms of anthropogenic disturbances. This suggests that either caribou adapt in areas that are highly impacted by human activities, which is unlikely based on recent literature (Smith et al., 2000; Courtois et al., 2008), or that caribou habitually remain in less-suitable habitats for a long period of time (Vors et al. 2007) and then decline in numbers.

The relatively strong inter-annual fidelity exhibited overall by caribou (50% annual home-range overlap) suggests that informed localization of conservation areas is a key factor in ensuring the maintenance of caribou populations. Protection of summer ranges should also be important since caribou exhibited high inter-annual fidelity during that time period, despite being less selective in terms of habitat selection (Rettie and Messier, 2000). Reduced inter-annual site fidelity observed during winter highlights the necessity of protecting large forest blocks of preferred caribou habitat, even if those areas have not been recently used by caribou. The strong negative effect of road network on site fidelity also

suggests that proper management of the road network after logging operations would be helpful for long term persistence of caribou in a landscape.

ACKNOWLEDGEMENTS

We wish to thank L. Breton, S. Gravel, M. Poulin, and B. Rochette for collaring caribou, and A. Caron for statistical and geomatic support. This project was funded by FQRNT – Fonds de la recherche forestière du Saguenay-Lac-Saint-Jean (Action concertée), NSERC, the Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Canada Economic Development, World Wide Fund for Nature, Conseil de l'industrie forestière du Québec, Fondation de la faune du Québec, Abitibi- Consolidated Inc., Bowater Inc., Université Laval, and Université du Québec à Rimouski. We also thank the Essipit First Nation for providing access to their caribou telemetry data (Saguenay partly). G. Faille was supported by a postgraduate scholarship from NSERC.

REFERENCES

- Anderson, D.R., Burnham, K.P., 2002. Avoiding pitfalls when using information-theoretic methods. *Journal of Wildlife Management* 66, 912-918.
- Badyaev, A.V., Faust, J.D., 1996. Nest site fidelity in female wild turkey: potential causes and reproductive consequences. *The Condor* 98, 589-594.
- Barten, N.L., Bowyer, R.T., Jenkins, K.J., 2001. Habitat use by female caribou: Tradeoffs associated with parturition. *Journal of Wildlife Management* 65, 77-92.
- Bergerud, A.T., 1972. Food habits of Newfoundland caribou. *Journal of Wildlife Management* 36, 913-923.
- Borger, L., Dalziel, B.D., Fryxell, J.M., 2008. Are there general mechanisms of animal home range behaviour? A review and prospects for future research. *Ecology Letters* 11, 637-650.
- Brodeur, V., Ouellet, J.P., Courtois, R., Fortin, D., 2008. Habitat selection by black bears in an intensively logged boreal forest. *Canadian Journal of Zoology* 86, 1307-1316.
- Brown, G.S., Mallory, F.F., Rettie, W.J., 2001. Range size and seasonal movement for female woodland caribou in the boreal forest of northeastern Ontario. *Rangifer*, Special Issue 14, 227-233.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2001. Kullback-Leibler information as a basis for strong inference in ecological studies. *Wildlife Research* 28, 111-119.
- Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada (Cosewic), 2006. Species search: woodland caribou. December 10th 2008.
http://www.cosepac.gc.ca/eng/sct1/searchform_e.cfm.

- Conner, L.M., Leopold, B.D., 2001. A Euclidean distance metric to index dispersion from radiotelemetry data. *Wildlife Society Bulletin* 29, 783-786.
- Courtois, R., Ouellet, J.P., Gagné, B., 1998. Characteristics of cutovers used by moose (*Alces alces*) in early winter. *Alces* 34, 201-211.
- Courtois, R., Ouellet, J.P., Gingras, A., Dussault, C., Breton, L., Maltais, J., 2003. Historical changes and current distribution of caribou, *Rangifer tarandus*, in Quebec. *Canadian Field-Naturalist* 117, 399-414.
- Courtois, R., Ouellet, J.P., Breton, L., Gingras, A., Dussault, C., 2007. Effects of forest disturbance on density, space use, and mortality of woodland caribou. *Ecoscience* 14, 491-498.
- Courtois, R., Gingras, A., Fortin, D., Sebbane, A., Rochette, B., Breton, L., 2008. Demographic and behavioural response of woodland caribou to forest harvesting. *Canadian Journal of Forest Research* 38, 2837-2849.
- Cumming, H.G., Beange, D.B., 1993. Survival of woodland caribou in commercial forests of northern Ontario. *Forestry Chronicle* 69, 579-588.
- Dahl, F., 2005. Distinct seasonal habitat selection by annually sedentary mountain hares (*Lepus timidus*) in the boreal forest of Sweden. *European Journal of Wildlife Research* 51, 163-169.
- Downs, J.A., Horner, M.W., 2008. Effects of Point Pattern Shape on Home-Range Estimates. *Journal of Wildlife Management* 72, 1813-1818.

- Dyer, S.J., O'Neill, J.P., Wasel, S.M., Boutin, S., 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.
- Environnement Canada, 2008. National Climate Data and Information Archive. February 20th 2009. http://climate.weatheroffice.ec.gc.ca/climateData/canada_e.html?&.
- Esri, 2000. ArcView GIS. v3. 2a. Environmental System Research Institute Inc. Redlands, California, USA.
- Esri, 2004. ArcGIS version 9.1. Environmental System Research Institute Inc. Redlands, California, USA.
- Ferguson, S.H., Elkie, P.C., 2004. Seasonal movement patterns of woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*). *Journal of Zoology* 262, 125-134.
- Fortin, D., Courtois, R., Etcheverry, P., Dussault, C., Gingras, A., 2008. Winter selection of landscapes by woodland caribou: behavioural response to geographical gradients in habitat attributes. *Journal of Applied Ecology* 45, 1392-1400.
- Girard, I., Ouellet, J.P., Courtois, R., Dussault, C., Breton, L., 2002. Effects of sampling effort based on GPS telemetry on home-range size estimations. *Journal of Wildlife Management* 66, 1290-1300.
- Greenwood, P.J., 1980. Mating systems, philopatry, and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* 28, 1140-1162.
- Gustine, D.D., Parker, K.L., Lay, R.J., Gillingham, M.P., Heard, D.C., 2006. Calf survival of woodland caribou in a multi-predator ecosystem. *Wildlife Monographs* 165, 1-32.

- Gustine, D.D., Parker, K.L., 2008. Variation in the seasonal selection of resources by woodland caribou in northern British Columbia. *Canadian Journal of Zoology* 86, 812-825.
- Haila, Y., 1999. Island and fragments, in: M.L. Hunter,(Eds.), *Maintaining biodiversity in forest ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 234-259.
- Harestad, A.S., Bunnell, F.L., 1979. Home range and body weight, a reevaluation. *Ecology* 60, 389-402.
- Hemson, G., Johnson, P., South, A., Kenward, R., Ripley, R., Macdonald, D., 2005. Are kernels the mustard? Data from global positioning system (GPS) collars suggests problems for kernel home-range analyses with least-squares cross-validation. *Journal of Animal Ecology* 74, 455-463.
- Hins, C., Ouellet, J.P., Dussault, C., St-Laurent, M.H., 2009. Habitat selection by forest-dwelling caribou in managed boreal forest of eastern Canada: Evidence of a landscape configuration effect. *Forest Ecology and Management* 257, 636-643.
- Hooge, P.N., Eichenlaub, B., 1997. *Animal movement extension to arcview*. ver. 1.1. Alaska Science Center- Biological Science Office, U.S. Geological Survey, Anchorage, AK, USA.
- Ims, R.A., Rolstad, J., Wegge, P., 1993. Predicting space use responses to habitat fragmentation - Can voles (*Microtus oeconomus*) serve as an experimental-model system (Ems) for capercaillie grouse (*Tetrao urogallus*) in boreal forest. *Biological Conservation* 63, 261-268.

- James, A.R.C., Stuart-Smith, A.K., 2000. Distribution of caribou and wolves in relation to linear corridors. *Journal of Wildlife Management* 64, 154-159.
- Johnson, C.J., Parker, K.L., Heard, D.C., 2001. Foraging across a variable landscape: behavioral decisions made by woodland caribou at multiple spatial scales. *Oecologia* 127, 590-602.
- Lambert, C., Courtois, R., Breton, L., Lemieux, R., Brodeur, V., Ouellet, J.P., Fortin, D., Poulin, M., 2006. Étude de la prédation du caribou forestier dans un écosystème exploité: Résultats préliminaires. *Le Naturaliste Canadien* 130, 44-50.
- McCloughlin, P.D., Ferguson, S.H., 2000. A hierarchical pattern of limiting factors helps explain variation in home range size. *Ecoscience* 7, 123-130.
- Ministère Des Ressources Naturelles Et De La Faune (Mrnf), 2005. Plan québécois de rétablissement du caribou forestier (2005-2012), *version préliminaire*. Ministère des Ressources naturelles, de la Faune et des Parcs, 112 p.
- Mohr, C.O., 1947. Table of equivalent population of North American small mammals. *American Midland Naturalist* 37, 223-249.
- Potvin, F., Breton, L., 1988. Use of a net gun for capturing white-tailed deer, *Odocoileus virginianus*, on Anticosti Island, Québec. *Canadian Field-Naturalist* 102, 697-700.
- Primack, R.B., 1998. *Essentials of Conservation Biology*, 2nd edn. Sinauer Associates Publishers, Sunderland, Massachusetts.
- Proffitt, K.M., Grigg, J.L., Hamlin, K.L., Garrott, R.A., 2009. Contrasting effects of wolves and human hunters on elk behavioral responses to predation risk. *Journal of Wildlife Management* 73, 345-356.

- Rettie, W.J., Messier, F., 1998. Dynamics of woodland caribou populations at the southern limit of their range in Saskatchewan. *Canadian Journal of Zoology* 76, 251-259.
- Rettie, W.J., Messier, F., 2000. Hierarchical habitat selection by woodland caribou: its relationship to limiting factors. *Ecography* 23, 466-478.
- Rettie, W.J., Messier, F., 2001. Range use and movement rates of woodland caribou in Saskatchewan. *Canadian Journal of Zoology* 79, 1933-1940.
- Robitaille, A., Saucier, J.-P., 1998. Paysage régionaux du Québec méridional. Les publications du Québec, Sainte-Foy.
- Sas Institute Inc, 2002. SAS Statistical software. SAS Institute Inc, Cary, NC. USA. version 9.1. SAS Institute Inc, Cary, NC. USA.
- Schaefer, J.A., Bergman, C.M., Luttich, S.N., 2000. Site fidelity of female caribou at multiple spatial scales. *Landscape Ecology* 15, 731-739.
- Schaefer, J.A., 2003. Long-term range recession and the persistence of caribou in the taiga. *Conservation Biology* 17, 1435-1439.
- Schieck, J.O., Hannon, S.J., 1989. Breeding site fidelity in willow ptarmigan - the influence of previous reproductive success and familiarity with partner and territory. *Oecologia* 81, 465-472.
- Schwartz, C.C., Franzmann, A.W., 1991. Interrelationship of black bears to moose and forest succession in the northern coniferous forest. *Wildlife Monographs* 113, 1-58.
- Smith, K.G., Ficht, E.J., Hobson, D., Sorensen, T.C., Hervieux, D., 2000. Winter distribution of woodland caribou in relation to clear-cut logging in west-central Alberta. *Canadian Journal of Zoology* 78, 1433-1440.

- St-Laurent, M.H., Ferron, J., Hins, C., Gagnon, R., 2007. Effects of stand structure and landscape characteristics on habitat use by birds and small mammals in managed boreal forest of eastern Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 37, 1298-1309.
- Vistnes, I., Nellemann, C., Jordhoy, P., Strand, O., 2001. Wild reindeer: impacts of progressive infrastructure development on distribution and range use. *Polar Biology* 24, 531-537.
- Vors, L.S., Schaefer, J.A., Pond, B.A., Rodgers, A.R., Patterson, B.R., 2007. Woodland caribou extirpation and anthropogenic landscape disturbance in Ontario. *Journal of Wildlife Management* 71, 1249-1256.
- White, G.C., Garrott, R.A., 1990. Analysis of wildlife radio-tracking data. Academic Press, New York.
- Wittmer, H.U., McLellan, B.N., Seip, D.R., Young, J.A., Kinley, T.A., Watts, G.S., Hamilton, D., 2005. Population dynamics of the endangered mountain ecotype of woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) in British Columbia, Canada. *Canadian Journal of Zoology* 83, 407-418.
- Wittmer, H.U., McLellan, B.N., Hovey, F.W., 2006. Factors influencing variation in site fidelity of woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) in southeastern British Columbia. *Canadian Journal of Zoology* 84, 537-545.

Table 1. Habitat characteristics of the Charlevoix (Charl.), Saguenay (Sag.) and Côte-Nord (C-N) caribou study sites, Québec, Canada (2004-2006). We grouped land-cover classes into variables based on their origin, i.e. natural or anthropogenic.

Variable	Land-cover class	Description	Charl.	Sag.	C-N
Cut_0-5	Recent clearcuts	Cuts \leq 5 years old (%)	3.1	4.5	2.9
Cut_6-30	Old clearcuts	Cuts $>$ 5 years old and dominant tree strata \leq 30 years old (%)	25.2	21.6	2.3
Othdis	Others anthropogenic disturbances	Roads, infrastructures, agricultural and cleared land, hydro-electric dam, forest camp, power lines, other (%)	4.8	4.2	0.5
Natdis	Natural disturbances	(%)	7.5	7.7	12.5
	Burned areas	Burned areas with dominant tree strata \leq 30 years old	<i>1.5</i>	<i>2.8</i>	<i>12.0</i>
	Others natural disturbances	Windfall and insect outbreak with dominant tree strata \leq 30 years old	<i>6.0</i>	<i>4.9</i>	<i>0.4</i>
Undis	Undisturbed areas	Stands with dominant strata \geq 50 years old (%):	59.4	62.0	81.8
	Deciduous-Mixed	Deciduous trees and coniferous $<$ 75% of total basal area	<i>20.4</i>	<i>11.3</i>	<i>3.5</i>
	Conifer	Crown closure \geq 60%; coniferous trees \geq 75% of total basal area	<i>12.8</i>	<i>10.8</i>	<i>13.6</i>
	Open conifer	Crown closure $<$ 60% , conifer and lichen	<i>20.2</i>	<i>24.2</i>	<i>45.2</i>
	Wetlands	Lakes, river, peatland, flooded areas, alder stand	<i>6.0</i>	<i>15.7</i>	<i>18.1</i>
Edg_cut	Edge density of cuts	Density of edges between cuts (recent and old) and undisturbed areas (m/ha)	34.2	25.1	5.4
Edg_nat	Edge density of Natdis	Density of edges between natural disturbances and undisturbed areas (m/ha)	8.7	8.5	8.9

Italic numbers are for sub-class and their sum equal the proportion of the class.

Table 1. Continued.

Variable	Land cover class	Description	Charl.	Sag.	C-N
Roads	Road density	Density of 1 st , 2 nd , and 3 rd class roads (m/ha)	14.9	14.1	1.3
Rds_undis	Road density in undisturbed areas	Density of 1 st , 2 nd , and 3 rd class roads located in undisturbed areas (m/ha)	5.1	3.9	0.2
		Annual mean temperature (°C)	-2.5- 0.0	0.0	-2.5- 0.0
		Total annual precipitation (mm)	1000- 1600	900- 1100	900- 1300
		Snow accumulation (cm)	150	150	100
		Caribou density (no. ind/100 km ²) (MRNF, 2005)	2.1	1.5	1.8

Italic numbers are for sub-class and their sum equal the proportion of the class.

Table 2. Candidate models used to assess the effects of anthropogenic and natural disturbances on site fidelity of forest-dwelling caribou in Québec, Canada (2004-2006). Independent variables are described in Table 1.

Name	Model	Model structure
A	Natural loss	Natdis
B	Natural loss and fragmentation	Natdis + Edg_nat
C	Anthropogenic loss	Natdis + Edg_nat + Cut_0-5 + Cut_6-30
D	Anthropogenic loss and fragmentation	Natdis + Edg_nat + Cut_0-5 + Cut_6-30 + Rds_undis

Table 3. Results of the model selection process to explain two site-fidelity indices (home-range size [HRS] and mean interlocation distance [Interloc_dist]) of forest-dwelling caribou in Québec, Canada (2004-2006) based on habitat loss and fragmentation indices. The best model was selected for each study site and time period using the Akaike's corrected information criterion (AIC_c) and Akaike weight (w_i). We also present reasonable alternative models when ΔAIC_c was ≤ 2 . We assessed model performance using a pseudo- R^2 . See Table 2 for description of models.

Period	Site-fidelity measure	Study site	n	Best model(s)	AIC_c	w_i	Pseudo- R^2		
Annual	HRS	Charlevoix	47	D	93.2	0.979	0.93		
		Saguenay	29	D	65.7	0.378	0.56		
			29	A	66.2	0.295	0.03		
			29	C	66.9	0.208	0.49		
		Côte-Nord	17	A	38.5	0.909	0.42		
	Interloc_dist	Charlevoix	47	A	70.4	0.833	0.58		
		Saguenay	29	A	44.1	0.786	0.02		
		Côte-Nord	17	A	24.4	0.945	0.30		
		Calving	HRS	Charlevoix	47	A	161.3	0.895	0.30
				Saguenay	29	A	99.2	0.723	0.02
Côte-Nord	17			D	65.4	0.707	0.45		
Interloc_dist	Charlevoix		47	A	107.7	0.940	0.19		
	Saguenay		29	A	51.8	0.907	0.11		
	Côte-Nord		17	D	48.2	0.480	0.43		
Summer	HRS	Charlevoix	47	D	109.9	0.937	0.83		
			29	D	85.6	0.405	0.54		
			29	C	85.9	0.348	0.53		
			29	A	87.5	0.157	0.08		
		Côte-Nord	17	A	50.2	0.412	0.48		
			17	D	50.3	0.392	0.50		
			17	B	51.7	0.195	0.49		

Table 3. Continued.

Period	Site fidelity metric	Study site	n	Best model(s)	AIC _c	w _i	Pseudo-R ²	
Summer	Interloc_dist	Charlevoix	47	D	46.5	0.771	0.74	
		Saguenay	29	A	50.3	0.881	0.12	
		Côte-Nord	17	A	30.9	0.949	0.31	
Winter	HRS	Charlevoix	31	D	108.2	0.543	0.59	
			31	C	109.0	0.364	0.57	
		Saguenay	26	C	71.4	0.319	0.53	
			26	B	71.6	0.289	0.23	
			26	D	71.7	0.275	0.54	
		Côte-Nord	17	A	50.5	0.689	0.29	
		Interloc_dist	Charlevoix	31	A	71.5	0.903	0.22
			Saguenay	26	A	55.0	0.565	0.07
				26	B	55.6	0.418	0.09
			Côte-Nord	17	D	32.6	0.751	0.69

HRS and Interloc_dist were log-transformed for statistical analyses.

Table 4. Coefficients (β) and standard error (SE) of the independent variables of the ‘best model’ explaining variation in home-range size (HRS) and mean interlocation distance (Interloc_dist), two indices of forest-dwelling caribou site fidelity, by time period and study site: Charlevoix (Charl), Saguenay (Sag) and Côte-Nord (C-N), Québec, Canada (2004-2006). We used model averaging when $\Delta AICc$ was ≤ 2 .

Period	Site-fid. measure	Study site	Best model	Natdis ^a		Edg_nat ^b		Cut_0-5 ^c		Cut_6-30 ^d		Rds_undis ^e	
				β	SE	β	SE	β	SE	β	SE	β	SE
Annual	HRS	Charl	D	-0.023	0.034	0.031	0.028	-0.064*	0.026	0.128**	0.019	0.435**	0.083
		Sag	D-A-C	0.041	0.044	-0.046	0.026	0.147 ^s	0.046	0.007	0.008	0.084	0.042
		C-N	A	0.053*	0.020								
	Interloc_dist	Charl	A	-0.041*	0.014								
		Sag	A	-0.024	0.025								
		C-N	A	0.023	0.013								
Calving	HRS	Charl	A	-0.082*	0.037								
		Sag	A	-0.047	0.060								
		C-N	D	0.149	0.060	-0.136	0.161	0.077	0.153	0.113	0.350	-9.900	4.575
	Interloc_dist	Charl	A	-0.037	0.020								
		Sag	A	-0.047	0.025								
		C-N	D-A	0.050	0.021	-0.040	0.035	0.023	0.033	0.019	0.075	-2.446	0.998
Summer	HRS	Charl	D	-0.066	0.044	0.082*	0.033	-0.058	0.031	0.104**	0.023	0.470**	0.105

Table 4. Continued.

Period	Site-fid. measure	Study site	Best model	Natdis ^a		Edge_nat ^b		Cut_0-5 ^c		Cut_6-30 ^d		Rds_undis ^e	
				β	SE	β	SE	β	SE	β	SE	β	SE
Summer	HRS	Sag	D-C-A	-0.024	0.072	-0.062	0.053	0.090	0.084	-0.029	0.017	0.101	0.066
		C-N	A-D-B	0.096 [§]	0.027	-0.041	0.032	0.049	0.030	0.008	0.093	-1.958	0.715
	Interloc_ dist	Charl	D	-0.020	0.021	0.020	0.016	-0.041*	0.015	0.029*	0.011	0.184*	0.049
		Sag	A	-0.041	0.025								
		C-N	A	0.035*	0.013								
Winter	HRS	Charl	D-C	0.000	0.085	0.034	0.066	-0.025	0.064	0.121 [§]	0.044	0.188	0.152
		Sag	C-B-D	0.233	0.422	-0.234	0.290	0.192 [§]	0.074	0.016	0.014	0.061	0.049
		C-N	A	0.067*	0.024								
	Interloc_ dist	Charl	A	-0.053*	0.022								
		Sag	A-B	0.019	0.182	-0.061	0.103						
		C-N	D	0.054	0.016	-0.087	0.027	0.164	0.035	-0.073	0.110	-1.918	0.788

* $0.001 < P \leq 0.05$; ** $P < 0.001$

[§] Coefficient was significant at least in one of the model we use for model averaging

^a Natdis = percentage of natural disturbances (burned area, windfall, insect outbreak)

^b Edge_nat = density of edges between natural disturbances and undisturbed area (m/ha)

^c Cut_0-5 = percentage of recent clearcuts

^d Cut_6-30 = percentage of old clearcuts

^e Rds_undis = Road density in undisturbed areas (m/ha)

Table 5. Results of the model selection process to explain two indices of inter-annual site fidelity (HR_overlap and distance between centroids [centroid_dist]) of forest-dwelling caribou in Charlevoix, Québec, Canada (2004-2006) based on habitat loss and fragmentation indices. The best model was selected by period using the Akaike's corrected information criterion (AIC_c) and Akaike weight (w_i). We also present reasonable alternative models when ΔAIC_c was ≤ 2 . We assessed model performance using a pseudo- R^2 . See Table 2 for description of models.

Period	Site fidelity metrics	n	Best model	AIC_c	w_i	pseudo-R^2
Annual	HR_overlap	27	D	214.5	0.93	0.27
	Centroid_dist	27	D	150.2	0.97	0.33
Calving	HR_overlap ¹	27	A	119.2	0.62	0.08
	Centroid_dist ¹	27	A	60.6	0.92	0.25
Summer	HR_overlap	27	D	207.9	0.96	0.36
	Centroid_dist	27	A	127.4	0.63	0.02
Winter	HR_overlap	15	D	91.3	0.88	0.93
	Centroid_dist	15	D	85.9	0.87	0.42

¹Squared-root transformed to perform model selection.

Table 6. Coefficients (β) and standard error (SE) of the independent variables present in the ‘best model’ explaining variation in home-range overlap (Overlap) and distance between centroids (DC) of forest-dwelling caribou by time period in Charlevoix, Québec, Canada (2004-2006). We used model averaging when $\Delta AICc$ was ≤ 2 .

Period	Site-fid. measure	Best model	Natdis ^a		Edg_nat ^b		Cut_0-5 ^c		Cut_6-30 ^d		Rds_undis ^e	
			β	SE	β	SE	β	SE	β	SE	β	SE
Annual	Overlap	D	-0.272	1.788	1.158	1.332	2.101	1.310	-0.023	0.880	-3.296	4.679
	DC	D	-1.095*	0.381	0.632	0.328	0.239	0.292	0.331	0.224	-3.187*	1.032
Calving	Overlap	A	0.092	0.066								
	DC	A	-0.060*	0.023								
Summer	Overlap	D	2.314	1.479	-4.051*	1.333	-2.359	1.151	-2.693*	0.924	5.583	4.074
	DC	A	-0.057	0.078								
Winter	Overlap	D	-0.253	1.759	-1.005	0.929	-1.338	1.731	-1.913	0.681	-6.580	3.563
	DC	D	1.114	1.574	-0.205	0.835	1.279	1.531	0.246	0.608	0.442	3.189

* $0.001 < P \leq 0.05$; ** $P < 0.001$; ^a Natdis = percentage of natural disturbances (burned area, windfall, insect outbreak)

^b Edg_nat = density of edges between natural disturbances and undisturbed area (m/ha)

^c Cut_0-5 = percentage of recent clearcuts

^d Cut_6-30 = percentage of old clearcuts

^e Rds_undis = Road density in undisturbed areas (m/ha)

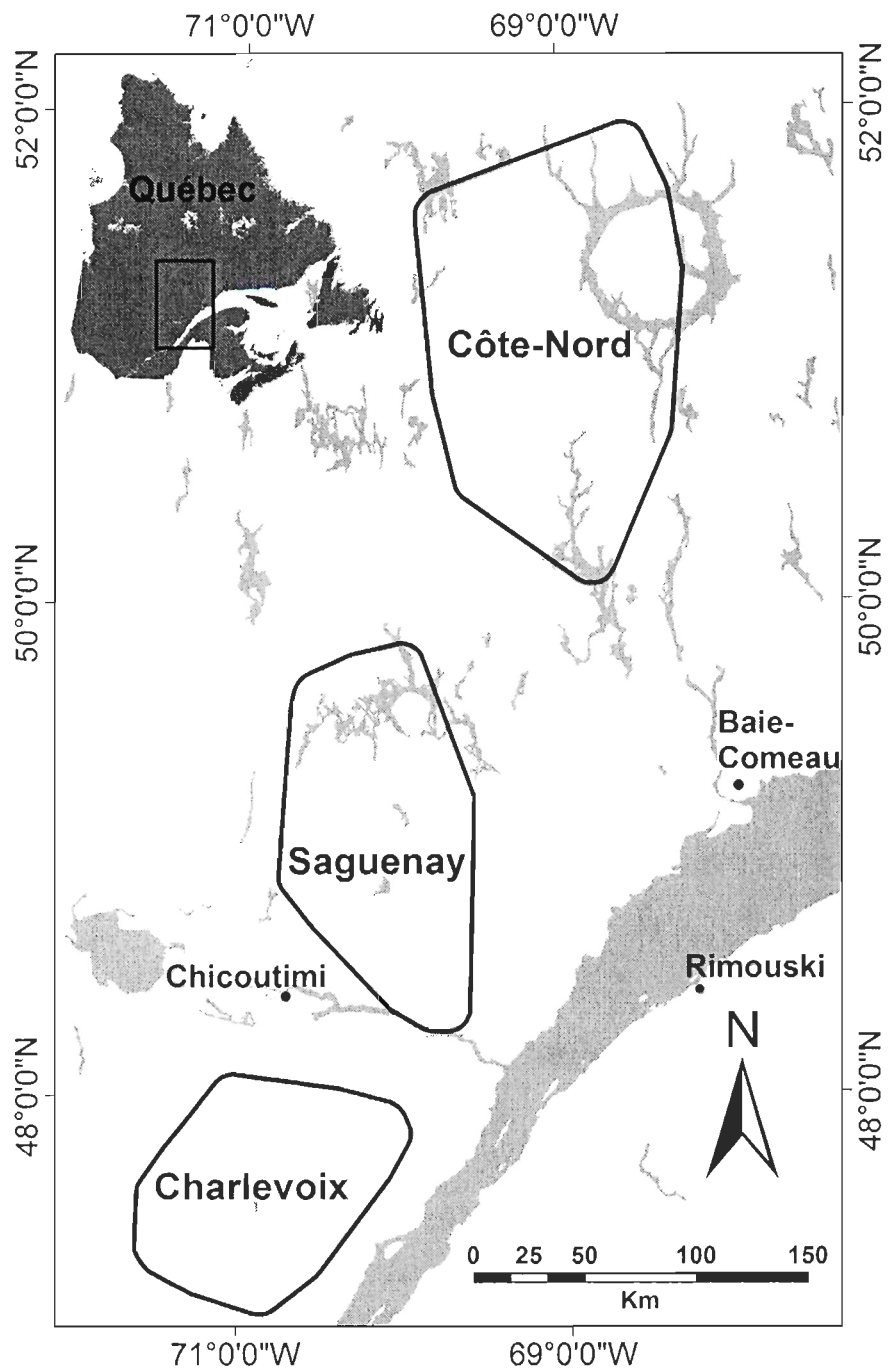


Figure 1. Delineation of the three study sites in the boreal forest of Québec, Canada: Charlevoix, Saguenay and Côte-Nord.

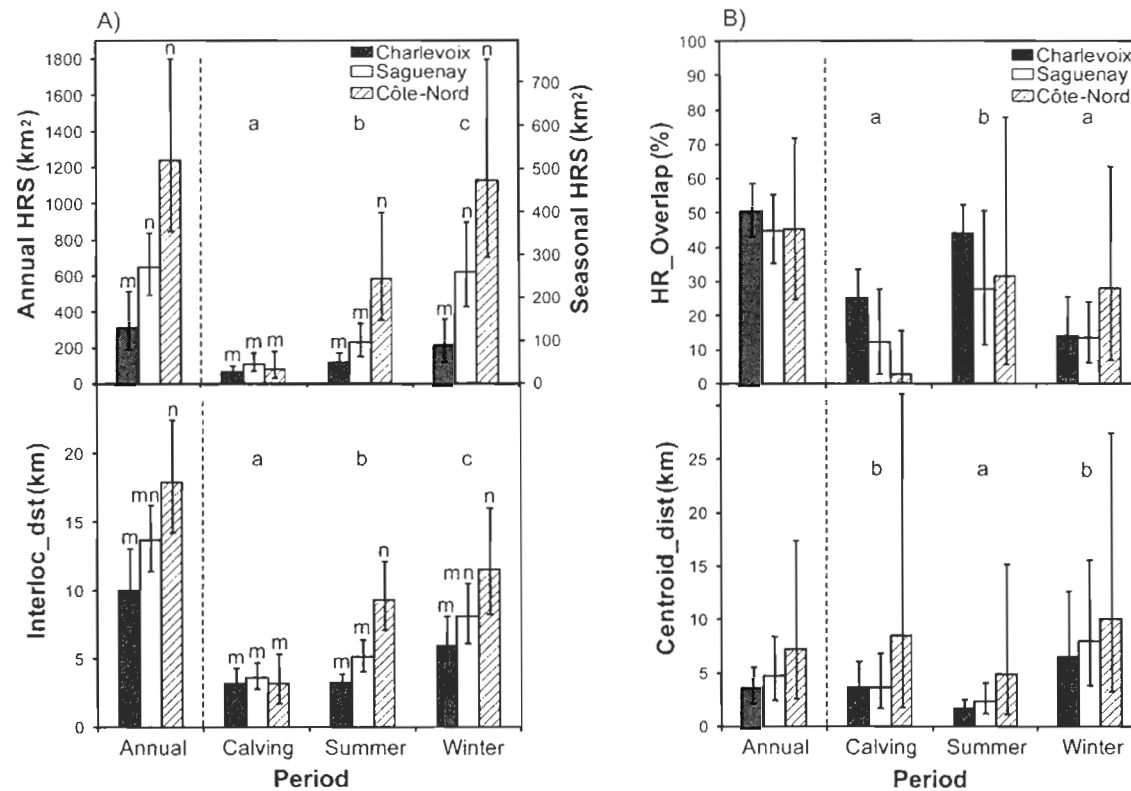


Figure 2. Mean (\pm 95% C.I.) of the four indices used to assess site fidelity of forest-dwelling caribou in three study sites of Québec (Canada) from 2004 to 2006: a) home-range size (HRS) and mean interlocation distance (Interloc_dist), b) home-range overlap (HR_overlap) and distance between centroids (Centroid_dist). Site fidelity was examined during 3 seasonal periods (calving, summer and winter) and for the entire year. Bars identified with different letters differ significantly, using *a*, *b* or *c* for differences between periods and *m* or *n* for differences between sites. Sample size: see tables 3 and 5, and for inter-annual fidelity (b) Saguenay $n = 12$ and Côte-Nord $n = 7$.

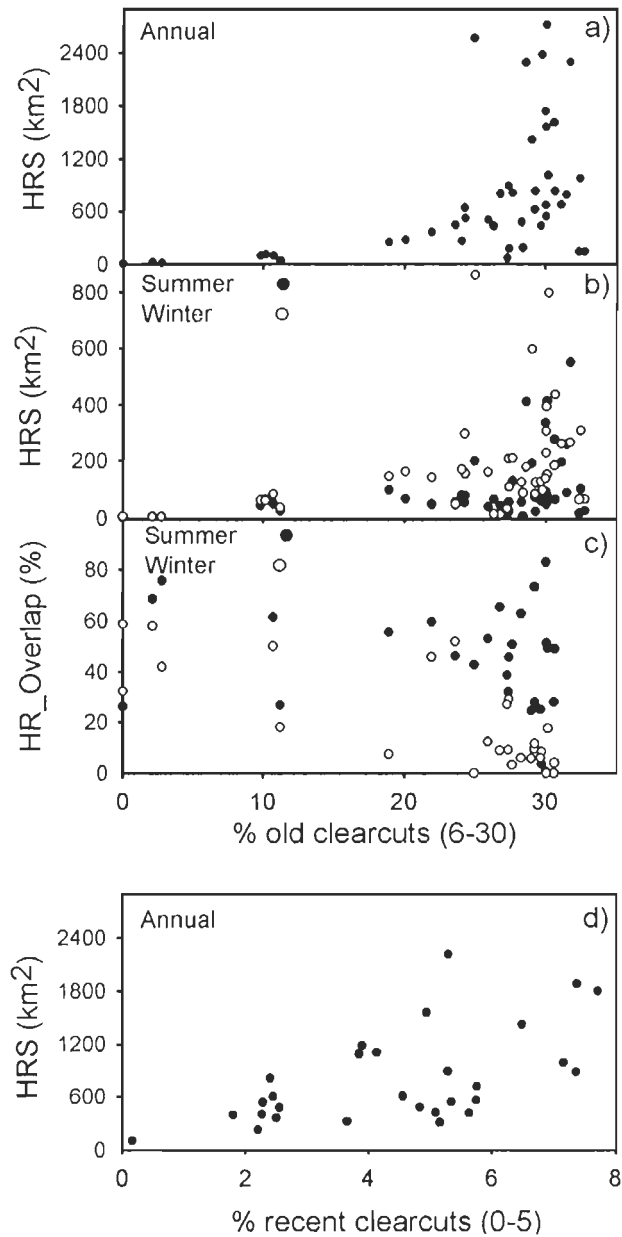


Figure 3. Inter-individual variability shown by the relationship between significant habitat variables from the best model and fidelity indices. a-b-c) relationship between home-range size (HRS) or home-range overlap (HR_overlap) and proportion of old clearcuts (6-30 years old) in Charlevoix ($n = 47$); d) Relationship between home-range size (HRS) and proportion of recent clearcuts (0-5 years old) in Saguenay ($n = 29$), Québec (Canada), 2004-2006.

CHAPITRE III

CONCLUSION GENERALE

La fidélité au site : un outil pour étudier le comportement animal

L'utilisation de l'espace a généralement été étudiée de façon descriptive à l'aide des mêmes mesures telles que le taux de déplacement et la superficie des domaines vitaux, mais la fidélité au site a été beaucoup moins utilisée bien qu'elle procure de l'information intéressante et complémentaire aux études plus traditionnelles. En effet, si les avantages de la fidélité au site sont bien réels pour les individus, son étude pourrait être un outil pertinent pour établir un lien entre l'utilisation de l'espace et la dynamique d'une population animale. Établir ce lien entre l'utilisation de l'espace ou la sélection d'habitat, d'une part, et la dynamique des populations, d'autre part (McLoughlin et al., 2005) demeure un des défis en écologie. Il est difficile d'obtenir ce genre d'information en milieu naturel, particulièrement lorsque l'on travaille sur des grands mammifères ayant une longévité élevée et se déplaçant sur de grands territoires.

Pour mesurer la fidélité au site, plusieurs mesures existent et nous avons fait le choix d'utiliser plusieurs d'entre elles pour mieux caractériser ce comportement. Nos résultats démontrent bien que les différentes mesures (taille du domaine vital, distance moyenne entre toutes les paires de points, chevauchement entre les domaines vitaux et distances moyennes entre centroïdes) sont complémentaires mais qu'elles ne mesurent pas toutes la même réalité. En effet, elles ne répondent pas toujours de la même façon aux variables d'habitat. Par exemple, le modèle le plus performant pour expliquer la fidélité au

site n'était pas toujours le même pour la taille du domaine vital que pour la distance moyenne entre toutes les paires de localisations. Celle-ci a semblé réagir à la distribution hétérogène des localisations telle qu'observée durant l'hiver et sur une base annuelle où les localisations étaient agrégées en plusieurs zones distinctes. Cette mesure est par conséquent peut-être moins appropriée pour estimer la fidélité au site. Concernant le pourcentage de chevauchement, il est vraisemblablement influencé par la méthode de calcul du domaine vital (e.g. MCP 100%, 80%, kernel). Par conséquent, il faudrait donc être prudent lors de comparaisons avec d'autres études et choisir une méthode adaptée au type de distribution des localisations. D'un autre côté, la distance entre les centroïdes est directement influencée par la taille du domaine vital qui doit être considérée dans les analyses, ce qui complique l'utilisation de cette mesure. Il serait donc important d'investiguer plus en profondeur ces différentes mesures à l'aide de la modélisation pour bien comprendre ce que chaque mesure représente et dans quel contexte il est plus adéquat de les utiliser.

La fidélité au site du caribou forestier

Variations entre les périodes annuelles

Dans la présente étude, l'analyse de la fidélité au site du caribou forestier nous a permis d'observer des patrons différents selon la saison ainsi qu'entre les populations. Comme plusieurs études l'ont démontré (Brown et al., 2001; Ferguson et Elkie, 2004; Wittmer et al., 2006), les femelles caribou étaient plus fidèles durant la période de la mise bas et de l'été (i.e. domaine vitaux plus petits et chevauchement plus grand d'une année à l'autre) et moins durant l'hiver. Ce résultat appuie l'hypothèse selon laquelle la prédation

serait le facteur limitant le plus important pour le caribou spécialement au cours de la mise bas et de l'élevage du faon (Ferguson et al., 1988; Seip, 1992; Rettie et Messier, 1998; Wittmer et al., 2005a). Le caribou pourrait être plus fidèle durant ces périodes pour minimiser le risque de prédation, par exemple en limitant ses mouvements pour diminuer les rencontres avec les prédateurs (Rettie et Messier, 2001) et aussi en retournant au même endroit où il a pu élever son faon avec succès (Schaefer et al., 2000; Wittmer et al., 2006)

Effet des perturbations dans l'habitat

La présente étude a aussi permis de mettre en lumière une tendance commune à tous les sites d'études, soit une diminution de la fidélité au site lorsque l'habitat présent dans le domaine vital était davantage perturbé. En effet, les caribous démontraient moins de fidélité intra-annuelle et intra-saisonnière, ainsi que moins de fidélité inter-annuelle dans les secteurs les plus perturbés, ce qui, dans les deux cas, suppose une diminution de la familiarité du caribou avec son environnement. Si un individu est moins familier avec la distribution spatiale de la nourriture, des couverts de fuite et du risque de prédation cela peut avoir des impacts négatifs sur sa survie et son succès reproducteur (Greenwood, 1980; Schieck et Hannon, 1989). Certaines études ont effectivement observé que des individus démontrant plus de fidélité au site avaient, l'année suivante, un meilleur succès reproducteur (Schieck et Hannon, 1989; Badyaev et Faust, 1996; Tremblay et al., 2007). Quoique cela représente un défi de taille, les prochaines études portant sur la fidélité au site devraient s'intéresser davantage au lien entre la fidélité au site et le succès reproducteur des individus.

Il a été intéressant d'observer que l'historique et le type de perturbations de l'environnement influençaient grandement la réponse du caribou. Dans le site le plus naturel (Côte-Nord), se sont les perturbations naturelles qui influençaient majoritairement la fidélité, contrairement aux sites les plus modifiés par l'homme (Charlevoix et Saguenay) où les caribous réagissaient surtout aux perturbations anthropiques. L'âge de la perturbation avait également un rôle à jouer puisque pour la population de Charlevoix, les vieilles coupes (6-30 ans) avaient une influence prépondérante tandis que pour la population du Saguenay, c'était les coupes récentes (≤ 5 ans). De plus, les relations entre les mesures de fidélité et les variables d'habitat n'étaient pas toujours linéaires et nous avons observé une importante variabilité inter-individuelle. La variation de fidélité au site entre les individus peut être attribuable en partie au statut reproducteur des individus ou à la structure sociale des populations (Rettie et Messier, 2001; Wittmer et al., 2006). Notre étude démontre également que la composition et la structure du domaine vital, dont les perturbations anthropiques font partie, peuvent aussi avoir un impact important. En effet, les caribous ayant des domaines vitaux très perturbés par les coupes forestières démontraient parfois des réponses très divergentes en termes de fidélité au site, ce qui traduisait potentiellement différentes stratégies individuelles. Il serait donc pertinent d'étudier plus en profondeur cette importante plasticité dans la réponse du caribou afin de déterminer si les stratégies adoptées par les individus ont un effet sur sa survie et son succès reproducteur à long terme dans un paysage sous aménagement.

Conséquences potentielles sur la conservation de l'écotype

La fidélité au site est également un outil des plus intéressants puisqu'il permet de mettre en évidence une réponse particulière du caribou face aux perturbations de son habitat. Ceci est particulièrement pertinent si l'on considère que les réponses exprimées peuvent avoir une influence sur la conservation de l'écotype dans un contexte où l'empreinte anthropique est de plus en plus importante en forêt boréale. Dans un environnement en changement tel que la forêt boréale aménagée, adopter un comportement de fidélité au site pourrait s'avérer une stratégie coûteuse pour le caribou et même constituer un piège écologique (Battin, 2004). Ainsi, demeurer dans un habitat de moins en moins optimal et où le risque de prédation est accru, principalement dans les parterres de coupes, pourrait avoir des conséquences directes sur la survie et le succès reproducteur d'un individu. Au contraire, si un caribou quitte une zone dès qu'elle est légèrement perturbée, il devra fréquenter des habitats qui lui sont beaucoup moins familiers et potentiellement moins optimaux. Certaines études suggèrent que la deuxième option serait la plus vraisemblable : l'exploitation forestière à long terme forcerait le caribou à abandonner des habitats de bonne qualité pour se déplacer vers des milieux exigeant une demande énergétique accrue, moins riche en nourriture et comportant un risque de prédation plus élevé (Metsaranta, 2002; Courtois et al., 2007).

À plus grande échelle, cependant, le caribou démontrait une fidélité inter-annuelle relativement élevée avec un chevauchement moyen d'environ 50 % des domaines vitaux de deux années consécutives et ce, autant dans les sites fortement perturbés que dans celui peu perturbé. Ce résultat suggère que soit les caribous s'adaptent à des environnements très

perturbés par l'activité humaine, ce qui, selon la littérature récente, serait peu probable (Smith et al., 2000; Wittmer et al., 2007; Courtois et al., 2008), soit que les caribous persistent par habitude dans des habitats moins optimaux pour une longue période avant leur déclin. Cette dernière alternative, qui semble la plus plausible, supporterait l'hypothèse du piège écologique. Dans le même ordre d'idées, Vors et al. (2007) ont dénoté un délai de 20 ans suite à des coupes forestières avant la disparition du caribou forestier dans le paysage.

Recommandations pour l'aménagement

Actuellement, un plan d'aménagement forestier destiné à favoriser la conservation du caribou forestier est à l'essai au Québec. Ce plan consiste principalement en la mise en place de blocs de protection de 100 à 250 km² reliés par des corridors d'au moins 400 m visant à favoriser la connectivité (Courtois et al., 2002). La fidélité inter-annuelle relativement forte démontrée par les caribous pour leur domaine vital annuel (50 % de chevauchement) suggère que le choix de la localisation des blocs de protection pourrait être le facteur clé du succès de ce plan de conservation. Nous suggérons de délimiter les blocs de protection en se basant sur la meilleure information disponible de la localisation des caribous, soit la télémétrie GPS.

L'utilisation de la télémétrie GPS serait surtout appropriée pour déterminer les zones à protéger qui sont utilisées durant l'été, considérant que c'est durant cette période que le caribou démontre la fidélité inter-annuelle la plus élevée. De plus, durant l'été le caribou est moins sélectif en terme d'habitat (Rettie et Messier, 2000) et les survols aériens ne permettent pas l'identification des habitats utilisés à cette période. Au contraire, pour cibler

les habitats d'hiver à protéger, la fidélité inter-annuelle relativement plus faible durant cette période, met en évidence l'importance de protéger de larges blocs forestiers constitués de forêt résineuse mature, l'habitat préférentiel du caribou. De plus, il serait important de protéger des zones de forêt résineuse ouverte (i.e. dénudé sec), habitat très sélectionné durant l'hiver par le caribou (Hins et al., 2009), dans les secteurs entourant les localisations ou les pistes observées durant les inventaires même s'ils n'ont pas été récemment utilisés par des caribous (Wittmer et al., 2006). La localisation des blocs de protection devrait donc tenir compte du comportement de fidélité au site, mais également de l'habitat préférentiel du caribou, puisque celui-ci demeure parfois dans des habitats perturbés depuis plusieurs années et ce, malgré des caractéristiques environnementales sub-optimales pour sa survie.

En somme, l'étude de la fidélité au site du caribou forestier nous a permis de mettre en évidence les relations entre ce comportement et les perturbations de la forêt boréale. De plus en plus d'études, y compris celle-ci, démontrent les impacts majoritairement négatifs de l'exploitation forestière sur le caribou forestier. Il reste cependant encore beaucoup de place dans la recherche pour éclaircir davantage les effets des différentes perturbations telles les jeunes coupes, les vieilles coupes, les infrastructures et les routes sur l'ensemble de l'écologie du caribou. Par exemple, il serait tout à fait pertinent d'étudier plus en détail le lien entre la dynamique des populations (e.g. le taux de survie) et l'utilisation de l'espace des diverses populations de caribou ainsi que l'effet des perturbations sur cette relation. De plus, la très grande variabilité de fidélité au site observée démontre la pertinence de faire d'autres études portant sur une plus longue période de temps, ce qui permettra de voir les impacts à long terme des perturbations. Ces différentes avenues de recherche permettront

un jour de mieux orienter les recommandations faites pour le caribou et par le fait même une meilleure conciliation entre les activités de l'industrie forestière et la conservation du caribou forestier.

Références de l'introduction et de la conclusion générale

- Andersson, R., Ostlund, L., 2004. Spatial patterns, density changes and implications on biodiversity for old trees in the boreal landscape of northern Sweden. *Biological Conservation* 118, 443-453.
- Badyaev, A.V., Faust, J.D., 1996. Nest site fidelity in female wild turkey: potential causes and reproductive consequences. *The Condor* 98, 589-594.
- Battin, J., 2004. When good animals love bad habitats: Ecological traps and the conservation of animal populations. *Conservation Biology* 18, 1482-1491.
- Bergerud, A.T., 1972. Food habits of Newfoundland caribou. *Journal of Wildlife Management* 36, 913-923.
- Bergerud, A.T., 1974. Decline of caribou in North America following settlement. *Journal of Wildlife Management* 38, 757-770.
- Bergerud, A.T., Ferguson, R., Butler, H.E., 1990. Spring Migration and Dispersion of Woodland Caribou at Calving. *Animal Behaviour* 39, 360-368.
- Berry, J.D., Eng, R.L., 1985. Interseasonal movements and fidelity to seasonal use areas by female sage grouse. *Journal of Wildlife Management* 49, 237-240.
- Blackmer, A.L., Ackerman, J.T., Nevitt, G.A., 2004. Effects of investigator disturbance on hatching success and nest-site fidelity in a long-lived seabird, Leach's storm-petrel. *Biological Conservation* 116, 141-148.
- Borger, L., Dalziel, B.D., Fryxell, J.M., 2008. Are there general mechanisms of animal home range behaviour? A review and prospects for future research. *Ecology Letters* 11, 637-650.

- Boucher, Y., Arseneault, D., Sirois, L., 2006. Logging-induced change (1930-2002) of a preindustrial landscape at the northern range limit of northern hardwoods, eastern Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 36, 505-517.
- Brodeur, V., Ouellet, J.P., Courtois, R., Fortin, D., 2008. Habitat selection by black bears in an intensively logged boreal forest. *Canadian Journal of Zoology* 86, 1307-1316.
- Brown, G.S., Mallory, F.F., Rettie, W.J., 2001. Range size and seasonal movement for female woodland caribou in the boreal forest of northeastern Ontario. *Rangifer*, Special Issue 14, 227-233.
- Chubbs, T.E., Keith, L.B., Mahoney, S.P., Mcgrath, M.J., 1993. Responses of woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) to clear-cutting in East-Central Newfoundland. *Canadian Journal of Zoology* 71, 487-493.
- Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada (Cosewic), 2006. Species search: woodland caribou. December 10th 2008. http://www.cosepac.gc.ca/eng/sct1/searchform_e.cfm.
- Courtois, R., Ouellet, J.P., Gagné, B., 1998. Characteristics of cutovers used by moose (*Alces alces*) in early winter. *Alces* 34, 201-211.
- Courtois, R., Ouellet, J.P., De Bellefeuille, S., Dussault, C., Gingras, A., 2002. Lignes directrices pour l'aménagement forestier en regard du caribou forestier. Société de la faune et des parcs du Québec, Direction de la recherche sur la faune, Université du Québec à Rimouski, 20 p.
- Courtois, R., Dussault, C., Gingras, A., Lamontagne, G., 2003a. Rapport sur la situation du caribou forestier au Québec. Société de la faune et des parcs du Québec, Direction

de la recherche sur la faune, Direction de l'aménagement de la faune de Jonquière et Direction de l'aménagement de la faune de Sept-îles, 45 p.

Courtois, R., Ouellet, J.P., Gingras, A., Dussault, C., Breton, L., Maltais, J., 2003b. Historical changes and current distribution of caribou, *Rangifer tarandus*, in Quebec. *Canadian Field-Naturalist* 117, 399-414.

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

Courtois, R., Gingras, A., Fortin, D., Sebbane, A., Rochette, B., Breton, L., 2008. Demographic and behavioural response of woodland caribou to forest harvesting. *Canadian Journal of Forest Research* 38, 2837-2849.

Cumming, H.G., Hyer, B.T., 1998. Experimental log hauling through a traditional caribou wintering area. *Rangifer*, Special Issue No. 10, 241-258.

Dahl, F., Willebrand, T., 2005. Natal dispersal, adult home ranges and site fidelity of mountain hares (*Lepus timidus*) in the boreal forest of Sweden. *Wildlife Biology* 11, 309-317.

Darwin, C., 1861. *On the origine of species by means of natural selection*, 3rd edn. Murray, London.

Deutsch, C.J., Reid, J.P., Bonde, R.K., Easton, D.E., Kochman, H.I., O'shea, T.J., 2003. Seasonal movements, migratory behavior, and site fidelity of West Indian manatees along the Atlantic Coast of the United States. *Wildlife Monographs* 1-77.

- Dorrance, M.J., Savage, P.J., Huff, D.E., 1975. Effects of snowmobiles on white-tailed deer. *Journal of Wildlife Management* 39, 563-569.
- Edge, W.D., Marcum, C.L., Olson, S.L., 1985. Effects of logging activities on home-range fidelity of elk. *Journal of Wildlife Management* 49, 741-744.
- Ferguson, S.H., Bergerud, A.T., Ferguson, R., 1988. Predation risk and habitat selection in the persistence of a remnant caribou population. *Oecologia* 76, 236-245.
- Ferguson, S.H., Elkie, P.C., 2004. Seasonal movement patterns of woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*). *Journal of Zoology* 262, 125-134.
- Greenwood, P.J., Harvey, P.H., 1976. The adaptive significance of variation in breeding area fidelity of the blackbird (*Turdus merula L.*). *Journal of Animal Ecology* 45, 887-898.
- Greenwood, P.J., 1980. Mating systems, philopatry, and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* 28, 1140-1162.
- Haila, Y., 1999. Island and fragments, in: M.L. Hunter,(Eds.), *Maintaining biodiversity in forest ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 234-259.
- Heard, D.C., Vagt, K.L., 1998. Caribou in British Columbia: A 1996 status report. *Rangifer*, Special Issue No. 10, 117-123.
- Hepp, G.R., Kennamer, R.A., 1992. Characteristics and Consequences of Nest-Site Fidelity in Wood Ducks. *Auk* 109, 812-818.
- Hins, C., Ouellet, J.P., Dussault, C., St-Laurent, M.H., 2009. Habitat selection by forest-dwelling caribou in managed boreal forest of eastern Canada: Evidence of a landscape configuration effect. *Forest Ecology and Management* 257, 636-643.

- Hood, R.E., Inglis, J.M., 1974. Behavioral responses of white-tailed deer to intensive ranching operations. *Journal of Wildlife Management* 38, 488-498.
- James, A.R.C., Stuart-Smith, A.K., 2000. Distribution of caribou and wolves in relation to linear corridors. *Journal of Wildlife Management* 64, 154-159.
- Jones, W.T., 1986. Survivorship in philopatric and dispersing kangaroo rats (*Dipodomys spectabilis*). *Ecology* 67, 202-207.
- Lambert, C., Courtois, R., Breton, L., Lemieux, R., Brodeur, V., Ouellet, J.P., Fortin, D., Poulin, M., 2006. Étude de la prédation du caribou forestier dans un écosystème exploité: Résultats préliminaires. *Le Naturaliste Canadien* 130, 44-50.
- Lesage, L., Crête, M., Huot, J., Dumont, A., Ouellet, J.P., 2000. Seasonal home range size and philopatry in two northern white-tailed deer populations. *Canadian Journal of Zoology* 78, 1930-1940.
- McLoughlin, P.D., Dunford, J.S., Boutin, S., 2005. Relating predation mortality to broad-scale habitat selection. *Journal of Animal Ecology* 74, 701-707.
- Metsaranta, J., 2002. Habitat utilization by woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*): An assessment of use in disturbed and undisturbed habitats in West Central Manitoba. Master. School of Graduate Studies and Research, Laurentian University, Department of Biology, Sudbury, 131 p.
- Ministère Des Ressources Naturelles Et De La Faune (Mrnf), 2005. Plan québécois de rétablissement du caribou forestier (2005-2012), *version préliminaire*. Ministère des Ressources naturelles, de la Faune et des Parcs, 112 p.

- Ministère Des Ressources Naturelles Et De La Faune (Mrnf), 2007. Liste des espèces fauniques menacées ou vulnérables au Québec. <http://www3.mrnf.gouv.qc.ca/faune/especes/menacees/liste.asp>.
- Mosnier, A., Ouellet, J.P., Courtois, R., 2008. Black bear adaptation to low productivity in the boreal forest. *Ecoscience* 15, 485-497.
- Primack, R.B., 1998. *Essentials of Conservation Biology*, 2nd edn. Sinauer Associates Publishers, Sunderland, Massachusetts.
- Rempel, R.S., Elkie, P.C., Rodgers, A.R., Gluck, M.J., 1997. Timber-management and natural-disturbance effects on moose habitat: Landscape evaluation. *Journal of Wildlife Management* 61, 517-524.
- Rettie, W.J., Messier, F., 1998. Dynamics of woodland caribou populations at the southern limit of their range in Saskatchewan. *Canadian Journal of Zoology* 76, 251-259.
- Rettie, W.J., Messier, F., 2000. Hierarchical habitat selection by woodland caribou: its relationship to limiting factors. *Ecography* 23, 466-478.
- Rettie, W.J., Messier, F., 2001. Range use and movement rates of woodland caribou in Saskatchewan. *Canadian Journal of Zoology* 79, 1933-1940.
- Schaefer, J.A., Bergman, C.M., Luttich, S.N., 2000. Site fidelity of female caribou at multiple spatial scales. *Landscape Ecology* 15, 731-739.
- Schaefer, J.A., 2003. Long-term range recession and the persistence of caribou in the taiga. *Conservation Biology* 17, 1435-1439.

- Schieck, J.O., Hannon, S.J., 1989. Breeding site fidelity in willow ptarmigan - the influence of previous reproductive success and familiarity with partner and territory. *Oecologia* 81, 465-472.
- Schwartz, C.C., Franzmann, A.W., 1991. Interrelationship of black bears to moose and forest succession in the northern coniferous forest. *Wildlife Monographs* 113, 1-58.
- Sebbane, A., Courtois, R., St-Onge, S., Breton, L., Lafleur, P.-E., 2002. Utilisation de l'espace et caractéristiques de l'habitat du caribou de Charlevoix, entre l'automne 1998 et l'hiver 2001. Société de la faune et des parcs du Québec, Direction de la recherche sur la faune, 48 p.
- Seip, D.R., 1992. Factors limiting woodland caribou populations and their interrelationships with wolves and moose in southeastern British Columbia. *Canadian Journal of Zoology* 70, 1494-1503.
- Smith, K.G., Ficht, E.J., Hobson, D., Sorensen, T.C., Hervieux, D., 2000. Winter distribution of woodland caribou in relation to clear-cut logging in west-central Alberta. *Canadian Journal of Zoology* 78, 1433-1440.
- St-Laurent, M.H., Ferron, J., Hins, C., Gagnon, R., 2007. Effects of stand structure and landscape characteristics on habitat use by birds and small mammals in managed boreal forest of eastern Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 37, 1298-1309.
- Sweaner, P.Y., Sandegren, F., 1989. Winter-Range Philopatry of Seasonally Migratory Moose. *Journal of Applied Ecology* 26, 25-33.

- Swingland, I.R., Greenwood, P.J., 1983. The ecology of animal movement. Oxford University Press, New York.
- Tremblay, J.P., Solberg, E.J., Saether, B.E., Heim, M., 2007. Fidelity to calving areas in moose (*Alces alces*) in the absence of natural predators. Canadian Journal of Zoology 85, 902-908.
- Trombulak, S.C., Frissell, C.A., 2000. Review of ecological effects of roads on terrestrial and aquatic communities. Conservation Biology 14, 18-30.
- Vors, L.S., Schaefer, J.A., Pond, B.A., Rodgers, A.R., Patterson, B.R., 2007. Woodland caribou extirpation and anthropogenic landscape disturbance in Ontario. Journal of Wildlife Management 71, 1249-1256.
- White, G.C., Garrott, R.A., 1990. Analysis of wildlife radio-tracking data. Academic Press, New York.
- Wittmer, H.U., Mclellan, B.N., Seip, D.R., Young, J.A., Kinley, T.A., Watts, G.S., Hamilton, D., 2005a. Population dynamics of the endangered mountain ecotype of woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) in British Columbia, Canada. Canadian Journal of Zoology 83, 407-418.
- Wittmer, H.U., Sinclair, A.R.E., Mclellan, B.N., 2005b. The role of predation in the decline and extirpation of woodland caribou. Oecologia 144, 257-267.
- Wittmer, H.U., Mclellan, B.N., Hovey, F.W., 2006. Factors influencing variation in site fidelity of woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) in southeastern British Columbia. Canadian Journal of Zoology 84, 537-545.

Wittmer, H.U., Mclellan, B.N., Serrouya, R., Apps, C.D., 2007. Changes in landscape composition influence the decline of a threatened woodland caribou population. *Journal of Animal Ecology* 76, 568-579.

