

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

**SÉLECTION DE L'HABITAT À FINE ÉCHELLE PAR LE CARIBOU
FORESTIER EN FORÊT BORÉALE AMÉNAGÉE DE L'EST DU CANADA**

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

YVES BRIAND

Septembre 2008

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

De nombreuses personnes ont contribué, sous différentes facettes, à l'élaboration et à la réalisation de ce projet de maîtrise. Je tiens à souligner leur apport à ce mémoire et à les remercier chaleureusement. D'abord, je remercie mon directeur de recherche, Jean-Pierre Ouellet, à la fois pour sa confiance, son soutien et sa patience. Il a été le chef d'orchestre de ce projet sur les caribous, et je suis heureux qu'il m'ait donné l'occasion d'en faire partie. De plus, sa rigueur scientifique me servira toujours d'exemple au cours de ma carrière de biologiste. Je remercie également mon co-directeur, Claude Dussault, pour avoir su m'écouter le moment venu et avoir contribué à ce projet en tissant un solide pont entre mon cheminement universitaire et la gestion faunique en forêt aménagée. Merci aussi pour les conversations téléphoniques qui m'ont témoigné de ta confiance et de ton respect. Je remercie également Martin-Hugues St-Laurent sans qui la dernière année de ma maîtrise n'aurait pas été la même sans son assistance indéniable lors de la rédaction de ce mémoire. Sincères remerciements aussi à Alain Caron, qui a su m'assister dans les analyses statistiques et géomatiques, et qui m'a toujours poussé à améliorer ma compréhension de ces domaines. Je remercie également Matthieu Huot pour la révision linguistique du chapitre II rédigé en anglais. Enfin, je remercie Dominique Berteaux et Christian Dussault pour avoir évalué la version initiale de ce mémoire, et pour y avoir apporté des commentaires judicieux et constructifs afin d'en améliorer le contenu.

Tous les partenaires financiers ayant contribué à ce projet doivent également être remerciés, puisque sans leur soutien, un tel projet n'aurait pu être réalisé. Je remercie ainsi

le Fonds québécois de la recherche sur la nature et les technologies (FQRNT), 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), l'Agence de développement économique du Canada, le Conseil de l'industrie forestière du Québec (CIFQ), la Fondation de la faune du Québec, AbitibiBowater Inc. et l'Université du Québec à Rimouski. Sincères remerciements au CRSNG pour le support financier offert par la bourse à incidence industrielle (ESCII) en collaboration avec l'entreprise parraine Produits forestiers Saguenay Inc. (PFS). De plus, un tel projet n'aurait pu être réalisé sans la contribution de plusieurs collaborateurs: Serge Gosselin (PFS), François Gionest et Hubert Morin (Université du Québec à Chicoutimi), de même que Pascal Baillargeon et Damien Côté (MRNF, Forêt Québec).

Par ailleurs, la réalisation des travaux de terrain n'aurait pu être menée à bien sans l'aide précieuse d'un bon nombre de personnes. D'abord, la capture des caribous a été réalisée par une équipe du MRNF composée de Claude Bourgeois, Laurier Breton, Laurier Coulombe et Serge Gravel. Les inventaires de terrain ont été réalisés par différents assistants de terrain au cours des étés 2005 et 2006, incluant Pierre-Luc Aubut, Cathy Blackburn, Claude Bourgeois, Jo-Annie Charbonneau, Geneviève Faille, Serge Gravel, Caroline Hins, Évan Hovington, Émilie Mendoza, Yannick Neveux et Véronique Pinard. Merci à vous tous pour votre support, votre endurance, votre rigueur et votre convivialité. De plus, un merci particulier à Jonathan Coudé, pour le support logistique, et aux pilotes d'hélicoptères Alexandre Cyr et Yves Paradis. Je remercie aussi les travailleurs forestiers

du Camp-Sablon, tant pour leur accueil, leur intérêt et leur assistance logistique. Parmi ceux-ci, un merci particulier à Éric Boudreault (surintendant), Martin Martel (commis), Hugues Gagnon et Jean Cyr (techniciens en géomatique), ainsi qu'à Frank, Ti-Paul, Réjean et Danny pour leurs aimables conversations, et à toute l'équipe de la cafétéria. Je remercie également les propriétaires des pourvoiries Québec-Nature et du Lac Laflamme, Jean Moreau et Serge Chabot, pour leur support logistique sur le terrain.

Enfin, je me dois également de remercier celles et ceux qui, souvent dans l'ombre, m'ont permis de passer au travers de ce long périple qu'est la maîtrise. Un gros merci à mes parents, Joseph-Marie Briand et Marthe Beauchesne, qui m'ont toujours encouragé. Un merci spécial aux parents d'Évan, Michel Hovington et Rolande Morin, pour nous avoir si généreusement accueillis dans leur demeure de Chicoutimi lors de nos séjours «hors forêt» à l'été 2006. Et enfin, à Émilie – plus qu'une assistante de terrain – mais aussi, et surtout, mon amoureuse. Je te remercie pour m'avoir encouragé durant les moments plus durs et supporté moralement tout au long de cette maîtrise, tant sur le terrain qu'à l'université et à la maison. Ta complicité m'a énormément aidé à passer au travers! Merci.

RÉSUMÉ

Depuis les dernières décennies, l'altération des habitats a été évoquée et reconnue comme une cause majeure du déclin de la biodiversité à l'échelle mondiale. En forêt boréale, les perturbations causées par les coupes forestières sont de plus en plus reliées à des fluctuations d'abondance de populations fauniques. Dans l'est du Canada (Québec), la distribution du caribou forestier – un écotype du caribou des bois (*Rangifer tarandus caribou*) – a régressé suite à la présence humaine et les populations en zones d'aménagement forestier sont en déclin. Dans une perspective de conservation, il est nécessaire d'identifier les besoins en terme d'habitat du caribou afin d'assurer son maintien dans un paysage boréal aménagé. Pour ce faire, nous avons effectué une analyse de sélection d'habitat à fine échelle, combinant la télémétrie GPS et des inventaires forestiers, dans une forêt aménagée du Saguenay. Cinq types de couvert forestier (c.-à-d. dénudés secs, pessières 90-120 ans, pessières 50-70 ans, sapinières 50-120 ans et coupes 6-20 ans) utilisés par les caribous durant deux périodes (avec et sans neige) ont été considérés afin de caractériser les attributs structuraux, la composition des peuplements, l'abondance lichénique et le recouvrement au sol à 320 sites de repérages de huit femelles caribou et à 200 sites aléatoires à l'intérieur de leurs domaines vitaux respectifs. Considérant que l'accès à la nourriture est limité en hiver, nous avons prédit que les caribous sélectionneraient des sites avec une biomasse de lichens terricoles et/ou arboricoles plus élevée. Durant la période sans neige, comme les caribous sont plus vulnérables à la prédation, notamment les faons, nous avons prédit qu'ils sélectionneraient des sites avec un couvert de protection plus dense, ou des sites moins propices (c.-à-d. moins de brouet) aux proies alternatives telles que l'orignal. Pour chaque couvert forestier, des comparaisons entre les sites utilisés et aléatoires ont été effectuées avec une analyse en composante principale suivie de régressions logistiques. Selon nos résultats, les caribous sélectionnaient en hiver des sites avec une forte biomasse de lichens terricoles ou un recouvrement élevé en éricacées dans les vieilles pessières (90-120 ans) et les vieilles coupes (6-20 ans). Durant la période sans neige, les caribous ne sélectionnaient pas de couvert de protection plus dense. Cependant, une strate arbustive bien régénérée semblait être évitée durant les deux périodes, notamment dans les vieilles coupes (6-20 ans). Ce résultat suggère un évitement des sites favorables à l'orignal (abondance de brouet) et, ultimement, au loup. À fine échelle, la gestion forestière devrait mettre l'emphase sur la protection des sites et des peuplements contenant une biomasse de lichens terricoles élevée, par exemple en priorisant les coupes en chantier d'hiver. Des pratiques sylvicoles qui préviennent la régénération des parterres de coupes en essences propices à l'orignal devraient aussi être favorisées, de sorte à réduire les risques de prédation pour le caribou.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	ii
RÉSUMÉ.....	v
TABLE DES MATIÈRES.....	vi
Liste des tableaux.....	vii
Liste des figures.....	viii

CHAPITRE I

INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
Références.....	10

CHAPITRE II

FINE SCALE HABITAT SELECTION BY FOREST-DWELLING CARIBOU IN MANAGED BOREAL FOREST OF EASTERN CANADA.....	19
Abstract.....	20
Introduction.....	22
Methods.....	25
Study area.....	25
Caribou telemetry.....	26
Land-cover types.....	27
Field surveys.....	27
Data analyses.....	29
Results.....	31
Relationships among vegetation characteristics.....	31
Fine scale habitat selection.....	32
Discussion.....	33
Food selection at fine scale.....	33
Predation avoidance at fine scale.....	35
Hierarchical habitat selection in managed boreal forest.....	38
Management implications.....	39
Acknowledgements.....	40
References.....	41

CHAPITRE III

CONCLUSION GÉNÉRALE.....	58
Références.....	66

LISTE DES TABLEAUX

- Table 1.** Description of land-cover types, along with mean use (\pm SD) by the eight sampled caribou and availability within the study area, Saguenay, Québec, Canada (2004-2006). Only the first five land-cover types were considered for field surveys.....48
- Table 2.** Relationships among vegetation characteristics explained by Principal Component Analysis (PCA) on the complete data set (including used and available sites for forest-dwelling caribou, among the five land-cover types studied).....49
- Table 3.** Conditional logistic regression models representing fine scale habitat selection of forest-dwelling caribou during winter and snow-free periods among the five land-cover types studied.....50
- Table 4.** Mean values (\pm SE) of variables retained following the conditional logistic regression modelling for used and available sites (m) among the three main land-cover types used by eight forest-dwelling caribou (n) during winter period.....51
- Table 5.** Mean values (\pm SE) of variables retained following the conditional logistic regression modelling for used and available sites (m) among the five main land-cover types used by eight forest-dwelling caribou (n) during snow-free period.....53

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Principal Component Analysis (PCA) schematizing the eight vegetation variables relationship (vectors) over the five land-cover types mainly used by eight forest-dwelling caribou during winter and snow-free periods, and the resulting scores for each used (square) and available (cross) sampling sites per land-cover type and period. The vegetation characteristics are: arboreal lichen (Arbo.Li), basal area (BA), lateral cover (LC), shrub height (S.Height), shrub density (S.Dens), terrestrial lichen (Terr.Li), ericaceous shrub (Eric.S) and herbaceous (Herb).....56

CHAPITRE I

INTRODUCTION GÉNÉRALE

La forêt boréale canadienne représente environ le quart des forêts boréales dans le monde et couvre plus des trois quarts de la superficie boisée totale du Canada (Taylor & Spivak 1999). Elle s'étend sur l'ensemble des provinces et territoires canadiens, à l'exception de l'Île-du-Prince-Édouard et de la Nouvelle-Écosse. Dans sa portion sud, une avancée des coupes forestières vient toutefois altérer les processus écologiques naturels, tout en fragmentant le couvert forestier (Östlund *et al.* 1997, Frelich 2002). Depuis quelques années, les gestionnaires de la faune et les aménagistes forestiers travaillent sur la mise en place de pratiques d'aménagement mieux adaptées au maintien de l'intégrité biologique de la forêt boréale (Gauthier *et al.* 1996, Niemelä 1999, Boutin & Hebert 2002).

Parmi les enjeux marquants au Québec et ailleurs au Canada, la raréfaction des forêts matures et surannées, l'enfeuilletement des parterres de coupes en régénération, le rajeunissement des peuplements et l'uniformisation de leur structure touchent les limites sud de la forêt boréale (Taylor & Spivak 1999, Jetté 2003). Ces enjeux occasionnent des difficultés pour plusieurs espèces fauniques, telles le pic à dos noir (*Picoides arcticus*) et la martre d'Amérique (*Martes americana*) (Potvin 2000, Thompson *et al.* 2003). Les modifications du milieu forestier causées par les travaux sylvicoles occasionnent notamment des changements dans la dynamique des populations animales (Imbeau *et al.* 2001, Etcheverry *et al.* 2005, St-Laurent *et al.* 2008); ces changements se manifestent le plus souvent par des fluctuations d'abondance suite aux perturbations du milieu naturel

(Potvin *et al.* 1999, Turcotte 2000, Potvin 2005). La nécessité de mieux connaître les besoins en terme d'habitat des espèces associées à la forêt mature est ainsi fondamentale à l'élaboration de stratégies de conservation efficaces.

Situation du caribou forestier

Depuis un siècle, le déclin du caribou des bois (*Rangifer tarandus caribou*) s'est généralisé sur l'ensemble de l'Amérique du Nord (Bergerud 1974). Les causes de son déclin sont le plus souvent liées à l'altération de son habitat par la présence humaine, notamment par la perte directe d'habitats préférentiels (Rettie & Messier 1998, Schaefer 2003, Courtois *et al.* 2007). De plus, l'ouverture de la forêt boréale suite aux coupes forestières semble avoir occasionné une hausse de la prédation par le loup (*Canis lupus*) et l'ours noir (*Ursus americanus*) en créant des habitats leur étant plus favorables (Rettie & Messier 1998, Mahoney & Virgl 2003). En effet, les coupes forestières offrent davantage de nourriture à l'ours noir (p. ex. petits fruits), favorisant une augmentation des populations (Brodeur *et al.* 2007), alors que le loup bénéficie d'une augmentation des populations d'orignaux (*Alces alces*) consécutive à l'accroissement de l'abondance de brouet en sapin baumier et en essences décidues dans les coupes forestières en régénération (Wittmer *et al.* 2007). La présence accrue de ces prédateurs dans l'habitat du caribou se traduit par un plus fort risque de prédation. Ces causes de déclin se répercutent notamment sur l'écotype forestier du caribou des bois (c.-à-d. le caribou forestier) qui habite les forêts de conifères matures. Conséquemment, le Comité sur les espèces en péril du Canada a attribué en 2000 un statut d'espèce menacée à la population boréale du caribou forestier (COSEPAC 2002). La survie

de cet écotype repose largement sur une stratégie de dispersion à l'intérieur de massifs forestiers matures pendant et après la période de mise bas, de sorte à minimiser le risque de prédation (Bergerud *et al.* 1984, Seip 1992, Courtois *et al.* 2002). Toutefois, l'avancée de l'aménagement forestier diminue la représentation des massifs forestiers matures nécessaires au caribou forestier, repoussant ainsi vers le nord les limites sud de son aire de répartition (Courtois *et al.* 2003a, Schaefer 2003, Vors *et al.* 2007).

Un constat de la situation du caribou forestier au Québec a été dressé au cours des dernières années (Courtois *et al.* 2001, De Bellefeuille 2001, Courtois *et al.* 2003a, Courtois *et al.* 2003b). Ce constat met en lumière les facteurs de déclin auxquels font face les populations de cet écotype dans la limite sud de leur distribution au Québec (notamment au Saguenay, sur la Côte-Nord et à l'est de la Baie-James). Selon Courtois *et al.* (2003a, 2003b), ces facteurs sont la prédation, la chasse et l'impact des modifications d'habitat. La perte et le morcellement de l'habitat par les activités humaines, principalement les coupes forestières, sont de plus perçus comme un facteur pouvant intensifier le déclin du caribou forestier, notamment en augmentant la présence de ses prédateurs (c.-à-d. loup et ours). De plus, le développement de routes par l'industrie forestière facilite l'accès par les chasseurs aux populations de caribous; malgré l'arrêt de la chasse sportive en 2001, ceci augmente les risques de braconnage (Courtois *et al.* 2003b). Suite à ce constat, le gouvernement québécois a accordé en 2005 un statut d'espèce vulnérable à l'écotype forestier du caribou des bois (MRNF 2005), soulignant de ce fait la nécessité de développer un plan de rétablissement ajusté à ses besoins.

Pour pallier cette situation, les efforts de conservation en vue de maintenir les populations de caribous forestiers du Québec ont été multipliés. Un certain nombre de recommandations, visant un aménagement forestier écosystémique, ont été faites à l'industrie forestière, dont la mise en place de massifs de protection, la concentration des travaux sylvicoles dans des zones d'aménagement et le maintien de corridors entre les habitats préférentiels du caribou forestier (p. ex. forêts résineuses matures) (Courtois *et al.* 2004). Par ailleurs, l'identification de zones d'hivernage, de rut et de mise bas a été recommandée, de façon à en assurer la protection (Courtois *et al.* 2004). Des recherches pour développer des pratiques sylvicoles s'inspirant des perturbations naturelles et favorisant le maintien d'une structure forestière inéquienne ont également été préconisées. Enfin, le plan de rétablissement du caribou forestier rédigé en 2006 (Comité de rétablissement du caribou forestier 2006, version préliminaire) a recommandé une révision du règlement sur les habitats fauniques et du règlement sur les normes d'intervention en milieu forestier (RNI). En effet, ces règlements nécessitent la présence d'au moins 50 individus pour identifier une aire de fréquentation du caribou (p. ex. territoire de mise bas) au sud du 52° parallèle (MRNF 2006). Toutefois, comme le caribou forestier ne forme pas de groupe durant certaines périodes de son cycle vital, cette définition est inadéquate pour assurer sa protection sur une base annuelle (Courtois *et al.* 2003b).

Par ailleurs, le plan de rétablissement a soulevé la nécessité de poursuivre la recherche et l'acquisition de connaissances sur le caribou forestier. Déterminer l'état démographique des populations, préciser la nature des relations prédateurs-proies, évaluer les impacts des aménagements forestiers et du dérangement humain figurent parmi les

volets de recherche encouragés. La description de l'utilisation des milieux fréquentés par le caribou forestier est également visée. Dans cette dernière optique, différents projets de recherche ont été entamés sur la sélection d'habitat par le caribou forestier en forêt aménagée. Le présent projet s'inscrit dans cette démarche.

Sélection d'habitat par le caribou forestier

La sélection d'habitat est un sujet d'étude particulièrement bien documenté en écologie. Elle relève du comportement animal et est un indicateur des ressources nécessaires pour la survie et la reproduction des espèces (Rosenzweig 1981, Mysterud & Ims 1998, Morris 2003). La *sélection* se définit comme un processus par lequel un individu effectue un choix parmi différentes ressources ou habitats, dont la disponibilité peut être variable (Johnson 1980, Hall *et al.* 1997). Par ailleurs, depuis Johnson (1980), la sélection d'habitat est reconnue comme étant un phénomène hiérarchique, qui repose à la fois sur différentes échelles spatiales et temporelles (Orians & Wittenberger 1991). Les quatre échelles spatiales de Johnson sont la sélection 1) d'une aire d'occupation, 2) d'un domaine vital à l'intérieur d'une aire d'occupation, 3) de certains habitats à l'intérieur d'un domaine vital, et 4) de certains attributs (p. ex. végétation, structure de peuplement, etc.) à l'intérieur des habitats utilisés. D'autre part, ces niveaux de sélection peuvent être examinés à différentes échelles temporelles, soit le plus souvent sur une base annuelle, saisonnière ou journalière.

L'approche la plus fréquente pour inférer la sélection d'habitat repose sur une comparaison entre des patrons d'utilisation de l'espace par les animaux et la disponibilité de

différents habitats dans cet espace (Garshelis 2000). Les critiques les plus courantes concernant cette approche portent sur la mesure de l'utilisation et de la disponibilité, sur la définition des habitats, sur l'autocorrélation entre les observations, ainsi que sur la prémisse supposant un lien entre l'utilisation de l'habitat et la valeur adaptative (*fitness*) des individus (Porter & Church 1987, Thomas & Taylor 1990, Garshelis 2000). Malgré ces différentes critiques, l'approche *utilisation / disponibilité* est largement employée. Dans plusieurs études, les habitats utilisés sont déterminés à partir de données de repérages télémétriques, alors que les habitats disponibles sont déterminés à partir de cartes écoforestières (White & Garrott 1990, Dussault *et al.* 2001).

Une autre approche pour inférer la sélection d'habitat consiste à établir des comparaisons entre des sites fréquentés et des sites aléatoires (Garshelis 2000). Cette approche nécessite la mesure de variables caractérisant l'habitat de chacun des sites, ce qui implique une prise de données sur le terrain et/ou à partir de cartes écoforestières, de photos aériennes ou d'images satellitaires. Cette approche présente sensiblement les mêmes lacunes que l'approche *utilisation / disponibilité*. Bien que moins souvent employée, l'approche par site permet toutefois d'étudier une sélection à plus fine échelle [c.-à-d. 4^e échelle spatiale de Johnson (1980)] lorsque combinée à une prise de données sur le terrain.

Différentes études ont porté sur l'utilisation de l'espace ou la sélection d'habitat par le caribou forestier en forêt boréale canadienne (Stuart-Smith *et al.* 1997, Rettie 2001, Ferguson & Elkie 2004). Dans l'ensemble, cet écotype sélectionne des forêts de conifères matures (p. ex. pessières, sapinières) où il peut consommer du lichen arboricole, ainsi que des peuplements ouverts où le lichen terricole est abondant (Rettie & Messier 2000,

Mahoney & Virgl 2003, Hins 2008). Les tourbières et milieux humides sont également utilisés, notamment lors du rut et en hiver (Bradshaw *et al.* 1995, Rettie & Messier 2000), alors que les lacs gelés facilitent le déplacement et la fuite des caribous en présence de prédateurs (Ferguson & Elkie 2005). Par ailleurs, l'évitement des coupes forestières, notamment par les femelles, a été observé à plusieurs reprises (Chubbs *et al.* 1993, Mahoney & Virgl 2003, Schaefer & Mahoney 2007).

La plupart de ces études ont toutefois porté sur les 2^e et 3^e échelles de sélection [*sensu* Johnson (1980)], alors que la 4^e échelle de sélection – l'échelle fine – a été peu étudiée. De manière générale, le caribou forestier recherche à grande échelle spatiale des habitats peu propices à ses prédateurs ou à des proies alternatives (c.-à-d. orignal) (Rettie & Messier 2000). À plus petite échelle, le caribou semble rechercher des habitats lui permettant une alimentation adéquate (p. ex. lichens) et un abri contre les intempéries (p. ex. neige) (Rettie & Messier 2000). L'utilisation fine des sites d'alimentation en hiver a été caractérisée par Schaefer & Pruitt (1991) afin d'identifier les espèces de plantes consommées par le caribou (p. ex. *Cladina* spp., lichens arboricoles, éricacées, carex), notamment à l'intérieur des cratères d'alimentation creusés dans la neige. Bradshaw *et al.* (1995) ont identifié les types d'habitat dans lesquels des regroupements de cratères d'alimentation étaient plus abondants (c.-à-d. tourbières boisées), sans toutefois caractériser plus finement ces sites. Les caractéristiques d'habitat des aires de mise bas ont été étudiées par Lantin *et al.* (2003). Ils ont observé que les sites occupés par des femelles avec faons n'avaient pas un couvert de protection (c.-à-d. obstruction latérale) supérieur à celui de sites occupés par des femelles sans faons. Toutefois, la nourriture (c.-à-d. lichens terricoles et éricacées) était plus

abondante aux endroits occupés par les femelles avec des faons. Davantage d'études portant sur la sélection à fine échelle ont été réalisées pour le caribou montagnard, mais le plus souvent pour caractériser son alimentation hivernale (Terry *et al.* 2000, Johnson *et al.* 2001, Mosnier *et al.* 2003). Ces études ont identifié une sélection pour des sites avec une abondance de lichens terricoles plus élevée, ainsi qu'une fermeture de la canopée et un enfoncement dans la neige plus faibles; les arbres sélectionnés étaient également d'un diamètre plus grand et contenaient davantage de lichens arboricoles.

Au Québec, la sélection d'habitat par le caribou forestier a principalement été étudiée par Courtois *et al.* (2002, 2007). Selon ces études, le caribou forestier du Québec affectionne les forêts résineuses avec ou sans lichens, les landes avec lichens et les tourbières, alors qu'il évite les milieux perturbés (c.-à-d. brûlis et coupes récentes, incluant des peuplements en régénération, de feuillus-mixtes et de landes sans lichens). Les études de Courtois *et al.* (2002, 2007) se sont toutefois concentrées uniquement sur la sélection d'habitat à l'intérieur d'une aire d'occupation annuelle (2^e échelle) et à l'intérieur de domaines vitaux saisonniers (3^e échelle) à l'aide de la télémétrie VHF. Elles n'ont pas considéré la sélection à fine échelle (4^e échelle) puisque la télémétrie VHF par survol aérien demeure trop peu précise pour permettre une caractérisation de l'habitat à cette échelle (White & Garrott 1986).

Récemment, le développement de la technologie satellitaire et l'emploi de colliers GPS ont rendu possible des études de sélection d'habitat à des échelles plus fines, en augmentant considérablement le nombre et la précision des repérages télémétriques (Rodgers *et al.* 1996, Girard *et al.* 2002). Cette technologie demeure généralement

favorisée malgré les réserves émises, par exemple, quant à l'effet des déplacements des animaux, à la réception satellitaire sous différents couverts et reliefs, à la position des colliers et au coût élevé associé à son utilisation (Moen *et al.* 1996, Dussault *et al.* 1999, D'Eon & Delparte 2005).

Objectif de l'étude

Au Saguenay, une récente étude (Hins 2008) a été réalisée à l'aide de la technologie GPS et visait à caractériser la sélection d'habitat par le caribou forestier aux échelles spatiales de 2^e et 3^e ordres (*sensu* Johnson 1980). L'objectif de la présente étude était, quant à lui, de caractériser la 4^e échelle de sélection pour la même population de caribous, soit la sélection à fine échelle à l'intérieur d'habitats fréquentés par le caribou forestier. Pour ce faire, l'approche par site, telle que définie par Garshelis (2000), a été employée. La structure et la composition de sites fréquentés ont été comparées à la structure et à la composition de sites aléatoires pour un même type d'habitat (p. ex. pessières matures). Cinq types d'habitat ont ainsi été étudiés, et ce pour deux périodes de fréquentation, soit en présence ou en absence d'une couverture nivale. La stratification proposée (c.-à-d. types d'habitat et périodes) visait une meilleure résolution dans la sélection d'habitat, afin d'identifier des structures et composantes d'habitat qui sont sélectionnées ou évitées différemment selon les besoins saisonniers du caribou (c.-à-d. alimentation et évitement de la prédation) et selon les habitats. L'identification de ces attributs d'habitat visait aussi à formuler des recommandations à l'industrie forestière afin d'ajuster ses pratiques sylvicoles aux besoins du caribou forestier.

RÉFÉRENCES

- Bergerud, A. T., 1974. Decline of caribou in North America following settlement. *Journal of Wildlife Management* **38**: 757-770.
- Bergerud, A. T., H. E. Butler & D. R. Miller, 1984. Antipredator tactics of calving caribou: Dispersion in mountains. *Canadian Journal of Zoology* **62**: 1566-1575.
- Boutin, S. & D. Hebert, 2002. Landscape ecology and forest management: Developing an effective partnership. *Ecological Applications* **12**: 390-397.
- Bradshaw, C. J. A., D. M. Hebert, A. B. Rippin & S. Boutin, 1995. Winter Peatland Habitat Selection by Woodland Caribou in Northeastern Alberta. *Canadian Journal of Zoology* **73**: 1567-1574.
- Brodeur, V., J. P. Ouellet, R. Courtois & D. Fortin, 2007. Influence de la coupe forestière sur la sélection de l'habitat par l'ours noir (*Ursus americanus*) en forêt boréale. Mémoire de maîtrise. Université du Québec à Rimouski, Rimouski, vii + 50 p.
- Chubbs, T. E., L. B. Keith, S. P. Mahoney & M. J. McGrath, 1993. Responses of Woodland Caribou (*Rangifer-Tarandus-Caribou*) to Clear-Cutting in East-Central Newfoundland. *Canadian Journal of Zoology* **71**: 487-493.
- Comité de rétablissement du caribou forestier, 2006. Plan québécois de rétablissement du caribou forestier (2005-2012). Version préliminaire. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction du développement de la faune, 86 pages.
- COSEPAC, 2002. Évaluation et Rapport de situation du COSEPAC sur le caribou des bois (*Rangifer tarandus caribou*) au Canada - Mise à jour. Comité sur la situation des espèces en péril au Canada, Ottawa.

- Courtois, R., C. Dussault, A. Gingras & G. Lamontagne, 2003b. Rapport sur la situation du caribou forestier au 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.
- Courtois, R., J. P. Ouellet, L. Breton, A. Gingras & C. Dussault, 2007. Effects of forest disturbance on density, space use, and mortality of woodland caribou. *Ecoscience* **14**: 491-498.
- Courtois, R., J. P. Ouellet, C. Dussault & A. Gingras, 2004. Forest management guidelines for forest-dwelling caribou in Quebec. *Forestry Chronicle* **80**: 598-607.
- Courtois, R., J. P. Ouellet, A. Gingras, C. Dussault & D. Banville, 2001. La situation du caribou forestier au Québec. *Naturaliste canadien* **125**: 53-63.
- Courtois, R., J. P. Ouellet, A. Gingras, C. Dussault, L. Breton & J. Maltais, 2003a. Historical changes and current distribution of Caribou, Rangifer tarandus, in Quebec. *Canadian Field-Naturalist* **117**: 399-414.
- Courtois, R., J. P. Ouellet, S. St-Onge, A. Gingras & C. Dussault, 2002. Préférences d'habitat chez le caribou forestier dans des paysages fragmentés. *Société de la faune et des parcs du Québec*: 1-46.
- D'Eon, R. G. & D. Delparte, 2005. Effects of radio-collar position and orientation on GPS radio-collar performance, and the implications of PDOP in data screening. *Journal of Applied Ecology* **42**: 383-388.

- De Bellefeuille, S., 2001. La caribou forestier et la sylviculture. Revue de littérature et synthèse de la recherche et de l'aménagement en cours au Québec. Ministère des Ressources naturelles, Direction de l'environnement forestier, Québec.
- Dussault, C., R. Courtois, J. Huot & J. P. Ouellet, 2001. The use of forest maps for the description of wildlife habitats: limits and recommendations. *Canadian Journal of Forest Research* **31**: 1227-1234.
- Dussault, C., R. Courtois, J. P. Ouellet & J. Huot, 1999. Evaluation of GPS telemetry collar performance for habitat studies in the boreal forest. *Wildlife Society Bulletin* **27**: 965-972.
- Etcheverry, P., J. P. Ouellet & M. Crête, 2005. Response of small mammals to clear-cutting and precommercial thinning in mixed forests of southeastern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* **35**: 2813-2822.
- Ferguson, S. H. & P. C. Elkie, 2004. Habitat requirements of boreal forest caribou during the travel seasons. *Basic and Applied Ecology* **5**: 465-474.
- Ferguson, S. H. & P. C. Elkie, 2005. Use of lake areas in winter by woodland caribou. *Northeastern Naturalist* **12**: 45-66.
- Frelich, L. E., 2002. Forest Dynamics and Disturbance Regimes. Studies from Temperate Evergreen-Deciduous Forests. Cambridge University Press, Cambridge.
- Garshelis, D. L., 2000. Delusions in habitat evaluation: measuring use, selection, and importance (Chapter 4). Pages 111-164 in L. Boitani & T. K. Fuller, editors. Research techniques in animal ecology: controversies and consequences Columbia University Press, New York.

- Gauthier, S., A. Leduc & Y. Bergeron, 1996. Forest dynamics modelling under natural fire cycles: A tool to define natural mosaic diversity for forest management. *Environmental Monitoring and Assessment* **39**: 417-434.
- Girard, I., J. P. Ouellet, R. Courtois, C. Dussault & L. Breton, 2002. Effects of sampling effort based on GPS telemetry on home-range size estimations. *Journal of Wildlife Management* **66**: 1290-1300.
- Hall, L. S., P. R. Krausman & M. L. Morrison, 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin* **25**: 173-182.
- Hins, C., 2008. Sélection de l'habitat par le caribou forestier en forêt boréale exploitée. Mémoire de maîtrise. Université du Québec à Rimouski, Rimouski, ix + 56 p.
- Imbeau, L., M. Mönkkönen & A. Desrochers, 2001. Long-term effects of forestry on birds of the eastern Canadian boreal forests: a comparison with Fennoscandia. *Conservation Biology* **15**: 1151-1162.
- Jetté, J.-P., 2003. Le caribou forestier et le maintien de la biodiversité: la nécessaire synergie des actions. In Dussault, C. 2003. *Colloque sur le caribou forestier - comment assurer sa pérennité ?* Actes du 1^{er} colloque sur le caribou forestier, 11 et 12 juin 2003. Colloque sur le caribou forestier, Saguenay, 77 p.
- Johnson, C. J., K. L. Parker & D. C. Heard, 2001. Foraging across a variable landscape: behavioral decisions made by woodland caribou at multiple spatial scales. *Oecologia* **127**: 590-602.
- Johnson, D. H., 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* **61**: 65-71.

- Lantin, É., P. Drapeau, M. Paré & Y. Bergeron, 2003. Preliminary assessment of habitat characteristics of woodland caribou calving areas in the Claybelt region of Québec and Ontario, Canada. *Rangifer Special Issue* **14**: 247-254.
- Mahoney, S. P. & J. A. Virgl, 2003. Habitat selection and demography of a nonmigratory woodland caribou populations in Newfoundland. *Canadian Journal of Zoology* **81**: 321-334.
- Moen, R., J. Pastor, Y. Cohen & C. C. Schwartz, 1996. Effects of moose movement and habitat use on GPS collar performance. *Journal of Wildlife Management* **60**: 659-668.
- Morris, D. W., 2003. Toward an ecological synthesis: a case for habitat selection. *Oecologia* **136**: 1-13.
- Mosnier, A., J. P. Ouellet, L. Sirois & N. Fournier, 2003. Habitat selection and home-range dynamics of the Gaspé caribou: a hierarchical analysis. *Canadian Journal of Zoology* **81**: 1174-1184.
- MRNF, 2005. Espèces menacées ou vulnérables - Dernière heure - Nouvelles désignations - 3 mars 2005 - Caribou des bois, écotype forestier. *in*.
http://www.fapaq.gouv.qc.ca/fr/etu_rec/esp_mena_vuln/der_heure.htm.
- MRNF, 2006. Règlement sur les normes d'intervention dans les Forêts du domaine de l'État. Loi sur les forêts (L.R.Q., c. F-4.1, a. 171). *in*.
http://www2.publicationsduquebec.gouv.qc.ca/dynamicSearch/telecharge.php?type=3&file=/F_4_1/F4_1R1_001_1.HTM.

- Mysterud, A. & R. A. Ims, 1998. Functional responses in habitat use: Availability influences relative use in trade-off situations. *Ecology* **79**: 1435-1441.
- Niemelä, J., 1999. Management in relation to disturbance in the boreal forest. *Forest Ecology and Management* **115**: 127-134.
- Orians, G. H. & J. F. Wittenberger, 1991. Spatial and temporal scales in habitat selection. *American Naturalist* **136**: S29-S49.
- Östlund, L., O. Zackrisson & A. L. Axelsson, 1997. The history and transformation of a Scandinavian boreal forest landscape since the 19th century. *Canadian Journal of Forest Research* **27**: 1198-1206.
- Porter, W. F. & K. E. Church, 1987. Effects of environmental pattern on habitat preference analysis. *Journal of Wildlife Management* **51**: 681-685.
- Potvin, F., 2000. Marten Habitat Selection in a Clearcut Boreal Landscape. *Conservation Biology* **14**: 844-857.
- Potvin, F., 2005. Response of beaver, moose, and snowshoe hare to clear-cutting in a Quebec boreal forest: a reassessment 10 years after cut. *Canadian Journal of Forest Research* **35**: 151-160.
- Potvin, F., R. Courtois & L. Bélanger, 1999. Short-term response of wildlife to clear-cutting in Quebec boreal forest: multiscale effects and management implications. *Canadian Journal of Forest Research* **29**: 1120-1127.
- Rettie, W. J., 2001. Range use and movement rates of woodland caribou in Saskatchewan. *Canadian Journal of Zoology* **79**: 1933-1940.

- Rettie, W. J. & F. Messier, 1998. Dynamics of woodland caribou populations at the southern limit of their range in Saskatchewan. *Canadian Journal of Zoology* **76**: 251-259.
- Rettie, W. J. & F. Messier, 2000. Hierarchical habitat selection by woodland caribou: its relationship to limiting factors. *Ecography* **23**: 466-478.
- Rodgers, A. R., R. S. Rempel & K. F. Abraham, 1996. A GPS-based telemetry system. *Wildlife Society Bulletin* **24**: 559-566.
- Rosenzweig, M. L., 1981. A theory of habitat selection. *Ecology* **62**: 327-335.
- Schaefer, J. A., 2003. Long-term range recession and persistence of caribou in the taiga. *Conservation Biology* **17**: 1435-1439.
- Schaefer, J. A. & S. P. Mahoney, 2007. Effects of progressive clearcut logging on Newfoundland Caribou. *Journal of Wildlife Management* **71**: 1753-1757.
- Schaefer, J. A. & W. O. Pruitt, 1991. Fire and Woodland Caribou in Southeastern Manitoba. *Wildlife Monographs*: 1-39.
- 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.
- St-Laurent, M. H., J. Ferron, S. Haché & R. Gagnon, 2008. Planning timber harvest of residual forest stands without compromising bird and small mammal communities in boreal landscapes. *Forest Ecology and Management* **254**: 261-275.

- Stuart-Smith, A. K., C. J. A. Bradshaw, S. Boutin, D. M. Hebert & A. B. Rippin, 1997. Woodland Caribou relative to landscape patterns in northeastern Alberta. *Journal of Wildlife Management* **61**: 622-633.
- Taylor, N. W. & M. Spivak, 1999. Réalités concurrentes: la forêt boréale en danger. Rapport du Sous-comité de la forêt boréale du Comité sénatorial permanent de l'agriculture et des forêts. Sous-comité sénatorial de la forêt boréale.
- Terry, E. L., B. N. McLellan & G. S. Watts, 2000. Winter habitat ecology of mountain caribou in relation to forest management. *Journal of Applied Ecology* **37**: 589-602.
- Thomas, D. L. & E. J. Taylor, 1990. Study Designs and Tests for Comparing Resource Use and Availability. *Journal of Wildlife Management* **54**: 322-330.
- Thompson, I. D., J. A. Baker & M. Ter-Mikaelian, 2003. A review of the long-term effects of post-harvest silviculture on vertebrate wildlife, and predictive models, with an emphasis on boreal forests in Ontario, Canada. *Forest Ecology and Management* **177**: 441-469.
- Turcotte, F., 2000. Short-term impact of logging on spruce grouse (*Falcapennis canadensis*) in Canada. *Canadian Journal of Forest Research* **30**: 202-210.
- Vors, L. S., J. A. Schaefer, B. A. Pond, A. R. Rodgers & B. R. Patterson, 2007. Woodland caribou extirpation and anthropogenic landscape disturbance in Ontario. *Journal of Wildlife Management* **71**: 1249-1256.
- White, G. C. & R. A. Garrott, 1986. Effects of biotelemetry triangulation error on detecting habitat selection. *Journal of Wildlife Management* **50**: 509-513.

White, G. C. & R. A. Garrott, 1990. Analysis of wildlife radio-tracking data. Academic Press, San Diego.

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

CHAPITRE II

FINE SCALE HABITAT SELECTION BY FOREST-DWELLING CARIBOU IN MANAGED BOREAL FOREST OF EASTERN CANADA *

Yves Briand¹, Jean-Pierre Ouellet¹, Claude Dussault² et Martin-Hugues St-Laurent¹.

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

² Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec, Direction de l'aménagement de la faune du Saguenay – Lac-Saint-Jean, 3950 boul. Harvey, 4^e étage, Jonquière (Québec), Canada, G7X 8L6.

* Ce manuscrit sera soumis à une revue scientifique pour publication

ABSTRACT

Forest harvesting is a major cause of habitat alteration negatively affecting forest-dwelling caribou inhabiting the boreal forest. In order to identify caribou habitat requirements, we conducted a fine scale habitat selection analysis in a managed forest of eastern Canada. Five land-cover types used by 8 female caribou during two periods (winter and snow-free) were considered to characterize structural attributes, ground cover and lichen abundance at 320 GPS locations and at 200 random points within home ranges. Because caribou rely on a limited food supply in winter, we predicted that they would select sites of higher biomass of terrestrial and/or arboreal lichens. Because caribou are more vulnerable to predation during the snow-free period (especially females with calves), we predicted that they would select sites of denser hiding cover or less prone to attract alternative prey (i.e. containing low shrub density). Within each land-cover type, comparisons between used and random sites were carried out using an exploratory PCA analysis followed by conditional logistic regressions. Our results showed that in winter caribou selected sites of higher biomass of terrestrial lichens or ericaceous shrub cover in old spruce stands and old cutovers. During the snow-free period, caribou did not select sites of denser hiding cover. However, well-regenerated shrub layer tended to be avoided during both periods. This suggests that caribou avoided sites containing abundant forage that could attract moose and, consequently, wolf. At fine scale, forest management should focus on protecting sites or stands with a high biomass of terrestrial lichens. Silvicultural practices that prevent cutovers from regenerating into areas with abundant moose forage should also be favoured.

RÉSUMÉ

L'aménagement forestier est une cause majeure d'altération de l'habitat affectant négativement le caribou forestier en forêt boréale. Afin d'identifier les besoins en habitat du caribou, nous avons effectué une analyse de sélection d'habitat à fine échelle dans une forêt aménagée de l'est du Canada. Cinq couverts forestiers utilisés durant deux périodes (hiver et sans neige) ont été considérés afin de caractériser les attributs structuraux, le recouvrement au sol et l'abondance lichénique à 320 sites de repérages de huit femelles caribou et à 200 sites aléatoires dans leurs domaines vitaux. Considérant que l'accès à la nourriture est limité en hiver, nous avons prédit que les caribous sélectionneraient des sites avec une biomasse de lichens terricoles et/ou arboricoles plus élevée. Comme les caribous sont plus vulnérables à la prédation durant la période sans neige (p. ex. femelles avec faons), nous avons prédit qu'ils sélectionneraient des sites avec un couvert de protection plus dense, ou moins attirant pour des proies alternatives (c.-à-d. moins de brout). Pour chaque couvert forestier, des comparaisons entre les sites utilisés et aléatoires ont été effectuées avec une analyse en composante principale (ACP) suivie de régressions logistiques conditionnelles. Selon nos résultats, les caribous sélectionnaient en hiver des sites avec une forte biomasse de lichens terricoles ou un recouvrement élevé en éricacées dans les vieilles pessières et les vieilles coupes. Durant la période sans neige, les caribous ne sélectionnaient pas de couvert de protection plus dense. Cependant, une strate arbustive bien régénérée semblait être évitée durant les deux périodes. Ce résultat suggère un évitement des sites ayant un brout favorable à l'orignal et, conséquemment, au loup. À fine échelle, la gestion forestière devrait protéger les sites et peuplements riches en lichens terricoles. Des pratiques sylvicoles limitant la régénération d'un brout propice à l'orignal devraient aussi être favorisées.

INTRODUCTION

Human activities throughout the boreal forest, especially forest harvesting, have numerous impacts on wildlife such as birds and mammals (Imbeau *et al.* 2001, Thompson *et al.* 2003). In eastern Canada (Québec), the southern limit of the forest-dwelling caribou distribution, an ecotype of woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*), has regressed following human-settlement and populations inhabiting managed forests are declining (Courtois *et al.* 2003). Similar situations have been observed throughout the entire Canadian boreal forest (Edmonds 1991, McLoughlin *et al.* 2003, Schaefer 2003) and many studies hypothesized forest harvesting as a factor accountable for this decline (Rettie & Messier 1998, Courtois *et al.* 2004, Wittmer *et al.* 2007). Different studies have focused on habitat selection by forest-dwelling caribou in order to identify its habitat needs. Old-growth coniferous forest has been considered essential for the conservation of this species, presumably because it allows caribou to avoid predation during calving and post-calving (Rettie & Messier 2000). Peatlands, jack pine stands and lichen woodlands are also documented as essential land-covers during calving and winter (Schaefer & Pruitt 1991, Rettie & Messier 2000), while harvested areas are avoided (Chubbs *et al.* 1993, Courtois *et al.* 2007, Schaefer & Mahoney 2007).

Most habitat selection studies on forest-dwelling caribou were conducted at a coarse spatial scale (Bradshaw *et al.* 1995, Mahoney & Virgl 2003, Ferguson & Elkie 2004). Since habitat selection is considered as a hierarchical process (Johnson 1980), attention must be paid to different spatial scales. However, few studies have included the 4th level of selection defined by Johnson (1980) – referred here as fine scale selection – and when so, they were

based in most instances on variables derived from GISs rather than on habitat characteristics gathered directly on the field (Rettie & Messier 2000, Ferguson & Elkie 2005). Field surveys were more often done to assess mountain caribou fine scale habitat selection during winter (e.g. Terry *et al.* 2000, Johnson *et al.* 2001, Mosnier *et al.* 2003). Such studies sampled used forest stands and habitat characteristics along foraging tracks and underlined a selection for greatest abundances of terrestrial lichens (e.g. *Cladina mitis*), lower basal area or canopy cover, lower snow depth or denser snow cover, and trees bearing greater biomass of arboreal lichens (e.g. *Alectoria* spp.).

In eastern Canada, very few studies were done on habitat selection by forest-dwelling caribou (e.g. Mahoney & Virgl 2003). In Québec, Courtois *et al.* (2002) focused on identifying selected land-cover types within annual and seasonal home ranges using VHF telemetry, but no attention was put on fine scale selection. Indeed, as the accuracy of VHF telemetry is limited (White & Garrott 1986), gathering precise habitat characteristics at this resolution is often impossible. Therefore, there was a need to study habitat selection by forest-dwelling caribou at fine scale. As Hins *et al.* (*submitted*) recently studied caribou selection at both landscape and home range scales (i.e. 2nd and 3rd levels of selection *sensu* Johnson 1980) using GPS telemetry data, we intended to complement their hierarchical approach by considering fine scale selection (4th level) within the same study area.

Rettie and Messier (2000) associated fine scale selection by caribou to fulfillment of dietary needs. In winter, caribou often rely on a limited food supply (Rominger & Oldemeyer 1990) with a diet mainly composed of terrestrial and/or arboreal lichens (Bergerud 1972, Thomas *et al.* 1996). Such foraging behaviour may therefore influence

habitat selection toward sites of higher foraging opportunities (Johnson *et al.* 2001). On the contrary during the snow-free period, caribou diet gets more diverse and food availability increases (Bergerud 1972, Thomas *et al.* 1996). However, as such period covers from spring to fall and thus includes both calving and post-calving, caribou females with calves are more vulnerable to predation (Rettie & Messier 1998, Gustine *et al.* 2006). Predation was suggested to be the main proximal factor limiting woodland caribou populations (Seip 1992, Wittmer *et al.* 2005) and coarse-scale predation avoidance by caribou (i.e. dispersion or spatial separation) was identified as an antipredator strategy (Bergerud & Page 1987, Rettie 2001). Such a strategy cannot, however, provide a total refuge against predators (James *et al.* 2004) and the use of hiding cover by ungulates to protect calves has been mentioned previously at finer scales (Chubbs 1993, Langley & Pletscher 1994, Jacques *et al.* 2007). Avoidance of sites favourable to alternative prey (i.e. moose *Alces alces*) could also minimize vulnerability to predation (James *et al.* 2004). Indeed, sites with abundant moose forage (i.e. deciduous and balsam fir shrubs; Dussault *et al.* 2005a) could be of higher predation risk to caribou as they could increase moose occurrence, and consequently encounter rate with wolves (*Canis lupus*) (Courtois *et al.* 2007).

Our objective was to identify habitat characteristics explaining site selection in each of the five land-cover types most frequented by caribou within our study area (Hins *et al.* 2008). We considered two periods, the snow-covered period (hereafter referred as winter) and the snow-free period, in order to contrast constraints such as food availability, snow cover, and vulnerability to predation that could influence caribou habitat selection. For each land-cover type and period, we compared sites used by caribou (GPS locations) to sites

available within the same land-cover type. We hypothesized that caribou selection would be toward sites offering better foraging opportunities during the winter period in order to counterbalance food scarcity. We predicted greater biomass of terrestrial and/or arboreal lichens at used sites than at available ones. For the snow-free period, we hypothesized that sites reducing vulnerability to predation would be selected. We assumed that predation risk would be reduced by a denser hiding cover (i.e. basal area, shrub height and/or lateral cover) or by a lower forage availability for alternative prey (i.e. shrub density).

METHODS

Study area

Our study was conducted ~100 km north-east of Saguenay, Québec, Canada. The study area covered about 3,500 km² of boreal forest at the southern limit of the spruce-moss domain, between 48°50'-49°20'N and 70°00'-70°50'W. At the beginning of the study, ~30 % of the area was harvested, mainly by clearcut logging. The forest canopy of the region is mainly dominated by black spruce (*Picea mariana*), while balsam fir (*Abies balsamea*), jack pine (*Pinus banksiana*), paper birch (*Betula papyrifera*) and trembling aspen (*Populus tremuloïdes*) are also present in decreasing importance. The understory is composed by hypnaceous mosses and ericaceous shrubs, with sparse herbaceous plants (e.g. *Cornus canadensis*, *Maianthemum canadense*) and the vegetative layer also includes terrestrial lichens (e.g. *Cladina* spp.), along with bare rocks and soils. The mean annual temperature in the region is 0 °C, ranging from a maximum of 33 °C in June and a minimum of -38 °C in January (Université du Québec à Chicoutimi *unpubl. data*). Annual

precipitation varies between 1,000 and 1,300 mm, of which approximately 30 to 35 % falls as snow, accounting for 300 to 400 cm as annual accumulation (Robitaille & Saucier 1998). The elevation is 500-600 m and the relief is covered by low rolling hills, without a distinctive vegetation gradient (Robitaille & Saucier 1998).

Caribou telemetry

We captured 16 adult females from the Portneuf herd during late-winter 2004 and three during late-winter 2005, using a net gun fired from a helicopter. We fitted them with radio collars equipped with GPS receivers (Lotek Wireless Inc., Newmarket, Ontario, Canada). During the first year, four caribou died and one was lost due to collar failure. Consequently, eleven caribou were radio-tracked for two years (March 2004-2006) and three for one year (March 2005-2006). Each collar was scheduled to attempt a GPS location every 1 h or 2 h. Locations exhibiting a PDOP (positional dilution of precision) ≥ 10 were deleted; remaining locations were thus considered precise approximately within 30 m (D'Eon & Delparte 2005). Habitat selection at fine scale was characterized for eight different females (i.e. five from 2004-2005 and three from 2005-2006) due to logistical and telemetry constraints. Individuals were randomly selected among those presenting no mortality or collar failure. Only females were sampled, as they have specific habitat needs (e.g. calving sites).

Land-cover types

Land-covers were classified using ecoforestry maps published by the Ministère des Ressources naturelles et de la Faune (MRNF) and actualized in 2004. Using ArcGIS 9.1 (ESRI, Redlands, California, USA), we divided the study area into ten land-cover types (Table 1) according to age classes and dominant tree species. Such classification also considered the harvesting potential of the land-covers, thus informing on their vulnerability as persistent habitats for caribou. Finally, we calculated the proportion of locations per land-cover type for each individual to select the more frequented land-covers in which field surveys were to be done. From these, five land-cover types were retained: open lichen woodlands, 90-120 year-old spruce, 50-70 year-old spruce, 50-120 year-old fir and 6-20 year-old clearcuts (Table 1). The other land-cover types could not be sampled according to our sampling design because they were not used frequently enough by all individuals.

Field surveys

Fine scale habitat selection within each land-cover type retained was determined by comparing used (GPS locations) to available (controls) sites through extensive vegetation surveys. Availability of land-covers was considered on an annual basis, so available sites were randomly sampled within each individual annual home range, determined by the MCP 100 % method (Mohr 1947). The MCP method was preferred to the Kernel method because we aimed to measure habitat availability and not space use by caribou. Because the Kernel

method assesses the intensity of utilization, using that method could have influenced the assessment of availability toward areas intensively used by caribou (Hemson *et al.* 2005).

Comparisons were made according to each land-cover type for two distinct periods: 1) the winter period (from November 15th to March 31th) and 2) the snow-free period (from April 1st to November 14th). We determined those periods based on snow accumulation data from the Bagotville meteorological station (Environnement Canada), located at ~100 km south-west of the study area. We sampled the land-cover types 50-70 year-old spruce and 50-120 year-old fir only for the snow-free period, these last being not sufficiently frequented by caribou (few GPS locations) during the winter period (see Table 1).

We sampled vegetation characteristics at five locations ($m=5$) per individual ($n=8$) per land-cover type ($k=3$ in winter and $k=5$ in snow-free period) for a total of 120 caribou locations for the winter period and 200 for the snow-free period. We also sampled five sites ($m=5$) per individual ($n=8$) per land-cover type ($k=5$) within each annual home range, for a total of 200 available sites. All sampling sites were randomly selected using ArcGIS 9.1. At each sampling site, we measured tree density and tree diameter at breast height (DBH) in a 11.28-m radius plot (400 m²); combination of these variables allowed us to assess basal area. Only stems with a DBH \geq 9.0 cm were considered trees (tree layer). Based on ten trees, we assessed mean canopy height. We counted thalli of arboreal lichen from 1 m up to 3 m above ground for the genera *Bryoria*, *Usnea*, *Alectoria* and *Evernia* on the three closest trees from the center of each sampling site. For each genus, we sampled, dried and weighted ten thalli to use them as standards to estimate total arboreal lichen biomass for each sampling site. Shrub density was assessed in a 5.64-m radius plot (100 m²); only

shrubs with a diameter at collar height (DCH) ≥ 1.0 cm were considered. We estimated mean shrub height based on ten shrubs. At the center of each sampling site and at 15 m in every cardinal direction (N, S, W, E), we estimated percent cover [in 10 % classes] of terrestrial lichens (*Cladina* sp.), ericaceous shrubs and herbaceous plants within a 1 m² quadrat. For terrestrial lichens, we also measured lichen mat height (cm) and thereafter used the linear regression published by Crête *et al.* (1990) [$B = 0.012 C^2 + 0.683 H^2$ where B = biomass of terrestrial lichen (g/0.25m²), C = cover of terrestrial lichens (%), H = height of lichen mat (cm)] to calculate terrestrial lichen biomass for each sampling site. Lateral cover [horizontal visual obstruction estimated in 10 % classes, from no obstruction (0 %) to complete obstruction (100 %)] was estimated at 15 m in every cardinal direction from the center of each sampling site, using a 2 m vegetation profile board (Nudds 1977). Vertical cover was estimated [in 10 % classes] every 3 m along a 30 m north-south or east-west transect (determined randomly) centered on the sampling site center, using a 0.25 m² quadrat projected each time toward the sky to estimate canopy obstruction.

Data analyses

We first carried out a Pearson correlation matrix (pairwise) to identify highly correlated variables ($r \geq 0.6$) among the 10 surveyed variables. Based on these results, we removed for further analyses canopy height and vertical cover, two variables highly correlated to basal area (respectively $r = 0.68$ and $r = 0.80$). We then performed a PCA on the remaining database (i.e. used and available sites for the five land-cover types altogether) as an exploratory analysis on the eight retained variables to schematize

relationships between those variables and land-covers. These analyses were conducted using SYSTAT 11 (SYSTAT Software Inc., San Jose, California, USA).

We then assessed fine scale habitat selection via conditional logistic regressions that compared used and available sites; a conditional logistic regression was carried out for each combination of land-cover types and periods. Individuals were used to define the conditional strata. We developed conditional logistic models for each 'land-cover*period' combination using the variance inflation factor (VIF) as a selection criterion among independent variables in order to control for multicollinearity (Allison 1999). Full models were retained only if no variables showed a $VIF \geq 2.0$; otherwise, the variable with the highest VIF score was removed first from the model. VIFs were subsequently recalculated for the remaining model, each time removing the variable with the highest VIF. We carried out such systematic approach until resulting models presented only variables exhibiting $VIF < 2.0$. We chose 2.0 as VIF threshold (corresponding to tolerance values ≤ 0.50) as a conservative limit to avoid multicollinearity considering our small sample size (Allison 1999). We assessed global model significance using the likelihood ratio test ($\alpha = 0.05$). We inferred selection by caribou when logistic coefficients (β_i) were positive and avoidance when coefficients were negative, but only for variables that were significant in the models ($\alpha = 0.05$). When models were not significant, variables showing a $P < 0.05$ were not considered as valid results. We built all logistic regression models using PROC LOGISTIC in SAS version 9.1 (SAS Institute Inc., Cary, North Carolina, USA).

RESULTS

Relationships among vegetation characteristics

The principal component analysis (PCA) conducted on the vegetation characteristics, including both used and available sites, explained 30.8 % of total variation on the first axis and 19.0 % on the second axis (Table 2). The first axis discriminated between closed and open-canopy sites, while the second axis discriminated between well and poor regenerated (shrub layer) sites (Figure 1). In the canonical representation, three poles appeared to explain the major relationships among vegetation characteristics: 1) the first pole (quadrant I) grouped sites with a well-developed tree layer (i.e. higher arboreal lichen biomass, basal area and shrub height); 2) the second pole (quadrant II) grouped sites with a well-regenerated shrub layer (higher shrub density, lateral cover and herbaceous cover); and 3) the last pole (intersection of quadrants III and IV) grouped sites with a well-opened canopy (higher terrestrial lichen biomass and ericaceous shrubs cover).

These poles could be clearly associated to some land-cover types (i.e. open lichen woodlands to the first pole and 6-20 year-old clearcuts to the first and second poles), but distinction between forested land-cover types was less obvious considering the great heterogeneity in stand structure and composition among them. Nevertheless, the PCA underlined caribou association to some vegetation characteristics in the different land-cover types considered, as used and available sites can be distinguished along canonical gradients. Evidence of positive correlation with the open-canopy pole (used sites) and negative association with the regenerating pole (available sites) appeared in 6-20 year-old clearcuts, for both periods. Similar evidence was also apparent in 90-120 year-

old spruce forests for the winter period with used sites mainly divided between the tree-layer pole and the open-canopy pole (quadrants I and IV), while available sites were divided between the tree-layer pole and the regenerating pole (quadrants I and II). In 50-120 year-old fir forests, used sites indicated a trend to negative correlation with the regenerating pole (quadrant II).

Fine scale habitat selection

Conditional logistic regression models were all significant, except for open lichen woodlands and 50-70 year-old spruce forests during the snow-free period (Table 3). Consequently, no fine scale selection was observed during that period for these two land-cover types. The model for open lichen woodlands during the winter period was nearly significant ($\chi^2=15.41$, $df=8$, $P=0.052$; Table 3), and should only be interpreted cautiously.

The winter period

In 90-120 year-old spruce forests, caribou selected sites exhibiting a higher terrestrial lichen biomass, a lower percent cover of herbaceous plants, a lower shrub density and a lower arboreal lichen biomass than in available sites (Table 4). In 6-20 year-old clearcuts, caribou selected sites with a higher percent cover of ericaceous shrubs and a lower percent cover of herbaceous plants than in available sites (Table 4). In open lichen woodlands, caribou tended to select sites with a lower shrub height; this result was however obtained from a logistic regression model not strictly significant (see above).

The snow-free period

In 90-120 year-old spruce forests, caribou selected sites with a lower percent cover of herbaceous plants than in available sites (Table 5). In 50-120 year-old fir forests, caribou also selected sites with a lower percent cover of herbaceous plants, but together with a lower shrub density than in available sites. Only a trend to avoid tall shrubs ($\beta = -0.8594$, $P = 0.073$; Table 5) was observed in 6-20 year-old clearcuts. No selection was observed in open lichen woodlands and in 50-70 year-old spruce forests.

DISCUSSION

Food selection at fine scale

Considering that habitat selection is a hierarchical process, we aimed to study the 4th level of selection (i.e. fine scale selection) defined by Johnson (1980) to complement a companion study that recently studied caribou selection at both landscape and home range scales in the same study area (Hins *et al. submitted*). According to our first hypothesis, our results demonstrated that forest-dwelling caribou in our study area selected sites with a higher food supply during winter, but not during the snow-free period.

In winter, caribou exhibited a selection towards 90-120 year-old spruce sites of higher terrestrial lichen biomass and of lower arboreal lichen biomass. The high variability of terrestrial lichen biomass among available sites indicated that some sites were lichen rich while others were poor, and thus that a fine scale selection amongst them could be beneficial to caribou. Moreover, as arboreal lichen biomass estimated at available sites was

low, it was probably more profitable for caribou to feed on terrestrial lichens. In a boreal ecosystem, Courtois *et al.* (2007) also observed a low mean arboreal lichen biomass [1.9 ± 0.3 kg/ha] in contrast to terrestrial lichen biomass. Besides, as a strong association between arboreal lichen and basal area was underlined by our PCA, the lower biomass observed may be associated to an avoidance of denser arborescent cover. This could suggest that caribou were indeed selecting for open-canopy old spruce stands. Old spruce stands tend to open up with age (Harper *et al.* 2002, Hart & Chen 2006) and give a greater light access to the ground, favouring terrestrial lichen growth (Kershaw 1977, Coxson & Marsh 2001). Consequently, individuals studied appeared to select terrestrial lichens over arboreal lichens in mature forest stands.

Our results also showed a selection toward 6-20 year-old clearcuts sites with a higher ericaceous shrub cover in winter. Although terrestrial lichen biomass was not significantly higher at used cutover sites, it was correlated to ericaceous shrubs on our PCA and was equivalent to the biomass of terrestrial lichens selected in 90-120 year-old spruce forests. We thus believe that cutovers selected at fine scale may be used as complementary foraging sites in winter even if they are avoided at coarser scales (Chubbs *et al.* 1993, Courtois *et al.* 2007, Schaefer & Mahoney 2007). Such selection could be explained by a persistence of terrestrial lichens following clearcut logging (Webb 1998; this study).

In the same study area, Hins *et al.* (*submitted*) observed a selection for open lichen woodlands at the home range scale (i.e. 3rd level of selection). We did not observe – contrary to our hypothesis – a selection for sites with higher food supply within this land-cover type. However, both used and available sites were ground-covered with

abundant terrestrial lichens [respective means (kg/ha) of $3,054 \pm 1,084$ and $2,862 \pm 1,385$]. Because the lichen biomass was high, it may have prevented site selection. Indeed, based on the caribou functional response, the biomass of lichens available exceeded a threshold ($\sim 3,000$ kg/ha) that could limit ingestion (Trudell & White 1981, Bergman *et al.* 2001), thus not justifying fine scale habitat selection.

Our results suggest, along with those of Hins *et al.* (*submitted*) obtained at broader scales, that foraging needs of caribou can be satisfied by complementary levels of selection (i.e. both 3rd and 4th levels of selection), and that food availability is an important driving force for caribou habitat selection in winter (Johnson *et al.* 2001). We believe that caribou might not only overcome the effects of winter food scarcity by selecting land-covers rich in terrestrial lichens (e.g. open lichen woodlands) at a coarse scale, but also by searching at a fine scale for complementary food supplies into surrounding old coniferous stands or cutovers. Indeed, even if open lichen woodlands contained abundant terrestrial lichens, they covered only a small part of the study area (1%) while 90-120 year-old spruce forests and 6-20 year-old clearcuts were more abundant (respectively 18% and 25%). It appears that food scarcity may thus drive habitat selection at both coarse and fine scales, i.e. at a broader scaling domain of selection (*sensu* Wiens 1989).

Predation avoidance at fine scale

According to our second hypothesis, we assumed that caribou could reduce predation risk during the snow-free period by selecting sites affording a denser hiding cover. Our results showed that none of the sites used by caribou were different from available sites

based on hiding cover (i.e. higher basal area, lateral cover and/or shrub height). Even if females with calves are more vulnerable to predation during the snow-free period, caribou did not seem to rely on this strategy to reduce predation risk in our study area. A calf-hiding behaviour was observed for other ungulates such as pronghorn and moose (Langley & Pletscher 1994, Jacques *et al.* 2007) and suggested by Chubbs (1993) and Gustine (2006) for female woodland caribou. These observations were however more specific to the calving period, while we examined that relationship for a longer time period (i.e. from spring to fall).

We also assumed that predation avoidance at fine scale could be achieved by selecting sites less prone to attract alternative prey such as moose. Accordingly, we supposed that sites with a lower shrub density would contain less forage available to moose, and thus be of lower predation risk to caribou. Our results demonstrated that sites selected in 50-120 year-old fir forests during the snow-free period and in 90-120 year-old spruce forests during winter were having a lower shrub density. Following our PCA, sites selected in 6-20 year-old clearcuts during both periods also tended to have a lower shrub density. In each case, even if black spruce dominated the shrub layer, differences between available and used sites relied on higher balsam fir and/or deciduous shrub densities (combined) in available sites [respective means (stems/ha \pm SE) 12,862 \pm 5,878 and 7,110 \pm 3,288 for 50-120 year-old fir; 5,008 \pm 3,824 and 1,232 \pm 1,775 for 90-120 year-old spruce; and 9,542 \pm 5,892 and 3,042 \pm 2,763 for 6-20 year-old clearcuts in winter and 9,542 \pm 5,892 and 3,205 \pm 3,562 for 6-20 year-old clearcuts during the snow-free period]. Such a shrub layer composition is likely to provide abundant forage to moose (Dussault *et al.* 2005a) and

could explain the avoidance observed. A similar avoidance was mentioned by Hins *et al.* (*submitted*) who underlined an underrepresentation within caribou home ranges (i.e. 2nd level of selection) of regenerating forests (20-40 years old), often colonized by deciduous species such as paper birch and trembling aspen.

Mixed and coniferous mature stands are selected by moose in winter as closed-canopy shelter (Dussault *et al.* 2005b). Well-regenerated 90-120 year-old spruce stands could therefore offer both shelter and food supply to moose, and consequently be attractive to them. Moreover, cutovers with abundant forage are known to be selected by moose (Courtois *et al.* 1998). As wolves prey upon moose and caribou can be an alternative prey to wolves (Seip 1992, Wittmer *et al.* 2005), caribou may avoid such habitats in order to reduce predation risk (Seip 1992, James *et al.* 2004). In winter however, caribou selection of sites having a poorly regenerated shrub layer in these habitats corresponded also to sites with abundant terrestrial lichens. By selecting sites with higher food supply in order to complement winter dietary requirements, caribou appeared simultaneously to avoid sites favourable to alternative prey, and thus potentially limiting encounters with predators.

Interestingly, besides being almost not used during winter (see Table 1), the 50-120 year-old fir forests frequented by caribou within the snow-free period were mainly used during calving (*unpubl. data*). Consequently, on 40 used sites sampled to study fine scale selection within this land-cover type, 18 were used by caribou during this critical period [i.e. between May 23rd and June 29th]. Our results were thus likely more representative of the calving period, and the avoidance of well-regenerated fir sites observed may indicate a search for appropriate stands during a period of higher calf

vulnerability (i.e. from calving up to one month). Further research on fine scale habitat selection specific to the calving period would however be necessary to confirm these observations.

The trend to avoid well-regenerated cutovers during the snow-free period could be associated to the harvesting context of our study area; 6-20 year-old clearcuts covered 25% of the study area and represented the most abundant land-cover type considered. Even if such cutovers were avoided during calving, summer and fall at the home range scale (Hins *et al. submitted*; 3rd level of selection), their abundance forced caribou to use them, probably as a transitory habitat during the snow-free period (James *et al.* 2004). Consequently, we believe that caribou had to behave selectively at a finer scale (i.e. site selection) while crossing logged areas to get to adjacent forested areas (Ferguson & Elkie 2004). Indeed, Hins *et al. (submitted)* underlined a landscape configuration effect associating 90-120 year-old forests to 6-20 year-old clearcuts spatially, so that caribou selecting old coniferous stands had to include logged areas in their home ranges (i.e. at the 2nd level of selection). Being unable to completely avoid cutovers at a coarse scale, caribou appeared to extend selective behaviour at a broader scaling domain (Wiens 1989), i.e. extending selection at 3rd and 4th levels of selection, to potentially reduce predation risk not overcome at the 2nd level of selection (Rettie & Messier 2000).

Hierarchical habitat selection in managed boreal forest

The relative importance of different limiting factors should be reflected by the scale of selection used to minimize the influence of those factors (Wiens 1989, Rettie & Messier

2000). For Rettie & Messier (2000), caribou appears to avoid predation at coarser scales, then to fulfill dietary requirements at finer scales. We argue that in winter, caribou habitat selection in our study area was driven first by a need for abundant food at both coarse and fine scales (Hins *et al. submitted*). Predation avoidance in winter appeared to be favoured only as a consequence of caribou selection for foraging sites being less attractive to alternative prey. This suggests that dietary requirements may prevail on predation avoidance as a limiting factor driving caribou habitat selection in winter. Such a shift of limiting factors for this season was also suggested by Wittmer *et al.* (2006) for the mountain caribou ecotype. Conversely, during the snow-free period caribou appears to effectively avoid predation at coarser scales by separating themselves from other congeners or ungulates (Bergerud & Page 1987, Seip 1992, James *et al.* 2004), especially by selecting habitats less favourable to alternative prey (Courtois *et al.* 2002, Mahoney & Virgl 2003, Hins *et al. submitted*). However, avoidance of sites with abundant forage available to alternative prey may complement this strategy at a fine scale, especially in a managed boreal forest as demonstrated by our results. Moreover, even if caribou might use old cutovers as complementary foraging sites, it may face a higher predation risk by doing so than by using lichen-rich habitats in a forest dominated environment (Courtois *et al.* 2007).

Management implications

Because open lichen woodlands are selected at coarse scale (Hins *et al. submitted*), limited in extent in the study area, and as they provide high biomass of terrestrial lichens, they must be protected from harvesting. Further, as some 90-120 year-old spruce stands

exhibit a high biomass of terrestrial lichens, this land-cover type should also be considered essential to satisfy caribou foraging needs and be carefully managed; this habitat was also demonstrated as being essential to reduce predation risk at coarser scales (Hins *et al. submitted*). If such stands are to be harvested, we recommend placing emphasis on protecting terrestrial lichen mats, e.g. by favouring winter logging that ensures a better ground protection (Coxson & Marsh 2001). Such adapted cutovers may allow caribou to forage on remaining lichens. However, precommercial thinning and other silvicultural practices that prevent cutovers from regenerating with abundant deciduous and balsam fir stems should be added in order to disadvantage alternative prey (i.e. moose) and thus reduce predation risk for caribou (Courtois *et al.* 2004). Finally, conservation areas developed to protect forest-dwelling caribou at the landscape scale (e.g. Courtois *et al.* 2004) should also consider fine scale attributes, e.g. by including sufficient old spruce stands with natural openings offering good growth conditions for terrestrial lichens (i.e. adequate wintering areas).

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank the excellent field crew: P.-L. Aubut, C. Blackburn, C. Bourgeois, L. Breton, J.-A. Charbonneau, L. Coulombe, G. Faille, S. Gravel, C. Hins, É. Hovington, É. Mendoza, Y. Neveux and V. Pinard. Many thanks to A. Caron for statistical and geomatic support and M. Huot for English revision. Also thanks to D. Berteaux and C. Dussault for providing useful comments on an earlier version of this manuscript. This project was funded by FQRNT – Action concertée, Fonds de la recherche forestière du Saguenay–Lac-Saint-

Jean, NSERC, ministère des Ressources naturelles et de la Faune (MRNF), Canada Economic Development, Conseil de l'industrie forestière du Québec, Fondation de la faune du Québec, AbitibiBowater Inc. and Université du Québec à Rimouski. Y. Briand was granted an Industrial Postgraduate Scholarships (IPS 2) by NSERC, in collaboration with Produits forestiers Saguenay Inc, represented by S. Gosselin.

REFERENCES

- Allison, P. D., 1999. Logistic Regression Using the SAS System - Theory and Application. SAS Institute, Inc., Cary, NC, 302 p.
- Bergerud, A. T., 1972. Food habits of Newfoundland caribou. *Journal of Wildlife Management* **36**: 913-923.
- Bergerud, A. T. & R. E. Page, 1987. Displacement and dispersion of parturient caribou at calving as antipredator tactics. *Canadian Journal of Zoology* **65**: 1597-1606.
- Bergman, C. M., J. M. Fryxell, C. C. Gates & D. Fortin, 2001. Ungulate foraging strategies: energy maximizing or time minimizing? *Journal of Animal Ecology* **70**: 289-300.
- Bradshaw, C. J. A., D. M. Hebert, A. B. Rippin & S. Boutin, 1995. Winter Peatland Habitat Selection by Woodland Caribou in Northeastern Alberta. *Canadian Journal of Zoology* **73**: 1567-1574.
- Chubbs, T. E., 1993. Observations of Calf-Hiding Behavior by Female Woodland Caribou, Rangifer-Tarandus-Caribou, in East-Central Newfoundland. *Canadian Field-Naturalist* **107**: 368-369.

- Chubbs, T. E., L. B. Keith, S. P. Mahoney & M. J. McGrath, 1993. Responses of Woodland Caribou (Rangifer-Tarandus-Caribou) to Clear-Cutting in East-Central Newfoundland. *Canadian Journal of Zoology* **71**: 487-493.
- Cochran, W. G., 1977. Sampling Techniques. J. Wiley, New York, xvi + 428 p.
- Courtois, R., J. P. Ouellet, L. Breton, A. Gingras & C. Dussault, 2007. Effects of forest disturbance on density, space use, and mortality of woodland caribou. *Ecoscience* **14**: 491-498.
- Courtois, R., J. P. Ouellet, C. Dussault & A. Gingras, 2004. Forest management guidelines for forest-dwelling caribou in Quebec. *Forestry Chronicle* **80**: 598-607.
- Courtois, R., J. P. Ouellet & B. Gagné, 1998. Characteristics of cutovers used by moose (*Alces alces*) in early winter. *Alces* **34**: 201-211.
- Courtois, R., J. P. Ouellet, A. Gingras, C. Dussault, L. Breton & J. Maltais, 2003. Historical changes and current distribution of Caribou, Rangifer tarandus, in Quebec. *Canadian Field-Naturalist* **117**: 399-414.
- Courtois, R., J. P. Ouellet, S. St-Onge, A. Gingras & C. Dussault, 2002. Préférences d'habitat chez le caribou forestier dans des paysages fragmentés. *Société de la faune et des parcs du Québec*: 1-46.
- Coxson, D. S. & J. Marsh, 2001. Lichen chronosequences (postfire and postharvest) in lodgepole pine (*Pinus contorta*) forests of northern interior British Columbia. *Canadian Journal of Botany* **79**: 1449-1464.
- Crête, M., C. Morneau & R. Nault, 1990. Biomasse et espèces de lichens terrestres pour le caribou dans le nord du Québec. *Canadian Journal of Botany* **68**: 2047-2053.

- D'Eon, R. G. & D. Delparte, 2005. Effects of radio-collar position and orientation on GPS radio-collar performance, and the implications of PDOP in data screening. *Journal of Applied Ecology* **42**: 383-388.
- Dussault, C., R. Courtois, J. P. Ouellet & I. Girard, 2005a. Space use of moose in relation to food availability. *Canadian Journal of Zoology* **83**: 1431-1437.
- Dussault, C., J. P. Ouellet, R. Courtois, J. Huot, L. Breton & H. Jolicoeur, 2005b. Linking moose habitat selection to limiting factors. *Ecography* **28**: 619-628.
- Edmonds, E. J., 1991. Status of woodland caribou in western north America. *Rangifer Special Issue 7*: 91-107.
- Ferguson, S. H. & P. C. Elkie, 2004. Habitat requirements of boreal forest caribou during the travel seasons. *Basic and Applied Ecology* **5**: 465-474.
- Ferguson, S. H. & P. C. Elkie, 2005. Use of lake areas in winter by woodland caribou. *Northeastern Naturalist* **12**: 45-66.
- Gustine, D. D., K. L. Parker, R. J. Lay, M. P. Gillingham & D. C. Heard, 2006. Calf survival of woodland caribou in a multi-predator ecosystem. *Wildlife Monographs*: 1-32.
- Harper, K. A., Y. Bergeron, S. Gauthier & P. Drapeau, 2002. Post-fire development of canopy structure and composition in black spruce forests of Abitibi, Quebec: A landscape scale study. *Silva Fennica* **36**: 249-263.
- Hart, S. A. & H. Y. H. Chen, 2006. Understory vegetation dynamics of North American boreal forests. *Critical Reviews in Plant Sciences* **25**: 381-397.

- Hemson, G., P. Johnson, A. South, R. Kenward, R. Ripley & D. Macdonald, 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., J. P. Ouellet, C. Dussault & M.-H. St-Laurent, *submitted*. Habitat selection by forest-dwelling caribou in managed boreal forest of eastern Canada: evidence of a landscape configuration effect. *Forest Ecology and Management*.
- Imbeau, L., M. Mönkkönen & A. Desrochers, 2001. Long-term effects of forestry on birds of the eastern Canadian boreal forests: a comparison with Fennoscandia. *Conservation Biology* **15**: 1151-1162.
- Jacques, C. N., J. A. Jenks, J. D. Sievers, D. E. Roddy & F. G. Lindzey, 2007. Survival of pronghorns in western South Dakota. *Journal of Wildlife Management* **71**: 737-743.
- James, A. R. C., S. Boutin, D. M. Hebert & A. B. Rippin, 2004. Spatial separation of caribou from moose and its relation to predation by wolves. *Journal of Wildlife Management* **68**: 799-809.
- Johnson, C. J., K. L. Parker & D. C. Heard, 2001. Foraging across a variable landscape: behavioral decisions made by woodland caribou at multiple spatial scales. *Oecologia* **127**: 590-602.
- Johnson, D. H., 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* **61**: 65-71.

- Kershaw, K. A., 1977. Studies on lichen-dominated systems. XX. An examination of some aspects of the northern boreal lichen woodlands in Canada. *Canadian Journal of Botany* **55**: 393-410.
- Langley, M. A. & D. H. Pletscher, 1994. Calving areas of moose in northwestern Montana and southeastern British Columbia. *Alces* **30**: 127-135.
- Mahoney, S. P. & J. A. Virgl, 2003. Habitat selection and demography of a nonmigratory woodland caribou populations in Newfoundland. *Canadian Journal of Zoology* **81**: 321-334.
- McLoughlin, P. D., E. Dzus, B. Wynes & S. Boutin, 2003. Declines in populations of woodland caribou. *Journal of Wildlife Management* **67**: 755-761.
- Mohr, C. O., 1947. Table of equivalent populations of North American small mammals. *American Midland Naturalist* **37**: 223-249.
- Mosnier, A., J. P. Ouellet, L. Sirois & N. Fournier, 2003. Habitat selection and home-range dynamics of the Gaspé caribou: a hierarchical analysis. *Canadian Journal of Zoology* **81**: 1174-1184.
- Nudds, T. D., 1977. Quantifying the vegetation structure of wildlife cover. *Wildlife Society Bulletin* **5**: 113-117.
- Rettie, W. J., 2001. Range use and movement rates of woodland caribou in Saskatchewan. *Canadian Journal of Zoology* **79**: 1933-1940.
- Rettie, W. J. & F. Messier, 1998. Dynamics of woodland caribou populations at the southern limit of their range in Saskatchewan. *Canadian Journal of Zoology* **76**: 251-259.

- Rettie, W. J. & F. Messier, 2000. Hierarchical habitat selection by woodland caribou: its relationship to limiting factors. *Ecography* **23**: 466-478.
- Robitaille, A. & J.-P. Saucier, 1998. Paysages régionaux du Québec méridional. Les Publications du Québec, Sainte-Foy, 213 p.
- Rominger, E. M. & J. L. Oldemeyer, 1990. Early-Winter Diet of Woodland Caribou in Relation to Snow Accumulation, Selkirk Mountains, British-Columbia, Canada. *Canadian Journal of Zoology* **68**: 2691-2694.
- Schaefer, J. A., 2003. Long-term range recession and persistence of caribou in the taiga. *Conservation Biology* **17**: 1435-1439.
- Schaefer, J. A. & S. P. Mahoney, 2007. Effects of progressive clearcut logging on Newfoundland Caribou. *Journal of Wildlife Management* **71**: 1753-1757.
- Schaefer, J. A. & W. O. Pruitt, 1991. Fire and Woodland Caribou in Southeastern Manitoba. *Wildlife Monographs*: 1-39.
- 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.
- Terry, E. L., B. N. McLellan & G. S. Watts, 2000. Winter habitat ecology of mountain caribou in relation to forest management. *Journal of Applied Ecology* **37**: 589-602.
- Thomas, D. C., E. J. Edmonds & W. K. Brown, 1996. The diet of woodland caribou populations in west-central Alberta. *Rangifer Special Issue* **9**: 337-342.

- Thompson, I. D., J. A. Baker & M. Ter-Mikaelian, 2003. A review of the long-term effects of post-harvest silviculture on vertebrate wildlife, and predictive models, with an emphasis on boreal forests in Ontario, Canada. *Forest Ecology and Management* **177**: 441-469.
- Trudell, J. & R. G. White, 1981. The effect of forage structure and availability on food intake, biting rate, bite size and daily eating time of reindeer. *Journal of Applied Ecology* **18**: 63-81.
- Webb, E. T., 1998. Survival, persistence, and regeneration of the reindeer lichens, *Cladina stellaris*, *C. rangiferina*, and *C. mitis* following clearcut logging and forest fire in northwestern Ontario. *Rangifer Special Issue* **10**: 41-47.
- White, G. C. & R. A. Garrott, 1986. Effects of biotelemetry triangulation error on detecting habitat selection. *Journal of Wildlife Management* **50**: 509-513.
- Wiens, J. A., 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* **3**: 385-397.
- Wittmer, H. U., B. N. McLellan & F. W. Hovey, 2006. Factors influencing variation in site fidelity of woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) in southeastern British Columbia. *Canadian Journal of Zoology* **84**: 537-545.
- Wittmer, H. U., B. N. McLellan, R. Serrouya & C. D. Apps, 2007. Changes in landscape composition influence the decline of a threatened woodland caribou population. *Journal of Animal Ecology* **76**: 568-579.
- Wittmer, H. U., A. R. E. Sinclair & B. N. McLellan, 2005. The role of predation in the decline and extirpation of woodland caribou. *Oecologia* **144**: 257-267.

Table 1. Description of land-cover types, along with mean use (\pm SD) by the eight sampled caribou and availability within the study area, Saguenay, Québec, Canada (2004-2006). Only the first five land-cover types were considered for field surveys.

Land-cover type	Description	Use (% \pm SD)		Availability (%)
		<i>Winter</i>	<i>Snow-free</i>	
Open lichen woodlands	Non-productive dry forest	33 \pm 17	10 \pm 6	1
90-120 year-old spruce	Black spruce forest stands with dominant tree strata > 80 years old	24 \pm 7	23 \pm 10	18
50-70 year-old spruce	Black spruce forest stands with dominant tree strata ranging from 40 to 80 years old	3 \pm 3	17 \pm 14	15
50-120 year-old fir	Balsam fir forest stands with dominant tree strata > 40 years old	1 \pm 1	7 \pm 9	10
6-20 year-old clearcuts	Total clearcuts or CPRS harvested between 1986 and 2001	27 \pm 14	26 \pm 15	25
Others	0-5 year-old clearcuts, Peatlands, Regenerating forests (20-40 years old), Mix-Deciduous-Pines, Water; excluded from field surveys.	12 \pm 10	17 \pm 11	31

Table 2. Relationships among vegetation characteristics explained by Principal Component Analysis (PCA) on the complete data set (including used and available sites for forest-dwelling caribou, among the five land-cover types studied).

Vegetation characteristic	Component loading (Axis)			
	1	2	3	4
Arboreal lichen biomass	0.425	0.503	0.241	0.605
Basal area	0.679	0.575	-0.182	0.030
Lateral cover	0.524	-0.176	0.702	0.018
Shrub height	0.344	0.460	0.261	-0.721
Shrub density	0.429	-0.718	0.359	0.014
Terrestrial lichen biomass	-0.714	0.113	0.272	-0.004
Ericaceous shrub cover	-0.731	0.155	0.254	0.037
Herbaceous cover	0.453	-0.372	-0.467	-0.047
Variance explained	2.467	1.517	1.137	0.891
(%)	(30.8)	(19.0)	(14.2)	(11.1)

Table 3. Conditional logistic regression models representing fine scale habitat selection of forest-dwelling caribou during winter and snow-free periods among the five land-cover types studied.

Model	Variables ^a	Likelihood Ratio		
		χ^2	df	P-value
<i>Winter period</i>				
Open lichen woodlands	Arbo.Li + BA + LC + S.Height + S.Dens + Terr.Li + Eric.S + Herb	15.41	8	0.052
90-120 year-old spruce	Arbo.Li + LC + S.Height + S.Dens + Terr.Li + Eric.S + Herb	59.54	7	< 0.001
6-20 year-old clearcuts	Arbo.Li + S.Height + S.Dens + Terr.Li. + Eric.S + Herb	36.46	6	< 0.001
<i>Snow-free period</i>				
Open lichen woodlands	Arbo.Li + BA + LC + S.Height + S.Dens + Terr.Li + Eric.S + Herb	11.24	8	0.189
90-120 year-old spruce	Arbo.Li + LC + S.Height + S.Dens + Terr.Li + Eric.S + Herb	16.84	7	0.018
50-70 year-old spruce	Arbo.Li + LC + S.Height + Terr.Li + Eric.S + Herb	5.57	6	0.473
50-120 year-old fir	Arbo.Li + LC + S.Height + S.Dens + Terr.Li + Eric.S + Herb	35.18	7	< 0.001
6-20 year-old clearcuts	Arbo.Li + S.Height + S.Dens + Terr.Li + Eric.S + Herb	18.10	6	0.006

^a Arbo.Li – arboreal lichen biomass; BA – basal area; LC – lateral cover; S.Height – shrub height; S.Dens – shrub density;

Terr.Li – terrestrial lichen biomass; Eric.S – ericaceous shrub cover; Herb – herbaceous cover.

Table 4. Mean values (\pm SE) of variables retained following the conditional logistic regression modelling for used and available sites (m) among the three main land-cover types used by eight forest-dwelling caribou (n) during winter period.

Model		Used	Available	Conditional logistic regression		
		$(n*m = 40)^b$	$(n*m = 40)^b$			
Period x Habitat	Variable^a	Mean \pm SE	Mean \pm SE	Coefficient \pm SE	Wald χ^2	P-value
Open lichen woodlands	Arboreal lichen	10.7 \pm 6.6	7.9 \pm 5.7	0.0148 \pm 0.0332	0.199	0.655
	Basal area	7.1 \pm 3.0	6.2 \pm 2.7	0.1136 \pm 0.0770	2.179	0.140
	Lateral cover	76.7 \pm 8.7	78.7 \pm 10.9	-0.0076 \pm 0.0221	0.118	0.731
	Shrub height	1.87 \pm 0.44	2.41 \pm 0.71	-0.9921 \pm 0.3852	6.633	0.010
	Shrub density	7,388 \pm 2,456	7,055 \pm 2,798	0.0002 \pm 0.0001	3.546	0.060
	Terrestrial lichen	3,054 \pm 1,084	2,862 \pm 1,385	0.0001 \pm 0.0002	0.147	0.702
	Ericaceous shrub	32.5 \pm 8.9	31.4 \pm 10.3	0.0202 \pm 0.0188	1.161	0.281
	Herbaceous	0.6 \pm 0.9	1.5 \pm 2.6	-0.1447 \pm 0.1087	1.771	0.183
90-120 year-old spruce	Arboreal lichen	12.8 \pm 8.3	16.8 \pm 11.6	-0.1261 \pm 0.0499	6.395	0.011
	Lateral cover	79.5 \pm 11.5	85.0 \pm 8.7	0.0362 \pm 0.0404	0.804	0.370
	Shrub height	2.01 \pm 0.64	2.30 \pm 0.60	0.0104 \pm 0.5068	4x10 ⁻⁴	0.984
	Shrub density	6,105 \pm 2,732	10,485 \pm 3,598	-0.0006 \pm 0.0002	8.089	0.004
	Terrestrial lichen	1,082 \pm 1,023	124 \pm 239	0.0016 \pm 0.0008	3.866	0.049

	Ericaceous shrub	30.0 ± 12.8	19.6 ± 11.0	-0.0035 ± 0.0246	0.021	0.886
	Herbaceous	1.6 ± 1.9	7.1 ± 5.2	-0.2737 ± 0.1398	3.835	0.050
6-20 year-old clearcuts	Arboreal lichen	1.4 ± 2.9	0.5 ± 0.8	0.1055 ± 0.1158	0.830	0.362
	Shrub height	1.61 ± 0.42	1.78 ± 0.57	-0.3864 ± 0.4299	0.808	0.369
	Shrub density	9,960 ± 3,626	15,412 ± 5,848	-3x10 ⁻⁵ ± -5x10 ⁻⁵	0.253	0.615
	Terrestrial lichen	1,358 ± 967	419 ± 739	0.0002 ± 0.0003	0.820	0.365
	Ericaceous shrub	32.7 ± 12.2	15.9 ± 9.9	0.0500 ± 0.0231	4.691	0.030
	Herbaceous	2.2 ± 2.3	10.8 ± 7.6	-0.1960 ± 0.0814	5.802	0.016

^a Arboreal lichen biomass (kg/ha); basal area (m²/ha); lateral cover (%); shrub height (m); shrub density (stems/ha); terrestrial lichen biomass (kg/ha); ericaceous shrub cover (%); herbaceous cover (%).

^b Sampling size was based on a two-stage sampling design with units of equal size (Cochran 1977). Individuals ($n=8$) were the first stage and sites (i.e. GPS locations or random points) were the second stage ($m=5$). Standard Errors were calculated accordingly to this sampling design and following Cochran's formulas (1977).

Table 5. Mean values (\pm SE) of variables retained following the conditional logistic regression modelling for used and available sites (m) among the five main land-cover types used by eight forest-dwelling caribou (n) during snow-free period.

Model		Used	Available	Conditional logistic regression		
		$(n*m = 40)^b$	$(n*m = 40)^b$			
Period x Habitat	Variable^a	Mean \pm SE	Mean \pm SE	<i>Coefficient</i> \pm <i>SE</i>	<i>Wald</i> χ^2	<i>P</i>-value
Open lichen woodlands	Arboreal lichen	9.9 \pm 6.8	7.9 \pm 5.7	0.0002 \pm 0.0333	0.000	0.995
	Basal area	7.0 \pm 4.1	6.2 \pm 2.7	0.0145 \pm 0.0589	0.061	0.805
	Lateral cover	82.4 \pm 8.1	78.7 \pm 10.9	0.0202 \pm 0.0193	1.097	0.295
	Shrub height	2.03 \pm 0.50	2.41 \pm 0.71	-0.9618 \pm 0.3847	6.250	0.012
	Shrub density	7,952 \pm 2,686	7,055 \pm 2,798	0.0001 \pm 0.0001	0.815	0.366
	Terrestrial lichen	2,363 \pm 1,041	2,862 \pm 1,385	-0.0002 \pm 0.0002	1.524	0.217
	Ericaceous shrub	32.2 \pm 9.0	31.4 \pm 10.3	0.0175 \pm 0.0176	0.981	0.322
	Herbaceous	1.2 \pm 1.6	1.5 \pm 2.6	-0.0482 \pm 0.0843	0.327	0.567
90-120 year-old spruce	Arboreal lichen	14.3 \pm 8.7	16.8 \pm 11.6	-0.0257 \pm 0.0198	1.674	0.196
	Lateral cover	84.9 \pm 8.8	85.0 \pm 8.7	0.0224 \pm 0.0248	0.818	0.366
	Shrub height	2.09 \pm 0.41	2.30 \pm 0.60	-0.5285 \pm 0.3586	2.172	0.140
	Shrub density	9,182 \pm 3,186	10,485 \pm 3,598	-0.0001 \pm 0.0001	2.307	0.129
	Terrestrial lichen	450 \pm 621	124 \pm 239	0.0009 \pm 0.0006	1.933	0.164

	Ericaceous shrub	18.6 ± 9.3	19.6 ± 11.0	-0.0112 ± 0.0201	0.310	0.577
	Herbaceous	3.0 ± 3.4	7.1 ± 5.2	-0.1046 ± 0.0465	5.062	0.024
50-70 year-old spruce	Arboreal lichen	18.6 ± 10.3	18.7 ± 12.5	-0.0006 ± 0.0138	0.002	0.966
	Lateral cover	81.9 ± 10.0	76.0 ± 10.9	0.0201 ± 0.0168	1.438	0.230
	Shrub height	2.61 ± 0.92	3.28 ± 1.18	-0.1722 ± 0.1602	1.155	0.282
	Terrestrial lichen	293 ± 491	390 ± 552	-0.0001 ± 0.0004	0.111	0.739
	Ericaceous shrub	15.3 ± 11.9	15.0 ± 13.1	-0.0016 ± 0.0156	0.011	0.918
	Herbaceous	7.4 ± 6.5	5.1 ± 6.4	0.0229 ± 0.0289	0.628	0.428
50-120 year-old fir	Arboreal lichen	21.6 ± 13.6	12.7 ± 8.7	0.0252 ± 0.0195	1.660	0.198
	Lateral cover	89.5 ± 7.7	90.8 ± 6.7	0.0195 ± 0.0347	0.316	0.574
	Shrub height	2.09 ± 0.47	2.18 ± 0.53	-0.4276 ± 0.3888	1.209	0.272
	Shrub density	12,512 ± 3,859	17,650 ± 5,334	-0.0002 ± 0.0001	6.030	0.014
	Terrestrial lichen	183 ± 444	9 ± 30	0.0036 ± 0.0034	1.170	0.279
	Ericaceous shrub	8.4 ± 8.2	1.0 ± 2.0	0.1332 ± 0.0802	2.761	0.097
	Herbaceous	6.4 ± 4.6	10.7 ± 6.9	-0.0846 ± 0.0419	4.071	0.044
6-20 year-old clearcuts	Arboreal lichen	2.2 ± 5.0	0.5 ± 0.8	0.1479 ± 0.1386	1.138	0.286
	Shrub height	1.32 ± 0.33	1.78 ± 0.57	-0.8594 ± 0.4793	3.214	0.073

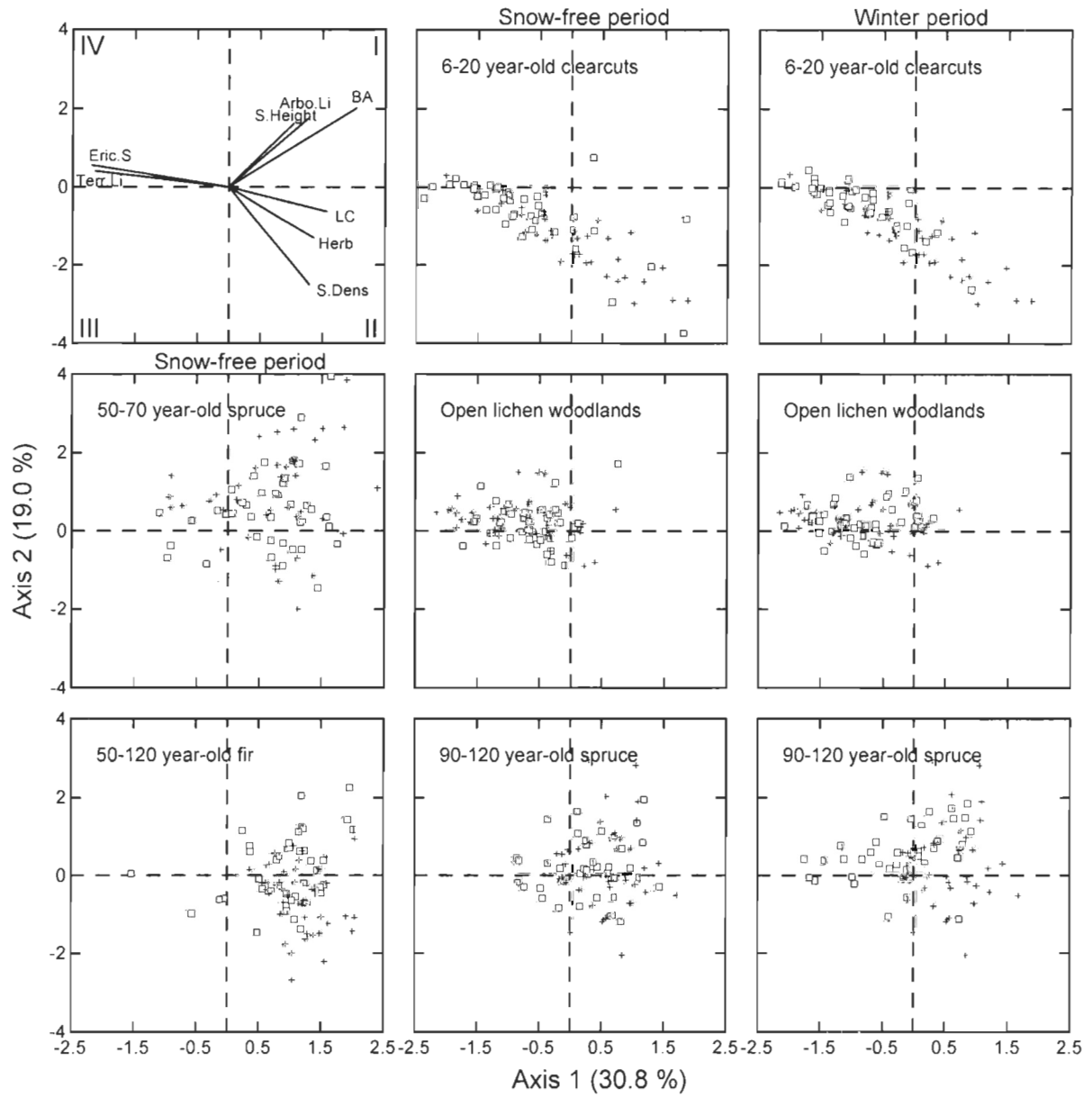
Shrub density	9,728 ± 5,086	15,412 ± 5,848	-3x10 ⁻⁵ ± -4x10 ⁻⁵	0.568	0.451
Terrestrial lichen	827 ± 1,001	419 ± 739	0.0001 ± 0.0002	0.067	0.795
Ericaceous shrub	25.4 ± 12.2	15.9 ± 9.9	0.0154 ± 0.0181	0.730	0.393
Herbaceous	5.0 ± 7.1	10.8 ± 7.6	-0.0229 ± 0.0332	0.478	0.490

^a Arboreal lichen biomass (kg/ha); basal area (m²/ha); lateral cover (%); shrub height (m); shrub density (stems/ha); terrestrial lichen biomass (kg/ha); ericaceous shrub cover (%); herbaceous cover (%).

^b Sampling size was based on a two-stage sampling design with units of equal size (Cochran 1977). Individuals ($n=8$) were the first stage and sites (i.e. GPS locations or random points) were the second stage ($m=5$). Standard Errors were calculated accordingly to this sampling design and following Cochran's formulas (1977).

FIGURE CAPTIONS

Figure 1. Principal Component Analysis (PCA) schematizing the eight vegetation variables relationship (vectors) over the five land-cover types mainly used by eight forest-dwelling caribou during winter and snow-free periods, and the resulting scores for each used (square) and available (cross) sampling sites per land-cover type and period. The variables are: arboreal lichen biomass (Arbo.Li), basal area (BA), lateral cover (LC), shrub height (S.Height), shrub density (S.Dens), terrestrial lichen biomass (Terr.Li), ericaceous shrub cover (Eric.S) and herbaceous cover (Herb).



CHAPITRE III

CONCLUSION GÉNÉRALE

Le caribou forestier est un écotype du caribou des bois (*Rangifer tarandus caribou*) habitant l'ensemble de la forêt boréale canadienne (Taylor & Spivak 1999). Cependant, l'avancée des coupes forestières dans la portion sud de la forêt boréale induit une diminution marquée du couvert forestier mature et une augmentation conséquente des peuplements en régénération (Wittmer *et al.* 2007). Plusieurs études ont démontré l'importance des massifs forestiers matures pour le maintien du caribou forestier (Rettie & Messier 2000, Schaefer 2003, Courtois *et al.* 2007). Elles ont de plus identifié l'aménagement forestier comme un facteur pouvant contribuer, sur le long terme, au déclin des populations de caribous forestiers dans le sud de son aire de répartition (Vors *et al.* 2007). Une conciliation entre l'aménagement forestier et la conservation du caribou forestier est par conséquent nécessaire. Les connaissances acquises par la présente étude peuvent contribuer à cette conciliation, notamment en suggérant des pratiques sylvicoles adaptées aux besoins du caribou forestier à fine échelle.

Cette étude avait pour objectif principal de caractériser la sélection de l'habitat à fine échelle effectuée par le caribou forestier en forêt boréale aménagée dans l'est du Canada. Elle visait ainsi à compléter l'acquisition de connaissances sur le caribou forestier quant à ses besoins en terme d'habitat à fine échelle. De plus, ce projet s'intéressait à compléter une approche hiérarchique de sélection d'habitat réalisée dans le cadre d'une étude (Hins 2008) traitant du caribou forestier au Saguenay et portant sur les échelles

spatiales de 2^e et 3^e ordres définies par Johnson (1980). Ainsi, la présente étude portait sur l'échelle spatiale de 4^e ordre – la fine échelle – qui vise l'identification de caractéristiques sélectionnées à l'intérieur de types d'habitat utilisés par le caribou.

Constat de l'étude

Les principaux résultats de cette étude ont permis de constater que le caribou forestier adoptait des comportements de sélection à fine échelle à l'intérieur de certains types d'habitat, notamment afin de satisfaire ses besoins alimentaires et de réduire le risque de prédation. Ces résultats confirment en partie les deux hypothèses posées en préambule de l'étude (Chapitre II). La première hypothèse stipulait qu'en période hivernale (15 novembre – 31 mars), le caribou sélectionnerait des sites offrant de meilleures opportunités d'alimentation. La deuxième hypothèse stipulait qu'en période sans couverture nivale (1^{er} avril – 14 novembre), le caribou sélectionnerait des sites réduisant le risque de prédation soit par un couvert de protection plus dense, soit en contenant moins de brout disponible pour l'original.

À l'intérieur de pessières de classes d'âge 90 et 120 ans, le caribou forestier sélectionnait en période hivernale des sites présentant une forte biomasse de lichens terricoles. Il recherchait également des sites avec un recouvrement élevé en éricacées à l'intérieur des coupes forestières âgées de 6 à 20 ans; la présence des éricacées étant associée à celle de lichens terricoles, cette sélection indique que les caribous devaient y rechercher une source d'alimentation hivernale supplémentaire. La première hypothèse a donc été confirmée pour deux types d'habitat. Aucune sélection fine n'a été observée dans le

troisième type d'habitat étudié pour la période hivernale, soit les forêts ouvertes à lichen (c.-à-d. « open lichen woodlands », regroupées sous la désignation « Dénudés secs » selon la classification écoforestière du MRNF). En fait, la biomasse des lichens terricoles dans les sites disponibles pour ce type d'habitat semble avoir été suffisamment élevée, de sorte qu'aucune sélection à fine échelle par les caribous ne s'y est avérée nécessaire. Le comportement de sélection du caribou envers les forêts ouvertes à lichens était de plus limité par la faible représentation (< 5%) et la distribution relativement homogène de ce type d'habitat dans le paysage.

Concernant la période sans couverture nivale (c.-à-d. sans neige), les résultats obtenus n'ont permis d'observer aucune sélection fine pour des sites avec un couvert de protection contre la prédation plus dense. Toutefois, les sites sélectionnés dans certains types d'habitat étaient moins propices à l'alimentation de l'orignal. En effet, les Sapinières 50-120 ans et les Coupes 6-20 ans contenaient des densités arbustives plus faibles dans les sites sélectionnés que dans les sites disponibles. Cette différence de densité s'observait davantage pour les essences décidues et pour le sapin baumier, lesquelles constituent une bonne part du régime alimentaire de l'orignal (Dussault *et al.* 2005). Les caribous forestiers semblaient ainsi effectuer un certain évitement des sites auxquels un risque de prédation plus élevé peut être associé. Cet évitement à fine échelle pourrait venir compléter une stratégie anti-prédatrice décelable à plus grande échelle par l'évitement de types d'habitat davantage propices à l'orignal, telles que les forêts en régénération (20-40 ans), les forêts feuillues-mixtes et les coupes forestières (Courtois *et al.* 2007, Hins 2008), plus

particulièrement sur un territoire où ces habitats ne peuvent pas être complètement évités par le caribou.

Il est à noter qu'un évitement des densités arbustives élevées en sapin baumier et en feuillus a également été observé en hiver à l'intérieur des pessières de 90-120 ans et des coupes 6-20 ans. Toutefois, ce résultat peut être imputable à la sélection pour des sites plus riches en lichens terricoles dans lesquels une plus faible régénération arbustive était également observée. Comme le développement des lichens terricoles nécessite l'ouverture des peuplements (Kershaw 1977, Coxson & Marsh 2001), les sites riches en lichens se retrouvent plus généralement sur des sols peu propices à la régénération arbustive (Riverin & Gagnon 1996, Johnson 2007). En fréquentant de tels sites pour s'alimenter en hiver, les caribous pourraient ainsi réduire, du même coup, le risque de rencontrer des prédateurs.

Contributions de l'étude

Connaissances scientifiques

Sur le plan scientifique, cette étude a permis de mieux documenter la sélection d'habitat à fine échelle effectuée par le caribou forestier. Les études portant sur cette échelle ont en effet été peu nombreuses jusqu'à présent (p. ex. Bradshaw *et al.* 1995, Rettie & Messier 2000, Lantin *et al.* 2003). Les résultats observés rejoignent en partie ceux obtenus ailleurs au Canada, notamment en ce qui a trait à l'importance du lichen terricole pour l'alimentation du caribou (Schaefer & Pruitt 1991, Bradshaw *et al.* 1995). De plus, nos résultats rejoignent ceux de Lantin *et al.* (2003) en ce qui a trait à l'absence d'une sélection pour un couvert de protection plus dense chez les femelles caribou. Par ailleurs,

nos résultats peuvent être comparés à ceux obtenus pour la sélection à fine échelle par le caribou montagnard. Bien que dans notre étude, les lichens arboricoles semblent jouer un rôle moins important pour le caribou forestier, celui-ci semble sélectionner – tout comme le caribou montagnard – des sites d'alimentation hivernale avec une canopée plus ouverte et une abondance de lichens terricoles plus élevée (Terry *et al.* 2000, Johnson *et al.* 2001, Mosnier *et al.* 2003).

Par ailleurs, la présente étude a permis de compléter une approche hiérarchique de la sélection d'habitat amorcée par Hins (2008) au Saguenay et qui incluait deux échelles de sélection supérieures (c.-à-d. aire étude et domaines vitaux saisonniers). Au niveau de l'alimentation du caribou, Hins (2008) a observé qu'en toutes saisons, mais surtout en hiver, le caribou sélectionnait des milieux (c.-à-d. dénudés secs) riches en lichens terricoles à l'échelle du domaine vital. Selon nos résultats, la faible représentation des dénudés secs dans le paysage semble toutefois obliger le caribou à compléter sa quête alimentaire à une échelle plus fine, notamment à l'intérieur des peuplements de pessières 90-120 ans. Notre étude a donc permis de conclure que la recherche d'une nourriture adéquate pour le caribou en hiver peut se répercuter à plusieurs échelles de sélection.

L'étude de Hins (2008) a également noté une sélection pour les forêts résineuses matures (classes d'âge 50-70 ans) ou surannées (classes d'âge 90-120 ans) durant les saisons sans couvert de neige (c.-à-d. mise bas, été, automne). Selon Hins (2008), les forêts résineuses favoriseraient l'évitement des prédateurs en permettant la dispersion des caribous à l'intérieur d'habitats peu propices aux proies alternatives ou aux prédateurs (Bergerud & Page 1987). Toutefois, dans un paysage dominé par les coupes forestières, la

stratégie anti-prédatrice du caribou peut nécessiter l'utilisation de secteurs coupés comme zones de transition pour atteindre les massifs forestiers les entourant (James *et al.* 2004, Hins 2008). Une sélection à fine échelle à l'intérieur de ces secteurs peut ainsi être nécessaire afin de réduire le risque de prédation. Selon nos résultats, le caribou semble effectuer un évitement des sites avec une abondante régénération en essences décidues et en sapin baumier à l'intérieur des coupes de 6-20 ans. Ces sites sont propices à l'alimentation de l'orignal, et leur fréquentation peut donc induire un risque de prédation plus élevé pour le caribou. Ainsi, bien que dans l'ensemble l'évitement de la prédation par le caribou forestier semble s'effectuer davantage à grandes échelles, cet évitement semble également se manifester à plus fine échelle dans un paysage perturbé par l'aménagement forestier.

Gestion du caribou forestier

Sur le plan de la gestion et de la conservation du caribou forestier, cette étude a permis de formuler certaines recommandations visant l'amélioration d'un aménagement forestier adapté aux besoins du caribou forestier en forêt boréale québécoise. En effet, bien que le maintien du caribou forestier à l'échelle du paysage nécessite la mise en place de grands massifs de protection (Courtois *et al.* 2004), à plus fine échelle il importe de s'assurer que ces massifs incluent les caractéristiques fines d'habitat sélectionnées par le caribou forestier. Les résultats de la présente étude ont pu démontrer que les lichens terricoles semblent contribuer grandement à l'alimentation du caribou forestier en période hivernale. Il importe donc d'assurer la protection des habitats riches en lichens terricoles, tels que les dénudés secs identifiables à partir des cartes écoforestières. Le maintien

d'ouvertures à l'intérieur des pessières de 90-120 ans dans lesquelles se retrouvent d'abondantes quantités de ces lichens est également nécessaire. Les gestionnaires de la faune et les aménagistes forestiers devront développer les outils nécessaires pour identifier ces ouvertures à l'intérieur des paysages sous aménagement forestier, de façon à maintenir leur présence dans le paysage.

Par ailleurs, les travaux sylvicoles effectués dans les zones occupées par le caribou forestier devraient également considérer les caractéristiques fines d'habitat sélectionnées par cette espèce. Ainsi, les opérations de coupes à l'intérieur de peuplements forestiers contenant une biomasse importante de lichen terricole (~ 1 000 kg/ha) devraient assurer le maintien de cette biomasse après coupe, par exemple par des opérations de coupes en chantier d'hiver (Coxson & Marsh 2001). De plus, des travaux sylvicoles d'aménagement devraient être effectués à l'intérieur des parterres de coupes de sorte à éviter une régénération propice à une augmentation de la densité d'orignal dans ces secteurs. Une telle augmentation risquerait, en effet, d'accroître la présence de prédateurs dans les secteurs occupés par le caribou forestier, ce qui pourrait compromettre le maintien de ses populations dans un paysage boréal aménagée. La régénération en essences décidues et en sapin baumier devrait être limitée, par exemple à l'aide d'éclaircies pré-commerciales ciblant ces essences.

Enfin, la considération des besoins à fine échelle du caribou forestier à la gestion de ses populations pourrait également bénéficier de recherches plus approfondies sur la sélection d'habitat à fine échelle. En effet, la présente étude – pour des raisons logistiques – s'est penchée sur la sélection fine pour deux périodes contrastées par la présence ou

l'absence de neige (c.-à-d. l'hiver et le reste de l'année). Toutefois, des recherches spécifiques à chaque saison du cycle vital du caribou forestier, notamment pour la période de mise bas, pourraient bonifier les résultats obtenus par la présente étude. Enfin, d'autres facteurs (p. ex. l'épaisseur du couvert nival, l'exposition au vent et la présence d'insectes hématophages) peuvent influencer la sélection d'habitat à fine échelle par le caribou forestier (Toupin *et al.* 1996, Rettie & Messier 2000, Johnson *et al.* 2001); ces facteurs pourraient également faire l'objet de futures recherches. Néanmoins, la présente étude a permis un apport nécessaire à la compréhension des besoins en terme d'habitat du caribou forestier à fine échelle. Cet apport pourra contribuer à l'élaboration de stratégies de conservation du caribou forestier, et ainsi favoriser le maintien de ses populations au sein de la forêt boréale aménagée.

RÉFÉRENCES

- Bergerud, A. T. & R. E. Page, 1987. Displacement and dispersion of parturient caribou at calving as antipredator tactics. *Canadian Journal of Zoology* **65**: 1597-1606.
- Bradshaw, C. J. A., D. M. Hebert, A. B. Rippin & S. Boutin, 1995. Winter Peatland Habitat Selection by Woodland Caribou in Northeastern Alberta. *Canadian Journal of Zoology* **73**: 1567-1574.
- Courtois, R., J. P. Ouellet, L. Breton, A. Gingras & C. Dussault, 2007. Effects of forest disturbance on density, space use, and mortality of woodland caribou. *Ecoscience* **14**: 491-498.
- Courtois, R., J. P. Ouellet, C. Dussault & A. Gingras, 2004. Forest management guidelines for forest-dwelling caribou in Quebec. *Forestry Chronicle* **80**: 598-607.
- Coxson, D. S. & J. Marsh, 2001. Lichen chronosequences (postfire and postharvest) in lodgepole pine (*Pinus contorta*) forests of northern interior British Columbia. *Canadian Journal of Botany* **79**: 1449-1464.
- Dussault, C., R. Courtois, J. P. Ouellet & I. Girard, 2005. Space use of moose in relation to food availability. *Canadian Journal of Zoology* **83**: 1431-1437.
- Hins, C., 2008. Sélection de l'habitat par le caribou forestier en forêt boréale exploitée. Mémoire de maîtrise. Université du Québec à Rimouski, Rimouski, ix + 56 p.
- James, A. R. C., S. Boutin, D. M. Hebert & A. B. Rippin, 2004. Spatial separation of caribou from moose and its relation to predation by wolves. *Journal of Wildlife Management* **68**: 799-809.

- Johnson, C. J., K. L. Parker & D. C. Heard, 2001. Foraging across a variable landscape: behavioral decisions made by woodland caribou at multiple spatial scales. *Oecologia* **127**: 590-602.
- Johnson, D., 2007. Dynamique de régénération de *Picea mariana* dans le domaine de la pessière ouverte à lichen au Québec nordique. Mémoire de maîtrise. Université du Québec à Rimouski, Rimouski, ix + 73 p.
- Johnson, D. H., 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* **61**: 65-71.
- Kershaw, K. A., 1977. Studies on lichen-dominated systems. XX. An examination of some aspects of the northern boreal lichen woodlands in Canada. *Canadian Journal of Botany* **55**: 393-410.
- Lantin, É., P. Drapeau, M. Paré & Y. Bergeron, 2003. Preliminary assessment of habitat characteristics of woodland caribou calving areas in the Claybelt region of Québec and Ontario, Canada. *Rangifer Special Issue* **14**: 247-254.
- Mosnier, A., J. P. Ouellet, L. Sirois & N. Fournier, 2003. Habitat selection and home-range dynamics of the Gaspé caribou: a hierarchical analysis. *Canadian Journal of Zoology* **81**: 1174-1184.
- Rettie, W. J. & F. Messier, 2000. Hierarchical habitat selection by woodland caribou: its relationship to limiting factors. *Ecography* **23**: 466-478.

- Riverin, S. & R. Gagnon, 1996. Dynamics of the regeneration of a lichen-spruce woodland in a black spruce feather-moss forest of the northern section of Saguenay-Lac-Saint-Jean. *Canadian Journal of Forest Research* **26**: 1504-1509.
- Schaefer, J. A., 2003. Long-term range recession and persistence of caribou in the taiga. *Conservation Biology* **17**: 1435-1439.
- Schaefer, J. A. & W. O. Pruitt, 1991. Fire and Woodland Caribou in Southeastern Manitoba. *Wildlife Monographs*: 1-39.
- Taylor, N. W. & M. Spivak, 1999. Réalités concurrentes: la forêt boréale en danger. Rapport du Sous-comité de la forêt boréale du Comité sénatorial permanent de l'agriculture et des forêts. Sous-comité sénatorial de la forêt boréale.
- Terry, E. L., B. N. McLellan & G. S. Watts, 2000. Winter habitat ecology of mountain caribou in relation to forest management. *Journal of Applied Ecology* **37**: 589-602.
- Toupin, B., J. Huot & M. Manseau, 1996. Effect of insect harassment on the behaviour of the Riviere George Caribou. *Arctic* **49**: 375-382.
- Vors, L. S., J. A. Schaefer, B. A. Pond, A. R. Rodgers & B. R. Patterson, 2007. Woodland caribou extirpation and anthropogenic landscape disturbance in Ontario. *Journal of Wildlife Management* **71**: 1249-1256.
- Wittmer, H. U., B. N. McLellan, R. Serrouya & C. D. Apps, 2007. Changes in landscape composition influence the decline of a threatened woodland caribou population. *Journal of Animal Ecology* **76**: 568-579.

