

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

**SÉLECTION DES AIRES DE MISE BAS CHEZ LE
CARIBOU FORESTIER (*RANGIFER TARANDUS CARIBOU*)
EN FORÊT BORÉALE AMÉNAGÉE**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en gestion de la faune et de ses habitats
en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR

© VÉRONIQUE PINARD

Mars 2011

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.

Composition du jury :

Joël Bêty, président du jury, UQAR

Jean-Pierre Ouellet, directeur de recherche, UQAR

Christian Dussault, codirecteur de recherche, ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec

Pierre Blanchette, examinateur externe, ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec

Dépôt initial le 18 novembre 2010

Dépôt final le 21 mars 2011

REMERCIEMENTS

Ce document, qui est la finalité d'un projet que je chérissais depuis longtemps, est le fruit du travail et du soutien de plusieurs personnes. Je tiens à souligner toute ma gratitude envers ces gens qui m'ont permis de grandir non seulement en tant que biologiste, mais aussi en tant que personne. Je désire donc d'abord remercier mon directeur, Jean-Pierre Ouellet, de m'avoir offert l'opportunité de travailler dès mon baccalauréat au sein de son équipe de recherche. Merci de m'avoir ensuite confié ce projet qui m'a permis de me découvrir un intérêt grandissant pour les enjeux du domaine forestier. Tes commentaires rédigés le dimanche ou entre deux réunions étaient toujours des plus pertinents! Un merci particulier à mon codirecteur, Christian Dussault, qui a su m'épauler à distance à tout moment en trouvant toujours les bons mots pour recharger la batterie durant les moments plus difficiles. Merci pour ton humanité et ton optimisme. Merci pour ta grande disponibilité et pour tes judicieuses corrections qui mettaient beaucoup de couleurs dans mes paragraphes, mais aussi heureusement dans mes journées de travail! Un grand merci également à Martin-Hugues St-Laurent pour ses précieuses recommandations, pour avoir répondu à mes interrogations. J'admire ton professionnalisme. Merci pour ton dynamisme qui a fait du labo un milieu de travail stimulant. Un merci spécial également à Réhaume Courtois et Daniel Fortin pour leurs critiques des plus constructives.

Je ne pourrais passer sous silence la contribution d'Alain Caron dans mon projet autant au niveau des statistiques que de la géomatique. Qu'est-ce que les étudiants gradués en gestion de la faune feraient sans toi Alain? Merci pour ton temps et pour ta grande patience, merci d'être un aussi bon pédagogue. Merci pareillement à Nicolas Courbin, Gaétan Daigle et Arnaud Mosnier pour leur support technique à la réalisation de certaines analyses statistiques. Je remercie également tous les techniciens qui ont participé à la

capture parfois périlleuse des caribous : Laurier Breton, Daniel Lacasse, Marius Poulin et Sylvain St-Onge.

Au cours de plusieurs magnifiques étés, j'ai côtoyé sur le terrain maints techniciens et assistants motivés et motivateurs! Merci d'abord à ceux qui ont contribué directement à la cueillette de données : Caroline Hins, François Lamothe, Patrice Lapointe et Julie Leblanc. Un merci spécial à toi Caro d'avoir pris de ton temps pour m'aider. Ton parcours a toujours été pour moi un exemple. Un grand merci aussi à Yves Briand pour avoir fait de mon premier été de terrain une expérience très enrichissante. Merci à tous les autres qui par leur simple présence ont fait des journées estivales et surtout des soirées, des souvenirs mémorables : Guillaume Bastille-Rousseau, Philippe Chamberland, Jo-Annie Charbonneau, Marc Guilbeault, Rolland Lemieux, Mathieu McCann et Nicolas Trudel.

Je souhaite également remercier tous les membres actuels et anciens de mon labo, mais tout particulièrement Jo-Annie Charbonneau, Geneviève Faille, Mathieu Leblond, Rémi Lesmerises, Géraldine Mabile et Arnaud Mosnier. J'ai apprécié échanger avec vous que ce soit sur nos ongulés fétiches, sur nos méthodes de travail ou seulement pour parler de la pluie et du beau temps. Merci Jo-Annie et Geneviève pour les discussions « caribou » se finissant toujours par un bon vieux schéma au tableau.

Ce projet n'aurait pu être réalisé sans la présence de mes proches et de mes amis. Merci plus particulièrement d'abord à toi petite Jo-Annie pour tous les moments passés ensemble à extérioriser nos angoisses du moment où que ce soit et pour quelle que raison que ce soit. Je t'aime. Merci infiniment à toi Catherine, ma coloc préférée. Je te suis extrêmement reconnaissante de ta grande écoute, moi qui aime bien faire compliqué quand ça peut être si simple. Un merci particulier à toi Benoît. Merci de faire partie de ma vie. Merci pour ton soutien précieux vers la fin de ce grand projet. Un grand merci à mes acolytes préférés Nancy Diplo, Anne Dumont et Cynthia Guay qui ont apporté tant de joie dans ma vie de « maîtriseuse ». Merci à Isabelle Béchard et Jessie Héon pour leur présence tout au long de ma maîtrise. Merci pour votre amitié sans limite. Merci également à mes

parents qui ont été d'un grand soutien moral. Vous avez toujours cru en mon potentiel et avez ainsi fait de moi ce que je suis aujourd'hui. Merci finalement à Monique Laforest pour sa grande clairvoyance et sa franchise.

Je remercie pour finir tous les organismes qui ont soutenu financièrement ce projet et sans lesquels celui-ci n'aurait pu voir le jour : le ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec, Transports Québec, le Fonds de rétablissement des espèces en péril, la Fondation de la faune du Québec, le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada ainsi que l'Université du Québec à Rimouski.

AVANT-PROPOS

Le chapitre principal de ce mémoire qui a été rédigé en anglais sera soumis pour publication dans une revue scientifique. Une introduction et une conclusion générales en français permettent respectivement de mettre en contexte l'étude en faisant une revue exhaustive de la littérature pertinente et de discuter des retombées des résultats obtenus. Le chapitre principal a été réalisé en étroite collaboration avec mon directeur Jean-Pierre Ouellet, vice-recteur à la formation et à la recherche à l'Université du Québec à Rimouski, Christian Dussault et Réhâume Courtois, biologistes au ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec, et Daniel Fortin, professeur au département de biologie de l'Université Laval.

RÉSUMÉ

L'anthropisation de la forêt boréale a un impact sur l'abondance et la répartition de plusieurs espèces fauniques. Certains grands prédateurs bénéficient de la modification de leur habitat par l'exploitation forestière, ce qui peut augmenter la pression de prédation sur certaines espèces à statut précaire comme le caribou forestier. La survie des faons en bas âge étant une composante importante de la dynamique des populations de cette espèce, nous avons décrit les composantes biodémographiques et la sélection de l'habitat du caribou forestier en forêt boréale aménagée au moment de la mise bas, période de haute vulnérabilité à la prédation chez les faons. Nous avons prédit que les caribous allaient éviter les conditions d'habitat propices au loup et à l'orignal durant cette période critique. Nous avons suivi par télémétrie GPS 22 femelles caribous et leur faon dans la population de Charlevoix entre 2004 et 2007. Nous avons déterminé le taux annuel de mise bas, le taux de survie des faons et les causes de mortalité. Nous avons évalué la sélection de l'habitat à l'aire de mise bas à deux échelles spatiales (domaine vital et peuplement forestier) en estimant l'influence de l'abondance de nourriture, du risque de prédation et du dérangement humain à partir de variables de l'habitat. Alors que le taux annuel de mise bas était élevé (65 à 88 %), la majorité des faons (53 %) ne survivaient pas plus de quatre semaines en raison principalement de la prédation par l'ours noir (65 % des mortalités). À l'échelle du domaine vital, les caribous ont sélectionné des aires de mise bas situées en haut de pente et dans un paysage avec une faible densité de routes. Ces propriétés ont probablement favorisé la ségrégation spatiale entre le caribou et le loup. À l'échelle du peuplement forestier, le caribou a respectivement sélectionné et évité l'habitat forestier ayant le couvert de protection latéral le plus faible et le plus élevé. Nous croyons que ces caractéristiques permettaient aux femelles d'avoir une meilleure visibilité sur leur environnement, leur permettant possiblement de faciliter la détection visuelle d'un prédateur. À l'échelle du peuplement forestier, les aires de mise bas étaient aussi situées en haute altitude dans un site où la surface terrière en épinette noire était relativement faible. L'abondance de ressources alimentaires n'était pas une variable importante à l'aire de mise bas. Nos résultats suggèrent que la stratégie anti-prédatrice du caribou au moment de la mise bas était adéquate pour éviter le loup, mais non efficace pour éviter l'ours noir en raison des taux élevés de prédation. L'augmentation locale de l'abondance de ce prédateur dans les paysages aménagés par l'industrie forestière pourrait avoir des répercussions considérables sur les populations de caribou forestier à statut précaire.

Mots clés : [*Canis lupus*, exploitation forestière, faon, mise bas, prédation, *Rangifer tarandus caribou*, sélection de l'habitat, *Ursus americanus*]

ABSTRACT

Human activities have an impact on the abundance and distribution of many species in the boreal forest. Some large predators may benefit from habitat modifications caused by logging activities which in turn may increase predation pressure on threatened species such as forest-dwelling caribou. Calf survival having a great influence on population dynamics, we described biodemographic components and habitat selection of caribou in a highly-managed boreal forest during calving, calving being a period when calves are highly vulnerable to predation. We expected caribou females to avoid habitats favorable to wolf and moose during that critical period. We followed 22 females and their calves with GPS telemetry in the Charlevoix caribou population between 2004 and 2007. We determined the annual birth rate, calves survival rate and mortality causes. We evaluated habitat selection at calving area at two spatial scales (home-range and forest stand scales) by estimating the effects of food abundance, predation risk and disturbance through habitat variables. While the annual birth rate was high (65 to 88%), most calves (53%) did not survive more than four weeks mainly because of black bear predation (65% of deaths). At the home-range scale, caribou selected calving areas located at a high relative altitude and in a landscape with low road density. These habitat characteristics likely favored spatial segregation between caribou and wolf. At the forest stand scale, caribou respectively selected and avoided the forest habitat type having the lowest and highest lateral cover density. We believe that these environmental characteristics provided caribou with a better visibility of its surroundings, possibly facilitating the visual detection of approaching predators. At the forest stand scale, females also selected sites located at a high relative altitude and in an area having a low basal area of black spruce trees. Food availability did not appear to be an important variable at calving area. Our results suggest that the anti-predator strategy of caribou during calving was successful in avoiding wolf, but not black bear because of the high predation rates. The local increase in the abundance of this predator in logged areas could have considerable impacts on precarious forest-dwelling caribou populations.

Keywords : [calf, calving, *Canis lupus*, habitat selection, logging, predation, *Rangifer tarandus caribou*, *Ursus americanus*]

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	vii
AVANT-PROPOS.....	xi
RÉSUMÉ	xiii
ABSTRACT.....	xv
TABLE DES MATIÈRES.....	xvii
LISTE DES TABLEAUX.....	xix
LISTE DES FIGURES	xxi
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
CHAPITRE 1 SUCCÈS REPRODUCTEUR ET SÉLECTION DES AIRES DE MISE BAS CHEZ LE CARIBOU FORESTIER DANS UN PAYSAGE FORTEMENT AMÉNAGÉ.....	7
1.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DE L'ARTICLE	7
1.2 CALVING RATE, CALF SURVIVAL RATE AND HABITAT SELECTION OF FOREST- DWELLING CARIBOU IN A HIGHLY MANAGED LANDSCAPE	9
CHAPITRE 2 CONCLUSION GÉNÉRALE.....	41
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	47

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Description of the habitat types available to forest-dwelling woodland caribou within the study area, Charlevoix, Québec, Canada, 2004 to 2007...	31
Tableau 2 : Survival rates and mortality causes of forest-dwelling caribou calves monitored during their first 50 days of life from 2004 to 2007, Charlevoix, Québec, Canada.....	32
Tableau 3 : Model selection results for calving area selection of female caribou at the home-range and forest stand scales. At the home-range scale, we grouped variables into three classes to better assess the respective influence of food availability, predation risk, and human activity on calving area selection: habitat types (HAB), topographical position (TPI), and human disturbance (ROAD). At the stand scale, we grouped variables into two groups based on their association with food availability (FOOD) and predation risk (PRED). Candidate models are listed with their Log-likelihood (LL), number of parameters (K), information criterion score (QIC or AIC_c), difference in information criterion score compared to the best model (Δ QIC or ΔAIC_c), and model weight (QIC _w or $AIC_{c,w}$).....	33
Tableau 4 : Parameter estimates of the best supported model of calving area selection by forest-dwelling caribou at the home-range scale. Each variable is presented with its coefficient ($\beta \pm SE$) and odds ratio with lower and upper 95% confidence intervals.....	34
Tableau 5 : Parameter estimates of the best supported logistic regression model of calving area selection of forest-dwelling caribou at the forest stand scale	

(model: PRED). Each variable is presented with its coefficient ($\beta \pm \text{SE}$) and odds ratio with lower and upper 95% confidence intervals35

Tableau 6 : *Appendix A* Characteristics (mean $\pm$ SE) of the habitat types of forest-dwelling caribou based on field surveys, 2000 to 2008. We sampled 10 plots per habitat type. We grouped open lichen woodland, peatland, and other habitat types for habitat selection analyses.....36

LISTE DES FIGURES

- Figure 1 : Location of the study area; delimited as the minimum convex polygon including all locations of female forest-dwelling caribou tracked between 2004 and 2006 ($n = 44$), Charlevoix, Québec, Canada. The locations of calving areas found from 2004 to 2007 are shown ($n = 65$)..... 37
- Figure 2 : Cumulative number of births in relation to date in the Charlevoix forest-dwelling caribou population from 2004 to 2007, Québec, Canada 38
- Figure 3 : Survival function of forest-dwelling caribou calves in Charlevoix, Québec, Canada, 2004 to 2007 39

INTRODUCTION GÉNÉRALE

La forêt boréale aménagée

La dynamique des milieux forestiers comme la forêt boréale est à la fois modulée par les phénomènes naturels et les activités humaines. Les populations fauniques et floristiques font face à certains changements dans les propriétés de leur habitat, ce qui peut se répercuter sur la richesse spécifique de leur écosystème (Schmiegelow et Mönkkönen 2002, Foley et al. 2005). Plusieurs ouvrages identifient la perte et la fragmentation de l'habitat comme les principaux facteurs responsables de la diminution d'abondance ou de l'extinction de certaines espèces (Fahrig 2003, Venter et al. 2006, St-Laurent et al. 2009). En forêt boréale, l'exploitation forestière (Burton et al. 1999) est le principal vecteur anthropique de perte et de fragmentation de l'habitat. L'impact potentiel de l'exploitation forestière sur la faune et la flore a longuement été discuté au cours des dernières décennies, mais demeure encore aujourd'hui une préoccupation importante au sein de la communauté scientifique.

Les processus naturels influençant la forêt boréale ont récemment été modifiés par la récolte industrielle de la fibre de bois. La mosaïque forestière résultant de cette exploitation diffère de celle issue des perturbations naturelles (feux forestiers, chablis, épidémies d'insectes) qui, autrefois, modulaient à elles seules le paysage forestier (Östlund et al. 1997, Drever et al. 2006). La sélection de l'habitat des espèces fauniques exposées à ces changements peut être modifiée, ce qui peut se traduire par un effet sur la répartition spatiale (Bowman et al. 2010) ou sur la dynamique des populations (Farmer et al. 2006, Rohm et al. 2007, Wittmer et al. 2007). L'altération de tels processus peut ultimement mener une population ou une espèce à sa disparition (Wittmer et al. 2010).

Le cas du caribou forestier

Certaines espèces fréquentant la forêt boréale sont particulièrement sensibles à la modification de leur environnement par les activités anthropiques. Tel est le cas de l'écotype forestier du caribou des bois (*Rangifer tarandus caribou*). Depuis plusieurs années, l'aire de répartition continue de l'espèce est en régression partout en Amérique du Nord (Courtois et al. 2003b, McLoughlin et al. 2003, Schaefer 2003) ce qui a valu au caribou forestier le statut d'espèce menacée au Canada en 2002 (COSEPAC 2002) et d'espèce vulnérable au Québec en 2005 (Équipe de rétablissement du caribou forestier du Québec 2008). La modification par l'Homme de l'habitat du caribou forestier serait à la fois directement et indirectement reliée à son déclin par la réduction des forêts de conifères matures constituant son habitat de prédilection et par l'altération de la relation de l'espèce avec ses prédateurs (Vors et al. 2007, Wittmer et al. 2007).

L'exploitation forestière accentuerait indirectement l'influence du facteur limitant proximal des populations de caribou, la prédation (Wittmer et al. 2005a), en augmentant la proportion de peuplements forestiers de stade de succession primaire favorables à l'orignal (*Alces alces*) (Potvin et al. 2005), engendrant en retour une augmentation de l'abondance du principal prédateur des ongulés, le loup (*Canis lupus*) (Messier 1994). Le loup peut s'attaquer à la fois aux faons et aux adultes engendrant une baisse considérable du taux de survie et du recrutement annuel (Jenkins et Barten 2005). D'autre part, les jeunes forêts sont aussi propices à l'alimentation de l'ours noir (*Ursus americanus*) (Schwartz et Franzmann 1991, Brodeur et al. 2008), un autre prédateur qui s'attaque aux faons (Ballard 1994, Zager et Beecham 2006). La mortalité par prédation chez les adultes, particulièrement chez les femelles, a largement été abordée dans la littérature scientifique (e.g., Schaefer et al. 1999, Courtois et al. 2007, Wittmer et al. 2007). La vulnérabilité des adultes aux prédateurs serait plus élevée durant la période de mise bas (Wittmer et al. 2005a). C'est aussi à cette période que les faons sont les plus vulnérables à la prédation. Le taux de survie des faons en bas âge est d'ailleurs souvent le principal facteur expliquant le faible taux de recrutement annuel. Cette situation limite les chances de rétablissement des

populations à statut précaire. Malgré le rôle déterminant de la survie des faons dans la dynamique des populations, peu d'études se sont attardées à quantifier et décrire la mortalité de ce segment de la population chez le caribou.

La compétition apparente (Holt 1977) entre le caribou et l'orignal serait donc la cause ultime de la situation précaire du caribou forestier (Wittmer et al. 2007) considérant que les ressources alimentaires ne sont généralement pas limitantes pour l'espèce (Courtois et al. 2007). La raréfaction des forêts matures et surannées suite à l'exploitation forestière compromettrait l'efficacité de la principale stratégie anti-prédatrice du caribou, soit la ségrégation spatiale avec son principal prédateur, le loup, et sa principale proie alternative, l'orignal (James et al. 2004). À noter que d'autres sources de dérangement anthropique comme les routes et les bâtiments peuvent aussi affecter la survie et la distribution spatiale du caribou (Vistnes et Nellemann 2008), et ultimement influencer la dynamique des populations. Dans une optique de conservation, l'impact de l'exploitation forestière jumelé à celui des autres perturbations anthropiques sur l'occupation de l'espace et la survie des individus doit être considéré.

Problématique à l'étude

Comme la survie des femelles adultes (Wittmer et al. 2007), la survie des faons influence grandement la dynamique des populations chez les ongulés (Gaillard et al. 2000, Raithel et al. 2007). Bien que les causes de mortalité chez les jeunes soient diverses (Linnell et al. 1995, Lomas et Bender 2007, Rohm et al. 2007), la prédation demeure, comme pour les adultes, la principale cause naturelle de mortalité. Les premières semaines de vie du faon sont reconnues comme les plus critiques, celui-ci étant moins apte à fuir les prédateurs étant donné sa mobilité restreinte (Stuart-Smith et al. 1997). Ainsi, en raison de l'importance de la mortalité en bas âge et en dépit d'un taux de gestation élevé (Wittmer et al. 2005b, Courtois et al. 2007), le recrutement annuel chez le caribou forestier demeure très faible. L'adoption d'un comportement maternel qui maximise la probabilité de survie du faon à la prédation pendant cette période critique devrait donc être primordiale.

Plusieurs stratégies anti-prédatrices au moment de la mise bas ont déjà été identifiées chez le caribou forestier. En ce qui a trait aux mouvements, la diminution de la taille du domaine vital saisonnier (Rettie et Messier 2001, Ferguson et Elkie 2004, Faille et al. 2010) et du taux de déplacement (Stuart-Smith et al. 1997, Rettie et Messier 2001) a déjà été rapportée, ce qui pourrait être lié à la minimisation du risque de prédation. À grande échelle, la fréquentation d'habitats refuges permettrait de se séparer spatialement des prédateurs et de leur proie alternative. De tels habitats seraient, entre autres, les îles (Bergerud et al. 1990), les milieux en plus grande altitude (Bergerud et Page 1987, Ouellet et al. 1996), les tourbières (McLoughlin et al. 2005) et les peuplements résineux matures (Mahoney et Virgl 2003, Schaefer et Mahoney 2007). Le caribou se disperse également dans son environnement pour s'isoler de ses congénères, le repérage par un prédateur étant alors plus difficile (Stuart-Smith et al. 1997).

Peu d'études ont évalué chez le caribou forestier les caractéristiques de l'habitat rencontrées à plus fine échelle comparativement à d'autres espèces d'ongulés (orignal, Chekchak et al. 1998, Poole et al. 2007 ; chevreuil, Linnell et al. 1999 ; cerf de Virginie, Uresk et al. 1999). Cependant, dans un paysage forestier fortement perturbé, l'évitement des prédateurs à grande échelle pourrait être difficile. La sélection de sites moins risqués pour mettre bas pourrait alors se manifester à plus fine échelle. Certaines caractéristiques des sites de mise bas ont d'ailleurs déjà été décrites dont une densité arbustive moyenne, un recouvrement élevé du sol par la végétation herbacée et une densité élevée d'arbres matures (Carr et al. 2007). Ces propriétés assureraient la disponibilité d'un bon couvert de protection près du sol pour le faon tout en permettant une bonne visibilité pour la femelle. Une végétation dense assurerait aussi une abondance de nourriture adéquate pour pallier les besoins énergétiques accrus de la femelle en raison de la lactation (Chan-Mcleod et al. 1994). Une densité arbustive élevée a d'ailleurs déjà été identifiée comme un prédicteur important de la survie des faons (Gustine et al. 2006). Une strate arbustive dense procurerait à la fois des ressources alimentaires pour la femelle et un bon couvert de protection pour le faon. Les habitats fréquentés pour mettre bas pourraient conséquemment traduire le compromis de la femelle entre la disponibilité des ressources alimentaires et le

risque de prédation (Barten et al. 2001, Gustine et al. 2006). La disponibilité de nourriture pourrait donc également avoir une influence considérable sur le choix du site de mise bas (Lantin et al. 2003).

Afin d'assurer la coexistence du caribou et de l'exploitation forestière à long terme, une meilleure compréhension des besoins des femelles durant la mise bas apparaît prioritaire. L'identification des causes de mortalité chez les faons ainsi que des caractéristiques de l'habitat fréquenté durant cette période critique pourraient permettre de proposer des mesures d'atténuation favorisant la conservation de l'espèce en forêt boréale aménagée. D'autre part, la fidélité interannuelle du caribou au site de mise bas laisse présager que la sélection de l'habitat à ce moment serait plus marquée et conséquemment moins plastique (Schaefer et al. 2000, Ferguson et Elkie 2004, Faille et al. 2010). La protection des secteurs où les sites de mise bas sont rapprochés pourrait ainsi être une stratégie de conservation plus efficace comparativement à d'autres habitats saisonniers utilisés de manière moins prédictible. En ce sens, une connaissance approfondie des habitats fréquentés lors de la mise bas constituerait une avancée pour la conservation du caribou (Courtois et al. 2003a, Morrill et al. 2005, Dyke 2008).

Le caribou de Charlevoix

Dans cette étude, nous nous sommes intéressés à la population de caribou de Charlevoix, une petite harde isolée se situant au sud de la limite méridionale de l'aire de répartition continue de l'espèce en Amérique du Nord. La population native ayant été extirpée au début du 20^e siècle, une réintroduction de 80 individus a eu lieu à la fin des années 60 dans le parc des Grands-Jardins (Crête et al. 1990). Récemment, la population résidente n'était que de 75 individus (Sebbane et al. 2002). L'aire fréquentée par le caribou de Charlevoix est fortement perturbée par l'exploitation forestière. Une étude récente relate que le recrutement annuel y est particulièrement faible (Lambert et al. 2006). La présence de l'orignal, du loup et de l'ours noir sur le territoire permet d'anticiper une modification des relations prédateurs-proies à la suite des modifications de l'habitat telle qu'expliquée

précédemment. D'autre part, l'omniprésence de l'Homme et les modifications importantes du paysage forestier dans l'aire de répartition de cette population pourraient influencer de façon importante la sélection de l'habitat des individus. De telles populations isolées ont généralement une diversité génétique plus faible et sont donc davantage sensibles aux modifications de l'habitat et à la stochasticité environnementale (Courtois et al. 2003c).

Objectifs de l'étude

Grâce au suivi d'individus par télémétrie, nous avons décrit les paramètres associés à la reproduction dans cette population à statut précaire (dates de mise bas, taux de reproduction des femelles, taux de survie et causes de mortalité des faons). Ensuite, en combinant les localisations télémétriques à des cartes écoforestières et à des inventaires forestiers, nous avons évalué la sélection de l'habitat des femelles à l'aire de mise bas en considérant deux échelles spatiales : le domaine vital (sélection de 3^e ordre selon la terminologie de Johnson (1980)) et le peuplement forestier. Nous avons décidé d'utiliser les termes « aire de mise bas » au lieu de « site de mise bas » puisque nous ne connaissions pas exactement l'emplacement du site de mise bas de chaque femelle. Nous avons plutôt évalué la localisation des sites de mise bas à partir des mouvements des femelles autour de la date de parturition.

Dans nos analyses, nous avons porté une attention particulière à l'impact des perturbations anthropiques qui sont susceptibles de nuire à la stratégie anti-prédatrice du caribou (James et al. 2004), de réduire la quantité d'habitat disponible (Wittmer et al. 2007) et d'induire une augmentation des déplacements nécessaires à l'acquisition de ressources alimentaires (Smith et al. 2000, Courtois 2003). Les variables d'habitat utilisées dans nos modèles ont été choisies afin de mettre en relief l'influence respective du risque de prédation, de la disponibilité de nourriture et des activités anthropiques sur le choix de l'aire de mise bas.

CHAPITRE 1

SUCCÈS REPRODUCTEUR ET SÉLECTION DES AIRES DE MISE BAS CHEZ LE CARIBOU FORESTIER DANS UN PAYSAGE FORTEMENT AMÉNAGÉ

1.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DE L'ARTICLE

L'exploitation forestière affecte négativement le caribou forestier (*Rangifer tarandus caribou*) en ayant un effet positif sur les populations de grands prédateurs. Comme la survie des faons est une composante importante de la dynamique des populations chez cette espèce, nous avons décrit les composantes biodémographiques du caribou forestier durant la période la plus critique pour la survie des faons, la période de mise bas. Nous avons ensuite évalué la sélection de l'habitat des femelles à l'aire de mise bas, celle-ci étant souvent liée au risque de prédation. Nous avons aussi testé l'influence du risque de prédation, de la disponibilité en nourriture et du dérangement anthropique sur la sélection de l'habitat des femelles durant cette période en estimant l'effet de ces différentes composantes à partir des variables de l'habitat. Grâce à la télémétrie, nous avons suivi 22 femelles et leur faon de 2004 à 2007 dans un paysage fortement perturbé par l'exploitation forestière au Québec. Nous avons estimé les paramètres de reproduction de la population à l'étude (taux de mise bas, taux de survie des faons), identifié les causes de mortalité des faons et décrit la sélection de l'habitat à l'aire de mise bas par les femelles à l'échelle du domaine vital et du peuplement forestier. La plupart des femelles (65 à 88 %) ont mis bas chaque année, mais plus 53 % des faons sont morts durant leur premier mois de vie, la plupart en raison de la prédation par l'ours noir (*Ursus americanus*) (65 %). Pour mettre bas, à l'échelle du domaine vital, le caribou a sélectionné des sites situés en haut de pente et évité les paysages avec une densité élevée de chemins forestiers. Le caribou a aussi sélectionné la classe d'habitat forestier présentant la plus faible obstruction visuelle latérale (couvert de protection), soit les peuplements mixtes et décidus d'au moins 50 ans, alors qu'il a évité les habitats forestiers présentant l'obstruction visuelle la plus élevée, soit les peuplements résineux

en régénération. À l'échelle du peuplement forestier, le caribou a sélectionné les altitudes relatives élevées et les peuplements ayant une faible surface terrière en épinettes noires (*Picea mariana*). La sélection des hautes altitudes et l'évitement des routes favorisent probablement la ségrégation spatiale entre les femelles caribou et le loup (*Canis lupus*). Nos résultats suggèrent que les femelles ayant mis bas utilisent les sites à partir desquels elles peuvent détecter visuellement l'approche d'un prédateur éventuel. La stratégie de sélection de l'habitat du caribou dans un paysage fortement aménagé a semblé efficace pour éviter le loup. Cependant, le caribou ne semble pas avoir ajusté sa stratégie anti-prédatrice à l'augmentation d'abondance récente de l'ours noir dans son environnement.

Cet article intitulé « *Calving rate, calf survival rate and habitat selection of forest-dwelling caribou in a highly managed landscape* » sera soumis pour publication dans une revue scientifique. Celui-ci a été corédigé par moi-même, mon codirecteur de recherche, Christian Dussault, qui est deuxième auteur et par mon directeur de recherche, Jean-Pierre Ouellet, qui est troisième auteur. En plus de la rédaction, j'étais responsable des inventaires sur le terrain, de la saisie et de la validation des bases de données ainsi que des analyses statistiques. Daniel Fortin et Réhaume Courtois sont respectivement quatrième et cinquième auteur. Ils participaient au programme de suivi du caribou de Charlevoix en général et étaient donc en partie détenteurs de droits sur les données utilisées dans ce mémoire. Tous les co-auteurs ont commenté les versions préliminaires de l'article.

1.2 CALVING RATE, CALF SURVIVAL RATE AND HABITAT SELECTION OF FOREST-DWELLING CARIBOU IN A HIGHLY MANAGED LANDSCAPE

Since the beginning of the 20th century, forest-dwelling caribou, an ecotype of woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) which inhabits the boreal forest, has decreased in abundance across most of its range (Courtois et al. 2003, Schaefer 2003, Wittmer et al. 2005b). This trend appears tightly linked to human disturbances such as logging activities (Schaefer 2003). Forestry practices directly reduce the availability of old-growth conifer forests, the caribou's prime winter habitat, in addition to favouring early-successional ungulate species (Potvin et al. 2005). Increased density of ungulates such as moose (*Alces alces*) or white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) likely results in a numerical response of wolf (*Canis lupus*) (Messier 1994, Latham 2009, Bowman et al. 2010), leading to increased predation risk for caribou (Rettie and Messier 2000, Brown et al. 2007, Vors et al. 2007). This indirect impact of logging on predator populations and their alternate prey is suspected to play an important role in caribou decline (Wittmer et al. 2005a, Wittmer et al. 2007) since predation is recognised as the most important proximate factor limiting caribou populations (McLoughlin et al. 2005, Wittmer et al. 2005a). Logging activities could exacerbate the impact of predation on caribou by increasing the availability of early successional stands that are not only favorable to ungulates, but also to black bear (*Ursus americanus*; Brodeur et al. 2008, Mosnier et al. 2008). In some regions, black bears have been identified as important predators of calves (Bertram and Vivion 2002, Zager and Beecham 2006).

Survival rates of neonates is a critical component of population growth for ungulates (Gaillard et al. 2000). Predation is the main natural cause of both calf and adult death (Linnell et al. 1995). Habitat selection by females during the calving period should then aim to reduce predation risk. One of the most obvious anti-predator strategies adopted by female caribou is to space out from conspecifics to reduce detection by predators (Stuart-Smith et al. 1997). Caribou may also space away from predators by using habitats that are less suitable for both predators and their alternative prey, for example, islands (Bergerud et al. 1990), peatlands (McLoughlin et al. 2005), mature forests (Schaefer and Mahoney 2007), and high elevations (Gustine et al. 2006a).

Fine-scale characteristics of forest-dwelling caribou calving sites have been rarely described compared to other ungulate species (e.g., Uresk et al. 1999, Poole et al. 2007). Nevertheless, steep slope, low shrub and high tree density, and high vegetation and lichen ground cover were previously identified as important properties of calving sites in woodland caribou (Carr et al. 2007). Some of these characteristics suggest that females seek environmental conditions that could reduce predation risk through improved predator detection and increased ground-cover concealment, while others suggest they are looking for enhanced foraging opportunities (Lantin et al. 2003), which could indicate a trade-off between predation risk and food availability (Barten et al. 2001, Gustine et al. 2006a, Panzacchi et al. 2010). Behavioral adaptations of the calves may also help them to escape predators. Caribou calves are considered to adopt a *follower* strategy according to the *follower-hider* dichotomy of mothers-calves relationship (Lent 1974). They become agile fairly quickly and follow their mother soon after birth. They usually flee to escape danger, a behavior that would be favoured in open areas with low shrubs or low vegetation density where movements of the calf are facilitated and predator detection is enhanced.

The presence of human activity is another factor that likely influences calving site selection. Ungulate avoidance of human disturbances such as roads and other infrastructures has been previously reported (Vistnes and Nellemann 2008), especially during calving (Vistnes and Nellemann 2001, Skarin et al. 2008, Singh et al. 2010). Considering that low recruitment has been identified as a major problem in several caribou populations, it is of paramount importance to assess the calving rate of females and calf survival rate. From a management perspective, it would also be relevant to determine the variables driving habitat selection of female caribou during the calving period, especially in highly managed landscapes where availability of suitable habitats might be limiting.

The primary objectives of this study were: 1) to quantify the female calving rate, and 2) cause-specific mortality and survival rates of calves, 3) to describe the habitat selection of female caribou during the calving period and 4) investigate the relative role of predation risk, food availability, and anthropogenic disturbances on habitat selection during this critical period in a forest-dwelling caribou population inhabiting an intensively logged boreal forest. Using

telemetry and field observations, we determined calving dates, calving rates, calf survival rates and mortality causes, and assessed calving area selection by females at two spatial scales. We explored the influence of predation risk, food availability, and human activity on habitat selection by assessing a set of candidate models following an information-theoretic approach. Based on the literature (Bergerud et al. 1990, Rettie and Messier 2001) we hypothesised that, in a highly-managed landscape, caribou should display a habitat selection pattern allowing them to reduce predation risk at all scales during the calving period. We expected them to select habitats less favorable to moose (i.e., low browse availability) and those with conditions previously found to lower predation risk such as high relative altitudes and upper slope positions. We also expected caribou to avoid human disturbances.

STUDY AREA

The southern boundary of the study area was located 50 km north of Québec City, Canada, at the southern limit of the boreal forest. We defined the study area (5,400 km²) as the area delimited by the minimum convex polygon (Mohr 1947) enclosing all caribou locations recorded during the study (Fig. 1). The study area included the Grands-Jardins Conservation Park, parts of the Jacques-Cartier and the Hautes-Gorges-de-la-Rivière-Malbaie Conservation Parks, and a large part of the Laurentides Wildlife Reserve. Forest exploitation was prohibited in all the conservation parks but not in the Laurentides Wildlife Reserve. Caribou hunting was prohibited throughout the study area.

Forest dynamics were driven by wildfires, insect outbreaks, windthrows, and logging. Forestry activities began several decades ago, creating a heterogeneous landscape with adjacent patches of regenerating and mature stands. Conifer stands were dominated by black spruce (*Picea mariana*), balsam fir (*Abies balsamea*), and white spruce (*P. glauca*), while deciduous stands were mostly composed of white birch (*Betula papyfera*) and trembling aspen (*Populus tremuloides*). The understory was dominated by the former species in addition to *Ericaceae* spp. Topography was characterized by rolling hills with frequent deep valleys. Elevation ranged from 500 m to 1,000 m above mean sea level. Precipitation amounts were high (1,500 mm/yr),

particularly during winter when snow accumulation could be more than 3 m. Continuous snow cover was present at least from mid-November until mid-April.

The native caribou population was extirpated from the study area in the early 20th century, but approximately 80 caribou were reintroduced in the Grands-Jardins Conservation Park between 1969 and 1972 (Crête et al. 1990b). In 2004, caribou density was estimated at 3.3 caribou/100 km² for a total population of about 75 individuals (Lambert et al. 2006). Other large mammals inhabiting the region included moose (estimated density of 24 ind./100 km²; Laurian et al. 2000), wolf (0.44 ind./100 km²; Jolicoeur 1998), and black bear (22 ind./100 km²; Lamontagne et al. 2006).

METHODS

Capture and Monitoring

Between spring 2004 and spring 2006, we captured a total of 24 adult females (18, 4 and 2 in 2004, 2005 and 2006, respectively) using a net gun fired from a helicopter and fitted them with GPS telemetry collars for 1 to 3 years depending on the individual. When females were first captured we estimated their age using a visual examination of tooth wear when they were first captured (Hewison et al. 1999). Captures followed the techniques approved by the Animal Welfare Committee of the ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec (certificates no. 04-00-02 and 05-00-04). GPS collars were programmed to record a location every 7 hours except from April to June when the time interval was 3 hours.

We captured as many calves as possible each year to monitor their survival. Starting in mid-May, we visually located radio-collared females by helicopter to determine if they had given birth. Flights were spaced 2 or 3 days apart before the first birth event was recorded, then daily thereafter until most females had given birth; we had no evidence of an imminent parturition based on female behavior and physical traits. When a newborn caribou was found, we recorded the location of the calving site using a GPS. If the young caribou was standing firmly or moving around with its mother, it was captured immediately; if it was lying down with apparently very low mobility, it was captured the next day.

Captures were conducted as follows. We dropped off two people several hundred meters away to avoid disturbing the cow-calf group. The work team moved quietly to within ~100 m of the cow-calf group. Then we called the helicopter pilot to hover over the caribou to distract them during the final approach. We captured caribou calves by hand wearing latex gloves and fitted them with an Very High Frequency (VHF) ear tag transmitter (in 2004) or a VHF expansible collar (from 2005 to 2007), both equipped with a mortality sensor. We determined sex of calves and weighted them with a spring scale (10.00 ± 0.05 kg, Pesola AG, Switzerland).

We continued to locate young caribou at least every 2 weeks until late August, with calf locations determined at least every 3 days during the period of high calf vulnerability (up to July 19th, which corresponded to the latest calf mortality event) and less frequently thereafter. We located dead calves within 72 hours of receiving a mortality signal (i.e., a change in pulse rate of the signal) and determined the cause of mortality by an investigation of the carcass and its surroundings. We considered the presence of tooth marks, blood, or disarticulated, dispersed or crushed bones as evidence of predation. We identified predator species by looking for fresh feces near the carcass and other signs of presence such as tracks, hairs and scratching signs. Calves killed by black bear were often skinned and buried. We estimated mortality date based on information from telemetry flights, indices found in the field, and a visual examination of the movement of the calf's mother around that date (using GPS data). We could often observe an unusual movement pattern at the presumed mortality date. As part of another project in the same area, several other female caribou were equipped with VHF telemetry collars from 1999 to 2007. We located 8 of these caribou during the calving period and recorded the position of their calving site, thereby increasing sample size (increase of $n = 23$ calving sites) for the estimation of calving rate and habitat selection at the calving site.

Data Analysis

Animals may display scale-dependent responses to environmental heterogeneity because mechanisms driving habitat selection such as predation risk may vary with scale (Gustine et al. 2006b, Panzacchi et al. 2010). Therefore, we assessed calving site selection at two spatial scales: the home-range scale and the forest stand scale. We could rarely find the placenta near the calf capture site, which was expected because young caribou become mobile soon after birth. To

increase the accuracy of our calving site locations, we validated the locations of the calving sites obtained during telemetry flights with a visual examination of the females' GPS locations around her calving date. Females usually remained stationary at the calving site for more than 1 day. When the two locations differed, we used the calving site position obtained using GPS collar data for GIS analyses and field surveys (see below). We will further use the term calving area to consider the fact that we may not have a highly accurate location of the true calving site. We built 2 sets of candidate models (see below; one for each spatial scale) to determine whether caribou calving area selection was best explained by models including food availability variables, indices of predation risk, human disturbance (at home-range scale only), or by a combination of these variables.

Home-range scale. —We used digital forest maps supplied by the ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec to describe caribou habitat at calving areas. These maps were based on the interpretation of 1:15,000 aerial photographs taken in 1997-1999. We updated forest maps annually by adding habitat modifications caused by forestry practices and natural perturbations. We measured habitat use in a circular buffer with a radius of 220 m centered on calving areas. We assessed habitat availability separately for each radio-collared caribou within 20 220-m radius circles randomly distributed within their annual home range (3rd order selection; Johnson 1980). The buffer radius (i.e., 220 m) corresponded to the mean median interlocation distance (6 hours interlocation interval) traveled by females between the day each female gave birth and July 19th.

We grouped forest stands into 10 habitat types (excluding water bodies) according to their relative potential to provide browse for ungulates and to reduce predation risk, while taking into account map precision and caribou ecology (Table 1). We conducted field surveys in summer 2000, 2006, 2007, and 2008 to describe vegetation available in these habitat types. We combined results of field surveys to describe vegetation available in all habitat types (Appendix A). In each sample plot, we counted shrubs (diameter at breast high, DBH < 9 cm) in 2 10-m² quadrats separated by 20 m (in 2000 and 2006) or in 5 4-m² quadrats (in 2007 and 2008), the first one located in the center of the plot and the other

four 15 m from the center in each cardinal direction. We estimated percent ground cover (5% classes) of terrestrial lichens, graminoids, and other herbaceous plants within 3 1.26 m radius (2000 and 2006) or 5 1 m² quadrats (2007 and 2008). We evaluated lateral cover (concealment cover) at a distance of 15 m in each cardinal direction with a 1 m high profile board (adapted from Nudds 1977). Finally, we estimated the basal area of the main tree species ($\text{DBH} \geq 9 \text{ cm}$) with a prism (factor 2).

We calculated the proportion of each habitat type and mean elevation within the 220 m radius circles surrounding each calving area or random location using ArcView GIS 3.3 (ESRI 2002) and a digital elevation model (DEM). We grouped open lichen woodlands and peatlands with other non-forested areas for analysis because they had similar vegetation characteristics (Appendix A) and very low availabilities (Table 1). Furthermore, we did not observe particular selection for peatlands during preliminary analyses as reported elsewhere (e.g., Rettie and Messier 2000). We used the Topographic Position Index (TPI) v. 1.3a ArcView GIS extension (Jenness 2005) to determine the topographical position among the following categories: flat, lower slope, middle slope, and upper slope (Dickson and Beier 2007). We estimated the density of roads in a 1 km radius around locations with ArcGIS 9.2 (ESRI 2006). Preliminary analyses determined that the influence of roads on habitat selection decreased notably at distances more than 1 km.

Forest stand scale. —We conducted field surveys to measure fine-scale habitat characteristics within a plot centered on the calving area location. Preliminary data analysis revealed that all calving areas were in one of the following habitat types: regenerating, 50-yr-old, and 70-120-yr-old conifer stands, regenerating and 50-120-yr-old mixed or deciduous stands, and ≤ 5 yr-old clearcuts. We used a stratified sampling approach and sampled, for each calving area, one random area falling in the same habitat type within the study area. Although our approach did not follow a classical approach for assessing the 4th order selection (Johnson 1980), it allowed us to determine whether caribou selected for particular vegetation characteristics within selected stand types.

We measured vegetation and topographic variables at each calving and random area. We conducted field surveys during the calving periods of 2007 and 2008 to estimate

environmental conditions experienced by females at that time of the year. We used the same method as the forest stand description (see above) to sample shrub density, percent ground cover of herbs and lichens, lateral cover, and tree basal area. We also obtained a relative estimate of arboreal lichen abundance by manually collecting as much lichen as possible between 0.5 m and 3 m height in a 3-m radius of the plot center over a 1-min period. We dried samples at 60° Celsius for 24 hours and weighed them (Courtois et al. 2007). When terrestrial lichens were present, we measured their height at 5 random locations and the percentage lichen ground cover to estimate their biomass (Crête et al. 1990a). We counted the pieces of woody debris at least 1 m long (smallest diameter $\geq$ 5 cm) that crossed 15 m transects ($n = 4$) originating from the plot center and oriented towards each cardinal direction, as an index of ease of movement. We also estimated slope over a distance of 15 m using a clinometer. We finally determined elevation and TPI (in a 25 m radius) in ArcGIS using the DEM.

Statistical Analyses

We assessed the probability that a female calved in a given year, hereafter referred to as calving rate, using a mixed-effect logistic regression with calving occurrence (0 = no calving, 1 = calving) in a given year as the dependent variable, estimated age of the female as a covariate, and year as a random factor. We performed the analysis using PROC GLIMMIX in SAS 9.2 (SAS Institute Inc. 2008).

We assessed calf survival rate using a Cox Proportional-Hazards regression model (CPH, Cox 1972) with calf body mass as independent variable and year as strata variable. Survival was determined from calf birth (day 1) until calf death or until day 50 which allowed us to consider all the mortality events that occurred during this study. Females were excluded from analyses when we could not precisely determine calf mortality date ($n = 2$). In this analysis, each caribou was entered in a separate row of the dataset with the number of days until death or until the end of the study period. Such a model was well suited for our approach where individuals are followed and die or survive over different intervals of time (McLoughlin et al. 2005). We

estimated the CPH model in SAS 9.2 (SAS Institute inc. 2008) with PROC PHREG. We graphed the yearly survival functions by setting the covariate value (i.e., body mass) equal to its mean.

We assessed habitat selection at calving area using resource selection functions (RSFs; Manly et al. 2002). We first estimated multicollinearity among all independent variables of the complete models with the variance inflation factor (VIF, Graham 2003). Mean elevation was correlated with topographical position and we therefore removed it from our dataset to prevent multicollinearity at the home-range scale (threshold = 10; all VIFs were < 2). Multicollinearity was absent from our dataset for the stand-scale analysis (all VIFs were < 2).

At the home-range scale, we compared calving areas to random locations using conditional logistic regressions because each observed area was paired to a set of random locations within an individual home range. We considered 3 candidate models to explore the response of caribou to food availability, predation risk, and human disturbance. We considered all habitat types in the analysis and referred to Appendix A for interpreting selection results in light of food availability (e.g., browse and lichens) and predation risk (lateral cover) in a trade-off context. Habitats such as regenerating mixed or deciduous stands, non-regenerated areas and ≤ 5 -yr-old clearcuts were favorable to black bear feeding during spring (Brodeur et al. 2008) and also provided abundant browse to moose. We therefore assumed that these three habitat types were likely more risky for calves (Courbin et al. 2009, Houle et al. 2009). To limit the number of variables within our models and avoid overfitting, we first conducted a series of univariate analyses testing the influence of each habitat type on calving area selection by caribou. As suggested by Hosmer and Lemeshow (2000), we only kept habitat types having a *P*-value lower than 0.250 in the candidate models. We created our first model using all the habitat types that passed through the univariate analysis step (HAB model). We used a second model that included habitat types and topographical position (HAB + TPI model), and a third model combining habitat types, topographical position, and road density (HAB + TPI + ROAD model). Selection of areas at high relative elevations and away from roads was previously associated to a lower wolf predation risk (James and Stuart-Smith 2000, Kunkel and Pletscher 2000). We performed these analyses with PROC PHREG in SAS 9.2 (SAS Institute inc. 2008) using animal ID by year combination as strata. We used the Quasi-likelihood under Independence Criterion (QIC) and QIC weight to rank

candidate models according to their performance in discriminating random from observed locations (Craiu et al. 2008). We assessed the robustness of the top-ranking model using k-fold cross validation with 75% of the data being used for model training and 25% for validation ($n = 50$ repetitions; Boyce et al. 2002). In this process, high Spearman's rank correlation (r_s) between the ranked RSF-availability bins and animal occurrence frequency indicate strong predictive power (Boyce et al. 2002).

At the stand scale, we used a fixed-effect logistic regression to identify habitat components that differed between calving and random areas. We constructed 3 candidate models to assess the relative importance of forage abundance and indices of predation risk in selection of calving area. The first model (FOOD model) included variables related to forage availability: terrestrial lichen biomass (Lantin et al. 2003, Carr et al. 2007), percent ground cover of herb and grass species (Carr et al. 2007), and relative abundance of arboreal lichens (Johnson et al. 2001). The second model (PRED model) considered variables potentially linked to predation risk: slope (Kunkel and Pletscher 2001, Carr et al. 2007), elevation (Barten et al. 2001, Gustine et al. 2006a, Poole et al. 2007), topographical position (Chekchak et al. 1998), lateral cover (Kunkel and Pletscher 2000, Bongi et al. 2008), density of the most common shrub species (index of browse available to moose; Carr et al. 2007, Poole et al. 2007), basal area of the most common tree species (Carr et al. 2007, Poole et al. 2007), and woody debris (index of ease of movement; Uresk et al. 1999). Although some variables were clearly more indicative of wolf predation risk, such as elevation and browse availability, others like lateral cover and woody debris were likely associated with predation risk from both wolf and black bear. Finally, we considered a last model combining all variables (FOOD + PRED model). We ranked models using the Akaike's Information Criterion adjusted for small-sample sizes (AIC_c) and AIC_c weight (Burnham and Anderson 2002). We also assessed the robustness of the top-ranking model using k-fold cross validation following the method described for the home-range scale (Boyce et al. 2002). For both analyses, we only interpreted variables for which the 95% confidence interval of the odds ratio did not overlap 1. We conducted these analyses with PROC GLIMMIX in SAS 9.2 (SAS Institute inc. 2008).

RESULTS

Calving Rate, Calving Dates, and Calf Survival Rates, and Mortality Causes

We obtained a sample size of 30 female caribou (22 with a GPS and 8 with a VHF telemetry collar) during this project because 2 radio-collared females died before their first monitored calving period. On average across years, calving rate was $78.5 \pm 0.05\%$ [SE], and it was not related to age of the females (odds ratio [95% CI], $0.94 \leq 1.13 \leq 1.36$, $df = 89$). Average calving date was May 30 ± 0.8 days (range = May 21 - June 27; Fig. 2). Through telemetry, we determined the fate of 64 newborn calves. Captured calves had a mean body mass of 7.9 ± 0.2 kg ($n = 65$). During the study period, annual calf survival rate was $46.3 \pm 8.0\%$ (range = 26% to 65%, Table 2). Calf survival rate was low during the first 2 or 3 weeks of life and then stabilized (Fig. 3). Calf body mass had a positive influence on survival rate (hazard ratio [95% CI], $0.54 \leq 0.68 \leq 0.85$, $df = 1$). The most common cause of mortality was predation (68%), followed by natural death (18%) and unknown causes (15%; Table 2). Black bear was responsible for 96% of the predation events for which we could identify the predator, while predation by wolf was confirmed only once (4% of predation events).

Habitat Selection

Calving areas were dispersed throughout the study area (Fig. 1). The most parsimonious model that explained calving area selection at the home-range scale included habitat types, topographical position, and road density (Table 3). Calving females selected for 50-120-yr-old mixed and deciduous stands and showed a tendency to avoid regenerating conifer stands (Table 4). Calving areas were more likely to be located at upper slope positions rather than at lower relative elevations. Caribou also avoided areas with a high density of roads. The most-supported candidate model was robust to cross validation (mean $\pm$ SD; $r_s = 0.62 \pm 0.09$, $n = 50$).

The most parsimonious model describing stand-scale resource selection at calving area was the PRED model (Table 3) which was robust to cross validation (0.73 ± 0.13 , $n = 50$). On average, calving areas were characterized by a higher elevation and a lower black spruce basal area compared to random areas (Table 5).

DISCUSSION

Our results support our hypothesis, and suggest that caribou primarily selected calving areas based on indices of predation risk rather than food availability at both scales. At the home-range scale, calving caribou selected upper slope positions or mountain tops over other topographical positions, which has been suggested to be a wolf-avoidance strategy in ungulates (Seip 1992, Chekchak et al. 1998). At both the home-range and forest stand scales, caribou appeared to select areas based on visibility rather than food availability, which may enhance their ability to detect approaching predators (Poole et al. 2007). Caribou also avoided landscapes with high road densities which could also lower predation risk. Indeed, caribou were found to be exposed to higher risk of predation by wolves near linear corridors (James and Stuart-Smith 2000).

We estimated that 80% of the females were calving each year. This is similar to calving rate observed in northern British Columbia, but appears to be lower than estimated pregnancy rate in the continuous caribou range of Quebec (92.5 - 100%; Courtois et al. 2007). However, pregnancy rate overestimate calving rate because some females loose their foetus during the gestation period (Russell et al. 1998; Gustine et al. 2006a). Alternatively, it is possible that the high degree of fragmentation in the study area limited the capacity of caribou to aggregate during the rutting period resulting in some females not being bred.

Calf survival rates measured in this study (47% over 50 days, range of 26 to 65%) were similar to those reported by Gustine et al. (2006a) (54 and 79%) and in agreement with the number of calves per 100 females observed elsewhere in Quebec during winter aerial surveys (21 to 38; Courtois et al. 2007). Unfortunately, these data indicate that this caribou population will be, at the best, stable over the long-term. Predation was the main cause of calf mortality (68%) as previously observed in other woodland caribou populations (78%, Newfoundland, Canada, Mahoney et al. 1990; 89%, British Columbia, Canada, Gustine et al. 2006a). Furthermore, most calves died during their first two weeks of life (Mahoney et al. 1990, Stuart-Smith et al. 1997). Black bears were responsible for the majority of predation events which is surprising because wolves are widespread in the study area with densities similar to those found elsewhere in the boreal forest (0.44 ind./100 km² in this study site, Jolicoeur 1998; 0.36-1.38 ind./100 km² in

Québec, Messier and Crête 1985; 0.9-1.0 ind./100 km² in British Columbia, Bergerud and Elliot 1986; 0.15 ind./100 km² in Alaska, Boertje et al. 1996). The annual survival rate of adult caribou is usually quite high in regions with adequate habitat suitability (approximately 90%; Environment Canada 2008). During calving, caribou anti-predator strategies therefore appear efficient at avoiding wolves, but may not be adequate to avoid bears, as proposed by Rettie and Messier (1998). The recognition of black bear as being an important predator of caribou calves is rather recent in the boreal forest of eastern North America. Forest landscape modification by human or natural disturbances benefits bears directly by increasing the availability of food in open areas, especially small fruits during summer (Brodeur et al. 2008). Caribou may not have adjusted its anti-predator strategy to the relatively new increase in black bear abundance, and continue to avoid the primary predator with which they evolved, the wolf.

As reported for black bear and moose (Garneau et al. 2008), habitat selection similarities between black bear and caribou during spring have also been reported in other caribou populations (see Mosnier et al. 2003, Mosnier et al. 2008), both species being found to use higher elevations. Even if most black bears did not actively hunt cervid calves in our study area (Bastille-Rousseau et al. 2010), bears could encounter caribou calves when travelling among food-rich patches. Black bears are opportunistic predators, with a relatively high density in the study area (22 ind./100 km², Lamontagne et al. 2006) which could translate into high predation on calves.

Topography has been identified as a habitat characteristic related to calf survival (Barnowe-Meyer et al. 2010). Use of higher elevations and a higher topographical position both favour the spatial segregation between caribou and wolves and alternative prey (Chekchak et al. 1998, Kunkel and Pletscher 2000, Poole et al. 2007), and the detection of approaching predators through better visibility of the surrounding environment (Barten et al. 2001, Gustine et al. 2006a). Indeed, wolves usually hunt their prey at low relative elevations and along river valleys (Alexander et al. 2006, Shepherd and Whittington 2006). Wolf kills were also found to be at lower elevations (Kunkel and Pletscher 2000) or at relatively low elevations compared to the sites wolves usually use (Kunkel and Pletscher 2001).

Our results indicate that females accompanied by a calf did not specifically avoid or select vegetation associations assumed to offer suitable conditions to black bear and wolf in spring. Selection for elevated areas appeared to be a more consistent characteristic of calving areas compared to selection of particular habitat types. As reported by Gustine and Parker (2008), habitat selection could be more variable when calves are most vulnerable to predation. Female behavioral plasticity could reduce the detection of calving locations by predators that are unable to associate calving sites with particular habitats (Gustine et al. 2006a). Nevertheless, calving caribou selected 50-120-yr-old mixed and deciduous stands, and showed a tendency to avoid regenerating conifer stands which suggests that food availability was not a dominant factor explaining calving area selection at the home-range scale. Indeed, food abundance was found to be moderate, if not low, in mixed and deciduous stands (Appendix A). Rather, caribou appeared to select the forest habitat types providing the lowest visual obstruction and avoided those with the highest. Habitat characteristics selected at the stand scale also suggested that visibility was an important factor governing caribou selection of calving areas, and that food availability was not a dominant variable. The use of areas with lower tree (Uresk et al. 1999, Poole et al. 2007) and shrub densities (Carr et al. 2007) could increase visibility thereby improving the chance of detecting predators. Indeed, selection of sites with high concealment cover may not be the best strategy (Chekchak et al. 1998, Poole et al. 2007) for a “follower” species (Lent 1974) that counts on flight rather than hiding to escape predation. Alternatively, female caribou may have selected relatively open calving areas to facilitate calf movements. Our results, however, do not provide strong support for this explanation because the amount of woody debris on the ground did not differ between calving and random areas.

If caribou were successful in escaping wolves at a broad scale, one might have expected food availability to become a more important variable at the stand scale (Rettie and Messier 2000). Our FOOD model, however, received little empirical support from the data. During spring and early summer, caribou can feed on a large diversity of resources such as deciduous shrubs, forbs, sedges, grasses, fungi, and lichens (Barten et al. 2001, Courtois et al. 2007). Reproductive females may also adjust their food intake by foraging for a longer period of time, and by selecting higher quality resources among those available (Barten et al. 2001, Poole et al. 2007). Considering that caribou show fidelity to calving sites (Faille et al. 2010), the use of habitats

offering medium forage availability, but with low inter-annual variation, might be a better strategy than using habitats with very high average food abundance, but highly variable inter-annual food availability (Singh et al. 2010).

Calving caribou in our study area avoided human activities as previously reported (Skarin et al. 2008, Bowman et al. 2010). Roads could facilitate predator movements (James and Stuart-Smith 2000) and restrain those of caribou (Dyer et al. 2002). We argue that such avoidance allowed caribou to lower wolf predation risk for their calves because wolves in our study area were found to select roads and areas of high road density during their denning period (Houle et al. 2009).

MANAGEMENT IMPLICATIONS

Our findings suggest that caribou may not have adjusted their anti-predator behavior to the relatively recent increase in black bear populations in managed landscapes. Black bear habitat selection and behavior during calving should be carefully considered when developing suitable conservation plans for caribou. One way to reduce the predation risk on caribou calves would be to locally reduce black bear densities. That strategy could be more suitable and efficient in regions where caribou are known to calve in well-defined areas and where calving sites are thus aggregated. An alternative would be to leave large uncut blocks of mature forest for caribou (Courtois et al. 2007) and to concentrate roads and cut blocks in a different part of the landscape (Courbin et al. 2009, Bowman et al. 2010). As we demonstrated in this study, because calving caribou avoid human activity, they should concentrate in mature forest blocks and thereby reduce their probability of encountering bears. The reduction of human disturbance in high-use areas during critical periods of the year such as calving is also necessary to mitigate the influence of human activities on caribou. At a finer scale, clearcuts at the periphery of known caribou calving sites or in calving areas could be managed to prevent deciduous regeneration which favours the presence of moose and black bear. Finally, our results also outline the need to limit infrastructure and road construction in caribou calving areas, a recommendation that is of great importance because caribou display site fidelity (Faille et al. 2010).

ACKNOWLEDGMENTS

We thank J. A. Charbonneau, C. Hins, F. Lamothe, P. Lapointe, and J. Leblanc for their help with vegetation surveys, and L. Breton, D. Lacasse, M. Poulin, and S. St-Onge for collaring caribou. We also thank A. Caron, N. Courbin, and G. Daigle for their help with statistical and GIS analyses. This study was financially supported by the ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec, the ministère des Transports du Québec, the Endangered Species Recovery Fund, the Fondation de la faune du Québec, and the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (postgraduate scholarship to VP).

LITERATURE CITED

- Alexander, S. M., T. B. Logan, and P. C. Paquet. 2006. Spatio-temporal co-occurrence of cougars (*Felis concolor*), wolves (*Canis lupus*) and their prey during winter: a comparison of two analytical methods. *Journal of Biogeography* 33:2001-2012.
- Barnowe-Meyer, K. K., P. J. White, T. L. Davis, D. W. Smith, R. L. Crabtree, and J. A. Byers. 2010. Influences of wolves and high-elevation dispersion on reproductive success of pronghorn (*Antilocapra americana*). *Journal of Mammalogy* 91:712-721.
- Barten, N. L., R. T. Bowyer, and K. J. Jenkins. 2001. Habitat use by female caribou: tradeoffs associated with parturition. *Journal of Wildlife Management* 65:77-92.
- Bastille-Rousseau, G., D. Fortin, C. Dussault, R. Courtois, and J. P. Ouellet. 2010. Foraging strategies by omnivores: are black bears actively searching for ungulate neonates or are they simply opportunistic predators? *Ecography*. Online First DOI: 10.1111/j.1600-0587.2010.06517.x.
- Bergerud, A. T., and J. P. Elliot. 1986. Dynamics of caribou and wolves in Northern British Columbia. *Canadian Journal of Zoology* 64:1515-1529.
- Bergerud, A. T., R. Ferguson, and H. E. Butler. 1990. Spring migration and dispersion of woodland caribou at calving. *Animal Behaviour* 39:360-368.
- Bertram, M. R., and M. T. Vivion. 2002. Moose mortality in eastern interior Alaska. *Journal of Wildlife Management* 66:747-756.
- Boertje, R. D., P. Valkenburg, and M. E. McNay. 1996. Increases in moose, caribou, and wolves following wolf control in Alaska. *Journal of Wildlife Management* 60:474-489.

- Bongi, P., S. Ciuti, S. Grignolio, M. Delfrate, S. Simi, D. Gandelli, and M. Apollonio. 2008. Anti-predator behaviour, space use and habitat selection in female roe deer during the fawning season in a wolf area. *Journal of Zoology* 276:242-251.
- Bowman, J., J. C. Ray, A. J. Magoun, D. S. Johnson, and F. N. Dawson. 2010. Roads, logging, and the large-mammal community of an eastern Canadian boreal forest. *Canadian Journal of Zoology* 88:454-467.
- Boyce, M. S., P. R. Vernier, S. E. Nielsen, and F. K. A. Schmiegelow. 2002. Evaluating resource selection functions. *Ecological Modelling* 157:281-300.
- Brodeur, V., J. P. Ouellet, R. Courtois, and D. Fortin. 2008. Habitat selection by black bears in an intensively logged boreal forest. *Canadian Journal of Zoology* 86:1307-1316.
- Brown, G. S., W. J. Rettie, R. J. Brooks, and F. F. Mallory. 2007. Predicting the impacts of forest management on woodland caribou habitat suitability in black spruce boreal forest. *Forest Ecology and Management* 245:137-147.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 2002. Model selection and inference: a practical information-theoretic approach. Second edition. Springer, New York, New York, USA.
- Carr, N. L., A. R. Rodgers, and S. C. Walshe. 2007. Caribou nursery site habitat characteristics in two northern Ontario parks. *Rangifer Special Issue No. 17*:167-179.
- Chekchak, T., R. Courtois, J. P. Ouellet, L. Breton, and S. St-Onge. 1998. Characteristics of moose (*Alces alces*) calving sites. *Canadian Journal of Zoology* 76:1663-1670.
- Courbin, N., D. Fortin, C. Dussault, and R. Courtois. 2009. Landscape management for woodland caribou: the protection of forest blocks influences wolf-caribou co-occurrence. *Landscape Ecology* 24:1375-1388.
- Courtois, R., C. Dussault, and A. Gingras. 2003. Rapport sur la situation du caribou forestier au Québec. Société de la faune et des parcs du Québec, Direction de la recherche sur la faune, Direction de l'aménagement de la faune de Jonquière et Direction de l'aménagement de la faune de Sept-Îles.
- Courtois, R., J. P. Ouellet, L. Breton, A. Gingras, and C. Dussault. 2007. Effects of forest disturbance on density, space use, and mortality of woodland caribou. *Ecoscience* 14:491-498.
- Cox, D. R. 1972. Regression models and life tables (with discussion). *Journal of the Royal Statistical Society B* 34: 187-220.
- Craiu, R. V., T. Duchesne, and D. Fortin. 2008. Inference methods for the conditional logistic regression model with longitudinal data. *Biometrical Journal* 50:97-109.

- Crête, M., C. Morneau, and R. Nault. 1990a. Biomasse et espèces de lichens terrestres disponibles pour le caribou dans le nord du Québec. *Canadian Journal of Botany* 68:2047-2053.
- Crête, M., R. Nault, and H. Laflamme. 1990b. Plan tactique - Caribou. Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Service de la faune terrestre, Direction de la gestion des espèces et des habitats.
- Dickson, B. G., and P. Beier. 2007. Quantifying the influence of topographic position on cougar (*Puma concolor*) movement in Southern California, USA. *Journal of Zoology* 271:270-277.
- Dyer, S. J., J. P. O'Neill, S. M. Wasel, and S. Boutin. 2002. Quantifying barrier effects of roads and seismic lines on movements of female woodland caribou in Northeastern Alberta. *Canadian Journal of Zoology* 80:839-845.
- Environment Canada. 2008. Scientific review for the identification of critical habitat for woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*), Boreal population, in Canada. Environment Canada, Ottawa, Canada.
- ESRI, 2002. ArcView GIS 3.3 version. Environmental Systems Research Institute Inc., Redlands, California, USA.
- ESRI, 2006. ArcGIS 9.2 version. Environmental System Research Institute Inc., Redlands, California, USA.
- Faille, G., C. Dussault, J. P. Ouellet, D. Fortin, R. Courtois, M. H. St-Laurent, and C. Dussault. 2010. Range fidelity: the missing link between caribou decline and habitat alteration? *Biological Conservation* 143: 2840-2850.
- Gaillard, J. M., M. Festa-Bianchet, N. G. Yoccoz, A. Loison, and C. Toïgo. 2000. Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31:367-393.
- Garneau, D. E., T. Boudreau, M. Keech, and E. Post. 2008. Black bear movements and habitat use during a critical period for moose calves. *Mammalian Biology* 73:85-92.
- Graham M. H. 2003. Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology* 84: 2809-2815.
- Gustine, D. D., and K. L. Parker. 2008. Variation in the seasonal selection of resources by woodland caribou in Northern British Columbia. *Canadian Journal of Zoology* 86:812-825.
- Gustine, D. D., K. L. Parker, R. J. Lay, M. P. Gillingham, and D. C. Heard. 2006a. Calf survival of woodland caribou in a multi-predator ecosystem. *Wildlife Monographs* 165:1-32.

- Gustine, D. D., K. L. Parker, R. J. Lay, M. P. Gillingham, and D. C. Heard. 2006b. Interpreting resource selection at different scales for woodland caribou in winter. *Journal of Wildlife Management* 70:1601-1614.
- Hewison, A. J. M., J. P. Vincent, J. M. Angibault, D. Delorme, G. Van Laere, and J. M. Gaillard. 1999. Tests of estimation of age from tooth wear on roe deer of known age: variation within and among populations. *Canadian Journal of Zoology* 77: 58-67.
- Hosmer, D. W., and S. Lemeshow. 2000. Applied logistic regression. Second edition. A Wiley-Intersciences publication, New York, New York, USA.
- Houle, M., D. Fortin, C. Dussault, R. Courtois, and J. P. Ouellet. 2009. Cumulative effects of forestry on habitat use by gray wolf (*Canis lupus*) in the boreal forest. *Landscape Ecology* 25:419-433.
- James, A. R. C., and A. K. Stuart-Smith. 2000. Distribution of caribou and wolves in relation to linear corridors. *Journal of Wildlife Management* 64:154-159.
- Jenness, J. 2005. Topographical Position Index (tpi_jen.avx) extension for ArcView GIS 3.x. Jenness Enterprises, Flagstaff, Arizona, USA. <<http://www.jennessent.com/arcview/tpi.htm>>. Accessed 20 March 2008.
- Johnson, C. J., K. L. Parker, and 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.
- Jolicoeur, H. 1998. Le loup du massif du lac Jacques-Cartier. Ministère de l'Environnement et de la Faune, Direction de la faune et des habitats.
- Kunkel, K. E., and D. H. Pletscher. 2000. Habitat factors affecting vulnerability of moose to predation by wolves in Southeastern British Columbia. *Canadian Journal of Zoology* 78:150-157.
- Kunkel, K., and D. H. Pletscher. 2001. Winter hunting patterns of wolves in and near glacier national Park, Montana. *Journal of Wildlife Management* 65:520-530.
- Lambert, C., R. Courtois, L. Breton, R. Lemieux, V. Brodeur, J. P. Ouellet, D. Fortin, and M. Poulin. 2006. Étude de la prédation du caribou forestier dans un écosystème exploité: résultats préliminaires. *Le Naturaliste Canadien* 130:44-50.
- Lamontagne, G. H., H. Jolicoeur, and S. Lefort. 2006. Plan de gestion de l'ours noir, 2006-2013. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction du développement de la faune, Québec.

- Lantin, E., P. Drapeau, M. Paré, and 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 No. 14*:247-254.
- Latham, A. D. M. 2009. Wolf ecology and caribou-primary prey-wolf spatial relationships in low productivity peatland complexes in northeastern Alberta. Dissertation, University of Alberta, Edmonton, Alberta, Canada.
- Laurian, C., J. P. Ouellet, R. Courtois, L. Breton, and S. St-Onge. 2000. Effects of intensive harvesting on moose reproduction. *Journal of Applied Ecology* 37:515-531.
- Lent, P. C. 1974. Mother-infant relationships in ungulates. Pages 14-55 in V. Geist, and F. Walther, editors. *The behaviour of ungulates and its relation to management*. Morges, Switzerland.
- Linnell, J. D. C., R. Aanes, and R. Andersen. 1995. Who killed bambi? The role of predation in the neonatal mortality of temperate ungulates. *Wildlife Biology* 1:209-223.
- Mahoney, S. P., H. Abbott, L. H. Russell, and B. R. Porter. 1990. Woodland caribou calf mortality in insular Newfoundland. *Transactions of the XIXth IUGB Congress: The International Union of Game Biologists, Trondheim 1989* 19:592-599.
- Manly, B. F. J., L. L. McDonald, and D. L. Thomas. 2002. *Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies*. Second edition. Kluwer academic publishers, Dordrecht, Netherlands.
- McLoughlin, P. D., J. S. Dunford, and S. Boutin. 2005. Relating predation mortality to broad-scale habitat selection. *Journal of Animal Ecology* 74:701-707.
- Messier, F. 1994. Ungulate population models with predation: a case study with the North American moose. *Ecology* 75:478-488.
- Messier, F., and M. Crête. 1985. Moose-wolf dynamics and the natural regulation of moose populations. *Oecologia* 65:503-512.
- 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, and N. Fournier. 2003. Habitat selection and home-range dynamics of the Gaspé caribou: a hierarchical analysis. *Canadian Journal of Zoology* 81:1174-1184.
- Mosnier, A., J. P. Ouellet, and R. Courtois. 2008. Black bear adaptation to low productivity in the boreal forest. *Ecoscience* 15:485-497.
- Nudds, T. D. 1977. Quantifying the vegetative structure of wildlife cover. *Wildlife Society Bulletin* 5:113-117.

- Panzacchi, M., I. Herfindal, J. D. C. Linnell, M. Odden, J. Odden, and R. Andersen. 2010. Trade-offs between maternal foraging and fawn predation risk in an income breeder. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 64:1267-1278.
- Poole, K. G., R. Serrouya, and K. Stuart-Smith. 2007. Moose calving strategies in interior montane ecosystems. *Journal of Mammalogy* 88:139-150.
- Potvin, F., L. Breton, and R. Courtois. 2005. Response of beaver, moose, and snowshoe hare to clear-cutting in a Québec boreal forest: a reassessment 10 years after cut. *Canadian Journal of Forest Research* 35:151-160.
- Rettie, W. J., and 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., and F. Messier. 2000. Hierarchical habitat selection by woodland caribou: its relationship to limiting factors. *Ecography* 23:466-478.
- Rettie, W. J., and F. Messier. 2001. Range use and movement rates of woodland caribou in Saskatchewan. *Canadian Journal of Zoology* 79:1933-1940.
- Russell, D.E., K. L. Gerhart, R. G. White, and D. Van Der Wetering. 1998. Detection of early pregnancy in caribou : evidence for embryonic mortality. *Journal of Wildlife Management* 62: 1066-1075.
- SAS Institute inc. 2008. SAS Statistical software version 9.2. SAS Institute inc., Cary, North Carolina, USA.
- Schaefer, J. A. 2003. Long-term range recession and the persistence of caribou in the taiga. *Conservation Biology* 17:1435-1439.
- Schaefer, J. A., and S. P. Mahoney. 2007. Effects of progressive clearcut logging on Newfoundland caribou. *Journal of Wildlife Management* 71:1753-1757.
- 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.
- Shepherd, B., and J. Whittington. 2006. Response of wolves to corridor restoration and human use management. *Ecology and Society* 11: 1. <<http://www.ecologyandsociety.org/vol11/iss2/art1>>. Accessed 12 June 2010.
- Singh, N. J., I. A. Grachev, A. B. Bekenov, and E. J. Milner-Gulland. 2010. Saiga antelope calving site selection is increasingly driven by human disturbance. *Biological Conservation* 143:1770-1779.
- Skarin, A., O. Danell, R. Bergström, and J. Moen. 2008. Summer habitat preferences of GPS-collared reindeer *Rangifer tarandus tarandus*. *Wildlife Biology* 14:1-15.

- Stuart-Smith, A. K., C. J. A. Bradshaw, S. Boutin, D. M. Hebert, and A. B. Rippin. 1997. Woodland caribou relative to landscape patterns in Northeastern Alberta. *Journal of Wildlife Management* 61:622-633.
- Uresk, D. W., T. A. Benzon, K. E. Severson, and L. Benkobi. 1999. Characteristics of white-tailed deer fawn beds, Black Hills, South Dakota. *Great Basin Naturalist* 59:348-354.
- Vistnes, I., and C. Nellemann. 2001. Avoidance of cabins, roads, and power lines by reindeer during calving. *Journal of Wildlife Management* 65:915-925.
- Vistnes, I., and C. Nellemann. 2008. The matter of spatial and temporal scales: a review of reindeer and caribou response to human activity. *Polar Biology* 31:399-407.
- Vors, L. S., J. A. Schaefer, B. A. Pond, A. R. Rodgers, and B. R. Patterson. 2007. Woodland caribou extirpation and anthropogenic landscape disturbance in Ontario. *Journal of Wildlife Management* 71:1249-1256.
- Wittmer, H. U., A. R. E. Sinclair, and B. N. McLellan. 2005a. The role of predation in the decline and extirpation of woodland caribou. *Oecologia* 144:257-267.
- Wittmer, H. U., B. N. McLellan, D. R. Seip, J. A. Young, T. A. Kinley, G. S. Watts, and D. Hamilton. 2005b. Population dynamics of the endangered mountain ecotype of woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) in British Columbia, Canada. *Canadian Journal of Zoology* 83:407-418.
- Wittmer, H. U., B. N. McLellan, R. Serrouya, and C. D. Apps. 2007. Changes in landscape composition influence the decline of a threatened woodland caribou population. *Journal of Animal Ecology* 76:568-579.
- Zager, P., and J. Beecham. 2006. The role of American black bears and brown bears as predators on ungulates in North America. *Ursus* 17:95-108.

Table 1. Description of the habitat types available to forest-dwelling woodland caribou within the study area, Charlevoix, Québec, Canada, 2004 to 2007.

Habitat type	Description	Availability within the study area (%)
70-120-yr-old conifer stand	Conifer stand with dominant tree strata >60-yr-old	18.1
50-yr-old conifer stand	Conifer stand with dominant tree strata ranging from 40 to 60-yr-old	15.3
50-120-yr-old mixed or deciduous stand	Mixed and deciduous stand with dominant tree strata >40-yr-old	9.3
Regenerating conifer stand	Conifer stand with dominant tree strata ranging from 10 to 40-yr-old	19.8
Regenerating mixed or deciduous stand	Mixed or deciduous stand with dominant tree strata ranging from 10 to 40-yr-old	11.4
Non-regenerated area	Areas younger than 10-yr-old excluding ≤ 5 -yr-old clearcuts	13.1
≤ 5 -yr-old clearcut	Total clearcuts or cuts with protection of regeneration and soils that occurred ≤ 5 yr before the monitoring year	4.4
Open lichen woodland	Non-productive conifer dry forest with a lichen ground cover higher than 40%	1.3
Peatland	Non-productive humid forest	1.5
Other	Other non-forested areas (e.g., powerlines, alder forest, gravel pit)	1.5
Water bodies	Lakes and rivers	4.3

Table 2. Survival rates and mortality causes of forest-dwelling caribou calves monitored during their first 50 days of life from 2004 to 2007, Charlevoix, Québec, Canada.

Variable		Year				Total
		2004	2005	2006	2007	
Number of calves		13	19	18	14	64
Survival rate (%)		47.8	46.3	26.0	65.0	46.3
Mortality cause (%)	Black bear	50	90	69	20	65
	Wolf	17	0	0	0	3
	Natural ^a	33	10	8	40	18
	Unknown	0	0	23	40	15

^a : Natural causes include drowning and stillbirth.

Table 3. Model selection results for calving area selection of female caribou at the home-range and forest stand scales. At the home-range scale, we grouped variables into three classes to better assess the respective influence of food availability, predation risk, and human activity on calving area selection: habitat types (HAB), topographical position (TPI), and human disturbance (ROAD). At the stand scale, we grouped variables into two groups based on their association with food availability (FOOD) and predation risk (PRED). Candidate models are listed with their Log-likelihood (LL), number of parameters (K), information criterion score (QIC or AIC_c), difference in information criterion score compared to the best model (Δ QIC or ΔAIC_c), and model weight (QICw or AIC_{cw}).

Model	LL	K	QIC	Δ QIC	QICw
Home-range scale ($n = 32$)					
HAB + TPI + ROAD	-69.70	6	155.7	0.0	0.97
HAB + TPI	-74.25	5	163.1	7.4	0.02
HAB	-79.57	4	167.1	11.4	0.01
Forest stand scale ($n = 65$)					
	LL	K	AIC_c	ΔAIC_c	AIC_{cw}
PRED	-56.81	10	135.5	0.0	0.96
FOOD + PRED	-55.06	14	141.9	6.3	0.04
FOOD	-84.64	5	179.8	44.3	< 0.01

Table 4. Parameter estimates of the best supported model of calving area selection by forest-dwelling caribou at the home-range scale. Each variable is presented with its coefficient ($\beta \pm \text{SE}$) and odds ratio with lower and upper 95% confidence intervals.

Variable	β	SE	Odds ratio	95% CI	
				Lower limit	Upper limit
% 50-120-yr-old mixed or deciduous stand	0.034	0.011	1.035	1.013	1.057
% 50-yr-old conifer stand	0.015	0.009	1.015	0.998	1.033
% Regenerating conifer stand	-0.023	0.013	0.977	0.953	1.001
% ≤ 5 -yr-old clearcut	0.016	0.013	1.016	0.991	1.042
TPI ^a : flat	-1.556	0.684	0.211	0.055	0.806
TPI: lower slope	-1.662	0.651	0.190	0.053	0.680
TPI: middle slope	-1.139	0.572	0.320	0.104	0.983
Road density (km/l-km radius)	-0.230	0.108	0.795	0.644	0.981

^a : Upper slope was the reference category.

Table 5. Parameter estimates of the best supported logistic regression model of calving area selection of forest-dwelling caribou at the forest stand scale (model: PRED). Each variable is presented with its coefficient ($\beta \pm \text{SE}$) and odds ratio with lower and upper 95% confidence intervals.

Variable	β	SE	Odds ratio	95% CI	
				Lower limit	Upper limit
Slope (%)	-0.026	0.019	0.975	0.939	1.012
Elevation (m)	0.014	0.003	1.015	1.008	1.021
TPI ^a : middle slope	0.868	0.522	2.381	0.846	6.699
Concealment cover below 1 m (%)	0.003	0.012	1.003	0.980	1.028
Balsam fir shrub density (stems/10 m ²)	0.124	0.098	1.132	0.933	1.373
Black spruce shrub density (stems/10 m ²)	-0.208	0.195	0.812	0.551	1.195
White birch shrub density (stems/10 m ²)	-0.314	0.192	0.731	0.500	1.068
Basal area of black spruce trees (m ² /ha)	-0.064	0.032	0.938	0.880	0.999
Woody debris (pieces/transect)	0.044	0.064	1.045	0.920	1.186

^a : For all calving and random areas, the topographical position was in the lower slope or in the middle slope category. Lower slope was the reference category.

APPENDIX A

Characteristics (mean $\pm$ SE) of the habitat types of forest-dwelling caribou based on field surveys, 2000 to 2008. We sampled 10 plots per habitat type. We grouped open lichen woodland, peatland, and other habitat types for habitat selection analyses.

Habitat type	Ground cover (%)						Shrub density (stems/10 m ²)						Black spruce basal area (m ² /ha)		Concealment cover below 1 m (%)	
	Terrestrial lichen		Graminoids		Herbs		White birch		Black spruce		Balsam fir		mean	SE	mean	SE
	mean	SE	mean	SE	mean	SE	mean	SE	mean	SE	mean	SE				
70-120-yr-old conifer stand	0.6	0.3	0.0	0.0	16.3	4.8	0.8	1.3	7.8	5.0	4.7	3.6	14.7	3.5	73.6	12.8
50-yr-old conifer stand	1.4	1.0	2.4	1.8	14.3	4.6	0.1	0.2	3.8	5.1	5.7	4.5	19.5	2.8	59.6	8.9
50-120-yr-old mixed or deciduous stand	0.0	0.0	4.0	2.7	14.4	6.9	0.2	0.4	0.6	1.3	5.5	7.3	6.2	2.5	50.4	11.1
Regenerating conifer stand	6.3	5.0	0.0	0.0	9.1	5.0	0.7	1.3	10.8	10.2	11.3	13.0	6.1	1.7	80.4	11.1
Regenerating mixed or deciduous stand	3.6	2.0	2.4	2.0	14.5	2.7	2.2	2.9	1.2	1.6	5.5	2.8	4.9	1.7	68.3	9.1
Non-regenerated area	2.3	2.0	2.0	1.3	13.8	6.1	5.3	12.0	0.2	0.5	3.1	3.6	0.0	0.0	55.0	10.5
≤ 5 -yr-old clearcut	0.0	0.0	1.7	1.2	13.8	3.0	5.9	7.5	1.2	2.0	7.6	8.8	0.1	0.1	64.8	9.8
Open lichen woodland	71.2	13.1	1.2	1.0	6.0	6.0	0.0	0.0	0.3	0.7	0.0	0.0	3.9	1.2	47.2	9.5
Peatland	0.3	0.3	45.3	8.4	42.3	10.6	0.0	0.0	3.3	5.4	0.0	0.0	0.0	0.0	49.1	11.2
Other (e.g., power lines, alder stands, gravel pits)	0.7	0.7	16.0	7.8	38.3	10.8	0.2	0.4	0.6	1.9	0.4	1.0	1.9	1.5	31.8	12.8

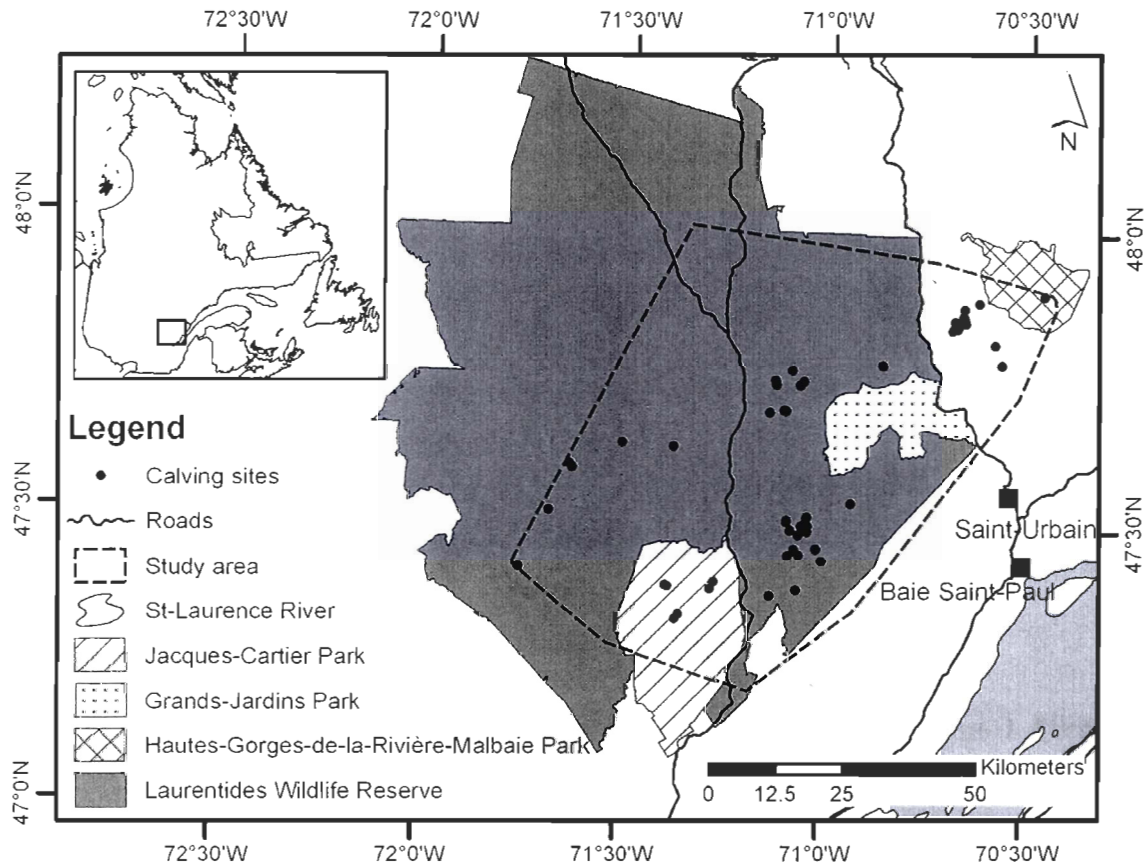


Figure 1. Location of the study area; delimited as the minimum convex polygon including all locations of female forest-dwelling caribou tracked between 2004 and 2006 ($n = 44$), Charlevoix, Québec, Canada. The locations of calving areas found from 2004 to 2007 are shown ($n = 65$).

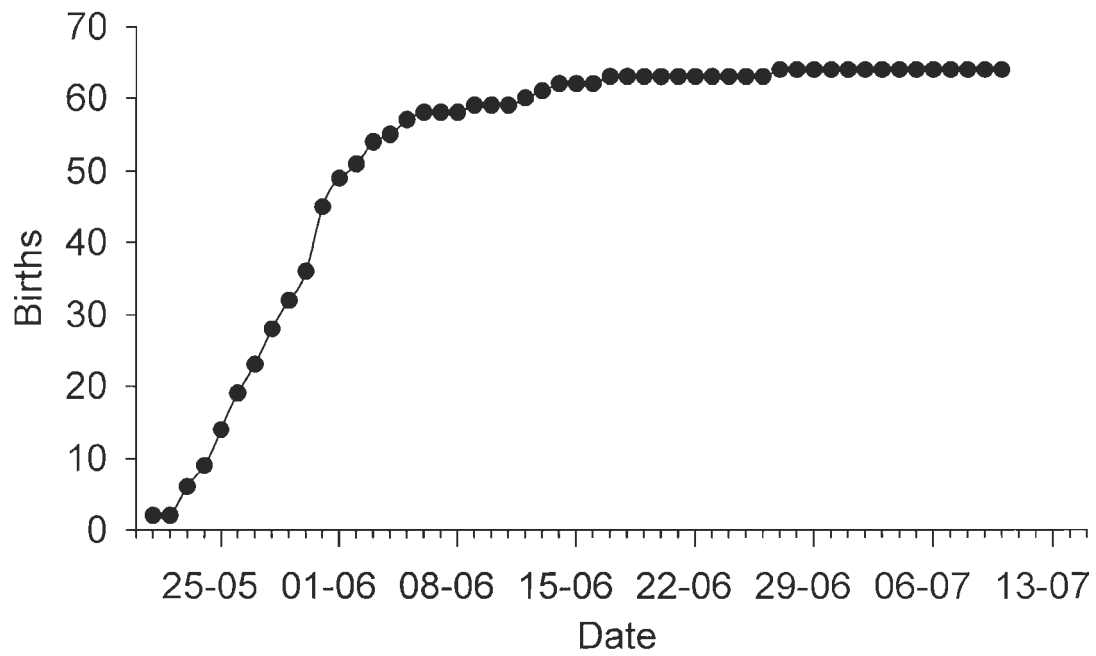


Figure 2. Cumulative number of births in relation to date in the Charlevoix forest-dwelling caribou population from 2004 to 2007, Québec, Canada.

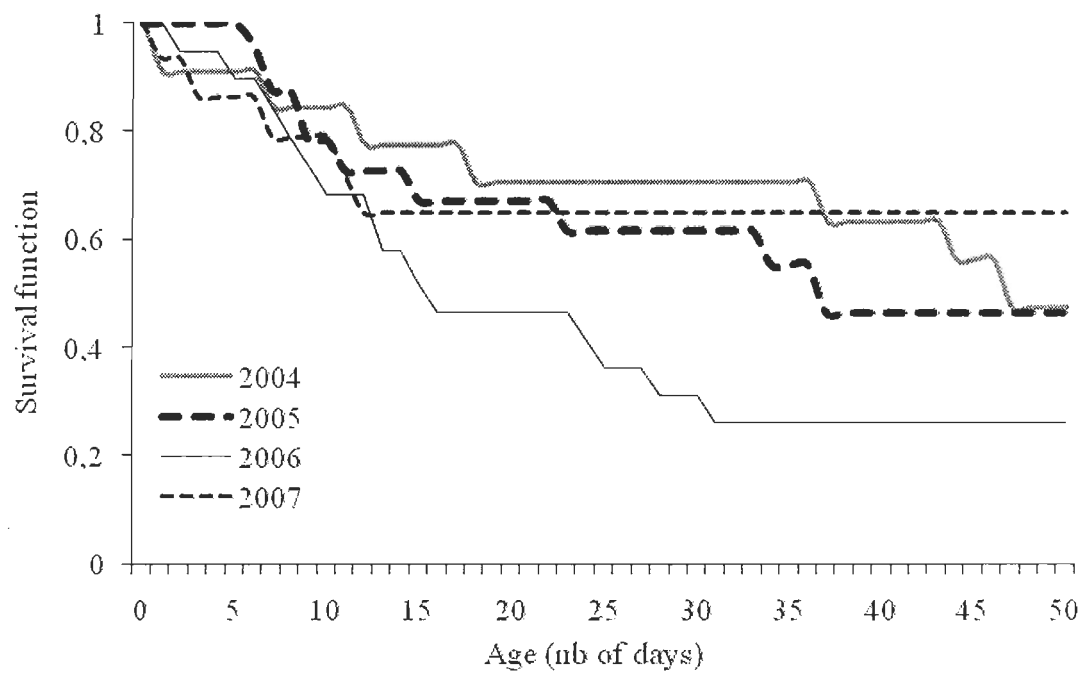


Figure 3. Survival function of forest-dwelling caribou calves in Charlevoix, Québec, Canada, 2004 to 2007.

CHAPITRE 2

CONCLUSION GÉNÉRALE

Un obstacle important au recrutement annuel : l'ours noir

Le taux de mortalité élevé des faons chez le caribou de Charlevoix est majoritairement attribuable à la prédation par l'ours noir. Dans l'est de l'Amérique du Nord, l'ours noir a rarement été identifié comme le principal prédateur des faons chez le caribou (voir cependant Mahoney et al. 1990, Adams et al. 1995). La stratégie anti-prédatrice du caribou de Charlevoix semble donc efficace pour éviter le loup, mais pas l'ours noir (Rettie et Messier 1998). Ce dernier a profité de l'expansion des perturbations anthropiques et pourrait avoir un impact majeur sur la dynamique de certaines populations d'ongulés (Brodeur et al. 2008), comme il en est le cas pour le caribou forestier dans Charlevoix. L'impact de ce prédateur pourrait être très important, particulièrement pour les populations à statut précaire, puisque la prédation de l'ours noir se fait de façon opportuniste (Bastille-Rousseau et al. 2010) sans mécanisme de rétroaction relié à la densité. En effet, la densité locale de l'ours est fortement déterminée par l'abondance des ressources alimentaires d'origine naturelle comme les baies et les fruits de certains arbustes (Brodeur et al. 2008). Ainsi, les ongulés qui persistent dans les secteurs fortement affectés par les perturbations anthropiques devront possiblement se déplacer dans un paysage où les risques de croiser un ours augmenteront pendant plusieurs années.

Caractéristiques de l'habitat à l'aire de mise bas

Nous avons démontré que le risque de prédation influençait la sélection de l'aire de mise bas du caribou à la fois à l'échelle du domaine vital et du peuplement forestier. La

disponibilité en nourriture ne semblait pas un facteur important dans le choix de l'aire de mise bas. Les ressources alimentaires sont diverses au printemps (Barten et al. 2001, Courtois et al. 2007). Les femelles pourraient rechercher les ressources les plus rentables énergétiquement ou se nourrir plus longtemps pour combler leurs besoins énergétiques élevés lors de la lactation. La forêt mature et les milieux ayant un moindre potentiel en brout n'ont pas été sélectionnés. La sélection de sites en altitude semblait plus importante que la sélection d'associations végétales particulières. Un comportement de sélection de l'habitat aussi imprévisible pourrait diminuer la probabilité de détection par un prédateur qui ne pourrait ainsi pas associer la proie avec un type d'habitat précis (Gustine et Parker 2008). La sélection de sites avec une bonne visibilité sur les environs, et un positionnement en haute altitude et en haut de pente seraient des caractéristiques favorisant la ségrégation spatiale avec les loups qui fréquentent souvent les vallées pour chasser (Kunkel et Pletscher 2000) et facilitant la détection d'un prédateur éventuel (Barten et al. 2001, Gustine et al. 2006). Le loup a d'ailleurs un succès de chasse plus élevé à faible altitude (Kunkel et Pletscher 2000). Tel que mentionné plus tôt, un tel comportement chez le caribou est susceptible de réduire l'exposition du faon à la prédation par le loup, mais pourrait être moins efficace pour contrer la prédation par l'ours noir. Finalement, les routes étant reconnues comme des corridors de déplacement efficace pour le loup (James et Stuart-Smith 2000), leur évitement à l'échelle du domaine vital permettrait aussi de diminuer le risque de prédation par cette espèce.

Recommandations et perspectives d'avenir

Les résultats de cette étude démontrent que la présence de perturbations anthropiques a des répercussions sur le choix de l'aire de mise bas du caribou. Les jeunes peuplements de conifères qui sont en majorité issus de l'exploitation forestière semblent être évités par l'espèce. De plus, les routes sont clairement évitées par le caribou. En accord avec certaines études antérieures, nos résultats montrent que la protection de grands massifs forestiers (Courtois et al. 2007) et la concentration des routes et des coupes forestières ailleurs dans le paysage (Courbin et al. 2009, Bowman et al. 2010) favoriseraient la ségrégation spatiale

entre le caribou, l'orignal, le loup et l'ours noir. De plus, ces massifs forestiers devraient inclure les aires de mise bas fréquentées par le caribou forestier. Une telle approche permettrait de maximiser la survie des faons en bas âge, le principal obstacle à la croissance de plusieurs populations à statut précaire. La protection des aires de mise bas comme outil de conservation serait d'autant plus pertinent étant donné la fidélité interannuelle du caribou à ces sites (Morrill et al. 2005, Faille et al. 2010) et permettrait de contourner le problème relié à la grande variabilité dans les types d'habitats recherchés par le caribou à cette période de l'année. Enfin, puisque l'enfeuillement des parterres de coupe suite à l'exploitation forestière bénéficie à l'orignal et à l'ours, les techniques sylvicoles de récolte et de reboisement devraient favoriser une régénération résineuse près des aires de mise bas. Idéalement, les plans d'aménagement forestier devraient toutefois limiter la récolte près de ces sites, le caribou étant particulièrement sensible au dérangement et à toutes modifications de son environnement.

Le rôle de l'ours noir en forêt boréale aménagée ne doit pas être négligé dans les plans de conservation du caribou forestier. Un plan d'aménagement de l'habitat efficace devrait viser à éloigner l'ours noir des sites propices au caribou, particulièrement durant la période de haute vulnérabilité à la prédation chez les faons. Afin de protéger une population de caribou menacée dans une région où la ségrégation spatiale des deux espèces semble difficile, comme dans Charlevoix, il serait souhaitable d'augmenter le prélèvement d'ours noirs par la chasse sportive ou le piégeage. Dans certains cas extrêmes, comme c'est le cas avec le caribou de la Gaspésie, des piégeurs professionnels pourraient être mandatés pour faire ce prélèvement.

La sélection de l'habitat du caribou est influencée par le degré d'anthropisation du paysage. À cet effet, l'aire de répartition du caribou de Charlevoix se caractérise par un paysage profondément modifié par l'Homme. Cette situation diffère des populations de caribou plus nordiques qui fréquentent l'aire de répartition continue de l'écotype. Dans la pessière à mousse, les coupes sont plus récentes et certains secteurs ont été peu exploités par l'industrie forestière. Ainsi, les densités de l'orignal, du loup et de l'ours noir étaient

certainement plus élevées dans Charlevoix que dans la pessière à mousse où le caribou se maintient. Il serait donc souhaitable de faire une étude semblable à la nôtre dans certaines de ces populations où la forêt boréale est davantage modulée par les perturbations naturelles et où le réseau routier est moins développé. Dans ces populations, les causes de mortalités pourraient être différentes et l'importance du risque de prédation dans le processus de sélection des aires de mise bas par le caribou pourrait varier. Ce type de projet serait un outil additionnel pour guider les gestionnaires du territoire dans le développement de plans d'aménagement de l'habitat favorisant la conservation de l'espèce à long terme.

Une approche complémentaire à celle utilisée dans la présente étude pourrait permettre de préciser davantage les résultats obtenus. Nous nous sommes ici limités à décrire la sélection des aires de mise bas par le caribou en estimant le risque de prédation à partir des variables de l'habitat au lieu d'utiliser des données empiriques. Ainsi, quoique certaines propriétés de l'habitat aient été préférées par les femelles au moment de la mise bas, nous ne pouvons pas démontrer que certaines stratégies de sélection étaient meilleures que d'autres. Il nous est impossible de déterminer, à titre d'exemple, si les femelles qui ont fréquenté les routes, les jeunes peuplements ou les vallées avaient plus de chances de perdre leur faon par prédation. Ce type d'information serait très pertinent afin de prouver l'existence d'un lien entre les caractéristiques de l'habitat fréquenté et le risque de prédation. Afin d'estimer l'influence réelle des modifications anthropiques de l'habitat sur la dynamique des populations, il est essentiel d'évaluer leur impact sur une caractéristique démographique telle que la survie ou le taux de reproduction (McLoughlin et al. 2005, Mayor et al. 2009). Quoique rare et difficile à réaliser, ce type d'approche retient de plus en plus l'attention de la communauté scientifique. Bien que ces travaux ne soient pas inclus dans le présent mémoire, nous en sommes actuellement à les réaliser (Pinard et al. En préparation). Finalement, nous avons été surpris par la proportion relativement élevée de faons qui sont morts d'une cause naturelle autre que la prédation, cette source de mortalité étant la deuxième en importance dans l'aire d'étude. Le poids du faon à la naissance affecte ses chances de survie (Smith et al. 2006, White et al. 2010). La condition physique du faon peut aussi être tributaire de celle de sa mère avant et pendant la gestation (Cameron et al.

1993). Les faons en moins bonne condition physique sont plus vulnérables aux prédateurs et aux conditions météorologiques extrêmes. La considération de cette variable dans une analyse ultérieure pourrait expliquer une partie de la variation interindividuelle et interannuelle du taux de survie chez les faons.

Alors que les avenues de recherche liées à la conservation de l'espèce sont multiples, nous croyons qu'une meilleure compréhension des facteurs influençant la survie des faons s'avère une priorité en forêt aménagée. La pérennité du caribou forestier dépendra de sa résilience face aux différentes modifications de son habitat qui altèrent également la dynamique des populations de ses prédateurs. Bien que naturellement présent à faible densité, le caribou forestier est une espèce caractéristique de notre patrimoine naturel qu'il faut continuer à protéger. La protection de l'habitat du caribou serait profitable à une multitude d'espèces puisqu'il est considéré comme une espèce parapluie de la forêt boréale. La mise en œuvre de mesures de conservation supplémentaires de son habitat favoriserait donc le maintien de la biodiversité des écosystèmes boréaux.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Adams, L. G., F. J. Singer et B. W. Dale. 1995. Caribou calf mortality in Denali National Park, Alaska. *Journal of Wildlife Management* 59:584-594.
- Ballard, W. B. 1994. Effects of black bear predation on caribou: a review. *Alces* 30:25-35.
- Barten, N. L., R. T. Bowyer et K. J. Jenkins. 2001. Habitat use by female caribou: tradeoffs associated with parturition. *Journal of Wildlife Management* 65:77-92.
- Bastille-Rousseau, G., D. Fortin, C. Dussault, R. Courtois, and J. P. Ouellet. 2010. Foraging strategies by omnivores: are black bears actively searching for ungulate neonates or are they simply opportunistic predators? *Ecography*. Online First DOI: 10.1111/j.1600-0587.2010.06517.x.
- Bergerud, A. T. et R. E. Page. 1987. Displacement and dispersion of parturient caribou at calving as antipredator tactics. *Canadian Journal of Zoology* 65:1597-1606.
- Bergerud, A. T., R. Ferguson et H. E. Butler. 1990. Spring migration and dispersion of woodland caribou at calving. *Animal Behaviour* 39:360-368.
- Bowman, J., J. C. Ray, A. J. Magoun, D. S. Johnson et F. N. Dawson. 2010. Roads, logging, and the large-mammal community of an eastern Canadian boreal forest. *Canadian Journal of Zoology* 88:454-467.
- Brodeur, V., J. P. Ouellet, R. Courtois et D. Fortin. 2008. Habitat selection by black bears in an intensively logged boreal forest. *Canadian Journal of Zoology* 86:1307-1316.
- Burton, P. J., D. D. Kneeshaw et K. D. Coates. 1999. Managing forest harvesting to maintain old growth in boreal and sub-boreal forests. *Forestry Chronicle* 75:623-631.
- Cameron, R. D., W. T. Smith, S. G. Fancy, K. L. Gerhart et R. G. White. 1993. Calving success of female caribou in relation to body weight. *Canadian Journal of Zoology* 71:480-486.
- Carr, N. L., A. R. Rodgers et S. C. Walshe. 2007. Caribou nursery site habitat characteristics in two northern Ontario parks. *Rangifer Special Issue No. 17*:167-179.

- Chan-McLeod, A. C. A., R. G. White et D. F. Holleman. 1994. Effects of protein and energy-intake, body condition, and season on nutrient partitioning and milk production in caribou and reindeer. *Canadian Journal of Zoology* 72:938-947.
- Chekchak, T., R. Courtois, J. P. Ouellet, L. Breton et S. St-Onge. 1998. Characteristics of moose (*Alces alces*) calving sites. *Canadian Journal of Zoology* 76:1663-1670.
- 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.
- Courbin, N., D. Fortin, C. Dussault et R. Courtois. 2009. Landscape management for woodland caribou: the protection of forest blocks influences wolf-caribou co-occurrence. *Landscape Ecology* 24:1375-1388.
- Courtois, R. 2003. La conservation du caribou forestier dans un contexte de perte et de fragmentation du milieu. Thèse de Doctorat. Université du Québec à Rimouski. Rimouski.
- Courtois, R., C. Dussault et A. Gingras. 2003a. Rapport sur la situation du caribou forestier au Québec. Société de la faune et des parcs du Québec, Direction de la recherche sur la faune, Direction de l'aménagement de la faune de Jonquière et Direction de l'aménagement de la faune de Sept-Îles.
- Courtois, R., J. P. Ouellet, A. Gingras, C. Dussault, L. Breton et J. Maltais. 2003b. Historical changes and current distribution of caribou, *Rangifer tarandus*, in Quebec. *Canadian Field-Naturalist* 117:399-414.
- Courtois, R., L. Bernatchez, J. P. Ouellet et L. Breton. 2003c. Significance of caribou (*Rangifer tarandus*) ecotypes from a molecular genetics viewpoint. *Conservation Genetics* 4:393-404.
- Courtois, R., J. P. Ouellet, L. Breton, A. Gingras et C. Dussault. 2007. Effects of forest disturbance on density, space use, and mortality of woodland caribou. *Ecoscience* 14:491-498.
- Crête, M., R. Nault et H. Laflamme. 1990. Plan tactique - Caribou. Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Service de la faune terrestre, Direction de la gestion des espèces et des habitats.
- Drever, C. R., G. Peterson, C. Messier, Y. Bergeron et M. Flannigan. 2006. Can forest management based on natural disturbances maintain ecological resilience? *Canadian Journal of Forest Research* 36:2285-2299.

- Dyke, C. 2008. Spatial and temporal characterization of woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) calving habitat in the boreal plains and boreal shield ecozones of Manitoba and Saskatchewan. Thèse de Maîtrise. Natural Resources Institute, University of Manitoba. Winnipeg.
- Équipe de rétablissement du caribou forestier du Québec, 2008. Plan de rétablissement du caribou forestier (*Rangifer tarandus*) au Québec - 2005-2012. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Faune Québec, Direction de l'expertise sur la faune et des habitats.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 34:487-515.
- Faille, G., J. P. Ouellet, D. Fortin, R. Courtois, M. H. St-Laurent et C. Dussault. 2010. Range fidelity: the missing link between caribou decline and habitat alteration? *Biological Conservation* 143:2840-2850.
- Farmer, C. J., D. K. Person et R. T. Bowyer. 2006. Risk factors and mortality of black-tailed deer in a managed forest landscape. *Journal of Wildlife Management* 70:1403-1415.
- Ferguson, S. H. et P. C. Elkie. 2004. Seasonal movement patterns of woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*). *Journal of Zoology* 262:125-134.
- Foley, J. A., R. Defries, G. P. Asner, C. Barford, G. Bonan, S. R. Carpentier, F. S. Chapin, M. T. Coe, G. C. Daily, H. K. Gibbs, J. H. Helkowski, T. Holloway, E. A. Howard, C. J. Kucharik, C. Monfreda, J. A. Patz, I. C. Prentice, N. Ramankutty et P. K. Snyder. 2005. Global consequences of land use. *Science* 309:570-574.
- Gaillard, J. M., M. Festa-Bianchet, N. G. Yoccoz, A. Loison et C. Toïgo. 2000. Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31:367-393.
- Gustine, D. D. et K. L. Parker. 2008. Variation in the seasonal selection of resources by woodland caribou in northern British Columbia. *Canadian Journal of Zoology* 86:812-825.
- Gustine, D. D., K. L. Parker, R. J. Lay, M. P. Gillingham et D. C. Heard. 2006. Calf survival of woodland caribou in a multi-predator ecosystem. *Wildlife Monographs* 165:1-32.
- Holt, R. D. 1977. Predation, apparent competition and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology* 12:197-229.

- James, A. R. C. et A. K. Stuart-Smith. 2000. Distribution of caribou and wolves in relation to linear corridors. *Journal of Wildlife Management* 64:154-159.
- James, A. R. C., S. Boutin, D. M. Hebert et A. B. Rippin. 2004. Spatial separation of caribou from moose and its relation to predation by wolves. *Journal of Wildlife Management* 68:799-809.
- Jenkins, K. J. et N. L. Barten. 2005. Demography and decline of the Mentasta caribou herd in Alaska. *Canadian Journal of Zoology* 83:1174-1188.
- Johnson, D. H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61:65-71.
- Kunkel, K. E. et D. H. Pletscher. 2000. Habitat factors affecting vulnerability of moose to predation by wolves in southeastern British Columbia. *Canadian Journal of Zoology* 78:150-157.
- Lambert, C., R. Courtois, L. Breton, R. Lemieux, V. Brodeur, J. P. Ouellet, D. Fortin et M. Poulin. 2006. Étude de la prédation du caribou forestier dans un écosystème exploité: résultats préliminaires. *Le naturaliste canadien* 130:44-50.
- Lantin, E., P. Drapeau, M. Paré et Y. Bergeron. 2003. Preliminary assessment of habitat characteristics of woodland caribou calving areas in the Claybelt region of Quebec and Ontario, Canada. *Rangifer Special Issue No 14*:247-254.
- Linnell, J. D. C., R. Aanes et R. Andersen. 1995. Who killed bambi? The role of predation in the neonatal mortality of temperate ungulates. *Wildlife Biology* 1:209-223.
- Linnell, J. D. C., P. Nijhuis, I. Teurlings et R. Andersen. 1999. Selection of bed-sites by roe deer *Capreolus capreolus* fawns in a boreal forest landscape. *Wildlife Biology* 5:225-231.
- Lomas, L. A. et L. C. Bender. 2007. Survival and cause-specific mortality of neonatal mule deer fawns, north-central New Mexico. *Journal of Wildlife Management* 71:884-894.
- Mahoney, S. P., H. Abbott, L. H. Russell et B. R. Porter. 1990. Woodland caribou calf mortality in insular Newfoundland. *International Congress of Game Biologists* 79:592-599.
- Mahoney, S. P. et J. A. Virgl. 2003. Habitat selection and demography of a nonmigratory woodland caribou population in Newfoundland. *Canadian Journal of Zoology* 81:321-334.
- Mayor, S. J., D. C. Schneider, J. A. Schaefer et S. P. Mahoney. 2009. Habitat selection at multiple scales. *Ecoscience* 16:238-247.

- McLoughlin, P. D., J. S. Dunford et S. Boutin. 2005. Relating predation mortality to broad-scale habitat selection. *Journal of Animal Ecology* 74:701-707.
- McLoughlin, P. D., E. Dzus, B. Wynes et S. Boutin. 2003. Declines in populations of woodland caribou. *Journal of Wildlife Management* 67:755-761.
- Messier, F. 1994. Ungulate population-models with predation: a case-study with the North-American moose. *Ecology* 75:478-488.
- Morrill, N., M. Ball, S. Walshe, S. Kingston et P. Wilson. 2005. Site fidelity in forest-dwelling woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) nursery habitat in Wabakimi provincial park and woodland caribou signature site. *Pages 339-346 Dans Protected areas and species and ecosystems at risk: research and planning challenges. Parks and Protected Areas Research in Ontario, Proceedings of the Parks Research Forum of Ontario (PRFO) and Carolinian Canada Coalition (CCC). Annual General Meeting May 5-7. University of Guelph.*
- Östlund, L., O. Zackrisson et 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.
- Ouellet, J. P., J. Ferron et L. Sirois. 1996. Space and habitat use by the threatened Gaspé caribou in southeastern Quebec. *Canadian Journal of Zoology* 74:1922-1933.
- Pinard, V., C. Dussault, J. P. Ouellet, R. Courtois et D. Fortin. En préparation. Linking calf survival probability with their mother's behavior in a forest-dwelling caribou population.
- Poole, K. G., R. Serrouya et K. Stuart-Smith. 2007. Moose calving strategies in interior montane ecosystems. *Journal of Mammalogy* 88:139-150.
- Potvin, F., L. Breton et R. Courtois. 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.
- Raithel, J. D., M. J. Kauffman et D. H. Pletscher. 2007. Impact of spatial and temporal variation in calf survival on the growth of elk populations. *Journal of Wildlife Management* 71:795-803.
- Rettie, W. J. et 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. et F. Messier. 2001. Range use and movement rates of woodland caribou in Saskatchewan. *Canadian Journal of Zoology* 79:1933-1940.

- Rohm, J. H., C. K. Nielsen et A. Woolf. 2007. Survival of white-tailed deer fawns in southern Illinois. *Journal of Wildlife Management* 71:851-860.
- Schaefer, J. A. 2003. Long-term range recession and the persistence of caribou in the taiga. *Conservation Biology* 17:1435-1439.
- Schaefer, J. A., A. M. Veitch, F. H. Harrington, W. K. Brown, J. B. Theberge et S. N. Luttich. 1999. Demography of decline of the Red Wine Mountains caribou herd. *Journal of Wildlife Management* 63:580-587.
- Schaefer, J. A., C. M. Bergman et S. N. Luttich. 2000. Site fidelity of female caribou at multiple spatial scales. *Landscape Ecology* 15:731-739.
- Schaefer, J. A. et S. P. Mahoney. 2007. Effects of progressive clearcut logging on Newfoundland caribou. *Journal of Wildlife Management* 71:1753-1757.
- Schmiegelow, F. K. A. et M. Mönkkönen. 2002. Habitat loss and fragmentation in dynamic landscapes: Avian perspectives from the boreal forest. *Ecological Applications* 12:375-389.
- Schwartz, C. C. et A. W. Franzmann. 1991. Interrelationship of black bears to moose and forest succession in the northern coniferous forest. *Wildlife Monographs* 113:1-58.
- Sebbane, A., R. Courtois, S. St-Onge, L. Breton et P. E. Lafleur. 2002. Utilisation de l'espace et caractéristiques de l'habitat du caribou de Charlevoix, entre l'automne 1998 et l'hiver 2001. Société de la faune et des parcs du Québec, Direction de la recherche sur la faune.
- Smith, B. L., K. C. McFarland, T. L. McDonald, G. Wang et T. D. Moore. 2006. Neonatal mortality of elk in Wyoming: environmental, population, and predator effects. Biological technical publication, BTP-R6007-2006, U.S Fish & Wildlife Service.
- Smith, K. G., E. J. Ficht, D. Hobson, T. C. Sorensen et D. Hervieux. 2000. Winter distribution of woodland caribou in relation to clear-cut logging in west-central Alberta. *Canadian Journal of Zoology* 78:1433-1440.
- St-Laurent, M. H., C. Dussault, J. Ferron et R. Gagnon. 2009. Dissecting habitat loss and fragmentation effects following logging in boreal forest: conservation perspectives from landscape simulations. *Biological Conservation* 142:2240-2249.
- Stuart-Smith, A. K., C. J. A. Bradshaw, S. Boutin, D. M. Hebert et A. B. Rippin. 1997. Woodland caribou relative to landscape patterns in northeastern Alberta. *Journal of Wildlife Management* 61:622-633.

- Uresk, D. W., T. A. Benzon, K. E. Severson et L. Benkobi. 1999. Characteristics of white-tailed deer fawn beds, Black Hills, South Dakota. *Great Basin Naturalist* 59:348-354.
- Venter, O., N. N. Brodeur, L. Nemiroff, B. Belland, I. J. Dolinsek et J. W. A. Grant. 2006. Threats to endangered species in Canada. *Bioscience* 56:903-910.
- Vistnes, I. et C. Nellemann. 2008. The matter of spatial and temporal scales: a review of reindeer and caribou response to human activity. *Polar Biology* 31:399-407.
- Vors, L. S., J. A. Schaefer, B. A. Pond, A. R. Rodgers et B. R. Patterson. 2007. Woodland caribou extirpation and anthropogenic landscape disturbance in Ontario. *Journal of Wildlife Management* 71:1249-1256.
- White, C. G., P. Zager et M. W. Gratson. 2010. Influence of predator harvest, biological factors, and landscape on elk calf survival in Idaho. *Journal of Wildlife Management* 74:355-369.
- Wittmer, H. U., A. R. E. Sinclair et B. N. McLellan. 2005a. The role of predation in the decline and extirpation of woodland caribou. *Oecologia* 144:257-267.
- Wittmer, H. U., B. N. McLellan, D. R. Seip, J. A. Young, T. A. Kinley, G. S. Watts et D. Hamilton. 2005b. Population dynamics of the endangered mountain ecotype of woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) in British Columbia, Canada. *Canadian Journal of Zoology* 83:407-418.
- Wittmer, H. U., B. N. McLellan, R. Serrouya et 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., R. N. M. Ahrens et B. N. McLellan. 2010. Viability of mountain caribou in British Columbia, Canada: effects of habitat change and population density. *Biological Conservation* 143:86-93.
- Zager, P. et J. Beecham. 2006. The role of American black bears and brown bears as predators on ungulates in North America. *Ursus* 17:95-108.

