

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

**Évaluation de la valeur des massifs de forêt résiduelle pour la
conservation du caribou forestier (*Rangifer tarandus caribou*)**

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

© Rémi Lesmerises

MAI 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 :

Luc Sirois, président du jury, Université du Québec à Rimouski

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

Jean-Pierre Ouellet, codirecteur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Louis Imbeau, examinateur externe, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue

Dépôt initial le 22 mars 2011

Dépôt final le 16 mai 2011

REMERCIEMENTS

Je voudrais tout d'abord remercier mon superviseur Martin-Hugues St-Laurent qui a su me pousser à donner ce dont j'étais capable, ses attentes élevées étant jumelées à l'indispensable reconnaissance du travail bien fait. Sa grande disponibilité et son support ont été très appréciés. Nous avons sans aucun doute profité l'un comme l'autre de cette nouvelle expérience, pour l'un mener à bien une maîtrise de recherche, pour l'autre superviser ladite maîtrise. Outre le cadre académique, la bonne ambiance de recherche au sein de son laboratoire fût sans contredit une source de motivation. Je tiens aussi à remercier mon cosuperviseur, Jean-Pierre Ouellet, qui, malgré son horaire plus que chargé, a trouvé le moyen d'être présent aux moments cruciaux.

Bien entendu, le support moral de mes proches m'a été d'une aide considérable. Au premier rang, Stéphanie, mon amour, qui a su supporter mes absences prolongées sur le terrain ou en congrès. Ta patience et ton soutien m'ont toujours permis d'avoir un havre de paix à la maison où je pouvais me changer les idées et contextualiser les efforts investis. Étant aussi impliquée en recherche, tu as bien compris les sacrifices demandés mais tu as aussi participé au développement de mon projet! Bien entendu ton rôle dans ma vie dépasse, et de loin, tout ce que je pourrais écrire ici. Ma famille et plus spécialement mes parents, par leur confiance indéfectible en mes moyens, m'ont permis de voir chaque difficulté comme un nouveau défi chaque fois surmontable. C'est d'ailleurs eux qui m'ont inculqué la confiance en soi nécessaire à l'entreprise, hier d'une maîtrise et demain d'un doctorat.

Un merci spécial à mon frère Fred, qui est, depuis maintenant 25 ans, plus que mon meilleur ami. Il est sans contredit un confident, un partenaire de chasse et de soirée

débilitante (!!!) mais il a été en plus un assistant terrain d'une efficacité redoutable. Considérant le nombre de parcelles à inventorier, je ne connais personne qui m'aurait permis d'en venir à bout dans le délai imparti. Maintenant qu'il m'a rejoint dans l'aventure de la recherche scientifique, ses conseils et remarques pertinents m'ont grandement aidé. Je lui souhaite d'être bientôt à la rédaction de cette section de son mémoire, il comprendra alors la prodigalité avec laquelle les remerciements peuvent fuser une fois le fil d'arrivée à portée de la main!

Comme bien souvent dans la vie, une équipe est plus performante que chaque personne prise individuellement. C'est la même chose avec la recherche. Tout cela pour dire à quel point mes collègues Limoilou, Martin, Solène, William, David, Mathieu et bien sûr Frédéric ont été importants depuis leur arrivée dans le laboratoire. Pouvoir discuter de nos problèmes comme de nos réussites entre étudiants vivant les mêmes choses rend la vie beaucoup plus agréable! Même au-delà, ce sont tous de très bons amis avec lesquels c'est toujours agréable de se retrouver soit en congrès soit tout simplement autour d'un bon rafraîchissement.

Enfin, outre le support moral, le support financier est indispensable à l'accomplissement d'un tel projet. De nombreux organismes subventionnaires ont investi les subsides nécessaires à l'obtention des résultats présentés dans ce mémoire et je tiens à les en remercier. Tout d'abord le Fonds québécois de recherche sur la nature et les technologies (FQRNT), le Fonds de la recherche forestière du Saguenay-Lac-Saint-Jean, le Conseil de recherche en science naturelle et génie du Canada (CRSNG), AbitibiBowater inc., le Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec, Développement économique Canada, la Fondation de la faune du Québec, le Conseil de l'industrie forestière du Québec, la Fondation de l'Université du Québec à Rimouski, le Service canadien de la faune du Canada par l'entremise du Fonds autochtone pour les espèces en périls, ainsi que la Première Nation des Innus Essipit.

RÉSUMÉ

Le caribou forestier (*Rangifer tarandus caribou*) est une espèce à statut particulier en déclin dans presque l'ensemble de son aire de répartition. Face à ce constat, des stratégies d'aménagement forestier ont été suggérées et mises en place dans l'optique de stabiliser les populations. Au Québec, cette stratégie s'articule principalement autour de la conservation de grands massifs forestiers de 100 à 250 km². Il demeurerait toutefois des incertitudes quant à la taille nécessaire pour que ces massifs puissent remplir leur rôle de même qu'à l'effet des perturbations anthropiques présentes à proximité. De plus, considérant l'importance du lichen terricole dans la diète du caribou, particulièrement en hiver, une disposition plus éclairée de ces massifs d'un point de vue alimentaire pourrait avoir des répercussions positives sur la survie des individus, d'où l'intérêt de développer un outil permettant de prédire la répartition du lichen terricole ainsi que sa biomasse. Nous avons donc formulé comme hypothèses que l'utilisation des massifs forestiers résiduels par le caribou serait fonction de la taille de ceux-ci mais aussi de la composition et de la structure du paysage environnant et ce à des échelles spatiales variant selon son cycle vital. Concernant la biomasse de lichen terricole, elle serait influencée par la structure du peuplement ainsi que par la position géographique. En comparant les attributs des massifs forestiers résiduels à leur utilisation par le caribou, nous avons souligné l'importance de la taille de ceux-ci, mais aussi la grande échelle à laquelle l'environnement influençait le comportement du caribou, celle-ci pouvant atteindre 7,5 km autour des massifs selon la saison. Les routes et les chalets avaient généralement un effet négatif sur l'utilisation des massifs par le caribou alors que la proximité avec d'autres habitats favorables avait l'effet inverse. Suite à un inventaire terrain, nous avons développé un indice permettant de prédire la biomasse de lichen à l'échelle du paysage, celle-ci étant plus importante dans les peuplements de faible densité et hauteur ainsi qu'aux latitudes plus élevées. Ces résultats permettront de raffiner les stratégies de conservation du caribou forestier en fonction de son utilisation de l'espace tout en protégeant ses ressources alimentaires.

Mots clés : Caribou forestier; lichen terricole; forêt résiduelle; perturbation anthropique; utilisation de l'espace, échelle d'influence; configuration spatiale; structure des peuplements; biomasse lichénique.

ABSTRACT

Forest-dwelling caribou (*Rangifer tarandus caribou*), a vulnerable species, has experienced a severe decline throughout its entire range. To address this issue, forest management strategies were developed and applied in order to maintain viable populations. In Québec (Canada), the strategy aimed to protect large patches of undisturbed mature forest ranging from 100 to 250 km². However, there was some uncertainty about the real size required and the influence of the surrounding disturbed matrix to ensure residual patch use by caribou. Considering the importance of terrestrial lichen in the caribou diet, especially during winter, protected patch disposition that account for this food resource could favour caribou survival. This underlines the necessity to develop a predictive tool to assess lichen distribution and biomass. We therefore hypothesized that residual forest patch use will be related to their size but also to the surrounding landscape composition and structure at scales that will vary following seasons. We proposed that terrestrial lichen biomass will be influenced by stand structures and geographic gradients. By linking residual forest patches attributes to their use by caribou, we underlined the importance of patch size and highlighted the large scale at which environment influence caribou behaviour (i.e., from 0.4 to 7.5 km² depending on the season). Patch use was on average negatively influenced by roads and cabins while being favoured by the proximity of suitable habitat. Based on field surveys, we developed an index to predict terrestrial lichen biomass at the landscape scale. We demonstrated that stands of low density and small height supported higher biomass along a latitudinal south-north gradient. We believe that our results will help revisiting our conservation strategies and management practices at the landscape level using caribou perspective standpoint. They will also allow managers to prioritize conservation of areas that are most likely to contain high lichen biomass, thus favouring caribou population maintenance in heavily disturbed landscape.

Keywords : Forest-dwelling caribou; terrestrial lichen; residual forest patch; anthropogenic disturbance; space use; range of influence; surrounding matrix; stand structure; lichen biomass.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	VII
ABSTRACT.....	XI
TABLE DES MATIÈRES	XIII
LISTE DES TABLEAUX	XV
LISTE DES FIGURES	XVII
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
CHAPITRE 1 INFLUENCE DE LA MATRICE SUR L'UTILISATION DES MASSIFS FORESTIERS RÉSIDUELS PAR LE CARIBOU ET LES IMPLICATIONS POUR SA CONSERVATION	13
1.1 RÉSUMÉ FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE.....	13
1.2 MATRIX INFLUENCES ON ISOLATED PATCH USE BY WIDE-RANGING ANIMALS: CONSERVATION LESSONS FOR WOODLAND CARIBOU	15
CHAPITRE 2 DÉTERMINATION DE LA BIOMASSE DE LICHEN TERRICOLE À PARTIR DE CARTES ÉCOFORESTIÈRES : UN OUTIL D'AIDE À LA DÉCISION LORS DE LA CONFIGURATION DES AIRES PROTÉGÉES POUR LE CARIBOU FORESTIER	47
2.1 RÉSUMÉ FRANÇAIS DU DEUXIÈME ARTICLE.....	47
2.2 ASSESSING TERRESTRIAL LICHEN BIOMASS USING ECOFOREST MAPS: A SUITABLE APPROACH TO PLAN CONSERVATION AREAS FOR FOREST-DWELLING CARIBOU ..	49
CHAPITRE 3 CONCLUSION	79
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	85

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Proportion des massifs forestiers résiduels occupés (% pres) selon des classes de taille logarithmiques pour chaque saison. L'augmentation du pourcentage d'occurrence pour chaque classe est représentée par T/T_{-1} où T réfère à la proportion de massifs forestiers occupée pour cette classe de taille et T_{-1} à la proportion occupée pour la classe de taille précédente. La seconde partie du tableau réfère aux proportions extrapolées, à partir de la section du haut, pour des tailles définies.....	82
--	----

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Présentation de l'aire d'étude et de la répartition des blocs de protection, des massifs de remplacements et des aires protégées au nord du Saguenay – Lac-St-Jean	8
--	---

INTRODUCTION GÉNÉRALE

La conservation des espèces menacées ou vulnérables est maintenant devenue un enjeu mondial, alors que le taux d'extinction ne cesse d'augmenter (Ehrlich et Wilson 1991; Pimm et Raven 2000). De nombreuses causes sont avancées pour expliquer ce phénomène, telles que le réchauffement planétaire (McLaughlin *et al.* 2002; Thomas *et al.* 2004), la pollution (Czech et Krausman 1997) et les interactions avec des espèces invasives (Czech *et al.* 2000), mais la principale raison demeure la perte nette d'habitat au profit de l'utilisation anthropique du territoire (Fahrig 1997, 2001; Schmiegelow et Mönkkönen 2002; Kerr et Cihlar 2004). À ce chapitre, les forêts sont des écosystèmes subissant beaucoup de pression anthropique. La forêt boréale compte à elle seule pour 26% de toute la surface forestière de la planète et demeure, malgré tout, encore largement intacte et continue (Bryant *et al.* 1997; Burton *et al.* 2003). Elle est toutefois exploitée, la récolte de matière ligneuse étant présentement la principale perturbation anthropique à grande échelle, et ce, pour l'ensemble de la ceinture forestière boréale (Burton *et al.* 2003). Il en résulte, pour les superficies affectées, une altération du régime des perturbations naturelles, une simplification structurelle à l'intérieur du peuplement, une modification de la composition spécifique ainsi qu'un rajeunissement et une homogénéisation du paysage forestier (Östlund *et al.* 1997; Nguyen-Xuan *et al.* 2000; Bergeron *et al.* 2002). Ces transformations ont des répercussions importantes pour plusieurs espèces animales associées à cet écosystème. Les forêts mûres et surannées sont des milieux particulièrement sensibles puisqu'elles sont recherchées autant par l'industrie que par un ensemble d'espèces qui y sont inféodées, dont le caribou (*Rangifer tarandus caribou*) (Edenius et Elmberg 1996; McKenney *et al.* 1998; Hins *et al.* 2009).

Présentation du sujet d'étude

Le caribou des bois est une sous-espèce nord-américaine du renne (*Rangifer tarandus*) présent en Eurasie. Cette sous-espèce se divise aussi en écotypes, soit l'écotype toundrique, l'écotype montagnard et l'écotype forestier, reconnus comme étant génétiquement différents (Røed *et al.* 1986; Courtois *et al.* 2003) et utilisant leur environnement de façon distincte. L'écotype forestier se retrouve principalement en forêt boréale, de Terre-Neuve à la Colombie-Britannique, n'est pas grégaire, vit en densité très faible et n'effectue pas de migration altitudinales ou latitudinales importantes (Bergerud 1971; Courtois *et al.* 2001). Cet écotype fait depuis peu l'objet d'une préoccupation croissante, particulièrement depuis la reconnaissance de son statut précaire au Canada en 2002 (COSEPAC 2008) et au Québec en 2005 (MRNF 2008). En effet, depuis le début du 20^e siècle, la répartition du caribou forestier a régressé vers le nord de façon importante (Bergerud 1974a; Courtois *et al.* 2001). Autrefois présent au sud du fleuve Saint-Laurent jusqu'au nord-est des États-Unis, il ne subsiste aujourd'hui que quelques hardes isolées localisées sous le 49^e parallèle, dont la population réintroduite de Charlevoix (centre du Québec) qui est en difficulté (Sebbane *et al.* 2008). De nombreux facteurs ont été mis en cause pour expliquer ce déclin, dont la chasse et le braconnage intensifs (Bergerud 1974a; Courtois *et al.* 2001), l'expansion de la colonisation (Schaefer 2003), la prédation (Rettie et Messier 1998; Schaefer *et al.* 1999), les épizooties (e.g. vers des méninges, *Parelaphostrongylus tenuis*) (Bergerud et Mercer 1989) et les perturbations anthropiques (Schaefer 2003), parmi lesquelles vient au premier rang l'exploitation forestière. Des études menées en Ontario ont d'ailleurs établi une relation entre la progression des aires de coupes vers le nord et le recul de la limite méridionale de l'aire de répartition continue du caribou forestier (Schaefer 2003; Vors *et al.* 2007). Cette considération est d'autant plus importante qu'une grande partie de l'aire de répartition du caribou forestier est située dans la portion commerciale de la forêt boréale. Les causes exactes de l'extirpation du caribou des zones perturbées pourraient aussi inclure d'autres paramètres comme le développement de la villégiature (St-Laurent *et al.* 2008) et des structures linéaires (Cumming et Hyer 1998; Vistnes et Nelleman 2008) ainsi que le dérangement anthropique direct (Duchesne *et al.*

2000; Mahoney *et al.* 2001; Seip *et al.* 2007) qui causent tous un abandon temporaire ou permanent des zones affectées.

Depuis un certain nombre d'années, de nombreux chercheurs se sont intéressés à l'écologie du caribou forestier, dont plusieurs à l'extérieur du Québec (e.g. Ontario : Antoniak et Cumming 1998, McKenney *et al.* 1998, Ferguson et Elkie 2004a, b; Manitoba : Schaefer et Pruitt 1991, Metsaranta et Mallory 2007; Saskatchewan : Rettie et Messier 1998, 2001; Alberta : James *et al.* 2004; Saher et Schmiegelow 2005; Colombie-Britannique : Johnson *et al.* 2001, 2002, Gustine *et al.* 2006). Malgré leur éloignement géographique, ces études ont permis de mettre en lumière plusieurs connaissances pouvant s'appliquer à l'écotype forestier dans son ensemble. Ainsi, la stratégie d'évitement des prédateurs serait orientée vers la dispersion dans les forêts résineuses matures et les tourbières, moins propices aux prédateurs, ainsi que vers l'éloignement par rapport aux autres cervidés (proies alternatives), principalement lors de la mise bas (Seip 1992; Ferguson et Elkie 2004a). À l'hiver, le regroupement dans les pessières ouvertes ou fermées avec une quantité de lichens terrestres et/ou arboricoles suffisante serait aussi une façon d'utiliser l'habitat différemment des autres ongulés et d'ainsi permettre une ségrégation spatiale (Antoniak et Cumming 1998; Rettie et Messier 2000; Metsaranta et Mallory 2007). La relation entre l'orignal et le caribou serait en fait de la compétition apparente (Seip 1991). En effet, le partage des mêmes prédateurs (e.g. le loup gris [*Canis lupus*]) fait en sorte qu'une augmentation d'abondance de l'orignal (e.g. via la fragmentation et le rajeunissement du paysage forestier par la coupe) entraînerait une augmentation d'abondance du loup et, par conséquent, une hausse du risque de prédation pour le caribou (Seip 1992). Lorsque la densité de proies est suffisante pour que les densités de loup dépassent de 2,1 à 6,5 ind./1 000 km², la survie du caribou à long terme est peu probable (Bergerud et Elliot 1986; Hebblewhite *et al.* 2007). Les densités de caribou étant en elles-mêmes insuffisantes pour soutenir une telle densité de prédateurs (Seip 1991), la nécessité d'éviter les autres ongulés s'explique donc par la forte association spatiale entre les loups et leur proie principale, par exemple l'orignal (Cumming et Hyer 1998). Toutefois, l'ours noir (*Ursus americanus*), n'étant pas limité par l'abondance de proies et

étant favorisé par une plus grande représentation des parterres de en régénération (Brodeur *et al.* 2008), exerce aussi une influence indéniable sur la dynamique des populations de caribou (Pinard *et al.* 2011) et relativise les densités maximales de loups énoncées plus haut comme étant probablement optimistes.

Au Québec, bien que quelques populations de caribou forestier aient été suivies au cours des 35 dernières années (Jolicoeur 2005) ce n'est que récemment que les grandes lignes des patrons de sélection d'habitat par le caribou forestier en forêt boréale ont été décrites par Courtois (2003) lors d'une étude couvrant en partie le Saguenay-Lac-Saint-Jean et la Côte-Nord. Les résultats obtenus démontraient une sélection pour les peuplements résineux avec ou sans lichen ainsi que les tourbières. Lorsque la perte et la fragmentation du couvert forestier mature survenaient, les caribous réagissaient en évitant ces zones perturbées jusqu'à un seuil où les déplacements ainsi que le taux de mortalité augmentaient, lorsque le domaine vital des individus était entouré de milieux fragmentés, (Courtois *et al.* 2007). Récemment, les travaux de Hins *et al.* (2009) ont apporté un raffinement des connaissances quant à la sélection d'habitat en milieu exploité grâce à la technologie GPS (*Global Positioning System*) qui s'avère plus précise et permet d'accumuler plus de localisations que la télémétrie VHF utilisée antérieurement. C'est ainsi qu'il a été possible de déterminer que les forêts résineuses mûres et surannées et les dénudés secs constituent, à l'échelle de l'aire d'étude et à l'intérieur des domaines vitaux, les milieux les plus recherchés alors que les parterres en régénération étaient évités. Toutefois, une sélection était observée pour les parterres de coupe de 6 à 20 ans, phénomène pouvant s'expliquer par une forte association spatiale entre ces coupes et la forêt résineuse résiduelle adjacente (Hins *et al.* 2009). En effet, la stratégie actuelle de dispersion des coupes, soit la conservation de bandes résiduelles de 60 à 100 m de largeur contigües aux parterres de coupe, répartit les 5% de forêt résiduelle en structure linéaire (Potvin et Bertrand 2004).

La sélection d'habitat et l'utilisation de l'espace se basent sur le principe que chaque individu peut déterminer la qualité des différents types d'habitat et choisir celui ou ceux qui

répondent le mieux à l'optimisation de son succès reproducteur et de sa survie (*fitness*) (Schlaepfer *et al.* 2002; Morris 2003). Toutefois, comme elle ne peut être évaluée directement par l'individu, l'utilisation d'indices (e.g. la présence d'une espèce végétale, la structure forestière), sélectionnés évolutivement et reconnus pour être associés à des habitats de qualité, permet aux différentes espèces de ne pas se répartir aléatoirement dans le paysage (Schlaepfer *et al.* 2002; Battin 2004). Ces indices peuvent, par exemple, permettre un bon synchronisme entre la reproduction et l'abondance de nourriture (Visser *et al.* 1998; Buse *et al.* 1999), ou une diminution du risque de prédation (Ratti et Reese 1988; Purcell et Verner 1998). L'habitat ainsi préféré par les individus se nomme source et permet une croissance positive de la population. Toutefois, suite à une modification rapide de l'environnement, les mêmes indices peuvent mener à un mauvais choix d'habitat ou à une désynchronisation comportementale (e.g. Best 1986; Boal et Mannan 1999). Ce découplage entre les indices et la qualité de l'habitat est souvent produit par un effet anthropique (e.g. perturbation de l'habitat) créant un changement trop rapide pour être suivi par une adaptation comportementale des individus. L'habitat sélectionné entraîne donc un déclin de la population à l'intérieur de ses limites et devient un piège écologique (Battin 2004).

Dans le cas du caribou forestier, connaissant sa sensibilité à la prédation (Bergerud et Elliot 1986; Seip 1992; Hebblewhite *et al.* 2007) et sa préférence pour les vieilles forêts résineuses (Courtois *et al.* 2002), la perte et la fragmentation de la forêt mature suite à la coupe forestière pourrait potentiellement favoriser la création de pièges écologiques (Hins *et al.* 2009). La proximité entre la végétation en régénération, favorable à l'orignal (Osisko *et al.* 2004; Dussault *et al.* 2005) et à ses prédateurs (e.g. le loup gris et l'ours noir), et la forêt résineuse mature, sélectionnée par le caribou, pourrait conduire à une pression de prédation accrue pour cette dernière espèce. La fidélité au site pourrait aussi contribuer à cette situation (Faille *et al.* 2010). Ce comportement signifie que les individus reviennent là où ils ont connu du succès à la reproduction et/ou un faible risque de prédation (Greenwood 1980). Faille *et al.* (2010) ont mis en évidence que bien que la fidélité au site diminuait dans les zones plus perturbées, elle demeurerait relativement importante, particulièrement

lors de la saison critique de la mise-bas et l'élevage des jeunes. De plus, l'ours noir, dont la prédation est considérée comme étant une cause majeure de la mortalité juvénile chez les ongulés (Linnell *et al.* 1995; Lambert *et al.* 2006; Bastille-Rousseau *et al.* 2010; Pinard *et al.* 2011), sélectionne les parterres en régénération pour leur production de fruits (Brodeur *et al.* 2008). Son régime alimentaire omnivore en fait un prédateur opportuniste, en ce sens qu'il ne dépend pas exclusivement de la disponibilité de proie pour augmenter en densité mais plutôt de l'abondance en fruits et végétaux, éléments présents en quantité dans les milieux perturbés. Une structure spatiale qui favoriserait la proximité entre cette espèce et le caribou pourrait entraîner une prédation encore plus importante (Bastille-Rousseau *et al.* 2010). La concentration du caribou dans quelques parcelles d'habitat, entourées par une concentration élevée de prédateurs, l'empêcherait d'utiliser la dispersion comme stratégie d'évitement et ferait en sorte d'augmenter la probabilité de rencontre avec ses prédateurs. Ce principe pourrait s'apparenter à ce qui est observé chez le caribou montagnard lorsqu'il se concentre sur les sommets montagneux de faible superficie tout en étant entouré par une forte abondance de prédateurs dans les vallées (Wittmer *et al.* 2005; Mosnier *et al.* 2008). Sachant que nombre de ces populations sont en déclin (Wittmer *et al.* 2005), la stratégie de dispersion des coupes est dès lors d'une importance cruciale pour la survie de cette espèce.

Stratégies d'aménagement

L'aménagement écosystémique est une stratégie actuellement préconisée qui consiste à calquer les interventions humaines sur les perturbations naturelles qui se retrouvent à l'intérieur de l'écosystème visé (e.g. Bergeron *et al.* 2002; Harvey *et al.* 2002; Seymour *et al.* 2002). Ce n'est présentement pas le cas, la coupe forestière se déroulant du sud vers le nord en créant de vastes superficies de forêt perturbée sans massifs forestiers de taille importante pour les séparer. De plus, les peuplements issus de la coupe forestière et des feux diffèrent, notamment au niveau du substrat et de la quantité de matière ligneuse résiduelle (McRae *et al.* 2001). Dans une perspective de conservation faunique, plusieurs ont émis l'hypothèse que l'aménagement écosystémique serait moins néfaste pour les

espèces sensibles à l'aménagement forestier (e.g. espèces de fin de succession) puisque par l'émulation des patrons de configuration, des cycles et de la sévérité des feux, la coupe forestière créerait des perturbations auxquelles les organismes de l'écosystème boréal sont adapté (Hunter 1999; Johnson *et al.* 2003) et à la suite desquelles il y aurait retour à l'état d'origine sans risque d'un changement d'état (Burton *et al.* 1999; Bergeron *et al.* 2002; Belleau *et al.* 2007). Compte tenu des différences entre les processus naturels et anthropiques, de la complexité de l'écosystème et des multiples paramètres pouvant interagir entre eux, la réussite de cette stratégie d'émulation des perturbations naturelles (e.g. les feux de forêts) peut être difficile à vérifier (McRae *et al.* 2001; Fall *et al.* 2004). L'atteinte de cet objectif est pourtant essentielle pour plusieurs espèces étroitement associées aux forêts matures telles que le caribou forestier. Considérant que cette espèce a pu se maintenir par adaptation évolutive à l'intérieur d'un habitat subissant de nombreuses perturbations de grande ampleur en modifiant son utilisation de l'espace (Klein 1982; Schaefer et Pruitt 1991), il est plausible qu'elle puisse avoir le potentiel de s'adapter à des aménagements forestiers s'insérant à l'intérieur des limites de perturbation retrouvées naturellement. L'étude des réponses comportementales et démographiques du caribou pourrait permettre le suivi et la validation d'une telle stratégie. Étant fortement associé aux vieilles forêts résineuses (e.g. Antoniak et Cumming 1998; Saher et Schmiegelow 2005; Hins *et al.* 2009) et possédant des exigences en termes d'habitat qui chapeautent les besoins de nombreuses autres espèces, sa conservation constituerait un gain important pour ces dernières, par le biais de la préservation d'une quantité substantielle d'habitat.

En regard de ces résultats, Courtois *et al.* (2004) ont proposé une stratégie visant à conserver de grands blocs de forêt mature de 50 à de 250 km² associés le plus souvent possible à des aires protégées de taille similaire ou supérieure et entourés par des massifs de remplacement (forêt en régénération) de taille similaire destinés à renouveler la forêt et fournir de grandes superficies d'habitat de qualité par des pratiques forestières adaptées (voir Figure 1). Les massifs de remplacement seraient récoltés successivement et les blocs de protection seraient ainsi épargnés par la coupe le temps que les premiers massifs de remplacement atteignent une composition forestière essentiellement résineuse et un âge

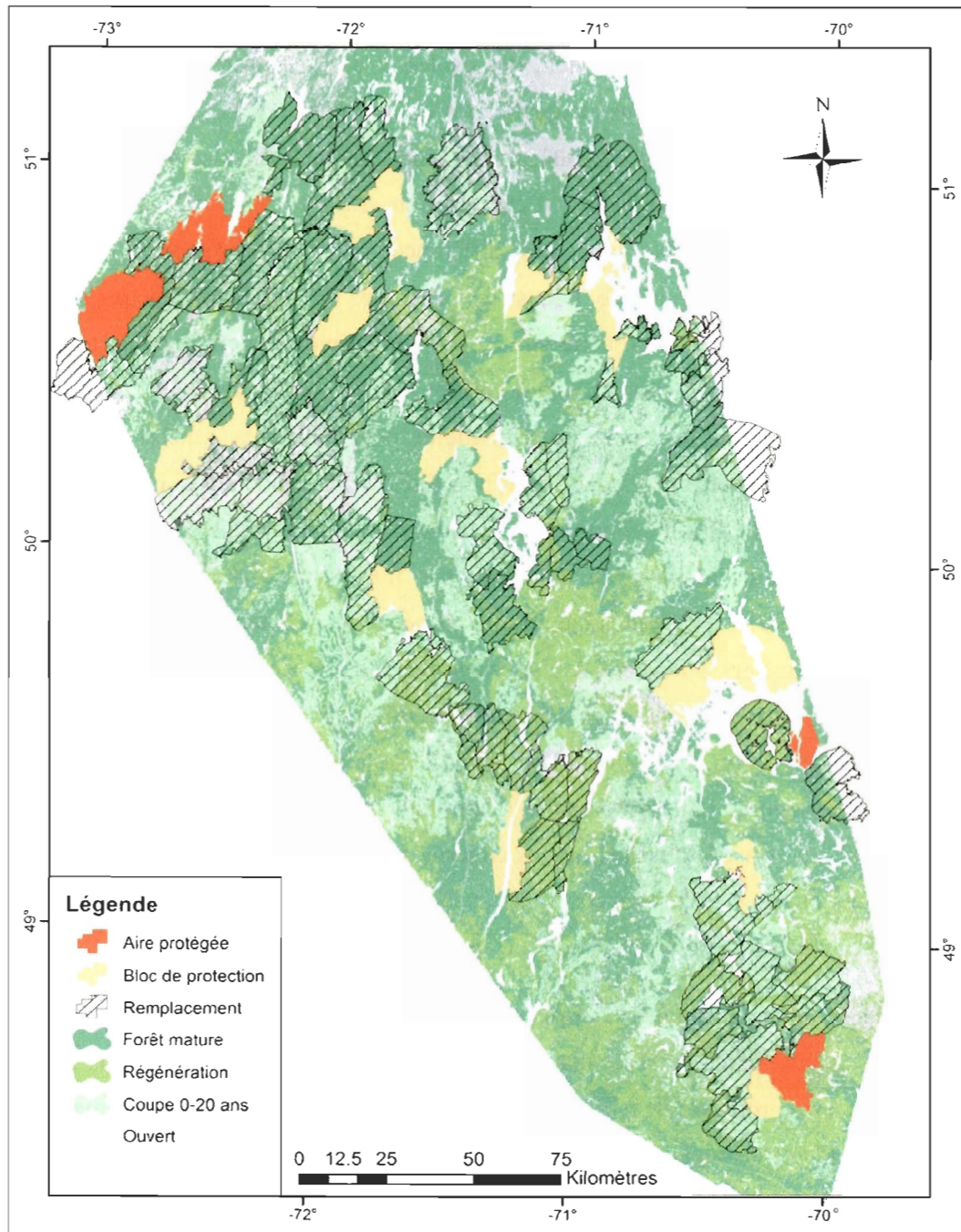


Figure 1. Présentation de l'aire d'étude et de la répartition des blocs de protection, des massifs de remplacements et des aires protégées au nord du Saguenay – Lac-St-Jean.

moyen supérieur à 60 ans (Équipe de Rétablissement du Caribou Forestier du Québec 2008). Les blocs de protection ainsi que les aires protégées présentes seraient reliées par des corridors forestiers assurant une connectivité accrue entre ces différents zonages et favorisant du même coup les déplacements du caribou. Cette stratégie d'aménagement considérerait donc les besoins du caribou en terme d'habitat (i.e. de grands territoires non fragmentés) de même que la dynamique naturelle de la forêt boréale québécoise, soit de grandes superficies perturbées par les feux (version naturelle des massifs de remplacement) jouxtant des massifs forestiers intacts (i.e. les blocs de protection et les aires protégées) (McRae *et al.* 2001; Bergeron *et al.* 2002; Belleau *et al.* 2007).

Cette stratégie d'aménagement est actuellement préconisée dans l'aire de distribution continue de l'écotype forestier du caribou des bois au Québec (Équipe de Rétablissement du Caribou Forestier du Québec 2008). Bien que l'implantation d'une telle stratégie puisse s'étaler sur plusieurs décennies (i.e. le temps requis pour circonscrire l'ensemble des blocs et massifs par les opérations de coupe), il est dès maintenant possible de caractériser l'utilisation par le caribou des massifs forestiers déjà délimités par la coupe ainsi que de quantifier et qualifier ces réponses en termes de sélection d'habitat et d'utilisation de l'espace. Les positionnements télémétriques obtenus grâce à la technologie GPS (*Global Positionning System*) nous permettront de mettre à jour les réponses comportementales du caribou à cette nouvelle stratégie de dispersion des coupes.

Disponibilité des ressources alimentaires

Le manque d'information quant à la disponibilité alimentaire à l'intérieur des massifs forestiers apparaît comme une lacune potentielle de cette stratégie. Pouvant être un facteur limitant en hiver (Rettie et Messier 2000), l'abondance de nourriture devrait faire partie des considérations lors de la planification forestière, au même titre que la protection contre la prédation supportant la décision de conserver de grands massifs de forêt mature. En effet, le régime alimentaire du caribou forestier diffère grandement de celui des autres ongulés, particulièrement pendant la saison hivernale (Bergerud 1972, 1974b). Une consommation importante de lichens terrestres (e.g. *Cladina* spp., *Cladonia* spp.; Arseneault *et al.* 1997;

Johnson *et al.* 2001; Briand *et al.* 2009) et une sous-utilisation des tiges arbustives des essences décidues (Bergerud 1972, 1974b) se répercutent dans la sélection d'habitat effectuée par le caribou (McKenney *et al.* 1998; Antoniak et Cumming 1998; Rettie et Messier 1998). Différentes études ont déterminé qu'autant à l'échelle du domaine vital (Rettie et Messier 2000; Johnson *et al.* 2001; Hins *et al.* 2009) qu'à celle du site (Antoniak et Cumming 1998; Johnson *et al.* 2001; Briand *et al.* 2009), les landes à lichen (aussi nommées dénudés secs) et les vieilles pessières ouvertes étaient sélectionnées, deux types de peuplement riches en lichens terricoles. À fine échelle, les caribous recherchaient, à l'intérieur même des peuplements, les sites ayant une plus grande densité de lichen (Antoniak et Cumming 1998; Briand *et al.* 2009) et une faible représentation de la strate arbustive.

Ces conclusions révèlent bien l'importance du lichen terricole et son association apparente avec certains types de peuplements. Toutefois, la cartographie actuelle, basée sur la photo-interprétation, est inadéquate pour évaluer l'abondance en lichen terricole puisqu'il faut un recouvrement supérieur à 40% sur une superficie minimale de 4 ha pour que l'information soit consignée. L'étude réalisée par Lantin (2003) reliant la structure forestière et la biomasse alimentaire représentait déjà une source d'information importante. Toutefois, de nombreuses variables n'étaient pas considérées, telles que l'altitude, la latitude et la pente sans compter les conditions climatiques, topographiques et édaphiques qui diffèrent grandement de celles de notre zone d'étude. C'est pourquoi la création d'un indice de biomasse de lichens terricoles, applicable à grande échelle à partir de cartes écoforestières, permettrait d'établir rapidement la qualité de l'habitat du caribou sur le plan alimentaire sans réaliser à chaque fois des inventaires coûteux et logistiquement complexes. De plus, il pourrait aider à la prise de décision quant aux territoires à protéger lors de la confection d'un plan d'aménagement afin de maximiser la quantité de nourriture disponible pour le caribou forestier.

Objectifs et résultats obtenus

Nos principaux objectifs étaient 1) d'évaluer la taille des massifs forestiers résiduels nécessaire à leur utilisation par le caribou, 2) de déterminer l'influence des attributs du paysage autour des massifs sur leur utilisation et 3) de développer un indice d'abondance de lichen terricole basé sur l'information fournie par les cartes écoforestières (e.g. type d'essence forestière, densité, hauteur et âge des peuplements) permettant de déterminer la biomasse disponible à l'échelle du paysage. Concernant le premier objectif, nous avons formulé l'hypothèse que la taille des massifs forestiers résiduels aurait une influence importante sur l'utilisation par le caribou et nous avons prédit une relation non linéaire entre les deux, soit une augmentation rapide de l'utilisation avec un accroissement de la taille suivi par un abaissement de la courbe pour les grands massifs. L'hypothèse liée au deuxième objectif suppose une variation dans la sensibilité du caribou aux structures du paysage environnant en fonction de son cycle vital et nous avons prédit une échelle d'influence plus importante lors de la mise-bas et de l'élevage des faons que lors du reste de l'année, avec une influence négative des perturbations d'origine anthropique. La biomasse de lichen, quant à elle, varierait en fonction des caractéristiques structurales des peuplements et selon un gradient latitudinal et altitudinal. Nous avons prédit une relation négative entre la biomasse de lichen et la densité forestière et une relation positive avec la latitude.

L'étude de l'utilisation de l'espace par le caribou forestier a permis de connaître la sensibilité du caribou à la configuration spatiale de son environnement ainsi que ses besoins très élevés en termes de superficie d'habitat non perturbé (Chapitre I). Nous avons réussi à développer un indice d'évaluation de la biomasse de lichen terricole à l'échelle du paysage, utilisable à partir de cartes écoforestières et de modèles d'élévation numérique (i.e. représentation graphique des variations altitudinales) afin de déterminer de façon relativement simple et rapide la répartition et la biomasse de cette ressource alimentaire (voir Chapitre II).

CHAPITRE 1

INFLUENCE DE LA MATRICE SUR L'UTILISATION DES MASSIFS FORESTIERS RÉSIDUELS PAR LE CARIBOU ET LES IMPLICATIONS POUR SA CONSERVATION

1.1 RÉSUMÉ FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE

L'est de l'aire de répartition du caribou forestier (*Rangifer tarandus caribou*) est fortement aménagé par la coupe forestière, un type de perturbation reconnu comme étant l'une des causes ultimes de son recul vers le nord. Parmi les habitats importants pour l'espèce, plusieurs études ont souligné une étroite association entre le caribou et les grands massifs résineux matures. Nous avons voulu déterminer quelle était la taille des massifs forestiers résiduels nécessaire à leur utilisation et comment les attributs du paysage environnant pouvaient influencer le comportement du caribou. Pour répondre à cette question, nous avons suivi 51 femelles avec des colliers GPS au nord du Saguenay – Lac-St-Jean (Québec, Canada) entre 2004 et 2010. La taille des massifs forestiers résiduels variait entre 4 et ~170 000 ha. Nous avons découvert que les caractéristiques intrinsèques des massifs, telles que la taille et la composition spécifique des peuplements, influençait à la fois la présence de caribou à l'intérieur de ceux-ci et l'intensité de leur utilisation. La structure et la composition du paysage entourant chaque massif, que ce soit des perturbations ou des habitats préférentiels, avaient un impact sur l'utilisation de ces massifs par le caribou, et ce jusqu'à une distance atteignant 7,5 km. Ces résultats ont d'importantes implications sur l'aménagement forestier compte tenu des efforts majeurs investis dans l'élaboration de stratégies de conservation du caribou malgré peu de démonstrations empiriques quant à leur efficacité. Nous considérons que cette étude permettra de mettre à

jour les stratégies de rétablissement du caribou forestier en fonction de son utilisation de l'espace à l'intérieur des paysages exploités.

Ce premier article est en attente de soumission dans un journal scientifique. Je l'ai conçu en collaboration avec mon directeur Martin-Hugues St-Laurent, professeur au département de biologie, chimie et géographie, mon co-directeur Jean-Pierre Ouellet, professeur et vice-recteur à la formation et la recherche à l'UQAR ainsi qu'avec Claude Dussault, biologiste au ministère des Ressources naturelles et de la Faune. En tant que premier auteur, j'ai développé les hypothèses de travail ainsi que l'approche analytique, j'ai extrait les données par analyses géomatiques et rédigé l'article. Le professeur Jean-Pierre Ouellet, second auteur, a participé au niveau du développement des hypothèses et prédictions ainsi que lors de la révision de l'article ainsi qu'au financement. Claude Dussault a participé à l'élaboration de la stratégie de conservation du caribou forestier et s'est impliqué dans la présente validation, ainsi que dans la révision de l'article. Le professeur Martin-Hugues St-Laurent, de sa position clé de dernier auteur, a proposé le sujet de recherche et a été impliqué dans toutes les étapes qui ont mené à cette version de l'article. Il a notamment obtenu le financement du projet et aidé à la formulation des hypothèses, au développement de la méthodologie ainsi qu'à la révision de l'article. Une conférence portant sur cette étude a été présentée à l'automne 2010 à Winnipeg (Canada) lors du 13th *North American Caribou Workshop* ainsi qu'au 35^e congrès de la *Société Québécoise pour l'Étude de la Biologie du Comportement (SQÉBC)* tenu à Montréal (Canada), de même qu'au colloque de transfert de connaissance *Le caribou forestier : un enjeu de développement durable* présenté à Saguenay (Canada) sous l'égide du Ministère des Ressources naturelles et de la Faune.

1.2 MATRIX INFLUENCES ON ISOLATED PATCH USE BY WIDE-RANGING ANIMALS: CONSERVATION LESSONS FOR WOODLAND CARIBOU

ABSTRACT

Researchers usually focus on animal movements and habitat choices when studying space use patterns, however for conservation purposes, it is important to design studies that explicitly quantify responses of targeted species to different land management scenarios where native habitats are maintained within a disturbed matrix. Here we propose an innovative approach that combines the influence of landscape matrices with the intrinsic attributes of remaining habitat patches on the space use behaviour of a wide-ranging ungulate, the woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*), a threatened subspecies of *Rangifer*. Conservation efforts have been made throughout their range to preserve undisturbed areas, with little empirical evidence documenting the potential outcomes of such strategies on caribou conservation. We sought to link characteristics of forest remnants (e.g., size, composition) and their surrounding environment to caribou use (i.e., occurrence and intensity) in a harvested landscape. We tracked 51 females using GPS telemetry north of the Saguenay River (Quebec, Canada) between 2004 and 2010, in a study area where mature forest remnants ranged between 4 and ~170 000 ha. Habitat proportion and anthropogenic feature density within incremental buffer zones (i.e., from 100 m to 7.5 km), together with intrinsic residual forest patch characteristics, were linked to caribou occurrence and location density to establish the range of influence of the surrounding matrix. We found that residual forest patch size and composition influence caribou occurrence and intensity of use within a patch. Both the presence of anthropogenic disturbances and undisturbed areas in the surrounding environment (up to 7.5 km) influence caribou use of residual forest patches. We demonstrated that our methodological approach could be useful to study space use behaviour of other wide-ranging species in order to highlight the impacts of landscape management. Furthermore, our study provides insights that might have important implications for caribou conservation and forest management.

Keywords: Space use; forest-dwelling caribou; landscape configuration; residual forest patch; surrounding matrix; range of influence; anthropogenic disturbances.

1. INTRODUCTION

Landscape heterogeneity, traditionally due to natural processes, is increasingly an outcome of anthropogenic disturbance regimes, forcing living organisms to adapt to the resulting matrix of habitats (Fisher and Lindenmayer 2007). In the boreal forest biome, natural events like fires and defoliating insect outbreaks have recurrently created islands of disturbed habitats in a forested matrix (Bergeron et al. 2002). However, the advent of industrial logging and natural resource development has profoundly changed this previous state, particularly in North America, and mature forests are now becoming isolated in a growing matrix of clearcuts and early seral stands (Mladenoff et al. 1993). Such a fundamental conversion in forest cover dominance could have important impacts on animal behaviour and population dynamics (Andr  n 1994), especially for species that are highly mobile and traditionally relied on large, undisturbed habitat patches (Courtois et al. 2007). Species that inhabit old-growth forests such as woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*, hereafter referred to as caribou; Metsaranta and Mallory 2007; Hins et al. 2009), are recognized to be more affected by habitat alteration because of their large home ranges and strict habitat requirements.

Globally, changes in habitat have been identified as one of the ultimate causes of the recent caribou decline throughout the species historical range (Vors and Boyce 2009). The spatial association between residual mature forest and clearcuts or regenerating stands forces caribou to use habitats where predation risk might be higher (Hins et al. 2009), and current harvesting configuration strategies could create ecological traps (Battin 2004). Anthropogenic disturbances also include roads, cabins and industrial sites, and all are recognized as having a negative influence on caribou and reindeer behaviour well beyond their local footprint (Cumming and Hyer 1998; Vistnes and Nellemann 2008). These anthropogenic features are having indirect negative influences on caribou habitat because

use by humans (e.g., vehicle traffic, recreotourism) may decrease the quality of adjacent environments (Cumming and Hyer 1998; Duchesne et al. 2000; Seip et al. 2007), resulting in a global functional loss of suitable habitats.

Many management strategies in North America focus on conservation of large patches of suitable caribou habitat, based on results of habitat selection studies that provide information on preferential habitats and home range sizes (Johnson et al. 2001; Courtois et al. 2004; Metsaranta and Mallory 2007). However, little is known about the amount of suitable habitat that might be necessary to maintain caribou populations within managed landscapes. There is a lack of empirical evidence supporting the guidelines regarding optimal number, size, composition and configuration of protected areas in the caribou literature. Other factors such as the range of influence and the cumulative number of anthropogenic features (e.g., roads, cabins) and forest rejuvenation in the surrounding matrix could also have a strong influence on their use by caribou.

Assessing the efficiency of a conservation strategy could be done by linking habitat features and disturbances with the space use behaviour of the species of concern. Studies interested in quantifying animal space use are usually based on metrics such as home range size, site fidelity (home range overlap), movement rates between individuals (Jetz et al. 2004; Börger et al. 2008) or contrast frequented and available habitats to describe habitat selection (Johnson 1980; Manly et al. 2002). All these methods are based on using animals as sampling units, which could limit the establishment of links between animal distribution and landscape structure under a wide range of habitat configurations. For example, two patches of suitable habitat that are of similar size and composition could be frequented in a different manner depending on their shape and the surrounding environment. Instead of using animal telemetry locations to characterize selection of different habitat types, we propose here to focus on habitat patches as the sampling units in order to discriminate factors that might influence their use by a given species. This approach can be implemented easily in a patchy environment where suitable patches of habitat are surrounded by an unfavourable matrix. Moreover, this pattern is very likely to apply to an increasing number of species with the upsurge of human encroachment within prime wildlife habitat

(Sanderson et al. 2002) such as boreal forest. We believe that quantifying species use of a given habitat patch is of central importance for both landscape management and conservation efforts.

Using a habitat patch framework, our objectives were to (1) determine the extent of mature forest required by caribou following two hierarchical steps; first, where they distribute themselves (i.e., occurrence) and second, how they use the selected habitat (i.e., intensity of use). We also sought to (2) identify which landscape features, both natural and anthropogenic, influence the use of these residual forest patches.

2. METHODS

2.1 Study area

The study area was located north of Lake Saint-Jean and the Saguenay River (Québec, Canada), and covered approximately 17 600 km², centered on Piraube Lake in the north (49°42'– 51°00'N, 71°10'– 72°09'W) and Portneuf Lake (48°21'– 49°45'N, 69°51'– 71°12'W) in the south. Forests in the northern part were characteristic of the spruce – moss domain and between 5 % (2004) and 10 % (2010) of the area had been harvested. Hypnaceous mosses with ericaceous shrubs and sparse herbaceous plants were the most common features in the understory, although terrestrial lichen (e.g., *Cladina* spp.) can be locally abundant. Forests in the southern part of the study area were transitional between the spruce – moss domain and the balsam fir – white birch domain, and logging was more common, with ~35 % of the area harvested. This study area offers a strong gradient of anthropogenic disturbances from south to north and is representative of boreal forest in Quebec, as the spruce – moss domain covers 412 400 km² of the province while the balsam fir – white birch domain covers 139 000 km². The mean annual temperature ranges between -2.5 and 0°C and annual precipitation fluctuates between 1 000 and 1 300 mm, of which 30 to 35 % falls as snow (Robitaille and Saucier 1998). The elevation ranges between 300-800 m with low rolling relief, with somewhat flatter relief and lower elevations in the northern part.

2.2 Statistical approach

Our analyses were based on the residual forest patch as sampling unit in order to identify which variables could explain caribou occurrence (presence – absence) and the intensity of the use (GPS location density) within these patches. To do so, we carried out a two-step analysis beginning with a logistic regression to discriminate between occupied and unoccupied patches, followed by a multiple regression on occupied patches only.

2.2.1 Residual patch delineation

In order to delineate residual forest patches, we used ecoforest maps provided by the Ministère des Ressources naturelles et de la Faune (MRNF) of the province of Québec, which are updated each year with new natural and anthropogenic disturbance polygons (e.g., forest fires, cutblocks, windthrows). We classified forest stands into categories relevant for caribou ecology based on studies of their habitat selection (Courtois et al. 2007; Metsaranta and Mallory 2007; Hins et al. 2009). Since mature coniferous forest (≥ 75 % of conifers) is known to be strongly selected for by caribou almost year round, we kept only stands ≥ 50 years old to delimit residual patches. We also included deciduous and mixed stands (> 25 % of deciduous species) of the same age class to determine their influence on caribou space use, as they are often interspersed with coniferous forest and then included in protected area when present in limited amounts (Courtois et al. 2007). As residual forest is often distributed in linear strips with < 120 m separating adjacent cutblocks following several provincial forestry regulations (Hins et al. 2009), most of the mature forest appears physically connected. In order to disconnect the residual forest fragments that are linked by these narrow strips, we then implemented a negative buffer of 60 m to remove residual forest strips, and thereafter removed all residual fragments smaller than 2 ha in size. Following, we applied a positive buffer of 60 m to restore the original size for every residual forest patch wider than 120 m.

2.2.2 GPS telemetry surveys

In order to assess the use of the residual forest patches by caribou, we captured a total of 127 females/year between 2004 and 2010 (18 to 25 depending on the year) and fitted them with GPS collars (Lotek Wireless Inc., models 2200L and 3300L; Telonics Inc., models TGW 3600 and TGW 4600). We used only females because their behavior is likely to influence calf survival and population dynamics (Pinard et al. 2011). As GPS collars were programmed to attempt a location every 1 to 4 hours depending of the year and individual, we systematically subsampled our data set to retain one location per individual every 4 hours. The study area was delineated using a 100 % minimum convex polygon (MCP) for each year to identify the residual forest blocks that were available for caribou. We conducted our analyses by season (i.e., spring: April 15th to May 20th; calving; May 21st to June 20th; summer: June 21st to September 14th; rut: September 15th to October 31st; winter: November 1st to April 14th) as caribou habitat requirements and selection patterns differ between seasons (Hins et al. 2009). Every residual forest patch that contained at least one location was classified as having caribou present (1), while the others were coded as caribou absent (0). We randomly subsampled unoccupied residual patches in order to increase prevalence of presence to ~20 % instead of ~2 %, since too many zeros can underestimate the probability of rare events (King and Zeng, 2001). Location density (i.e., number of locations per hectare of residual forest) was calculated as a proxy of intensity of use by caribou in used residual forest patches. Since seasons did not have the same length, we *a priori* tested if the proportion of occupied patches ($F_{[1,3]} = 3.97$, $P = 0.14$), as well as the mean location density ($F_{[1,3]} = 4.49$, $P = 0.12$) were functions of season length (i.e., number of days per season) to ensure that they did not influence our results.

2.2.3 Scale-sensitive effects of the surrounding environment

We believed that landscape features in the adjacent matrix surrounding the residual forest patches could influence caribou use; we then aimed to delineate the range of influence of different landscape features on caribou space use behaviour. To do so, we used a multiscale approach and calculated the proportion (or density) of seven variables (Table

1) around each residual forest patch within incremental radius buffers of 100, 200, 300, 400, 500, 750, 1 000, 2 000, 3 000, 4 000, 5 000 and 7 500 m. These buffer radii are based on the maximal avoidance distance suggested by Vistnes and Nellemann (2008) for reindeer and caribou. We determined the best scale for the two groups of variables (i.e., habitat and perennial disturbances, Table 1) using Akaike's Information Criterion (AIC). We conducted the analyses independently for the logistic (occurrence) and multiple linear (intensity of use) regressions and for each season, as we expected varying responses throughout the caribou annual cycle. For each variable, we used the best range of influence (i.e., buffer size) for subsequent analyses. All geomatic analyses were carried out using ArcGis 9.3.1 (ESRI 2009).

2.2.4 Model selection

We developed a set of six candidate models (Table 2) where Model 1 only included the year and the area of residual forest patches; these two variables were included in all models to control for their effects. Model 2 accounted for intra-patch composition whereas Model 3 included variables based on the hypothesis that the environment surrounding a patch is more important than the patch composition. Model 4 was similar to Model 3 but included perennial disturbances (i.e., roads and cabins). Model 5 considered perennial disturbances surrounding the patch only and intra-patch composition and finally, Model 6 included all variables. For the logistic regressions, and following visual inspection, we accounted for the non-linear relationship between caribou occurrence and both variables 'Coniferous' and 'Wetland' by adding a quadratic term for these variables. When necessary, we transformed the variables to fulfill linear regression assumptions using log (for "Area", "Mixed", "Cutover", "Road" and "Cabin") or square root (for "Open", "Regen", "Coniferous" and "Wetland") transformations. Prior to all statistical analyses, we assessed colinearity between independent variables. The intensity of use ($\text{locations} \cdot \text{ha}^{-1}$) was also log-transformed as it followed an exponential distribution.

We ranked the candidate models based on their AIC values and kept models with $\Delta\text{AIC} < 2$ (Burnham and Anderson 2001). We used the same models and selection

procedure for each season and for both logistic and multiple linear regressions. For the logistic regression, we used the Receiver Operating Characteristics (ROC) curve and calculated the area under the curve (AUC) to evaluate the predictive power of our models. We considered a model exhibiting an AUC ranging between 0.7 and 0.9 as reliable (Swets 1988; Manel et al. 2001). The fit of multiple linear models was assessed with the adjusted R^2 . In order to determine the contribution of each variable and their intersections for the multiple linear regressions (i.e., intensity of use), we performed variance partitioning (Legendre and Legendre 1998). Statistical analyses were conducted with R 2.11.1 (The R Project for statistical computing 2010).

3. RESULTS

3.1 Presence/absence

3.1.1 Range of influence

Caribou are influenced by their environment at a relatively large scale; the most explicative buffer radius varied from 1 000 to 7 500 m, depending of the season and the group of variables (Figure 1a). Caribou seemed more sensitive to perennial disturbances and habitat variables during spring, rut and winter. However, on average, perennial disturbances have an influence on caribou distribution at larger scale, particularly during rut and winter. To link range of influence of the surrounding matrix and home range size, we calculated *a posteriori* the mean area and standard error of seasonal home ranges using MCP 100% (Figure 1c).

3.1.2 Model selection

The model that best fit the data varied with season, as the global model (Model 6) was the most parsimonious for the rut and winter while Model 4 was the most parsimonious in spring, calving and summer (Table 3). Best models showed strong fit to the data, as the AUC ranged from 0.819 to 0.854. The area of the residual forest patch, the proportion of regenerating stands and the density of roads and cabins surrounding the forest patch were the most important variables on an annual basis (Table 4). The ‘Year’ effect could therefore

be an artefact of the number of caribou monitored each year, which declined throughout the study and could influence the probability of a residual forest patch being used. The impact of road density on caribou occurrence differed between seasons; it was negative during spring, calving and summer, and positive during rut and winter. Similarly, cutovers had a positive effect during calving and summer, a negative influence during winter, and no effect during spring and rut. While the proportion of mixed stands within residual forest patches had a negative effect on caribou occurrence during rut and winter only, the proportion of open areas surrounding residual forest patches were positively linked to caribou occurrence during calving. Non-linear significant relationships were observed with the proportion of coniferous stands and wetlands surrounding residual forest patches during calving, summer, and rut, and during spring and winter, respectively (Table 4). Occurrence probabilities were lower with an intermediate proportion of wetlands within buffers (Figure 2a), and peaked when the proportion of coniferous stands in the matrix surrounding forest patches reached intermediate values (Figure 2b).

3.1.3 Area of residual forest patch

As the size of the residual forest patch had a major influence on caribou occurrence, we modeled the observed occupancy rate by collared caribou (since not all individuals of the population were followed) depending on patch size based on raw data (Figure 3).

3.2 Intensity of use

3.2.1 Range of influence

Keeping only occupied residual forest patches, the scale of surrounding influence ranged between 1 000 m and 7 500 m for habitat variables and between 400 m and 7 500 m for perennial disturbances (Figure 1b). Interestingly, the range of influence for the multiple linear regressions was the mirror image of the one obtained with the logistic regression, the larger buffer radii being found for calving, summer and rut rather than for spring and winter.

3.2.2 Model selection

The complete model (Model 6) best fit the data during the rut, calving and spring seasons, while Model 4 was more parsimonious in summer and winter (Table 3). Nevertheless, the complete model had a $\Delta AIC < 2$ for these latter two seasons. The best models offer an intermediate fit with an adjusted R^2 varying from 0.41 to 0.57 depending on the season. Counterintuitively, patch size had a negative effect on the intensity of use for all seasons (Table 5). The proportion of mixed stands within a residual forest patch negatively influenced the intensity of use for caribou during spring and rut. Amongst the variables measured in the matrix surrounding forest patches, the proportion of open stands mostly had a negative influence (except during winter), as had the proportion of cutovers during spring, of coniferous stands during rut and of wetlands during spring and winter. Opposite to the occurrence analysis, the amount of regenerating forest in the surrounding matrix had no impact on the intensity of use by caribou. Perennial disturbances found in the surrounding matrix had a strong but variable impact depending on the season, as the intensity of use was negatively influenced by cabin density during summer and winter, and to road density during calving, while being positively affected by road density during summer.

3.2.3 Variation partitioning and area of residual forest patch

Patch size was by far the most important variable explaining the intensity of use of residual forest patches by caribou, followed by the habitat variables (Figure 4). Some intersections including the area also explained a notable amount of variance within the data. The intensity of use for each season decreased sharply as the patch size increased (Figure 5) up to $\sim 100 \text{ km}^2$, and it stabilized above this size.

4. DISCUSSION

Using a multiscale approach, we demonstrated how the composition, structure and configuration of residual forest patches in a heavily managed landscape can influence caribou behaviour and report new findings that can help guide conservation strategies.

Using residual forest patches as the sampling unit rather than individual caribou (Hins et al. 2009) or aerial surveys (Fortin et al. 2008; Bowman et al. 2010) allowed us to model the use of a given habitat patch, while considering the surrounding environment at a relatively large scale. While several studies had characterized hierarchical patterns of caribou habitat selection (e.g., Rettie and Messier 2000; Johnson et al. 2001; Hins et al. 2009), our study is novel in modeling the occurrence probability and the intensity of use within residual forest patches based on their characteristics and configuration at the landscape scale and then quantifying their potential for conservation purposes. Although we did not model caribou survival and recruitment within residual forest patches according to the matrix characteristics, space use and habitat selection patterns expressed by a group of individuals are known to influence demographic trends at the population level (McLoughlin et al. 2005).

4.1 Range of influence

Our results show that the surrounding environment influences caribou space use at a very large scale throughout the year. Therefore, the decision to use a given habitat, even a preferential one, is mediated by the amount and the configuration of other habitat features within a buffer around the border up to 7.5 km.

Caribou are already known to exhibit seasonal variations in their movement rates and home range sizes, with larger values typically being recorded during spring, winter and, to a lesser extent, rut (Courtois et al. 2007; Faille et al. 2010). Consequently, we would expect caribou to have a better knowledge of their surrounding environment at a larger scale, and then to prefer residual forest patches located in low-disturbance regions while avoiding those that are within heavily impacted matrices. Reacting to their environment at a large scale allows them to segregate from other prey species, and consequently from predators, thereby reducing their predation risk. In contrast, we would expect caribou to respond to the surrounding environment at a restricted scale when their movement rate and home range size are smaller, e.g., during calving and summer (the latter being the breeding season; Ferguson and Elkie 2004; Faille et al. 2010). Another important issue lies in the

range fidelity behaviour shown by caribou in our study area (Faille et al. 2010), which suggest that individuals avoid disturbances at a smaller scale while being more tolerant at larger scales. Since calving and breeding are critical periods for caribou survival (Gustine et al. 2006; Pinard et al. 2011), information about the immediate surrounding matrix could be sufficient to discard most of the unsuitable patches.

The mirror image observed between the range of influence and intensity of caribou use supports our interpretation that using a given forest patch might be dictated by a hierarchical decision process wherein caribou need to integrate limiting factors at various scales. As discussed previously, if the decision to use a residual forest patch is driven by the environment influence at a small spatial scale (e.g., calving and breeding seasons), then spending more or less time within the selected patch (i.e., intensity of use) may be reflect choices based on larger scales (see Figure 1b) in order to correctly integrate human disturbance and (or) predation risk, and ultimately to stay or leave the patch. Consequently, the two ranges of influence will peak to maximum values alternatively (except for winter), underlining that caribou are using complementary scales when considering their available habitat. This result offers us a habitat-based perspective of the hierarchical habitat selection hypothesis suggested by Rettie and Messier (2000), who stipulated that caribou which cannot mitigate the impacts of limiting factors at the first hierarchical scale (i.e., where they distribute themselves) will be forced to dampen the influence of those factors at the next scale of selection (i.e., where caribou choose to concentrate their activity). The differential use of a residual patch based on the characteristics of the neighbouring environment can also be interpreted as a functional response (Hebblewhite and Merrill 2008; Godvik et al. 2009), as two potentially suitable habitats might not have the same value depending on their configuration at the landscape scale. By considering caribou behaviour from the habitat patch perspective, our approach synthesized the intrinsic patch value (i.e., habitat composition and size) with the environmental influence (i.e., scales of matrix effect).

4.2 Habitat features and perennial disturbances

We demonstrated that the intrinsic residual forest patch composition had an influence on its use by caribou which depended on season. An increasing proportion of deciduous and mixed stands within residual forest patches was found to decrease both caribou presence (during rut and winter) and the intensity of use (during spring and rut). The relative avoidance of deciduous and mixed mature forest stands by caribou was frequently observed (Metsaranta and Mallory 2007; Hins et al. 2009) and is usually explained by the increased use of such stands by predators and alternate prey (Dussault et al. 2005; Houle et al. 2010).

Habitat features surrounding the residual forest patch strongly influence its use by caribou. The large scale (up to 7.5 km) influence of the surrounding environment, especially for the variables related to habitat types suitable to alternative prey and predators, supports the assumption that predation is the primary factor explaining caribou behaviour in managed landscapes. For example, stands that are suitable to other ungulate species and predators in the surrounding matrix decreased the probability that a residual patch would be occupied by caribou. Among these suitable habitat types for predators, regenerating stands between 20-40 years old had far fewer caribou within adjacent residual forest patches almost year round, while the presence of cutovers in the adjacent matrix favours their presence during calving and summer. This reversed influence of logged areas while ageing could be related to the range fidelity behaviour of female caribou, especially during these critical seasons (Ferguson and Elkie 2004; Faille et al. 2010). Indeed, if prior to forest harvesting, caribou were present in a particular area, individuals will continue to return to where they previously had reproductive success or experienced low predation risk (Greenwood 1980) even when human-caused disturbances increase (Faille et al. 2010). Moreover, during the first few years after logging, cutblocks are still used by caribou (Hins et al. 2009) because alternate prey and predators have not had time to express numerical and/or functional responses (Dussault et al. 2005; Brodeur et al. 2008; Houle et al. 2010). Recent cutblocks could therefore offer forage opportunities, especially in spring (Hins et al. 2009). Similar conclusions can be drawn with open areas as the absence of a dense

regenerating shrub layer would not favour moose, bears and wolves. However, when these cutblocks get older and support suitable forage for bears (Brodeur et al. 2008), moose (Dussault et al. 2005) and consequently for wolves (Houle et al. 2010), caribou might be displaced and leave residual forest patches surrounded by 20-40 year old forest stands, as observed by Hins et al. (2009) in our study area.

Regenerating stands had no effect on the intensity of use within residual forest patches, which could be explained by the decision expressed previously (i.e., occurrence level) when caribou decide to use a patch or not. According to the hierarchical habitat selection concept (Rettie and Messier 2000), we could conclude that caribou will so strongly avoid residual forest patches that are embedded in a matrix dominated by regenerating stands that the slight amount of such unsuitable habitat type in the matrix surrounding occupied patches will not influence caribou behaviour. On the contrary, the amount of open habitat and 0-20 year old cutovers in the matrix favoured caribou occurrence within a residual forest patch almost all year long but had a negative influence on the intensity of use. Considering that open habitats and young cutovers are less attractive to bears (Brodeur et al. 2008) and wolves (Houle et al. 2010) compared to older regenerating stands, their abundance in the matrix could favour the dilution of caribou activity outside residual patches, dampening the refuge effect.

Natural habitat types had a variable influence on caribou occurrence within residual forest patches. For example, we found a nonlinear relationship between wetland abundance in the surrounding matrix and caribou occurrence probability during spring and winter with lower values at intermediate wetland abundance, despite evidence suggesting this habitat is often recognized as a selected by caribou as travel routes, refuges from predation, and feeding habitats, especially during spring (Rettie and Messier 2000; James et al 2004; Hins et al. 2009; Skogland 1984). The slight negative effect on the intensity of use could reflect caribou interest in low predation risk habitat types found in the matrix, which dampened the refuge effect.

The amount of mature coniferous forest in the surrounding matrix had an important and positive influence on caribou occurrence within residual forest patches during periods

of the year when home range size are smaller (calving, summer, and rut). The well-known caribou preference towards landscapes with low disturbance levels may explain this result (Fortin et al 2008; Bowman et al. 2010). However, the nonlinear relationship shows that the influence of coniferous stands becomes negative when these stands are found at high abundance in the matrix. Rather than being interpreted as a detrimental effect of mature coniferous forests on caribou occurrence, we suggest that a residual forest patch embedded in a matrix dominated by preferential caribou habitat loses most of its relative attractiveness.

Perennial disturbances had important and primarily negative influences on caribou occurrence and intensity of use; direct and indirect human disturbances (e.g., encounter, noise, odours) can induce anti-predator responses (e.g., vigilance, fleeing, habitat selection, etc.; Frid and Dill 2002). While the impact of cabins was negative on both dependant variables, caribou exhibited more variable responses to roads. Residual forest patches surrounded by high road densities were avoided from spring to the end of summer but had a greater probability of being used during rut and winter. Possible explanations could include easier travel routes linking good habitats during periods of lower calf vulnerability (Gustine et al. 2006; Pinard et al. 2011), sexual partner search facilitation (Fuller and Keith 1981) and lower traffic on roads during winter as a consequence of snow cover accumulation. However, roads bring additional threats for caribou since they are selected by wolves (Whittington et al. 2005; Houle et al. 2010) and could therefore increase predation risk when found near preferential caribou habitat.

4.3 Area effect on caribou occurrence and patch use

The area of residual forest patches was the most important variable explaining both presence and intensity of use by caribou, but in different manners. While positively related to the probability of occurrence, patch area was negatively linked to the location density. Rather than suggesting selection towards small forest remnants, it could represent a refuge-effect, i.e., a concentration of activities in the only suitable and low-risk habitat remaining in the disturbed landscape (Berryman and Hawkins 2006). Within continuous forest or

large residual forest patches, caribou can express their adaptive dispersal behaviour and distribute themselves at low density (Ferguson and Elkie 2004), thereby increasing search time and lowering success rates of predators (Bergerud and Page 1987). Whereas caribou typically avoid small forest fragments when deciding to use a forest patch (i.e., occurrence analysis), they are probably forced to confine themselves within smaller residual stands (refuge-effect) when it is the sole closed-canopy habitat remaining in a matrix heavily disturbed by forestry (clearcuts and regenerating stands) where predation risk is often higher (Brodeur et al. 2008; Houle et al. 2010). Such a behavioural response can also be exacerbated by range fidelity already demonstrated in our study area (Faille et al. 2010). However, we consider that concentration of caribou activity in smaller fragments cannot be sustained for a long period of time, and that these small residual forest patches will probably be abandoned in the near future, following displacement of individuals or withdrawal by predation (Debinski and Holt 2000). Moreover, we believe that such maladaptive habitat selection behaviour could result in a “two-step” extirpation process (Kuussaari et al. 2009) following logging: caribou are initially confined in these numerous small residual forest patches for several years and are thereafter killed (calves, then older senescent adults) by predators which express a numerical response in the surrounding disturbed matrix (Brodeur et al. 2008; Houle et al. 2010). From our perspective, this process could partially explain the recent range recession of forest-dwelling caribou following past (and in some cases current) forest management strategies which have resulted in the retention of only small fragmented and isolated forest remnants (Vors et al. 2007).

An objective of our study was to determine which size of residual forest patches might be suitable for caribou. We showed how caribou occurrence increased with the residual forest patch area in a nonlinear manner. Indeed, the curvilinear relationship indicates that lower gains in caribou occurrence occurred above a given patch size. Nonetheless, this breakpoint was relatively high for most seasons. For the intensity of use, the refuge effect suggested by the higher concentration of caribou locations within smaller residual forest patches might not be sustainable for the long-term, as reported in songbirds

and small mammals by Debinski and Holt (2000). As a guideline, we roughly estimated a $\sim 100 \text{ km}^2$ threshold (see Figure 5) above which location density remains stable, suggesting that the short-term crowding linked to habitat fragmentation ceased above this patch size.

4.4. Implications for conservation

Our methodological approach could be applied to a wide range of species that live in patchy environments. The range of influence of the surrounding landscape on species distribution is rarely studied from the patch standpoint, moreover in a hierarchical manner. By doing so, one can illustrate different scales at which animals trade-off limiting factors such as predation and food access in a spatially structured landscape. Furthermore, it could offer conservation authorities science-based knowledge on species responses to different land protection alternatives.

By describing caribou space use in a managed forested landscape, we showed how this species could be sensitive to human-induced disturbances and habitat alterations at a landscape scale. Based on our results, we recommend that residual forest patches must have a minimal area larger than 100 km^2 in order to avoid crowding that could increase caribou vulnerability to predation. These patches could optimally reach much larger sizes (i.e., $> 400 \text{ km}^2$) to ensure their use. The significant influence of the surrounding matrix features, within ranges which reached up to 7.5 km when determining caribou use of residual forest patches, underlines the necessity for integrative boreal forest management. The long term effect of cutover and the negative influence of perennial structures such as roads and cabins highlights the importance of greatly reducing the disturbance level in regions surrounding areas devoted to caribou conservation. The negative effect of mixed and deciduous stands inside residual forest patches supports priority conservation of mature coniferous forests rather than only agglomerating various types of mature forest covers (Courtois et al. 2004). Along with documenting the large areas required by caribou to fulfill their habitat requirements while limiting their vulnerability to predation, these guidelines illustrate how difficult it is for caribou ecologists, forest industries and policy makers to reconcile socio-economic development and conservation issues.

5. ACKNOWLEDGEMENTS

Many thanks to M. and P. Fast for providing useful comments on an earlier version of this manuscript, and A. Caron for his assistance with statistical and GIS analyses. This project was funded by the following partners: AbitibiBowater Inc., Canada Economic Development, Conseil de l'industrie forestière du Québec, Fondation de la faune du Québec, Fonds québécois de la recherche sur la nature et les technologies, Fonds de recherche forestière du Saguenay–Lac-St-Jean, Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC), Université du Québec à Rimouski and World Wildlife Fund for Nature. We also thank the Essipit First Nation for providing access to their caribou telemetry data, via the Aboriginal Funds for Species at Risk (Environment Canada).

6. REFERENCES

- Andrén, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportion of suitable habitat: A review. – *Oikos* 71: 355-366.
- Battin, J. 2004. When good animals love bad habitats: ecological traps and the conservation of animal populations. – *Cons. Biol.* 18: 1482-1491.
- Bergeron, Y. et al. 2002. Natural fire regime: a guide for sustainable management of the Canadian boreal forest. – *Silva. Fenn.* 36: 81-95.
- Bergerud, A.T. and Page, R.E. 1987. Displacement and dispersion of parturient caribou at calving as antipredator tactics. – *Can. J. Zool.* 65: 1597-1606.
- Berryman, A.A. and Hawkins, B.A. 2006. The refuge as an integrating concept in ecology and evolution. – *Oikos* 115: 192-196.
- Börger, L. et al. 2008. Are there general mechanisms of animal home range behaviour? A review and prospects for future research. – *Ecol. Lett.* 11: 637-650.
- Bowman, J. et al. 2010. Roads, logging, and the large-mammal community of an eastern Canadian boreal forest. – *Can. J. Zool.* 88: 454-467.
- Brodeur, V. et al. 2008. Habitat selection by black bears in intensively logged boreal forest. – *Can. J. Zool.* 86: 1307-1316.

- Burnham, K.P. and Anderson, D.R. 2001. Kullback-Leiber information as a basis for strong inference in ecological studies. – Wildl. Res. 28 : 111-119.
- Courtois, R. et al. 2004. Forest management guidelines for forest-dwelling caribou in Québec. – For. Chron. 80: 598-607.
- Courtois, R. et al. 2007. Effects of forest disturbance on density, space use, and mortality of woodland caribou. – Ecoscience 14: 491-498.
- Cumming, H.G. and Hyer, B.T. 1998. Experimental log hauling through a traditional caribou wintering habitat area. – Can. J. Zool. 76: 241-258.
- Debinski, D.M. and Holt, R.D. 2000. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. – Cons. Biol. 14: 342-355.
- Duchesne, M. et al. 2000. Responses of woodland caribou to winter ecotourism in the Charlevoix Biosphere Reserve, Canada. – Biol. Cons. 96: 311-317.
- Dussault, C. et al. 2005. Linking moose habitat selection to limiting factors. – Ecography 28: 619-628.
- Faille, G. et al. 2010. Range fidelity: the missing link between caribou decline and habitat alteration? – Biol. Cons. 143: 2840-2850.
- Ferguson, S.H. and Elkie, P.C. 2004. Seasonal movement patterns of woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*). – J. Zool. Lond. 262: 125-134.
- Fischer, J. and Lindenmayer, D.B. 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. – Global Ecol. Biogeogr. 16: 265-280.
- Fortin, D. et al. 2008. Winter selection of landscapes by woodland caribou: behavioural response to geographical gradients in habitat attributes. – J. Appl. Ecol. 45: 1392-1400.
- Frid, A. and Dill, L.M. 2002. Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. – Cons. Biol. 6: 11.
- Fuller, T.K. and Keith, L.B. 1981. Woodland caribou population dynamics in northeastern Alberta. – J. Wildl. Manag. 45: 197-213.
- Godvik, I.M.R. et al. 2009. Temporal scales, trade-offs, and functional responses in red deer habitat selection. – Ecology 90: 699-710.

- Greenwood, P.J. 1980. Mating systems, philopatry, and dispersal in birds and mammals. – *Anim. Behav.* 28: 1140-1162.
- Gustine, D.D. et al. 2006. Calf survival of woodland caribou in a multi-predator ecosystem. – *Wildl. Monogr.* 165: 1-32.
- Hebblewhite, M. and Merrill, E. 2008. Modelling wildlife–human relationships for social species with mixed-effects resource selection models. – *J. Appl. Ecol.* 45: 834-844.
- Hins, C. et al. 2009. Habitat selection by forest-dwelling caribou in managed boreal forest of eastern Canada: evidence of a landscape configuration effect. *For. Ecol. Manage.* – 257: 636-643.
- Houle, M. et al. 2010. Cumulative effects of forestry on habitat use by gray wolf (*Canis lupus*) in the boreal forest. – *Landscape Ecol.* 25: 419-433.
- James, A.R.C. et al. 2004. Spatial separation of caribou from moose and its relation to predation by wolves. – *J. Wildl. Manag.* 68: 799-809.
- Jetz, W. et al. 2004. The scaling of animal space use. – *Science* 206: 266-268.
- Johnson, D.H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61: 65-71.
- Johnson, C.J. et al. 2001. Foraging across a variable landscape: behavioural decisions made by woodland caribou at multiple spatial scales. – *Oecologia* 127: 590-602.
- King, G. and Zheng, L. 2001. Logistic regression in rare events data. – *Soc. Pol. Method.*: 137-163.
- Kuussaari, M. et al. 2009. Extinction debt: a challenge for biodiversity conservation. – *Trends Ecol. Evol.* 24: 564-571.
- Legendre, P. and Legendre, L. 1998. *Numerical Ecology*. 2nd Edition, Elsevier Scientific Publishing Company.
- Manel, S. et al. 2001. Evaluating presence-absence models in ecology: the need to account for prevalence. – *J. Appl. Ecol.* 38: 921-931.
- Manly, B.F.J. et al. 2002. *Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies*. 2nd edition. – Kluwer Academic Publisher.

- McLoughlin, P.D. et al. 2005. Relating predation mortality to broad-scale habitat selection. – *J. Anim. Ecol.* 74: 701-707.
- Metsaranta, J.M. and Mallory, F.F. 2007. Ecology and habitat selection of a woodland caribou population in west-central Manitoba, Canada. – *Northeast. Nat.* 14: 571-588.
- Mladenoff, D.J. et al. 1993. Comparing spatial pattern in unaltered old-growth and disturbed forest landscapes. – *Ecol. Appl.* 3: 294-306.
- Pinard, V. et al. 2011. Calving rate, calf survival rate and habitat selection of forest-dwelling caribou in a highly managed landscape. – *J. Wildl. Manag.* in press.
- Rettie, W.J. and Messier, F. 2000. Hierarchical habitat selection by woodland caribou: its relationship to limiting factors. – *Ecography* 23: 466-478.
- Robitaille, A. and Saucier, J.-P. 1998. Paysages régionaux du Québec méridional. Direction de la gestion des stocks forestiers et Direction des relations publiques du ministère des Ressources naturelles du Québec. Les Publications du Québec, 213 p.
- Sanderson, E.W. et al. 2002. Human footprint and the last of the wild. – *BioScience* 52: 891-904.
- Seip, D.R. et al. 2007. Displacement of mountain caribou from winter habitat by snowmobiles. – *J. Wildl. Manag.* 71: 1539-1544.
- Skogland, T. 1984. Wild reindeer foraging-niche organization. – *Holarctic Ecol.* 7: 345-379.
- Swets, J.A. 1988. Measuring the accuracy of diagnostic systems. – *Science* 240: 1285-1293.
- Vistnes, I. and Nellemann, C. 2008. The matter of spatial and temporal scales: a review of reindeer and caribou response to human activity. – *Polar Biol.* 31: 399-407.
- Vors, L.S. et al. 2007. Woodland caribou extirpation and anthropogenic landscape disturbance in Ontario. – *J. Wildl. Manag.* 71: 1249-1256.
- Vors, L.S. and Boyce, M.S. 2009. Global declines of caribou and reindeer. – *Glob. Change Biol.* 15: 2626-2633.
- Whittington, J. et al. 2005. Spatial responses of wolves to roads and trails in mountain valleys. – *Ecol. Appl.* 15: 543-553.

Table 1. Description of variables (mean $\pm$ standard error) used to model caribou presence and intensity of use within residual forest patches in Saguenay – Lac-Saint-Jean, Québec, Canada (2004-2010; $n = 18\,452$).

Variable	Description	Mean ($\pm$ SE)
<i>Residual forest patch attributes</i>		
Area	Area (in ha)	128 ($\pm 2\,893$)
Mixed	Proportion of mixed and deciduous stands > 40 years old	0.16 (± 0.30)
<i>Buffer zone attributes</i>		
<i>Habitat variables</i>		
Cutover	Proportion of cutblocks ≤ 20 years old	0.23 (± 0.17)
Open	Proportion of open areas originating from both natural and anthropogenic disturbances > 20 years old	0.03 (± 0.06)
Regen	Proportion of stands > 20 and ≤ 40 years old	0.25 (± 0.19)
Coniferous	Proportion of coniferous stands > 40 years old	0.29 (± 0.12)
Wetland	Proportion of wetlands	0.02 (± 0.03)
<i>Perennial disturbances</i>		
Cabin	Density of cabins and industrial sites ($\text{nb} \cdot \text{km}^{-2}$)	0.32 (± 0.35)
Road	Density of roads ($\text{km} \cdot \text{km}^{-2}$)	1.72 (± 0.77)

Table 2. Candidate models used to model caribou presence and intensity of use within residual forest patches in Saguenay – Lac-Saint-Jean, Québec, Canada (2004-2010).

Model	Description
1	Presence ~ Years + Area
2	Presence ~ Years + Area + Mixed
3	Presence ~ Years + Area + Cutover + Open + Regen + Coniferous + Wetland
4	Presence ~ Years + Area + Cutover + Open + Regen + Coniferous + Wetland + Cabin + Road
5	Presence ~ Years + Area + Mixed + Cabin + Road
6	Presence ~ Years + Area + Mixed + Cutover + Open + Regen + Coniferous + Wetland + Cabin + Road

Table 3. Candidate model selection explaining variations in caribou occurrence (i.e., presence – absence) and intensity of use (i.e., location density) within residual forest patches in Saguenay – Lac-Saint-Jean, Québec, Canada (2004-2010). The most parsimonious models (i.e., with $\Delta AIC < 2$, shown in bold) were selected using Akaike’s Information Criterion (AIC). We assessed model performance using the Area Under the Curve (AUC) of Receiver Operating Characteristics (ROC) curves for logistic regressions (occurrence) or the adjusted R^2 for multiple linear regressions (intensity of use). See Table 2 for description of models.

	Model	Spring		Calving		Summer		Rut		Winter	
		AIC	AUC/R ²	AIC	AUC/R ²	AIC	AUC/R ²	AIC	AUC/R ²	AIC	AUC/R ²
Occurrence	1	1802.8	0.7163	1504.7	0.7683	2188.3	0.7339	1502.3	0.7551	2072.4	0.7519
	2	1803.5	0.7189	1497.1	0.7702	2158.7	0.7464	1421.0	0.7947	2017.1	0.7695
	3	1672.9	0.8008	1434.3	0.8073	1939.0	0.8190	1382.1	0.8283	1915.7	0.8108
	4	1617.8	0.8187	1387.8	0.8309	1922.5	0.8251	1337.1	0.8432	1836.3	0.8313
	5	1737.6	0.7563	1453.9	0.8022	2140.4	0.7607	1383.9	0.8170	1923.0	0.8030
	6	1618.8	0.8191	1389.8	0.8308	1924.5	0.8251	1300.2	0.8537	1794.3	0.8400
Intensity	1	776.6	0.5484	683.8	0.4383	1042.0	0.4013	575.0	0.5012	1162.5	0.3847
	2	1530.0	0.5483	1296.0	0.4372	2067.7	0.4007	1176.0	0.5019	2132.0	0.3836
	3	770.8	0.5591	678.1	0.4544	1033.7	0.4140	552.0	0.5384	1154.9	0.3979
	4	771.7	0.5601	677.6	0.4581	1020.4	0.4284	555.9	0.5358	1149.5	0.4055
	5	774.2	0.5538	682.4	0.4450	1034.0	0.4119	575.5	0.5045	1154.9	0.3959
	6	767.4	0.5652	676.6	0.4610	1022.3	0.4275	551.8	0.5424	1150.9	0.4050

Table 4. Coefficient estimates and 95% confidence intervals of the independent variables of the most parsimonious models explaining variation in caribou occurrence (i.e., presence – absence) by season in Saguenay – Lac-Saint-Jean, Québec, Canada (2004-2010). Coefficients for which the 95% confidence intervals are not overlapping zero are shown in bold. An alternative model is presented for the spring season, as it had a $\Delta AIC < 2$.

	Year	logArea	Mixed	Cutover	Open	Regen	Coniferous	Coniferous ²	Wetland	Wetland ²	Road	Cabin
<i>Spring</i>												
Estimate	-0.109	1.548		1.053	-1.004	-3.668	0.205	-3.753	-33.836	177.008	-0.636	-1.361
± 95% CI	0.077	0.205		1.684	2.380	1.638	5.114	7.639	13.259	70.782	0.328	0.834
Estimate	-0.109	1.558	-0.253	0.926	-1.250	-3.764	-0.776	-2.778	-34.527	178.233	-0.643	-1.340
± 95% CI	0.077	0.206	0.498	1.700	2.424	1.649	5.442	7.835	13.326	70.788	0.328	0.831
<i>Calving</i>												
Estimate	-0.199	1.629		1.981	3.723	0.020	8.075	-5.632	-8.166	29.694	-0.507	-0.362
± 95% CI	0.090	0.222		1.438	1.623	1.376	4.234	5.975	10.030	46.729	0.174	0.344
<i>Summer</i>												
Estimate	-0.245	1.570		1.230	0.894	-1.962	11.186	-9.069	-8.965	13.859	-0.274	-0.183
± 95% CI	0.074	0.205		1.047	1.241	1.035	3.309	4.658	9.048	53.063	0.079	0.229
<i>Rut</i>												
Estimate	-0.171	1.566	-2.798	-1.178	-0.267	-4.400	5.435	-6.029	1.216	13.148	0.813	-2428
± 95% CI	0.090	0.221	1.046	1.290	1.566	1.494	5.256	7.381	9.674	43.864	0.299	0.814
<i>Winter</i>												
Estimate	-0.238	1.598	-1.800	-1.763	-0.067	-5.758	1.968	-6.156	-35.101	174.051	0.618	-3.053
± 95% CI	0.072	0.204	0.582	1.450	2.397	1.561	5.339	7.661	13.837	79.545	0.300	0.780

Table 5. Coefficient estimates and 95% confidence intervals of the independent variables of the most parsimonious models explaining variation in caribou intensity of use (i.e., location density) by season in Saguenay – Lac-Saint-Jean, Québec, Canada (2004-2010). Coefficients for which the 95% confidence intervals are not overlapping zero are shown in bold. Alternative models are presented for all but the spring season as they had a $\Delta AIC < 2$.

	Year	Area	Mixed	Cutover	Open	Regen	Conifer	Wetland	Road	Cabin
<i>Spring</i>										
Estimate	-0.054	-0.634	-0.946	-2.358	-0.472	-0.296	-0.296	-0.801	0.046	0.062
$\pm$ 95% CI	0.039	0.05	0.747	1.472	0.382	0.371	0.618	0.739	0.131	0.081
<i>Calving</i>										
Estimate	-0.037	-0.524	-0.788	-0.351	-0.720	-0.281	-0.479	-0.942	-1.122	0.033
$\pm$ 95% CI	0.053	0.067	0.906	2.065	0.535	0.626	0.791	1.343	0.114	0.087
Estimate	-0.033	-0.524		0.001	-0.654	-0.242	-0.209	-0.818	-0.121	0.030
$\pm$ 95% CI	0.053	0.067		2.030	0.531	0.626	0.729	1.339	0.115	0.088
Estimate	-0.024	-0.520		-0.727	-0.810	-0.251	-0.353	-0.732		
$\pm$ 95% CI	0.052	0.062		1.914	0.512	0.628	0.718	1.330		
<i>Summer</i>										
Estimate	-0.041	-0.507		-1.498	-0.421	0.190	-0.213	-0.505	0.542	-0.398
$\pm$ 95% CI	0.036	0.050		1.588	0.389	0.473	0.546	1.158	0.316	0.189
Estimate	-0.041	-0.508	0.086	-1.494	-0.419	0.192	-0.185	-0.501	0.545	-0.400
$\pm$ 95% CI	0.036	0.050	0.684	1.590	0.390	0.473	0.589	1.159	0.317	0.189

Table 5. Continued

	Year	Area	Mixed	Cutover	Open	Regen	Conifer	Wetland	Road	Cabin
<i>Rut</i>										
Estimate	-0.069	-0.488	-1.726	-1.450	-1.108	-0.183	-0.888	-0.606	-0.106	0.086
$\pm$ 95% CI	0.040	0.053	1.379	1.767	0.424	0.491	0.745	1.224	0.349	0.239
Estimate	-0.066	-0.505		-1.233	-1.074	-0.171	-0.647	-0.332		
$\pm$ 95% CI	0.040	0.051		1.741	0.423	0.492	0.667	1.038		
<i>Winter</i>										
Estimate	-0.056	-0.489		1.017	0.070	0.093	-0.410	-1.235	0.047	-0.119
$\pm$ 95% CI	0.038	0.061		1.418	0.353	0.406	0.631	1.019	0.127	0.077
Estimate	-0.058	-0.486	-0.363	1.009	0.060	0.089	-0.465	-1.265	0.044	-0.119
$\pm$ 95% CI	0.039	0.061	0.910	1.419	0.354	0.406	0.646	1.023	0.127	0.077

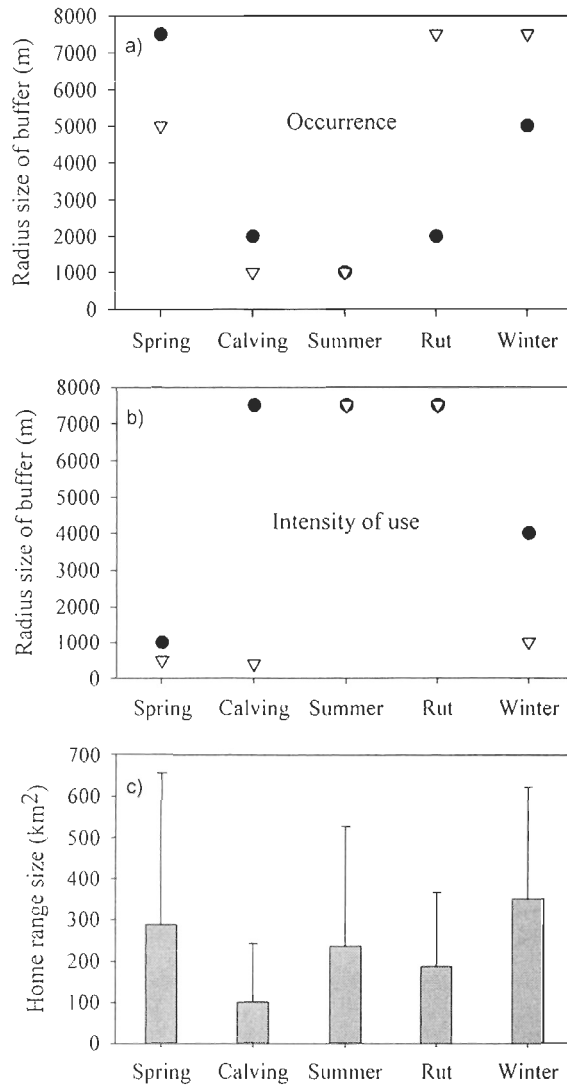


Figure 1. Variations in the radius buffer size identified as the most explicative using Akaike's Information Criterion (AIC) for each season. The group of "Habitat" variables (i.e., Open, Cutover, Regeneration, Conifer, and Wetland stands) is represented with closed circles, while the "Perennial disturbance" group of variables (i.e., Road and Cabin) is represented with gray triangles. The upper panel a) shows buffer radii for the occurrence analysis (i.e., presence/absence), the central panel b) refers to the intensity of use (i.e., location density), and the lower panel c) show the mean size ($\pm$ SE) of seasonal home ranges of female caribou.

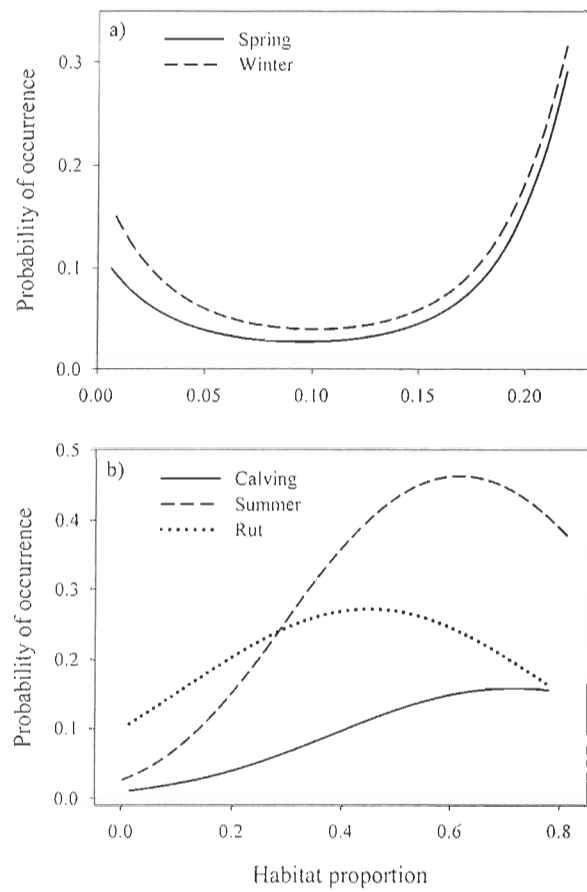


Figure 2. Non-linear relationships between caribou occurrence probability and a) Wetland and b) Coniferous proportions in the surrounding matrix. Only seasons where a significant effect was found are shown.

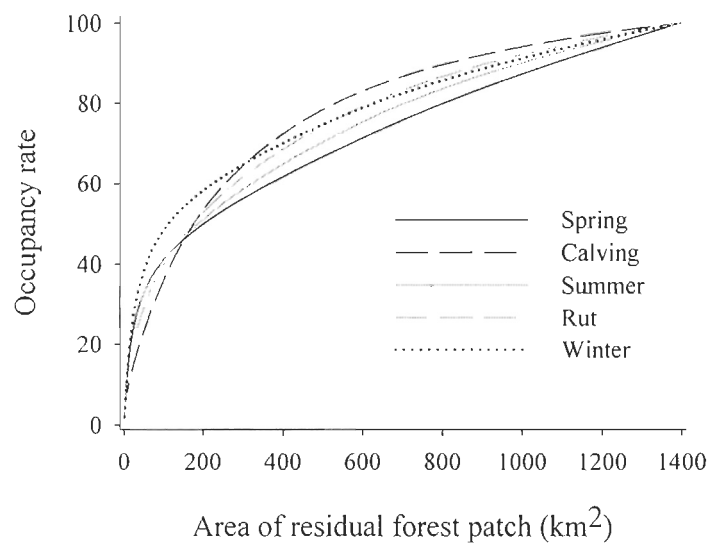


Figure 3. Relationships between the area of residual forest patch and the occupancy rate by caribou for each season, based on raw data.

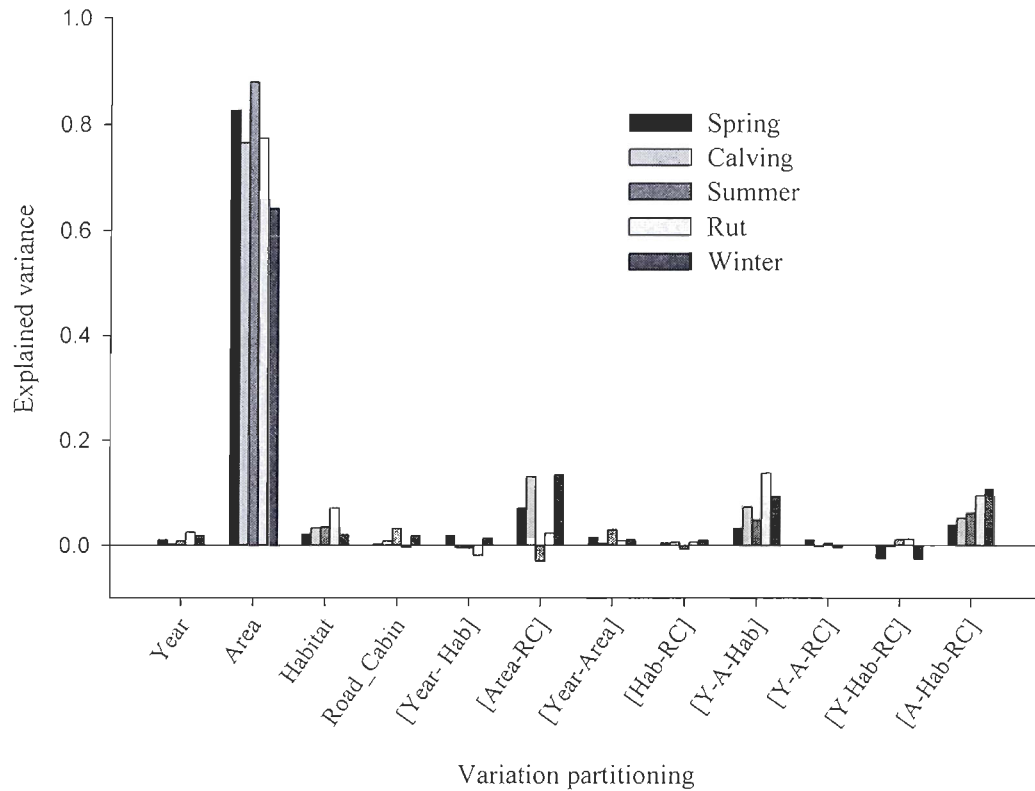


Figure 4. Variation partitioning of the multiple linear regression (intensity of use by caribou) for each season. The explained variation refers to the proportion of the adjusted R^2 encompassed by a variable, a group of variable or intersections between groups and/or variables. The group “Habitat” includes Mixed, Coniferous, Wetland, Regeneration, Open, and Cutover stands.

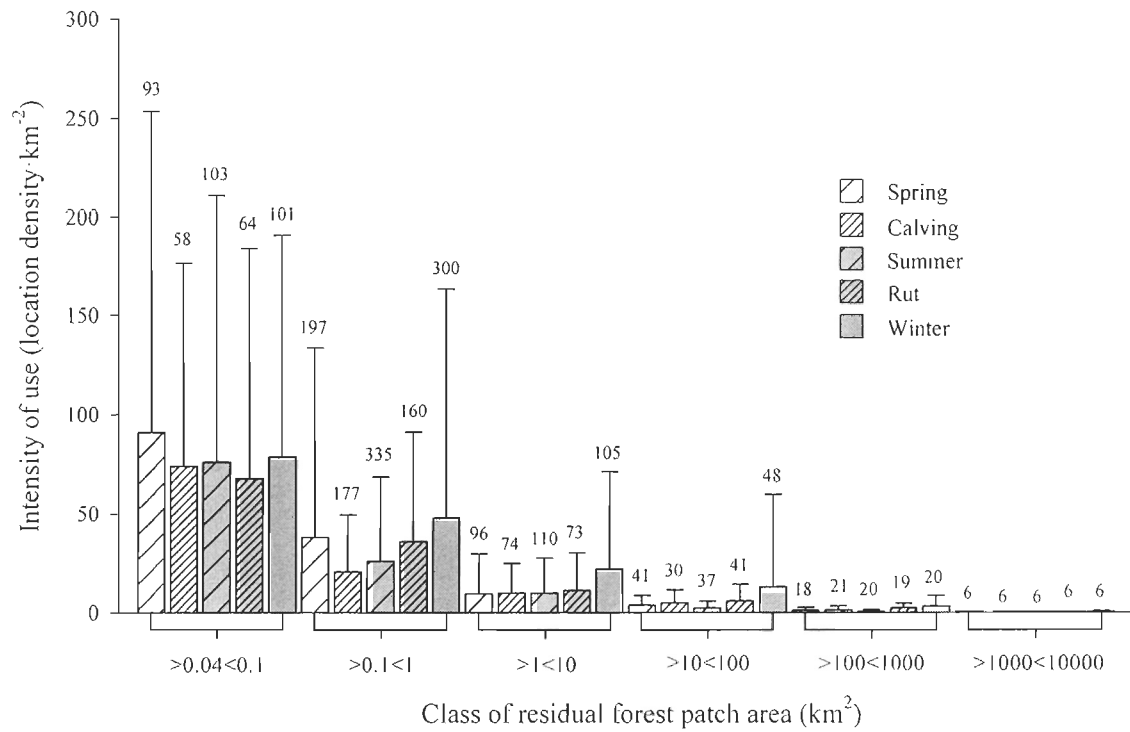


Figure 5. Mean intensity of use ($\pm$ SE) by caribou for each logarithmic size class of residual forest patches (in km²). Sample sizes are shown above the error bars.

CHAPITRE 2

DÉTERMINATION DE LA BIOMASSE DE LICHEN TERRICOLE À PARTIR DE CARTES ÉCOFORESTIÈRES : UN OUTIL D'AIDE À LA DÉCISION LORS DE LA CONFIGURATION DES AIRES PROTÉGÉES POUR LE CARIBOU FORESTIER

2.1 RÉSUMÉ FRANÇAIS DU DEUXIÈME ARTICLE

Les lichens terricoles représentent une part importante de l'alimentation hivernale du caribou forestier (*Rangifer tarandus caribou* Gmelin), et suggérer des lignes guides pouvant orienter les efforts de conservation vers les forêts supportant les plus grandes biomasses de lichen pourrait favoriser le maintien de cette espèce menacée. Notre objectif était donc de développer un indice d'estimation de la biomasse de lichens terricoles disponibles au caribou à l'échelle du paysage, à partir de la carte écoforestière, en se basant sur des caractéristiques des peuplements (âge, densité, hauteur) et de variables géographiques (pente, altitude, latitude). Pour ce faire, nous avons échantillonné 439 sites dans une aire de 8 340 km² localisée >100 km au nord de la rivière Saguenay (Quebec, Canada), dans le domaine de la pessière à mousse de l'est. Étant reconnus pour supporter des lichens terricoles, seuls les peuplements de plus de 50 ans d'âge dont l'épinette était l'essence dominante ont été échantillonnés, représentant 41,8% de l'aire d'étude. À l'aide d'une approche en deux étapes, nous avons premièrement modélisé l'occurrence de lichens, puis ensuite la biomasse de lichens dans les sites où des lichens ont été retrouvés. L'occurrence de lichens était positivement corrélée à la latitude et négativement à l'âge, la hauteur et la densité du peuplement. La biomasse de lichen était quant à elle fonction de l'altitude et de la densité de tiges arborescentes. Un tel indice pourra orienter la

conservation des superficies forestières qui sont le plus susceptibles de contenir de grandes biomasses de lichen, favorisant ainsi le maintien du caribou dans les paysages exploités.

Ce deuxième article est actuellement disponible électroniquement sur le site de la Revue Canadienne de Recherche Forestière (*Canadian Journal of Forest Research*) et paraît dans le numéro de mars 2011 (Lesmerises *et al.* 2001, 41:633-643, doi: 10.1139/X10-229). Je l'ai rédigé en collaboration avec mon directeur Martin-Hugues St-Laurent, professeur au département de biologie, chimie et géographie ainsi qu'avec mon co-directeur Jean-Pierre Ouellet, professeur et vice-recteur à la formation et la recherche à l'UQAR. En tant que premier auteur, j'ai réalisé en grande partie la planification des travaux d'inventaire, dirigé lesdits inventaires, développé l'approche statistique et rédigé l'article. Le professeur Jean-Pierre Ouellet, second auteur, a apporté sa contribution au niveau du développement des hypothèses de recherche, à la révision de l'article ainsi qu'au financement du projet. Le professeur Martin-Hugues St-Laurent, dernier auteur, a apporté son aide tout au long du processus, du financement du projet à la formulation des hypothèses, au développement de la méthodologie jusqu'à la révision de l'article. Une affiche scientifique résumant cette étude a été présentée à l'automne 2010 à Winnipeg (Canada) lors du 13th *North American Caribou Workshop* ainsi qu'au 35^e congrès de la *Société Québécoise pour l'Étude de la Biologie du Comportement (SQÉBC)* tenu à Montréal (Canada), de même qu'au colloque de transfert de connaissance *Le caribou forestier : un enjeu de développement durable* présenté à Saguenay (Canada) sous l'égide du Ministère des Ressources naturelles et de la Faune.

2.2 ASSESSING TERRESTRIAL LICHEN BIOMASS USING ECOFOREST MAPS: A SUITABLE APPROACH TO PLAN CONSERVATION AREAS FOR FOREST-DWELLING CARIBOU

ABSTRACT

Terrestrial lichens are an important part of the winter diet of forest-dwelling caribou (*Rangifer tarandus caribou* Gmelin), and developing forest management guidelines to support high lichen biomass could enhance both individual and population-level health of this threatened species. Our objective was to develop an index to assess terrestrial lichen biomass available to caribou at the landscape scale using ecoforest maps based on forest characteristics (age, density, height) and geographical variables (slope, altitude, latitude). We sampled 439 sites within 8 340 km² of the spruce-moss domain, located >100 km north of the Saguenay River (Quebec, Canada). Since they are known to support terrestrial lichen, we sampled only spruce-dominated stands older than 50 years, representing 41.8% of the study area. Using a two step-approach, we first modeled lichen occurrence and thereafter lichen biomass in sites where lichens were found. Lichen occurrence was positively correlated with latitude but negatively with stand age, height and density. Lichen biomass was primarily a function of altitude and tree density. Using this index could prioritize conservation of areas that are most likely to contain high lichen biomass, thus favoring caribou population maintenance in logged landscapes.

Keywords: Forest-dwelling caribou; forest stand structure; landscape configuration; lichen biomass index; ecoforest maps; protected areas.

INTRODUCTION

Understanding the relationships between forest stand structure and biomass of terrestrial lichen is of prime importance to efficiently assess habitat quality for woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou* Gmelin). The forest-dwelling ecotype of woodland caribou (Courtois et al. 2003), a threatened species in Canada, exhibit patterns of habitat selection that differ from other ungulates inhabiting the same distribution range. For

example, unlike moose (*Alces alces* Linnaeus), caribou select old-growth conifer forests and open lichen woodland as prime habitats (Johnson et al. 2002; Gustine et al. 2006; Hins et al. 2009) in order to segregate themselves from predators while also fulfilling foraging requirements (Johnson 2001; Courtois et al. 2002a). By avoiding stands with an important regeneration layer of deciduous shrub, caribou have little habitat overlap with other cervids like moose (Risenhoover 1989; Molvar et al. 1993; DelGiudice et al. 1997). Consequently, these behavioral decisions limit encounter probability with predators, which feed primarily on ungulate species present at higher densities than caribou (Antoniak and Cumming 1998; Metsaranta and Mallory 2007). Moreover, studies have shown that lichens are an important part of caribou winter diet ($\sim 4.9 \text{ kg} \cdot \text{day}^{-1}$ of dry terrestrial lichen for an adult caribou; Holleman et al. 1979), which are used instead of deciduous shrubs in the boreal forest of northeastern North America (Bergerud 1972, 1974). Terrestrial lichens are far more abundant than arboreal lichens in this area (Courtois 2003) and represent the basis of caribou winter diet, and are thus an essential resource to ensure caribou overwinter survival. Despite their importance as a food source for woodland caribou, little is known about terrestrial lichen distribution at the landscape scale.

In North America, forest harvesting is the main anthropogenic disturbance throughout the entire distribution range of forest-dwelling caribou (Burton et al. 2003). Although previous studies suggest that lichen is not a limiting factor for caribou persistence in the northeastern part of their range (Courtois 2003; Briand et al. 2009), the expansion of logging activities could decrease the global lichen biomass at the landscape scale through the harvest of mature, coniferous forest stands which have the highest probability of supporting terrestrial lichens. Since predation is the proximal cause of most caribou mortality (Bergerud and Elliot 1986; Seip 1992), loss of preferential habitats appears to simultaneously increase predation pressure and limit access to foraging opportunities (Courtois et al. 2002b). Food quantity and availability are of great importance for ungulates because they determine animal condition and reproductive output (Pekins et al. 1998). Consequently, limiting the access to food resources may jeopardize caribou population health through increased movement rates in predation-risk habitats in order to fulfill their diet requirements, thus increasing encounter rates with predators. Such a behavioral

response to forest harvesting could be exacerbated in winter, when caribou diet is not diversified.

Terrestrial lichens are an important element of boreal forest floor composition, particularly in the boreal-tundra transition zone (Kershaw 1978), but also at lower latitudes in spruce and pine stands where lichens are found locally (Payette et al. 2000). The chronosequence in lichen species richness and abundance following disturbance (e.g., fire or timber harvest) has been well studied in softwood stands (e.g., Auclair 1985; Foster 1985; Morneau and Payette 1989; Coxson and Marsh 2001). Lichen coverage is lower when the stand density is high in early seral stands and also when light availability decreases following the closing of the canopy in the late seral stages (Coxson and Marsh 2001; Sulyma and Coxson 2001). However, little has been done to establish the relationships between lichen biomass and stand characteristics (i.e., density, age and height) in northeastern North America. Until now, assessing terrestrial lichen biomass availability had to be done through expensive and time-consuming field surveys. For example, in ecoforest maps used in Quebec, only stands exhibiting more than 40% of lichen coverage are identified as supporting terrestrial lichen. Furthermore, no biomass estimates are available, making these maps useless for decision-making based on foraging opportunities. Using satellites images (such as Landsat TM photos) to assess terrestrial lichen coverage has been done in the taiga-tundra transition as well as in northern areas, and was determined to be an accurate and relevant method for landscapes with little or no tree cover (Chalifoux et al. 2001; Théau et al. 2005). However, such a method is not reliable in boreal forest where canopy closure is high. Whereas spruce stands with patchy lichen are of less importance for barren-ground caribou (since they inhabit areas with far higher lichen cover), they can be a source of food for forest-dwelling caribou in continuous boreal forest (Briand et al. 2009). Other studies have attempted to establish links between lichen productivity and climatic or environmental variables at the landscape and regional scales (e.g., Moser and Nash 1978; Lechowicz 1981), but these studies did not focus on predicting lichen biomass at the stand and landscape scale.

The need for an easy and reliable way to determine terrestrial lichen biomass available for caribou at a large scale, based on forest stand characteristics, is growing together with new management objectives of maintaining large patches of mature forest suitable for caribou in managed landscapes (Courtois et al. 2003). Our objective was therefore to develop an index that allows managers to estimate the biomass of terrestrial lichen available for caribou at the landscape scale using ecoforest maps in order to guide configuration of cut blocks and residual stands. We hypothesized that there are relationships linking stand characteristics and lichen biomass along a latitudinal gradient. Based on previous knowledge, we also predicted a negative relationship between stand density and lichen biomass.

METHODS

Study area

The study area was located approximately 100 km northeast of Dolbeau-Mistassini, Quebec, Canada, (70°27'N to 72°11'N and 49°13'W to 50°18'W). It covered approximately 8,340 km² and was divided in two zones based on forest cover dominance. Forests in the north of the study area were characteristic of the spruce – moss domain and forest harvesting covered less than 5% of the area prior to data collection. Hypnaceous mosses with ericaceous shrubs and sparse herbaceous plants were the most common features within the understory, although terrestrial lichen (e.g., *Cladina* spp. (Browne)) can be locally abundant. Forests in the southern part of the study area were transitional between the spruce – moss domain and the balsam fir – white birch domain, and logging was more common, covering ~35% of the area. We chose the study area because it was representative of boreal forest in Quebec, as the spruce – moss domain covers 412 400 km² of the province, while the balsam fir – white birch domain covers 139,000 km². The mean annual temperature ranges between -2.5 and 0°C and annual precipitation fluctuates between 1,000 and 1,300 mm, of which 30 to 35% falls as snow (Robitaille and Saucier 1998). The elevation ranges between 300-800 m with low rolling relief.

Field sampling

Only spruce dominated stands (mature to old-growth, i.e., between 50 and >120 years old) and open lichen woodland (classified as DS in Quebec's ecoforest map and hereafter considered as a density class) were considered in our analyses as terrestrial lichens are more often seen in such stands (Foster 1985; Morneau and Payette 1989), and because caribou exhibit strong selection toward them (Courtois et al. 2002a; Hins et al. 2009). These stands represented 41.8% of forested lands in the study area. Terrestrial lichens can also be occasionally found in other stands (e.g., mature fir, younger spruce stands < 50 years old) but this occurs infrequently (Crête and Manseau 1996) so these stands were not taken into account during our analyses and we assumed a slight underestimation bias in our biomass estimates. Analyses were then based on two age classes: 1) stands with a dominant tree strata ranging between 50 and 70 years old were considered mature stands with a regular structure; 2) stands with a dominant strata ≥ 90 years old were identified as old growth stands with an irregular structure. Stand age could also provide additional information because of known patterns of colonization by terrestrial lichens, turnover in species since disturbance, and finally replacement by feather moss (*Hypnum* sp.; Coxson and Marsh 2001; Sulyma and Coxson 2001).

Field surveys were conducted in summers 2006, 2007 and 2009. The study area was classified into 24 forest polygon categories following the ecoforest map characteristics of stand age, height and density (Table 1), published by the Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune (MRNF; updated in 2004 for the southern part of the study area and in 2005 for the northern part). Information on ecoforest maps is presented in Appendix A. Fifteen sampling stations were randomly distributed within each available forest category (some categories were lacking or poorly represented in our study area, for example, young stands of tree height H2). We maintained ≥ 500 m between each sampling site to limit spatial autocorrelation and ≥ 100 m from roads to limit edge effects. Although this latter distance came from studies on more sensitive epiphytic lichen (see Esseen and Renhorn 1998; Rheault et al. 2003) and no road-associated negative effect has been found on terrestrial lichen (Harper et al. 2004), we believe that such caution prevented potential

bias. All geomatic analyses were carried out with ArcGIS 9.2 (ESRI, Redlands, California, USA).

At each sampling site ($n = 439$), we placed four 15 m transects oriented in each cardinal direction with three 0.25 m² quadrats every 5 m on the north-south axis and at the ends of the east-west transect. In every 0.25 m² quadrat, we estimated the relative abundance of herbs, mosses, lichens, and ericaceous shrubs as a proportion of ground cover using 10% classes, and we measured lichen mat thickness when present. Since stand heights were not provided in the DS category in Quebec's ecoforest maps, we measured mean tree height from 10 stems and then assigned a height class (from 1 to 4) to each DS site based on this measurement. We randomly and equally allocated an age to every DS stand *a posteriori*, since this information was not provided by ecoforest maps. In order to estimate lichen biomass in relation to mat thickness and cover we harvested, when possible, a 625 cm² lichen sample (25 x 25 cm completely covered by lichen) and measured its thickness. Lichen samples ($n = 117$) were taken from as near as possible to the center of each site, preserved in a paper bag and stored in a dry place to prevent mold growth until laboratory treatments. This method was used instead of freezing samples as done in other studies (e.g., Crête et al. 1990; Arseneault et al. 1997) because of logistical constraints in the field. In the lab, we removed the decaying lower portion of lichens, litter, moss and other exogenous materials, oven-dried the lichen sample at 70°C until mass stabilization (generally 48 h) and then weighed them to the nearest 0.1g.

To estimate lichen biomass, we first performed a linear regression between height and weight of lichen sample. *A priori* tests show that linear relationship fits the data better than a non-linear relationship. The following equation allowed us to calculate lichen biomass $\hat{\beta}$ (kg·ha⁻¹) for each site

$$[\text{eqn. 1}] \quad \hat{\beta} = \left((\alpha x + b) \left(\frac{c}{100} \right) \right) 160$$

where α and b were the slope and intercept of the linear regression, respectively, and x was the mean lichen thickness assessed in each site (i.e., the mean of five

measurements). C referred to the mean cover in percentage of the quadrats at each site and 160 to a constant converting biomass from $\text{g} \cdot (0.0625 \text{ m}^2)^{-1}$ into $\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1}$.

Statistical analyses

Since our sampling sites were distributed along a north-south gradient (~ 240 km long), we first searched for spatial autocorrelation using Principal Coordinates of Neighborhood Matrix (PCNM; Borcard & Legendre 2002). Although no PCNM was significant when regressed on lichen biomass (i.e., when simultaneously considering latitude and longitude), we noted an increase in lichen occurrence in sampling sites with increased latitude. In order to predict lichen biomass, our objective was to relate lichen biomass with latitude, slope (%) and altitude (m) as covariates and stand density, height, and age as fixed factors. Slope and altitude were extracted from a digitized information model (DEM) using Geographic Information System (GIS).

Considering numerous null biomass values in the dataset [leading to violation of regression assumptions (i.e., error normality and variance homogeneity) even following data transformation], we adopted a two-step analytical approach. We began by classifying sites according to presence/absence of terrestrial lichens and randomly split the dataset in two subsets. The first one included 70% of the data and was used to calibrate the candidate models, while the remaining 30% was used as an evaluation dataset to determine the percentage of well-classified sites (Fielding and Bell 1997). In order to highlight factors predicting lichen occurrence we used a logistic regression (logit) with latitude, slope, altitude, age, density, and height as explanatory variables. The last three variables are categorical and were transformed into binary ones, allowing a 1 or a 0 at each level of these variables (e.g., a stand with density class A had a 1 for this level but a 0 for B, C, D, and DS). We developed 24 candidate models that were combinations of landscape variables and stand characteristics (Table 2). Because light availability is of prime importance for lichen presence and growth (Palmqvist and Sundberg 2000; Sulyma and Coxson 2001), we always kept tree density in our models. Because of the conversion of density, age and height into binary variables, we considered only contrasted density levels (i.e., A, D and DS, as

intermediates are often considered less precise; Dussault et al. 2001), only old age level (since absence of old stand indicate young one) and only H2 to account for canopy closure with higher trees (Sulyma and Coxson 2001). Latitude, altitude and slope were considered as potentially important explanatory variables in many candidate models because lichen occurrence increases in well drained soils and in the northern part of boreal forest (Crête and Manseau 1996; Grytnes et al. 2006; Kösta and Tilk 2008). We used Akaike's Information Criterion (AIC) to select the most parsimonious models and conducted model averaging for candidate models exhibiting $\Delta AIC < 2$ (Burnham and Anderson 2001). The Receiver Operating Characteristic (ROC) curve was used to evaluate the proportion of correct classifications (see Boyce et al. 2002) when applying the average model against the 30% evaluation dataset. Area under the curve (AUC) was calculated to assess model predictive power (Swets 1988; Cumming 2000), knowing that an AUC of 0.5 suggests a null model and a perfect model reaches an AUC of 1.0. As discussed in Swets (1988) and Manel et al. (2001), we considered a model showing an AUC ranging between 0.7 and 0.9 as offering useful application potential.

Once the probability of occurrence was determined, we removed all zero-biomass sites from our dataset and performed a multiple linear regression, using only the 70% model-building dataset, with log-transformed biomass using stand age, density, height, latitude, altitude and slope as predictors. The same model selection procedure was used as for the previous logistic regression. As above, we used the average model with the 30% evaluation dataset to compare predicted versus observed lichen biomass (Fielding and Bell 1997). All statistical analysis were carried out using R 2.10 software (The R project for statistical computing 2009).

RESULTS

We found a significant linear relationship between terrestrial lichen weight and thickness ($F_{(df\ 1-112)} = 37.16$; $P < 0.001$; Fig. 1). We used this relationship and equation 1 to calculate the lichen biomass ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$) at each site (mean = $212\ \text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$, ranging from 0 to $3,531\ \text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$). Since no tree height measures were available from the maps for the DS

density category, we attributed height classes to the DS stands ($n = 62$) based on tree measurements in the field, i.e., 89% in the H4 category and 11% in H3, and age classes were randomly distributed between them.

Model averaging of the logistic regression indicated that lichen occurrence increased with latitude, but decreased with tree height and stand density (Table 3). Open lichen woodland (i.e., density DS) explained a large part of variability in lichen presence whereas altitude, slope and stand age appear to have little influence on lichen abundance. The ROC curve and its AUC of 0.775, with a cutoff value of 0.56 (i.e., when probability was over this threshold, sites were classified as having lichen present) indicate that this model performed well in discriminating lichen presence and absence (based on model application against the 30% evaluation dataset).

In contrast with lichen occurrence, the most parsimonious candidate model explaining lichen biomass retained only density, latitude and altitude as the relevant variables (Table 4). The average model included all variables, but only density seems to have a significant influence on lichen biomass. The validation process on the 30% evaluation dataset showed that the correlation between observed and predicted biomass was relatively low (adjusted $R^2 = 0.32$) and the average model tended to consistently overestimate lichen biomass, primarily because the intercept varied greatly depending on whether latitude was included in the model or not (Table 4). Such a weak relationship between predicted and observed biomass could be a result of high variability in the dataset (see Fig. 2). To adjust for this bias, we corrected the predicted biomass using the equation of the previous relationship and grouped sites by stand density (5 classes) and height (3 classes); we then obtained stronger correlations between observed and predicted biomass with an adjusted R^2 of 0.673 for density and of 0.987 for height (Fig. 3). These stronger relationships were obtained using the mean biomass per class that dampened the individual site variation, helping us to achieve our objective of predicting lichen biomass at the landscape scale (i.e., using several forest stands) rather than at the stand scale.

DISCUSSION

Based on a rigorous sampling, we built a relevant index to estimate terrestrial lichen occurrence and biomass from ecoforest maps. The relationship between terrestrial lichen thickness and biomass was not as strong as revealed by other studies; moreover, our slope was different than the one obtained by Moen et al. (2007) with similar lichen species (28.39 instead of 11.22 for the present study). This could be explained by the range of thicknesses that differ greatly between our two study areas, as we reached thickness values twice what they measured, and because the predictive power decreases as the thalli height increased.

We demonstrated that latitude, stand density, height and, to a lesser extent, age were important in determining lichen presence. The decreased occurrence of lichen with higher tree density and height that we observed at the stand level is consistent with conclusions of studies carried out at finer scales. Such a decrease could be due to a reduction in light availability at the ground layer and an accumulation of organic detritus (Auclair 1985; Sulyma and Coxson 2001), inducing a replacement of terrestrial lichen by feather moss. The gradual change, from southern spruce-moss to northern spruce-lichen domains, could explain the increased presence of lichen with increased latitude, as climatic conditions become harsher (e.g., lower annual mean temperature; Robitaille and Saucier 1998).

Although our average logistic model was reliable, its predictive power suggests there are probably other factors that could explain lichen occurrence at finer scales. For example, we used spruce dominated stands but companion species, when present, were balsam fir (*Abies balsamea*), larch (*Larix laricina*) or pine (*Pinus* sp.); each of these is associated with types of soil and ground moisture, factors that can influence terrestrial lichen presence (Ahti and Oksanen 1990; Kösta and Tilk 2008). Disturbance at the origin of the stand (e.g., fire, insect outbreak, windthrow) could also have an impact on its subsequent colonization by terrestrial lichen (Webb 1996; Payette et al. 2000; Girard et al. 2009). We did not include this last variable because ecoforest maps do not give this information for stands older than fifty years. Our index was built using natural disturbance-originating stands only; as lichen responses may differ depending on disturbance type (Webb 1996), the index should only be used to estimate lichen biomass in previously

unharvested area. Despite these considerations, when used properly our model was able to determine areas with higher lichen availability.

Factors determining lichen presence differ from those influencing lichen biomass. According to our results, terrestrial lichen biomass varied with tree density but tree height seemed to be less important because this variable was not included in the top three models. This finding is consistent with studies that show lichen abundance increases with the opening of the canopy and a reduction of tree basal area (e.g., Auclair 1985; Coxson and Marsh 2001; Sulyma and Coxson 2001). However, these studies also underline a reduction of lichen abundance with the closure of the canopy linked with the ageing of the stand. The absence of these effects in our data could be explained by the fact that canopy closure is considered in the estimation of density, wherein an old stand with low tree density will allow as much light to reach the ground as a younger stand with the same density. Other studies have shown that older stands do not always exhibit more closed canopies (Fenton and Bergeron 2007, 2008), but these studies were conducted in a very different study area with older, spruce-dominated stands with open canopy and a sphagnum dominated moss layer where paludification took place. Consequently, soil deposits and topography differ largely, resulting in water accumulation favored by clay abundance and flat relief. As such, soil deposits and topography must be taken into account by managers before using our index, and our models should be recalibrated under different conditions.

Management implication and limits

We have developed an accurate and user friendly method to assess lichen biomass at the landscape scale that will help caribou conservation managers plan habitat disturbances and conservation areas within caribou range. Although our validation analysis informed us that the average model performed weakly (i.e., low predictive power) in assessing terrestrial lichen biomass in a single stand, it seems highly reliable to estimate average biomass values for a group of stands based on their structural characteristics. Again, this limit could be partially explained by the importance of unconsidered predictors that may explain lichen biomass at finer scales, but also because of limited sample size

when trying to build and validate our average model (i.e., less than the half of the sampling sites contained lichen and we retained 30% of these sites to validate the biomass model), making it difficult to counterbalance the variability observed. However, by adding sampling sites, we suggest that the model's reliability could be improved even further. Although this tool is based primarily on the classification of Quebec's ecoforest maps, we believe that it can be easily used as a guideline to develop similar indices in other forested landscapes in North America, based on variations in topography, dominant tree species, and stand structure.

We are confident that this new tool will allow managers to quickly identify groups of stands with greater lichen biomass when planning conservation areas at the landscape scale (see a brief protocol with simple steps in Appendix B). For forest-dwelling caribou conservation, discriminating which areas should be protected can help to maintain the ecotype persistence in logged landscapes by optimizing the wintering habitat carrying capacity.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank the excellent field crew: P.-L. Aubut, C. Blackburn, C. Bourgeois, L. Breton, Y. Briand, J.-A. Charbonneau, C. Chicoine, L. Coulombe, G. Faille, S. Gravel, C. Hins, É. Hovington, F. Lesmerises, É. Mendoza, Y. Neveux, V. Pinard and F. Taillefer. A special thank you to Y. Briand and C. Hins for sharing their data and improving this study. Many thanks to A. Caron for his assistance with statistical and GIS analyses, and M. Fast for providing useful comments on an earlier version of this manuscript. This project was funded by the following partners: Fonds québécois de la recherche sur la nature et les technologies – Action concertée, Fonds de recherche forestière du Saguenay–Lac-St-Jean, Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC), Ministère des Ressources naturelles et de la Faune (MRNF), AbitibiBowater Inc. and the Université du Québec à Rimouski.

REFERENCES

- Ahti, T., and Oksanen, J. 1990. Epigeic lichen communities of taiga and tundra regions. *Vegetatio* **86**(1): 39-70.
- Antoniak, K., and Cumming, H.G. 1998. Analysis of forest stands used by wintering woodland caribou in Ontario. *Rangifer* **10**(Special Issue): 157-168.
- Arseneault, D., Villeneuve, N., Boismenu, C., Leblanc, Y., and Deshayé, J. 1997. Estimating lichen biomass and caribou grazing on the wintering grounds of northern Quebec: an application of fire history and Landsat data. *J. Appl. Ecol.* **34**(1): 65-78.
- Auclair, A.N.D. 1985. Postfire regeneration of plant and soil organic pools in a *Picea mariana*-*Cladonia stellaris* ecosystem. *Can. J. For. Res.* **15**(1): 279-291.
- Bergerud, A.T. 1972. Food habits of Newfoundland caribou. *J. Wildl. Manage.* **36**(3): 913-923.
- Bergerud, A.T. 1974. Relative abundance of food in winter for Newfoundland caribou. *Oikos* **25**(3): 379-387.
- Bergerud, A.T., and Elliot, J.P. 1986. Dynamics of caribou and wolves in northern British Columbia. *Can. J. Zool.* **64**(7): 1515-1529.
- Boyce, M.S., Vernier, P.R., Nielsen, S.E., and Schmiegelow, F.K.A. 2002. Evaluating resource selection functions. *Ecol. Model.* **157**: 281-300.
- Brocard, D., and Legendre, P. 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecol. Model.* **153**: 51-68.
- Briand, Y., Ouellet, J.-P., Dussault, C., and St-Laurent, M.-H. 2009. Fine-scale habitat selection by female forest-dwelling caribou in managed boreal forest: Empirical evidence of a seasonal shift between foraging opportunities and antipredator strategies. *Écoscience* **16**(3): 330-340.

- Burnham, K.P., and Anderson, D.R. 2001. Kullback-Leiber information as a basis for strong inference in ecological studies. *Wildl. Res.* **28**: 111-119.
- Burton, P.J., C. Messier, G.F. Weetman, E.E. Prepas, W.L. Adamowicz et R. Tittler. 2003. The current state of boreal forestry and the drive for change. Pages 1-40 *In* Towards sustainable management of the boreal forest. Burton, P.J., C. Messier, D.W. Smith, W.L. Adamowicz (Eds.). NRC Research Press, Ottawa, 1039 p.
- Chalifoux, S., Saucier, I., Doucet, G.J., and Lamothe, P. 2001. Mapping caribou habitat north of the 51st parallel in Quebec using Landsat imagery. *Rangifer* **14** (Special Issue): 235-245.
- Courtois, R. 2003. La conservation du caribou forestier dans un contexte de perte d'habitat et de fragmentation du milieu. PhD dissertation, Département de biologie et sciences de la santé, Université du Québec à Rimouski (Québec).
- Courtois, R., Ouellet, J.-P., St-Onge, S., Gingras, A., and Dussault, C. 2002a. Préférences d'habitat chez le caribou forestier dans des paysages fragmentés. Société de la faune et des parcs du Québec (Québec).
- Courtois, R., Ouellet, J.-P., Breton, L., Gingras, A., and Dussault, C. 2002b. Effet de la fragmentation du milieu sur l'utilisation de l'espace et la dynamique de population chez le caribou forestier. Société de la faune et des parcs du Québec (Québec).
- Courtois, R., Ouellet, J.-P., De Bellefeuille, S., Dussault, C., and Gingras, A. 2003. Lignes directrices pour l'aménagement forestier en regard du caribou forestier, Québec, Canada. Société de la faune et des parcs du Québec (Québec).
- Coxson, D.S., and Marsh, J. 2001. Lichen chronosequences (postfire and postharvest) in lodgepole pine (*Pinus contorta*) forests of northern interior British Columbia. *Can. J. Bot.* **79**: 1449-1464. doi: 10.1139/cjb-79-12-1449.
- Crête, M., and Manseau, M. 1996. Natural regulation of cervidae along a 1000 km latitudinal gradient: change in trophic dominance. *Evol. Ecol.* **10**: 51-62.

- Crête, M., Morneau, C., and Nault, R. 1990. Biomasse et espèces de lichens terrestres disponibles pour le caribou dans le nord du Québec. *Can. J. Bot.* **68**(10): 2047-2053.
- Cumming, G.S. 2000. Using between-model comparisons to fine-tune linear models of species ranges. *J. Biogeography* **27**: 441-455.
- Delgiudice, G.D., Peterson, R.O., and Samuel, W.M. 1997. Trends of winter nutritional restriction, ticks, and numbers of moose on Isle Royale. *J. Wildl. Manage.* **61**(3): 895-903.
- Dussault, C., Courtois, R., Huot, J., and Ouellet, J.-P. 2001. The use of forest maps for the description of wildlife habitats: limits and recommendations. *Can. J. For. Res.* **31**: 1227-1234. doi: 10.1139/cjfr-31-7-1227.
- Esseen, P.-A., and Renhorn, K.-E. 1998. Edge effects on epiphytic lichen in fragmented forests. *Cons. Biol.* **12**(6): 1307-1317.
- Fenton, N.J., and Bergeron, Y.. 2007. *Spagnum* community change after partial harvest in black spruce boreal forests. *For. Ecol. Manage.* **242**: 24-33.
- Fenton, N.J., and Bergeron, Y. 2008. Does time or habitat make old-growth forests species rich? Bryophytes richness in boreal *Picea mariana* forests. *Biol. Cons.* **141**: 1389-1399.
- Fielding, A.H., and Bell, J.F. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Env. Cons.* **24**(1): 38-49.
- Foster, D.R. 1985. Vegetation development following fire in *Picea mariana* (black spruce) – Pleurozium forests of south-eastern Labrador, Canada. *J. Ecol.* **73**(2): 517-534
- Girard, F., Payette, S., and Gagnon, R. 2009. Origin of the lichen-spruce woodland in the closed-crown zone of eastern Canada. *Global Ecol. Biogeogr.* **18**: 291-303. doi: 10.1111/j.1466-8238.2009.00449.x.

- Grytnes, J.A., Heegaard, E., and Ihlen, P.G. 2006. Species richness of vascular plants, bryophytes, and lichens along an altitudinal gradient in western Norway. *Acta Oecol.* **29**(3): 241-246. doi:10.1016/j.actao.2005.10.007.
- Gustine, D.D., Parker, K.L., Lay, R.J., Gillingham, M.P., and Heard, D.C. 2006. Interpreting resource selection at different scales for woodland caribou in winter. *J. Wildl. Manage.* **70**(6): 1601-1614.
- Harper, K.A., Lesieur, D., Bergeron, Y., and Drapeau, P. 2004. Forest structure and composition at young fire and cut edges in black spruce boreal forest. *Can. J. For. Res.* **34**: 289-302. doi: 10.1139/X03-279.
- Hins, C., Ouellet, J.-P., Dussault, C., and St-Laurent, M.-H. 2009. Habitat selection by forest-dwelling caribou in managed boreal forest of eastern Canada: evidence of a landscape configuration effect. *For. Ecol. Manage.* **257**: 636-643. doi: 10.1016/j.foreco.2008.09.049.
- Holleman, D.F., Luick, J.R., and White, R.G. 1979. Lichen intake estimates for reindeer and caribou during winter. *J. Wildl. Manage.* **43**(1): 192-201.
- Johnson, C.J., Parker, K.L., and Heard, D.C. 2001. Foraging across a variable landscape: behavioral decisions made by woodland caribou at multiple spatial scales. *Oecologia* **127**: 590-602. doi: 10.1007/s004420000573.
- Johnson, C.J., Parker, K.L., Heard, D.C., and Gillingham, M.P. 2002. A multiscale behavioural approach to understanding the movements of woodland caribou. *Ecol. Appl.* **12**(6): 1840-1860.
- Kershaw, K.A. 1978. The role of lichens in boreal tundra transition areas. *Bryologist* **81**(2): 294-306.
- Kösta, H., and Tilk, M. 2008. Variability of bryophytes and lichens on a forested coastal dune Töotusemägi in Southern Estonia. *Forestry Studies* **49**: 71-80.
- Lechowicz, M.J. 1981. The effects of climatic pattern on lichen productivity: *Cetraria cucullata* (Bell.) Ach. in the arctic tundra of Northern Alaska. *Oecologia* **50**: 210-216.

- Manel, S., Williams, H.C., and Ormerod, S.J. 2001. Evaluating presence-absence models in ecology: the need to account for prevalence. *J. Appl. Ecol.* **38**: 921-931.
- Metsaranta, J.M., and Mallory, F.F. 2007. Ecology and habitat selection of a woodland caribou population in west-central Manitoba, Canada. *Northeast. Nat.* **14**(4): 571-588.
- Moen, J., Danell, Ö. and Holt, R. 2007. Non-destructive estimation of lichen biomass. *Rangifer* **27**: 41-46
- Molvar, E.M., Bowyer, R.T., and Ballenberghe, V.V. 1993. Moose herbivory, browse quality, and nutrient cycling in an Alaskan treeline community. *Oecologia* **94**(4): 472-479.
- Morneau, C., and Payette, S. 1989. Postfire lichen-spruce woodland recovery at the limit of the boreal forest in northern Quebec. *Can. J. Bot.* **67**(9): 2770-2782.
- Moser, T.J., and Nash, T.H. III. 1978. Photosynthetic patterns of *Cetraria cucullata* (Bell.) Ach. at Anaktuvuk Pass, Alaska. *Oecologia* **34**: 37-43.
- Palmqvist, K., and Sundberg, B. 2000. Light use efficiency of dry matter gain in five macro-lichens: relative impact of microclimate conditions and species-specific traits. *Plant, Cell and Environment* **23**(1): 1-14.
- Payette, S., Bhiry, N., Delwaide, A., and Simard, M. 2000. Origin of the lichen woodland at its southern range limit in eastern Canada: the catastrophic impact of insect defoliators and fire on the spruce-moss forest. *Can. J. For. Res.* **30**: 288-305.
- Pekins, P.J., Smith, K.S., and Mautz, W.W. 1998. The energy costs of gestation in white-tailed deer. *Can. J. Zool.* **76**: 1091-1097.
- Rheault, H., Drapeau, P., Bergeron, Y., and Esseen, P.-A. 2003. Edge effects on epiphytic lichen in managed black spruce forests of eastern America. *Can J. For. Res.* **33**: 23-32. doi: 10.1139/X02-152.
- Risenhoover, K.L. 1989. Composition and quality of moose winter diets in interior Alaska. *J. Wildl. Manage.* **53**(3): 568-577.

- Robitaille, A., and Saucier, J.-P. 1998. Paysages régionaux du Québec méridional. Direction de la gestion des stocks forestiers et Direction des relations publiques du ministère des Ressources naturelles du Québec. Les Publications du Québec, 213 p.
- Seip, D.R. 1992. Factors limiting woodland caribou populations and their interrelationship with wolves and moose in southeastern British Columbia. *Can. J. Zool.* **70**(8): 1494-1503.
- Sulyma, R., and Coxson, D.S. 2001. Microsite displacement of terrestrial lichens by feather moss mats in late seral pine-lichen woodlands of north-central British Columbia. *Bryologist* **104**(4): 505-516.
- Swets, J.A. 1988. Measuring the accuracy of diagnostic systems. *Science* **240**(4857): 1285-1293.
- Théau, J., Peddle, D.R., and Duguay, C.R. 2005. Mapping lichen in a caribou habitat of Northern Quebec, Canada, using an enhancement-classification method and a spectral mixture analysis. *Remote Sensing of Environment* **94**(2): 232-243. doi:10.1016/j.rse.2004.10.008.
- Webb, E.T. 1996. Survival, persistence, and regeneration of the reindeer lichens, *Cladina stellaris*, *C. rangiferina*, and *C. mitis* following clearcut logging and forest fire in northwestern Ontario. *Rangifer* **10**(Special Issue): 41-47.

Table 1. Description of variables extracted from numeric forest maps and their respective categories considered in the analyses.

Variables	Categories	Description
Age	Young (Yg)	Stands with dominant tree strata ranging from 50 to 70 years old
	Old	Stands with dominant tree strata >90 years old
Height	H2	Stands with dominant tree strata ≥ 17 and < 22 m in height
	H3	Stands with dominant tree strata ≥ 12 and < 17 m in height
	H4	Stands with dominant tree strata ≥ 7 and < 12 m in height
Density	A	Stands with tree cover $> 80\%$
	B	Stands with tree cover ranging from 61% to 80%
	C	Stands with tree cover ranging from 41% to 60%
	D	Stands with tree cover ranging from 25% to 40%
	DS	Stands with tree cover $< 25\%$

Table 2. Groups of variables used to build candidates models. The 24 candidate models represent the combinations of the 6 groups of landscape variables with the 4 groups of stand characteristics.

Landscape variables	Stand characteristics
Latitude + Slope + Altitude	Density + Age + Height
Latitude + Slope	Density + Height
Latitude + Altitude	Density + Age
Slope + Altitude	Density
Latitude	
Slope	

Table 3. Candidate models built to estimate terrestrial lichen occurrence using logistic regressions. Models were classified using Akaike's Information Criterion, and only models exhibiting $\Delta AIC \leq 2$ were presented and used to conduct model averaging.

Model	Y_o	Latitude	Altitude	Slope	Density			Age	Height	AIC	ΔAIC	w_i
					A	D	DS	Old	H2			
Estimate	-47.050	0.945		-0.020	-1.154	0.993	3.429		-1.222	352.90	0.00	0.370
SE	12.227	0.247		0.014	0.420	0.316	0.632		0.420			
Estimate	-50.900	1.019			-1.210	0.969	3.417		-1.169	353.00	0.10	0.352
SE	11.924	0.241			0.444	0.313	0.631		0.417			
Estimate	-47.113	0.948		-0.021	-1.160	0.992	3.424	-0.087	-1.187	354.81	1.91	0.142
SE	12.208	0.246		0.014	0.447	0.316	0.632	0.287	0.435			
Estimate	-46.710	0.940	-0.0002	-0.020	-1.154	0.992	3.429		-1.217	354.89	1.99	0.137
SE	12.991	0.255	0.002	0.014	0.448	0.316	0.632		0.424			
Average												
Estimate	-48.362	0.971	-0.0002	-0.020	-1.175	0.984	3.424	-0.087	-1.198			
SE	3.956	0.497	0.002	0.118	0.661	0.561	0.795	0.287	0.650			

Table 4. Candidate models built to estimate terrestrial lichen biomass using GLMs. Models were classified using Akaike's Information Criterion, and only models exhibiting $\Delta AIC \leq 2$ were presented and used to conduct model averaging.

Model	Y_o	Latitude	Altitude	Slope	Density			Age	Height	AIC	ΔAIC	w_i
					A	D	DS	Old	H2			
Estimate	-1.519	0.096	-0.002		-0.139	0.397	0.631			244.44	0.00	0.321
SE	4.426	0.087	0.001		0.183	0.122	0.122					
Estimate	3.314		-0.002	0.003	-0.148	0.393	0.572			245.38	0.94	0.201
SE	0.469		0.001	0.005	0.186	0.123	0.114					
Estimate	-2.672	0.118	-0.002	0.005	-0.167	0.410	0.628			245.60	1.16	0.180
SE	4.613	0.090	0.001	0.005	0.186	0.123	0.122					
Estimate	-1.667	0.099	-0.002		-0.135	0.390	0.620		-0.180	245.82	1.38	0.161
SE	4.437	0.087	0.001		0.183	0.123	0.123		0.235			
Estimate	-0.742	0.081	-0.002		-0.132	0.409	0.669	0.069		246.13	1.69	0.138
SE	4.664	0.091	0.001		0.184	0.124	0.140	0.128				
Average												
Estimate	-0.673	0.099	-0.002	0.004	-0.144	0.399	0.622	0.069	-0.180			
SE	2.739	0.297	0.030	0.073	0.430	0.302	0.352	0.128	0.235			

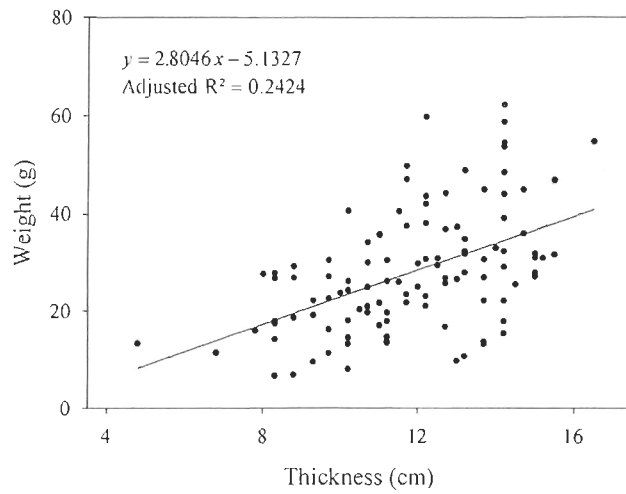


Figure 1. Relationship between lichen thickness and weight ($n = 117$ samples).

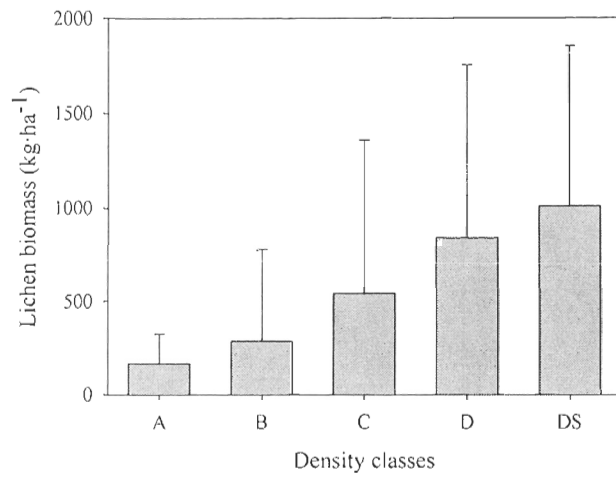


Figure 2. Mean lichen biomass ($\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1} \pm \text{SE}$) by tree cover density classes, based only on sites where lichen was found ($n = 19, 39, 44, 50$ and 57 for density classes A, B, C, D and DS, respectively).

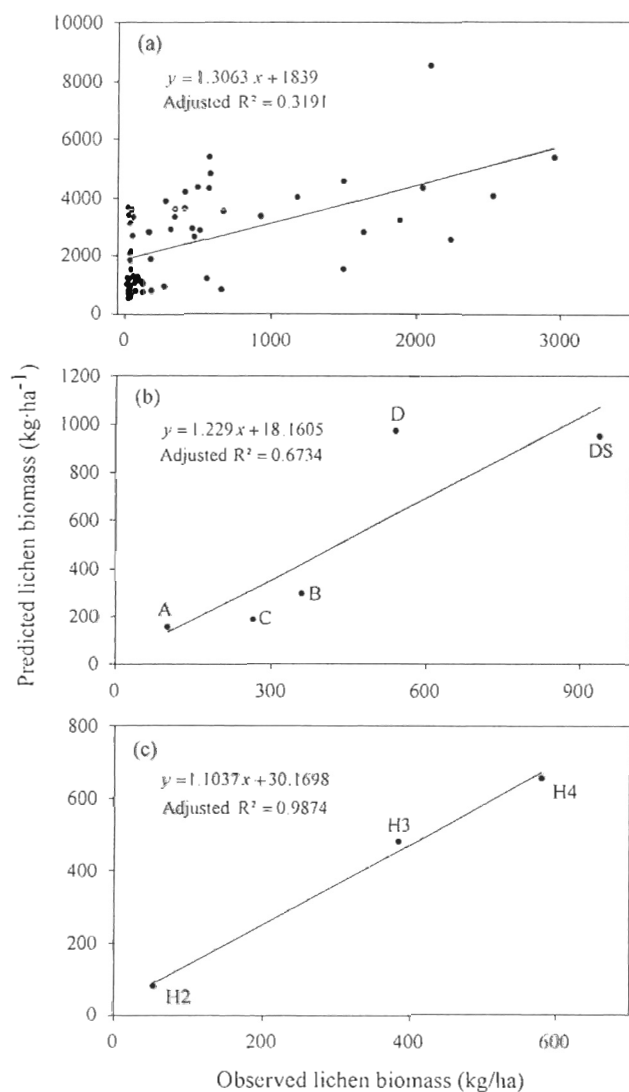


Figure 3. Relationships between observed and predicted lichen biomass for a) all the sampling sites, b) all the density classes and c) all the height classes.

APPENDIX A. Example of the information available in an ecoforest map, published by the Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune (MRNF).

Figure A1. Part of the ecoforest map inside the study area. Each polygon represents a different stand where the value of at least one variable recorded in the attribute table (see Table A1) differs from other surrounding polygons.

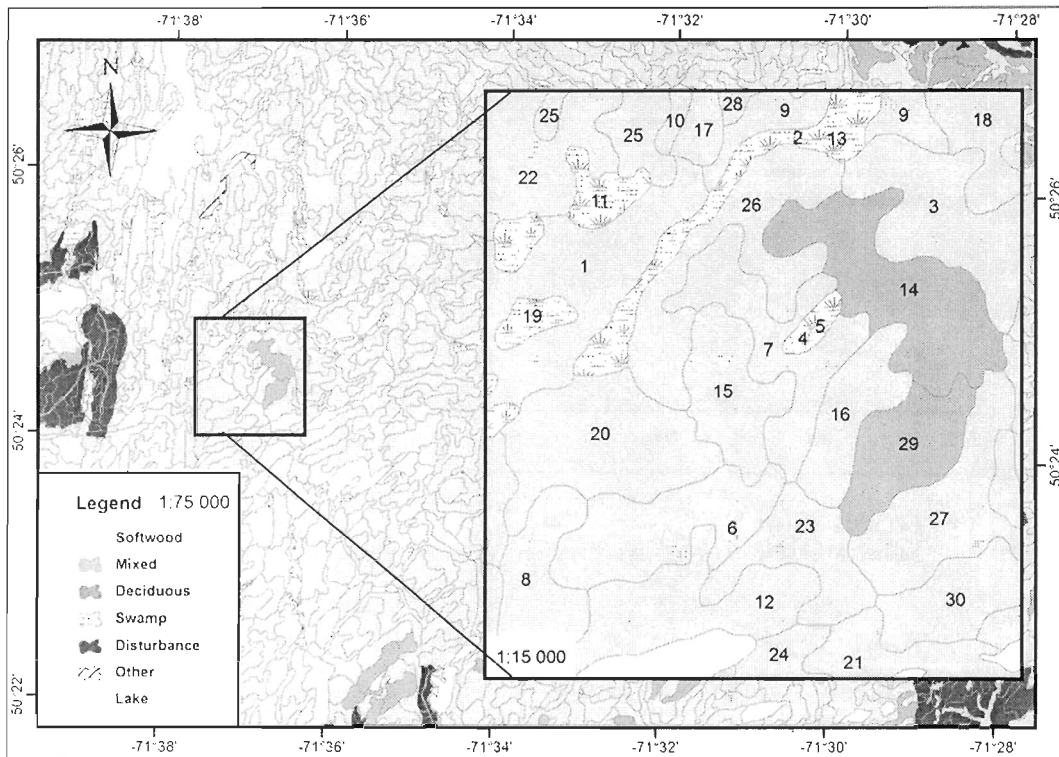


Table A1. Information provided in the attribute table where ID refers to the numbers shown in Figure A1. Among the available variables, COV_TYPE refers to the main type of forest cover (R: softwood; M: mixed), GR_SP to the tree species (e.g., EE: spruce *sp.*; ES: spruce *sp.* with balsam fir; RBB: softwood *sp.* with paper birch [*Betula papyrifera*]; SE: balsam fir with spruce *sp.*), DENS_CL to classes of density (see Table 1), HEIGHT_CL to classes of height (Table 1), AGE_CL to classes of age (e.g., VIN: irregular stand older than 90 years), and CO_TER to polygons covered by other habitat types than a forested successional stage (e.g., EAU: lake and river; DH: swamp).

ID	AREA	LATITUDE	COV_TYPE	GR_SP	DENS_CL	HEIGHT_CL	AGE_CL	CO_TER
1	366924.39	5587483.90	R	EE	C	3	120	
2	688.63	5587905.94						EAU
3	172152.57	5587660.38	R	ES	C	3	120	
4	12720.02	5587383.91						DH
5	851.63	5587378.82						EAU
6	128371.57	5586817.13	R	ES	C	4	VIN	
7	120705.73	5587344.45	R	ES	C	3	VIN	
8	86732.84	5586672.44	R	EE	B	3	120	
9	181345.55	5588216.79	R	EE	C	3	120	
10	11829674	5588434.76	R	EE	B	3	120	
11	29131.28	5587755.49						DH
12	135522.71	5586587.98	R	ES	C	3	VIN	
13	117577.26	5587864.39						DH

	AREA	LATITUDE	COV_TYPE	GR_SP	DENS_CL	HEIGHT_CL	AGE_CL	CO_TER
14	166036.70	5587482.06	M	RBB	C	3	VIN	
15	88228.24	5587200.55	R	EE	C	3	120	
16	72689.78	5587137.10	R	EE	B	3	120	
17	88292.19	5588214.27	R	ES	D	3	VIN	
18	431218.41	5587963.02	R	EE	C	3	120	
19	20110.35	5587399.64						DH
20	166321.10	5587053.42	R	SE	C	3	VIN	
21	105972.55	5586411.48	R	ES	C	3	VIN	
22	131799.09	5587882.31	R	EE	C	3	120	
23	84789.78	5586732.81	R	ES	C	3	VIN	
24	88687.27	5586338.84	R	ES	C	3	VIN	
25	119982.40	5588069.18	R	EE	C	3	120	
26	144428.18	5587556.21	R	EE	C	2	120	
27	130656.75	5586874.98	R	SE	C	3	VIN	
28	139057.30	5588306.47	R	EE	C	3	120	
29	88168.35	5587037.87	M	RBB	C	4	VIN	
30	85836.09	5586629.59	R	ES	C	3	VIN	

APPENDIX B. Simplified protocol to use the terrestrial lichen biomass index.

As this manuscript is primarily methodological, we explain below how to use our terrestrial lichen biomass index through simple and progressive steps.

Determining stands characteristics

Using a ecoforest map and a GIS, the first step is to select stands that are older than 50 years with spruce *spp.* dominance along with open lichen woodlands (i.e., class DS), and then assign each stand a 1 or a 0 for every class described in the Table 1. Allow randomly age class to DS stands and allow 0 to each for the H2 class (the only height class that was taken into account in the models) because none of the DS stands surveyed reached this height.

For each stand, users will need to determine latitude (based on the stand centroids), and build altitude and slope rasters to calculate mean altitude and slope values for each polygon (stand).

Determining lichen occurrence

The average model (following equation B1, based on Table 3) must be used to classify lichen “presence” for each stand when the result value is higher than the cutoff of 0.56.

[eqn. B1]

$$P(x) = \frac{e^{-48.362+0.971Lat-0.0002Alt-0.020Slo-1.175A+0.984D+3.424DS-0.087Old-1.198H2}}{1+e^{-48.362+0.971Lat-0.0002Alt-0.020Slo-1.175A+0.984D+3.424DS-0.087Old-1.198H2}}$$

Determining lichen biomass

The average model (following equation B2, based on Table 4) will allow users to calculate $\hat{\beta}$ (i.e., log-biomass) for each stand that are classed as “presence” by the previous step. These results must then be converted from log-biomass to biomass ($\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1}$).

[eqn. B2]

$$\hat{\beta} = -0.673 + 0.099Lat - 0.002Alt + 0.004Slo - 0.144A + 0.399D + 0.622DS + 0.069Old - 0.18H2$$

Then, the equation presented in Figure 3a, modified to correct the biomass estimation.

[eqn. B3]

$$Obs = 0.766Pred - 1408$$

Finally, multiplying the biomass in $\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1}$ by the area in hectares of the stand will result in the forage potential (i.e., terrestrial lichen availability) for a group of stands.

CHAPITRE 3

CONCLUSION

De par son statut menacé au Canada et vulnérable au Québec (COSEPAC 2002; MRNF 2008), le caribou forestier est un écotype bénéficiant d'une attention particulière tant de la part des scientifiques, des gestionnaires, du public en général, que des décideurs politiques. Par le fait même, la somme des connaissances concernant son écologie, sa sélection d'habitat et sa sensibilité aux dérangements anthropiques est plus importante chaque année. Basées sur cette compréhension, des stratégies d'aménagement développées pour permettre le rétablissement des populations ont été appliquées à l'intérieur de son aire de répartition. Au Québec, cette stratégie s'appuie principalement sur les études portant sur la taille des domaines vitaux et sur la sélection d'habitat du caribou (e.g. Courtois 2003; Courtois *et al.* 2007). Les recommandations quant à la taille des massifs forestiers à préserver, le temps que des massifs de remplacement puissent prendre leur place, provenaient de compromis entre les connaissances des besoins du caribou, la répartition actuelle de la forêt résiduelle et les contraintes socio-économiques (Courtois *et al.* 2004; Équipe de Rétablissement du Caribou Forestier du Québec 2008). Toutefois, afin de s'assurer de l'efficacité de ces mesures, une validation s'imposait. En effet, il y avait des lacunes concernant notre compréhension de l'utilisation de l'espace par le caribou forestier, principalement en ce qui a trait aux facteurs guidant son utilisation de la forêt résiduelle. Outre les critères de composition forestière et d'âge des peuplements, l'élaboration d'un outil permettant de cibler les zones prioritaires d'un point de vue alimentaire était nécessaire afin d'optimiser la configuration des massifs de protection et de remplacement.

Les résultats obtenus permettent de combler plusieurs de ces lacunes. Le chapitre I, avec son approche en deux étapes, a permis de distinguer la présence de caribou à

l'intérieur des massifs forestiers résiduels de leur utilisation, plus ou moins intensive. Cette distinction importante a permis de mettre en lumière un processus de décision hiérarchique de la part du caribou, soit le choix de se retrouver ou non à l'intérieur d'une portion du paysage suivi par le choix de concentrer ses activités dans un secteur en particulier plutôt qu'un autre. L'influence à grande échelle de la matrice entourant les massifs forestiers résiduels sur ces deux étapes décisionnelles souligne la sensibilité du caribou à la configuration de son environnement. Étant une espèce particulièrement sensible à la prédation et au dérangement, la considération des habitats sécuritaires jusqu'à des distances pouvant atteindre 7,5 km lui permet d'éviter les secteurs les moins propices à sa survie. Nous avons aussi découvert un lien entre l'échelle d'influence et la taille du domaine vital saisonnier. En effet, lors des saisons pendant lesquelles le caribou fréquente des domaines vitaux de grande superficie (i.e. printemps et hiver), sa répartition dans le paysage semble être fonction de sa connaissance du milieu à grande échelle. Une fois établit dans une zone favorable, l'utilisation plus ou moins intensive des massifs forestiers semble être fonction de la configuration spatiale à plus fine échelle. À l'opposé, lors des périodes de mise-bas et d'élevage des faons, comme les domaines vitaux sont plus réduits, l'influence du paysage semble plus limitée et donc la décision de se retrouver ou non à l'intérieur d'un massif pourrait être le fruit d'une intégration des informations perceptibles rapidement et à courte distance. Toutefois, l'intensité de l'utilisation des massifs résiduels occupés signifie un temps de résidence plus long et donc la possibilité d'intégrer la configuration de l'environnement à plus grande distance afin de limiter le risque de prédation et le dérangement anthropique. La densité de localisations télémétriques était donc fonction des attributs de la matrice jusqu'à 7,5 km lorsque cette échelle d'influence n'était pas considérée lors de l'étape décisionnelle précédente.

Outre la distance jusqu'à laquelle l'environnement influençait le caribou, sa composition avait aussi un effet très important sur l'utilisation des massifs forestiers résiduels. Parmi les catégories d'habitat présentes dans la matrice, les peuplements en régénération (i.e. 20 à 40 ans) avaient un effet très négatif sur la probabilité d'occurrence de caribou. En fait, les secteurs ayant une trop grande proportion de peuplements en

régénération étaient tellement évités que les caribous n'y démontraient plus aucune réponse lors de la deuxième phase d'analyse puisque les massifs fréquentés n'étaient jamais entourés d'une proportion suffisante de ce type d'habitat. La densité de structures anthropiques pérennes, telles que les routes et les chalets, avait aussi une influence importante sur l'utilisation de la forêt résiduelle. Alors que les massifs entourés d'une forte concentration de chalets étaient évités, les routes avaient un effet variable, bien que toujours négatif lors de la saison critique de la mise-bas.

Un des principaux objectifs de ce projet de recherche était de déterminer la taille des massifs forestiers résiduels nécessaire à leur utilisation par le caribou. Nous avons démontré une grande exigence de cette espèce quant à la quantité d'habitat requise pour assurer sa présence dans un paysage. Le tableau 1 (issu de la figure 3 du chapitre I) démontre que la proportion de massifs occupés (i.e. avec au moins une localisation télémétrique) augmente rapidement à partir de 10 km² pour atteindre 100 % pour la classe supérieure à 1000 km². Bien que ces résultats soient fonction du nombre de caribou suivi, nous croyons que cette tendance non-linéaire est représentative de la population en générale, en dépit du fait que les valeurs exactes puissent différer. En se référant aux tailles de massifs considérées par la stratégie québécoise de rétablissement du caribou (Équipe de Rétablissement du Caribou Forestier du Québec 2008), le taux d'occupation varie de ~ 40 à 48 % pour les massifs de 100 km² et de ~ 53 à 62 % pour ceux de 250 km². Du côté de l'intensité d'utilisation, tel qu'expliqué dans le chapitre I, un effet refuge expliquerait la concentration des caribous dans les petits massifs. Donc, plutôt que de voir une utilisation plus intensive d'une forêt résiduelle comme étant positif, cela signifierait au contraire une agrégation des individus et/ou des activités dans de tels fragments d'habitat, ce qui pourrait les rendre plus facilement accessibles et détectables par les prédateurs. Selon nos résultats, il faudrait une taille minimale de 100 km² pour atteindre des densités de localisations analogues à celles qui sont retrouvées dans les massifs forestiers de très grande taille (~1 800 km²) et pouvant s'apparenter à celles de la forêt continue afin de permettre au caribou de pouvoir exprimer sa stratégie antiprédatrice de dispersion à faible densité (Bergerud et Page 1987; Ferguson et Elkie 2004a).

Tableau 1. Proportion des massifs forestiers résiduels occupés (% pres) selon des classes de taille logarithmiques pour chaque saison. L'augmentation du pourcentage d'occurrence pour chaque classe est représentée par T/T_{-1} où T réfère à la proportion de massifs forestiers occupée pour cette classe de taille et T_{-1} à la proportion occupée pour la classe de taille précédente. La seconde partie du tableau réfère aux proportions extrapolées, à partir de la section du haut, pour des tailles définies.

Taille (km ²)	Printemps		Mise-Bas		Été		Rut		Hiver	
	% pres	T/T ₋₁	% pres	T/T ₋₁	% pres	T/T ₋₁	% pres	T/T ₋₁	% pres	T/T ₋₁
>0,04<0,1	1,20	-	0,75	-	1,33	-	0,82	-	1,30	-
>0,1<1	2,08	1,73	1,87	2,50	3,53	2,66	1,69	2,04	3,16	2,43
>1<10	9,11	4,39	7,02	3,76	10,44	2,96	6,93	4,11	9,96	3,15
>10<100	34,17	3,75	25,00	3,56	34,17	3,27	30,83	4,45	40,00	4,02
>100<1000	69,23	2,03	80,77	3,23	73,08	2,14	76,92	2,49	76,92	1,92
>1000<1800	100,00	1,44	100,00	1,24	100,00	1,37	100,00	1,30	100,00	1,30
10	14,49	-	9,48	-	16,22	-	11,34	-	16,27	-
50	33,04	2,28	23,40	2,47	33,08	2,04	29,49	2,60	38,61	2,37
100	41,06	1,24	36,07	1,54	40,97	1,24	39,87	1,35	48,33	1,25
150	45,99	1,12	45,73	1,27	46,46	1,13	47,03	1,18	54,02	1,12
200	49,88	1,08	53,35	1,17	51,03	1,10	52,75	1,12	58,30	1,08
250	53,25	1,07	59,53	1,12	55,05	1,08	57,58	1,09	61,85	1,06
500	66,87	1,26	78,48	1,32	70,60	1,28	74,46	1,29	74,86	1,21
750	77,88	1,16	88,21	1,12	81,67	1,16	84,94	1,14	84,09	1,12
1000	87,30	1,12	94,13	1,07	90,07	1,10	92,16	1,09	91,25	1,09

Le chapitre II s'inscrit dans la continuité de la section précédente, en estimant la biomasse de lichens terricoles présente dans des massifs forestiers résiduels afin de caractériser la disponibilité alimentaire. Suite à l'avancement des coupes forestières autour des zones d'habitat à conserver (e.g. aires protégées et blocs de protection), il y a un risque que la quantité de lichen terrestre devienne un facteur limitant pour le caribou. Cet outil permettant de cibler les secteurs à forte biomasse de lichen pourrait orienter les aménagistes impliqués dans la conservation du caribou quant à la répartition des blocs de protection, d'où la complémentarité des deux chapitres. Il n'a toutefois pas été utilisé pour évaluer la biomasse de lichen des massifs forestiers résiduels du chapitre précédent compte tenu de leur vaste gamme de tailles (0,4 à 180 000 ha) et de la précision de l'outil à l'échelle des grands massifs seulement. Néanmoins, en déterminant les caractéristiques structurelles intrinsèques et extrinsèques des massifs forestiers résiduels requises pour que ces derniers soient utilisés par le caribou et en répartissant les blocs de protection dans les secteurs à forte biomasse de lichen terricoles, la stratégie de conservation du caribou forestier aurait beaucoup plus de chance d'être couronnée de succès.

Ces résultats obtenus avec le caribou pourraient aussi s'appliquer à d'autres espèces possédant des caractéristiques semblables, soit une grande sensibilité à leur environnement (e.g. via la prédation, le dérangement ou les besoins alimentaires) et des échelles d'utilisation de l'espace qui diffèrent dans le temps. Une perception et une influence différentielles en fonction de la connaissance passée et actuelle du territoire pourrait expliquer la répartition saisonnière des espèces. De plus, en utilisant des éléments du paysage (e.g. des massifs forestiers résiduels) comme unité d'échantillonnage plutôt que l'individu, il est possible de caractériser les attributs, autant intrinsèques qu'extrinsèques, influençant leur utilisation par l'espèce d'intérêt. Cette approche méthodologique pourrait aussi être appliquée pour évaluer les réponses d'une espèce vulnérable à la disposition d'aires protégées de même que pour évaluer le comportement d'un prédateur évoluant dans un paysage où les parcelles à forte densité de proies sont insérées dans une matrice perméable de moins grande qualité.

Il demeure tout de même quelques zones d'ombre qui nuancent les conclusions de cette étude. L'utilisation de l'espace et la sélection de l'habitat sont souvent liées à la survie et au succès reproducteur des individus de même qu'aux tendances démographiques à l'échelle populationnelle (Delibes *et al.* 2001; McLoughlin *et al.* 2005). Toutefois, suite à des modifications rapides de l'habitat, comme dans le cas présent avec le développement de l'aménagement forestier à l'intérieur de l'aire de répartition du caribou, un découplage peut survenir (e.g. Best 1986; Boal et Mannan 1999; Battin 2004). Dès lors, la présence de l'espèce dans certains habitats n'est plus un gage de pérennité pour cette dernière. Considérant l'effet refuge observé dans les massifs forestiers de petite taille (Chapitre I), un tel scénario est potentiellement en cours dans l'aire d'étude. Toutefois, pour confirmer pareille hypothèse, un suivi démographique de la population en fonction des attributs du paysage est nécessaire. Connaissant la plasticité comportementale du caribou en fonction des types d'habitat retrouvés (James *et al.* 2004; Hins *et al.* 2009), malgré une sensibilité très importante à la prédation et au dérangement (Bergerud et Elliot 1986; Duchesne *et al.* 2000), un tel suivi permettrait d'orienter les efforts de conservation sur les éléments les plus néfastes pour la survie du caribou.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANTONIAK, K. et H.G. CUMMING. 1998. Analysis of forest stands used by wintering woodland caribou in Ontario. *Ran. Special Issue* 10: 157-168
- ARSENEAULT, D., N. VILLENEUVE, C. BOISMENU, Y. LEBLANC et J. DESHAYE. 1997. Estimating lichen biomass and caribou grazing on the wintering grounds of northern Quebec: an application of fire history and Landsat data. *J. Appl. Ecol.* 34: 65-78
- BASTILLE-ROUSSEAU, G., D. FORTIN, C. DUSSAULT, R. COURTOIS et J.P. OUELLET. 2010. Foraging strategies by omnivores: are black bears actively searching for ungulate neonates or are they simply opportunistic predators? *Ecography* DOI: 10.1111/j.1600-0587.2010.06517.x
- BATTIN, J. 2004. When good animals love bad habitats: ecological traps and the conservation of animal populations. *Cons. Biol.* 18: 1482-1491
- BELLEAU, A., Y. BERGERON, A. LEDUC, S. GAUTHIER et A. FALL. 2007. Using spatially explicit simulations to explore size distribution and spacing of regenerating areas produced by wildfires: recommendations for designing harvest agglomerations for the Canadian boreal forest. *For. Chron.* 83: 72-83
- BERGERON, Y., A. LEDUC, B.D. HARVEY et S. GAUTHIER. 2002. Natural fire regime: a guide for sustainable management of the Canadian boreal forest. *Silva Fenn.* 36: 81-95
- BERGERUD, A.T. 1971. The population dynamics of Newfoundland caribou. *Wildlife Monogr.* 25: 3-55
- BERGERUD, A.T. 1972. Food habits of Newfoundland caribou. *J. Wildl. Manag.* 36: 913-923

- BERGERUD, A.T. 1974a. Decline of caribou in North America following settlement. *J. Wildl. Manag.* 38: 757-770
- BERGERUD, A.T. 1974b. Relative abundance of food in winter for Newfoundland caribou. *Oikos* 25: 379-387
- BERGERUD, A.T. et J.P. ELLIOT. 1986. Dynamics of caribou and wolves in northern British Columbia. *Can. J. Zool.* 64: 1515-1529
- BERGERUD, A.T. et R.E. PAGE. 1987. Displacement and dispersion of parturient caribou at calving as antipredator tactics. *Can. J. Zool.* 65: 1597-1606.
- BERGERUD, A.T. et W.E. MERCER. 1989. Caribou introduction in eastern North America. *Wildl. Soc. Bull.* 17: 111-120
- BEST, L.B. 1986. Conservation tillage: ecological traps for nesting birds? *Wildl. Soc. Bull.* 14: 308-317
- BOAL, C.W. et R.W. MANNAN. 1999. Comparative breeding ecology of Cooper's hawk in urban and exurban areas of southeastern Arizona. *J. Wildl. Manage.* 63: 77-84
- BRIAND, Y., J.-P. OUELLET, C. DUSSAULT et M.-H. ST-LAURENT. 2009. Fine-scale habitat selection by female forest-dwelling caribou in managed boreal forest: Empirical evidence of a seasonal shift between foraging opportunities and antipredator strategies. *Écoscience* 16: 330-340
- BRODEUR, V., J.P. OUELLET, R. COURTOIS et D. FORTIN. 2008. Habitat selection by black bears in intensively logged boreal forest. *Can. J. Zool.* 86: 1307-1316
- BRYANT, D., D. NIELSEN, et L. TANGLEY. 1997. The last frontier forests: ecosystems and economies on the edge. World Resources Institute, Washington, D.C. 42 p.
- BURTON, P.J., C. MESSIER, G.F. WEETMAN, E.E. PREPAS, W.L. ADAMOWICZ et R. TITTLER. 2003. The current state of boreal forestry and the drive for change. Pages 1-40 Dans Towards sustainable management of the boreal forest. Burton, P.J., C. Messier, D.W. Smith, W.L. Adamowicz (Eds.). NRC Research Press, Ottawa, 1039 p.

- BUSE, A., S.J. DURY, R.J.W. WOODBURN, C.M. PERRINS et J.E.G. GOOD. 1999. Effects of elevated temperature on multi-species interactions: the case of pedunculate oak, winter moth and tits. *Funct. Ecol.* 13: 74-82
- COSEPAC. 2008. Espèces sauvages canadiennes en péril. Comité sur la situation des espèces en péril au Canada. Site Web : http://www.cosepac.gc.ca/fra/sct0/rpt/rpt_ecep_f.cfm [Consulté le 3 février 2011]
- COURTOIS, R. 2003. La conservation du caribou forestier dans un contexte de perte d'habitat et de fragmentation du milieu. Thèse doctorale présentée à l'Université du Québec à Rimouski. 350 p.
- COURTOIS, R., J.-P. OUELLET, A. GINGRAS, C. DUSSAULT, L. BRETON et J. MALTAIS. 2001. Changement historique et répartition actuelle du caribou au Québec. Société de la faune et des parcs du Québec, Direction de la recherche sur la faune et Direction de l'aménagement de la faune. Université du Québec à Rimouski, Ministère des Ressources Naturelles du Québec. 45 p.
- COURTOIS, R., OUELLET, J.-P., BRETON, L., GINGRAS, A., et DUSSAULT, C. 2002. Effet de la fragmentation du milieu sur l'utilisation de l'espace et la dynamique de population chez le caribou forestier. Société de la faune et des parcs du Québec. 51 p.
- COURTOIS, R., L. BERNATCHEZ, J.-P. OUELLET et L. BRETON. 2003. Significance of caribou (*Rangifer tarandus*) ecotypes from a molecular genetics viewpoint. *Conserv. Gen.* 4: 393-404
- COURTOIS, R., J.P. OUELLET, C. DUSSAULT et A. GINGRAS. 2004. Forest management guidelines for forest-dwelling caribou in Québec. *For. Chron.* 80: 598-607
- 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. *Écoscience* 14: 491-498
- CUMMING, H.G. et B.T. HYER. 1998. Experimental log hauling through a traditional caribou wintering area. *Ran. Special Issue* 10: 241- 258

- CZECH, B. et P.R. KRAUSMAN. 1997. Distribution and causation of species endangerment in the United States. *Science*. 277: 1116–1117.
- CZECH, B., P.R. KRAUSMAN et P.K. DEVERS. 2000. Economics associations among causes of species endangerment in the United States. *Bioscience* 50: 593- 601
- DELIBES, M., P. GAONA et P. FERRERAS. 2001. Effects of an attractive sink leading into maladaptative habitat selection. *Am. Nat.* 158: 277-285
- DUCHESNE, M., S.D. CÔTÉ et C. BARRETTE. 2000. Responses of woodland caribou to winter ecotourism in the Charlevoix Biosphere Reserve, Canada. *Biol. Cons.* 96: 311-317
- DUSSAULT, C., J.-P. OUELLET, R. COURTOIS, J. HUOT, L. LAURIER et H. JOLICOEUR. 2005. Linking moose habitat selection to limiting factors. *Ecography* 28: 619-628
- EDENIUS, L. et J. ELMBERG. 1996. Landscape effects of modern forestry on bird communities in North Swedish boreal forests. *Landscape Ecol.* 11: 325-338
- EHRlich, P.R. et E.O. WILSON. 1991. Biodiversity studies: science and policy. *Science* 253: 758-762
- 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. 78 p.
- FAHRIG, L. 1997. Relative effects of habitat loss and fragmentation on population extinction. *J. Wildl. Manag.* 61: 603-610
- FAHRIG, L. 2001. How much habitat is enough? *Biol. Cons.* 100: 65-74
- FAILLE, G., C. DUSSAULT, 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? *Biol. Cons.* 143: 2840-2850
- FALL, A., M.J. FORTIN, M. MANSEAU et D. O'BRIEN. 2007. Spatial graphs : principles and applications for habitat connectivity. *Ecosystems* 10: 448-461

- FERGUSON, S.H. et P.C. ELKIE. 2004a. Seasonal movement patterns of woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*). *J. Zool.* 262: 125-134
- FERGUSON, S.H. et P.C. ELKIE. 2004b. Habitat requirements of boreal forest caribou during the travel seasons. *Basic Appl. Ecol.* 5: 465-474
- GREENWOOD, P.J. 1980. Mating systems, philopatry, and dispersal in birds and mammals. *Anim. Behav.* 28: 1140-1162
- GUSTINE, D.D., K.L. PARKER, R.J. LAY, M.P. GILLINGHAM et D.C. HEARD. 2006. Interpreting resource selection at different scales for woodland caribou in winter. *J. Wildl. Manag.* 70: 1601-1614
- HARVEY, B.D., A. LEDUC, S. GAUTHIER et Y. BERGERON. 2002. Stand-landscape integration in natural disturbance-based management of the southern boreal forest. *For. Ecol. Manage.* 155: 369-385
- HEBBLEWHITE, M., J. WHITTINGTON, M. BRADLEY, G. SKINNER, A. DIBB et C.A. WHITE. 2007. Conditions for caribou persistence in the wolf-elk-caribou systems of the Canadian Rockies. *Ran. Special Issue* 17: 79-91
- HINS, C., J.-P. OUELLET, C. DUSSEAU et M.-H. ST-LAURENT. 2009. Habitat selection by forest-dwelling caribou in managed boreal forest of eastern Canada: Evidence of a landscape configuration effect. *For. Ecol. Manage.* 257: 636-643
- HUNTER, M.L. 1999. Maintaining biodiversity in forest ecosystems. Cambridge University Press, Cambridge. 698 p.
- 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. *J. Wildl. Manag.* 68: 799-809
- JOHNSON, C. J., K. L. PARKER et D. C. HEARD. 2001. Foraging across a variable landscape : behavioral decisions made by woodland caribou at multiple spatial scales. *Oecologia* 127: 590-602
- JOHNSON, C.J., K.L. PARKER, D.C. HEARD et M.P. GILLINGHAM. 2002. A multiscale behavioural approach to understanding the movements of woodland caribou. *Ecol. Appl.* 12: 1840-1860

- JOHNSON, E.A., H. MORIN, K. MYANISHI, R. GAGNON et D.F. GREENE. 2003. A process approach to understanding disturbance forest dynamics for sustainable forestry. Pages 261 à 306 Dans Towards sustainable management of the boreal forest. Burton, P.J., C. Messier, D.W. Smith, W.L. Adamowicz (Eds.). NRC Research Press, Ottawa, 1039 p.
- JOLICOEUR, H. 2005. Chroniques sur la vie des caribous de Charlevoix et des chargés de projet, au temps de l'étude télémétrique, 1978-1981. Québec, Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction du développement de la faune. 41 p.
- KERR, J.T. et J. CIHLAR. 2004. Patterns and causes of species endangerment in Canada. *Ecol. Appl.* 14: 743-753
- KLEIN, D.R. 1982. Fire, lichens, and caribou. *J. Range Manage.* 35(3): 390-395
- 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. La Société Provancher d'Histoire Naturelle du Canada: 44-50
- LANTIN, É. 2003. Évaluation de la qualité des habitats d'alimentation pour le caribou forestier en forêt boréale du nord-ouest du Québec. Mémoire de maîtrise présenté à l'Université du Québec à Montréal. 124 p.
- LINNELL, J.D.C., R. AANES et R. ANDERSEN. 1995. Who killed the bambi? The role of predation in the neonatal mortality of temperate ungulates. *Wildl. Biol.* 1: 209-223
- MAHONEY, S.P., K. MAWHINNEY, C. MCCARTHY, D. ANIONS et S. TAYLOR. 2001. Caribou reaction to provocation by snowmachines in Newfoundland. *Ran.* 21: 35-43
- MCKENNEY, D., B. NIPPERS, G. RACEY et R. DAVIS. 1998. Trade-offs between wood supply and caribou habitat in northwestern Ontario. *Ran. Special Issue 10:* 149-156
- MCLAUGHLIN, J.F., J.J. HELLMANN, C.L. BOGGS et P.R. EHRLICH. 2002. Climate change hastens population extinctions. *PNAS* 99: 6070-6074

- MCLOUGHLIN, P.D., J.S. DUNFORD et S. BOUTIN. 2005. Relating predation mortality to broad-scale habitat selection. *J. Anim. Ecol.* 74: 701-707
- MCRAE, D.J., L.C. DUCHESNE, B. FREEDMAN, T.J. LYNHAM et S. WOODLEY. 2001. Comparisons between wildfire and forest harvesting and their implications in forest management. *Environ. Rev.* 9: 223-260
- METSARANTA, J.M. et F.F. MALLORY. 2007. Ecology and habitat selection of a woodland caribou population in west-central Manitoba, Canada. *Northeast. Nat.* 14: 571-588
- MINISTÈRE DES RESSOURCES NATURELLES ET DE LA FAUNE DU QUÉBEC. 2008. Liste des espèces vulnérables du Québec. Site Web : <http://www3.mrnf.gouv.qc.ca/faune/especes/menacees/fiche.asp?noEsp=53> [Consulté le 05 février 2011]
- MORRIS, D.W. 2003. Toward an ecological synthesis : a case for habitat selection. *Oecologia* 136: 1-13
- MOSNIER, A., J.-P. OUELLET et R. COURTOIS. 2008. Black bear adaptation to low productivity in the boreal forest. *Écoscience* 15: 485-497
- NGUYEN-XUAN, T., Y. BERGERON, D. SIMARD, J.W. FYLES et D. PARÉ. 2000. The importance of forest floor disturbance in the early regeneration patterns of the boreal forest of western and central Quebec: a wildfire versus logging comparison. *Can. J. For. Res.* 30: 1353-1364
- OSKO, T.J., M.N. HILTZ, R.J. HUDSON et S.M. WASEL. 2004. Moose habitat preferences in response to changing availability. *J. Wildl. Manag.* 68: 576-584
- ÖSTLUND, L., O. ZACKRISSON et A.-L. AXELSSON. 1997. The history and transformation of a Scandinavian boreal forest landscape since the 19th century. *Can. J. For. Res.* 27: 1198-1206
- PIMM, S.L. et P. RAVEN. 2000. Extinction by numbers. *Nature* 403: 843-845
- PINARD, V., C. DUSSAULT, J.P. OUELLET, D. FORTIN et R. COURTOIS. 2011. Calving rate, calf survival rate and habitat selection of forest-dwelling caribou in a highly managed landscape. *J. Wildl. Manag.* sous presse.

- POTVIN, F. et N. BERTRAND. 2004. Leaving forest strips in large clearcut landscapes of boreal forest: A management scenario suitable for wildlife? *For. Chron.* 80: 44-53
- PURCELL, K.L. et J. VERNER. 1998. Density and reproductive success of California towhees. *Conserv. Biol.* 12: 442-450
- RATTI, J.T. et K.P. REESE. 1988. Preliminary test of the ecological trap hypothesis. *J. Wildl. Manag.* 52: 484-491
- RETTIE, W.J. et F. MESSIER. 1998. Dynamics of woodland caribou populations at the southern limit of their range in Saskatchewan. *Can. J. Zool.* 76: 251-259
- RETTIE, W.J. et F. MESSIER. 2000. Hierarchical habitat selection by woodland caribou: its relationship to limiting factors. *Ecography* 23: 466-478
- RETTIE, W.J. et F. MESSIER. 2001. Range use and movement rates of woodland caribou in Saskatchewan. *Can. J. Zool.* 79: 1933-1940
- RØED, K.H., H. STAALAND, E. BROUGHTON et D.C. THOMAS. 1986. Transferrin variation in caribou (*Rangifer tarandus* L.) on the Canadian Arctic Islands. *Can. J. Zool.* 64: 94-98
- SAHER, D.J. et F.K.A. SCHMIEGELOW. 2005. Movement pathways and habitat selection by woodland caribou during spring migration. *Ran. Special Issue* 16: 143-154
- SCHAEFER, J.A. 2003. Long-term range recession and the persistence of caribou in the taiga. *Conserv. Biol.* 17: 1435-1439
- SCHAEFER, J.A. et W.O. PRUITT. 1991. Fire and woodland caribou in southeastern Manitoba. *Wildlife Monogr.* 116: 3-39
- 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. *J. Wildl. Manag.* 63: 580-587
- SCHLAEPFER, M.A., M.C. RUNGE et P.W. SHERMAN. 2002. Ecological and evolutionary traps. *Tr. Ecol. Evo.* 17: 474-480

- SCHMIEGELOW, F.K.A. et M. MÖNKKÖNEN. 2002. Habitat loss and fragmentation in dynamic landscapes: avian perspectives from the boreal forest. *Ecol. Appl.* 12: 375-389
- SEBBANE, A., R. COURTOIS et H. JOLICOEUR. 2008. Changements de comportement du caribou de Charlevoix entre 1978 et 2001 en fonction de l'évolution de l'habitat. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de l'expertise sur la faune et ses habitats. 54 p.
- SEIP, D.R. 1991. Predation and caribou population. *Ran. Special Issue* 7: 46-52
- SEIP, D.R. 1992. Factors limiting woodland caribou populations and their interrelationship with wolves and moose in southeastern British Columbia. *Can. J. Zool.* 70: 1494-1503
- SEIP, D.R., C.J. JOHNSON et G.S. WATTS. 2007. Displacement of mountain caribou from winter habitat by snowmobiles. *J. Wildl. Manag.* 71: 1539-1544
- SEYMOUR, R.S., A.S. WHITE et P.G. DEMAYNADIER. 2002. Natural disturbance regimes in northeastern North America – evaluating silvicultural systems using natural scales and frequencies. *For. Ecol. Manage.* 155: 357-367
- ST-LAURENT, M.-H., J.-P. OUELLET, C. DUSSAULT, C. HINS, Y. BRIAND et G. FAILLE. 2008. Impacts de différents modèles de dispersion de coupes sur le caribou forestier en forêt boréale québécoise : volet Saguenay – Lac-St-Jean, Rapport d'étape 2008. Université du Québec à Rimouski. Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune, Direction de l'aménagement de la faune Saguenay – Lac-St-Jean, Faune-Québec. 31 p.
- THOMAS, C.D., A. CAMERON, R.E. GREEN, M. BAKKENES, L.J. BEAUMONT, Y.C. COLLINGHAM, B.F.N. ERASMUS, M.F. DE SIQUEIRA, A. GRAINGER, L. HANNAH, L. HUGHES, B. HUNTLEY, A.S. VAN JAARSVELD, G.F. MIDGLEY, L. MILES, M. A. ORTEGA-HUERTA, A.T. PETERSON, O.L. PHILLIPS et S.E. WILLIAMS. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* 427: 145-148
- VISSER, M.E., A.J. VAN NOORDWIJK, J.M. TINBERGEN et C.M. LESSELLS. 1998. Warmer springs lead to mistimed reproduction in great tits (*Parus major*). *Proc. R. Soc. Lond.* 265: 1867-1870

- VISTNES, I. et C. NELLEMAN. 2008. The matter of spatial and temporal scales: a review of reindeer and caribou response to human activity. *Polar Biol.* 31: 399-407
- VORS, L.S., J.A. SCHAEFER, B.A. POND, A.R. RODGERS et B.P. PATTERSON. 2007. Woodland caribou extirpation and anthropogenic landscape disturbance in Ontario. *J. Wildl. Manag.* 71: 1249-1256
- WITTMER, H.U., B.N. MCLELLAN, D.R. SEIP, J.A. YOUNG, T.A. KINLEY, G.S. WATTS et D. HAMILTON. 2005. Population dynamics of the endangered mountain ecotype of woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) in British Columbia, Canada. *Can. J. Zool.* 83: 407-418

