Table des matières

Liste des tableaux ix
Liste des figures xii
Liste des annexes xv
Résumé xvi

CHAPITRE I

Introduction 1

1.1. Sélection de l'habitat et utilisation de l'espace 1

1.2. Modifications de l'habitat et populations animales 3

1.2.1. Impacts négatifs sur les populations animales 4
1.2.2. Impacts positifs sur les populations animales 5
1.2.3. Effets sur l'écologie des communautés et la conservation des espèces 5

1.3. La situation du caribou de la Gaspésie 6

1.4. L'ours noir 9

1.4.1. Domaines vitaux et dynamique des déplacements 9
1.4.2. Régime alimentaire et utilisation de l'habitat 11

1.5. Le coyote 13

1.5.1. Utilisation de l'espace 13
1.5.2. Régime alimentaire et prédation sur les ongulés 14

1.6. L'ours noir et le coyote en Gaspésie : Réponse théorique à un habitat limitant ... 14

1.6.1. L'ours noir : l'espèce indigène 14
1.6.2. Le coyote : le nouveau venu 16
1.6.3. Réponse théorique à un habitat limitant 16

1.7. Objectif général et suivi des prédateurs 17

1.8. Objectifs spécifiques et plan de la thèse 19

CHAPITRE II

Extensive predators space use can limit the efficacy of a control program 21

2.1. Résumé....21

2.2. Abstract 22

2.3. Introduction 23

2.4. Study area....25

2.5. Methods 26

2.5.1. Gaspésie caribou population 26
2.5.2. Black bear and coyote data....27
2.5.3. Data analyses....28
2.5.4. Simulations....29

2.6. Results....29

2.6.1. Black bear space use....29
2.6.2. Coyote space use 32

2.7. Discussion 33

2.7.1. Extensive predator movements....33
2.7.2. Consequences of extensive predator movements 34
2.7.3. Other factors affecting predators....35

2.8. Management implications....36

CHAPITRE III

Black bear adaptation to low productivity in the boreal forest.... 37

3.1. Résumé....37

3.2. Abstract 38

3.3. Introduction 39

3.4. Materials and methods....40

3.4.1. Study area....40
3.4.2. Black bear data....41

3.4.3. Habitat use and seasonality 42
3.4.4. Resource selection functions 43
3.4.5. RSF variables 44
3.4.6. Landcover characteristics 45

3.5. Results 46

3.5.1. Phenology and diet analysis 46
3.5.2. Landcover characteristics 49
3.5.3. Resource selection function 49

3.6. Discussion 57

3.7. Implications 60

CHAPITRE IV

Spatial scale variation in habitat use of a landscape species 62

4.1. Résumé 62

4.2. Abstract 63

4.3. Introduction 64

4.4. Material and methods 66

4.4.1. Study area 66
4.4.2. Black bear data 66
4.4.3. First-passage time analysis 67
4.4.4. Environmental variables considered 69
4.4.5. Statistical analyses 70

4.5. Results 70

4.5.1. Seasonal spatial scales of selection 70
4.5.2. FPT as a response variable 74

4.6. Discussion 77

4.6.1. Seasonal scales and habitat selection 77
4.6.2. Approach used 78
4.6.3. Black bears as a landscape species 79

CHAPITRE V

Conclusion **81**

5.1. Écologie de l'ours noir et du coyote en forêt boréale **81**

5.2. Des analyses de mouvement pour mieux comprendre la sélection de l'habitat **83**

5.3. Applications à la conservation du caribou **85**

5.4. Développements possibles **86**

5.4.1. Dissiper le doute : prédation de l'ours noir et du coyote sur le caribou de la Gaspésie 86
5.4.2. Représentation spatiale des résultats 87
5.4.3. Des espèces de paysage 88
5.4.4. Analyse de mouvement et modifications de l'habitat 88

5.5. Conclusion pour la conservation et retour sur la théorie **89**

5.5.1. Modifications de l'habitat et rétablissement des écosystèmes 89
5.5.2. Exploitation de l'environnement et optimalité 90

Annexes **91**

Références **97**

Liste des tableaux

CHAPITRE I

Tableau 1.1 : Contribution des auteurs aux différents chapitres présentés dans cette thèse. 20

CHAPITRE II

Table 2.1 : Mean size ($km^2 \pm$ SE [*n*]) of annual home ranges of black bears and coyotes in the Mt. Logan sector according to 95% minimum convex polygons. We followed black bears and coyotes between July 2002 and November 2004 in Gaspésie, south-eastern Quebec, Canada. Note that sample sizes do not equal the total number of individuals collared because we did not follow all bears throughout the entire year and we followed certain coyotes ($n = 4$) for >1 year. 30

CHAPITRE III

Table 3.1: Mean (SE) lateral cover, vertical cover, coniferous and deciduous tree basal area, coniferous and deciduous sapling density and mass of fruits present in different landcover types within the study area of the Gaspé Peninsula, southeastern Québec, Canada. Differences between landcover types were tested using ANOVA followed by Tukey post-hoc tests. When application conditions for ANOVA were not met (i.e. for deciduous basal area and deciduous and coniferous sapling densities), we used a Kruskall-Wallis test followed by Dunn post-hoc tests. For each vegetation characteristic, values having different letters within a column indicate a significant difference between landcover types ($P<0.05$). 50

Table 3.2: Comparison of models used to predict relative occurrence of black bears in the study area during spring, summer (one model per sex) and autumn. Models were ranked based on Akaike's Information Criterion (AIC) values. Delta AIC (Δ_i) measures the difference between each model and the best model. Akaike weights (w_i) indicate the probability that a model is best among the entire set of candidate models. K_i is the number of parameters used in each model. 51

Table 3.3: Fit of seasonal resource selection functions of black blears through linear regressions, goodness-of-fit tests and Spearman rank correlations for expected vs. observed frequencies in 10 bins of RSF values (Johnson et al. 2006)..... 52

Table 3.4: Estimated coefficients (± SE) of seasonal RSF models for black bears followed between July 2002 and November 2004 in the Gaspé Peninsula, southeastern Quebec, Canada. Because of a significant sex effect, one model per sex is presented for summer. Standard errors were obtained using the robust sandwich estimator (Lin & Wei 1989). Significant values (p<0.05) are highlighted in black (+) or gray (-). For continuous variables, the hazard ratio indicates the proportional increase (> 1) or decrease (< 1) in the probability of occurrence of bears for an increase of one unit (e.g., for each degree of increase in slope). For categorical variables, the hazard ratio indicates whether a category was more likely (> 1) or less likely (< 1) to be used relative to a reference category. The reference category was "flat slope" for slope position and "mixed with coniferous dominance" for landcover type..... 53

CHAPITRE IV

Table 4.1: Sizes of area restricted search (ARS) scales detected (i.e., corresponding to a peak in variance of first-passage time [FPT]) for black bears considered over three seasons. Small scale refers to <=1 km and large scale to >1 km. Probability values of the variance of FPT for detected ARS scales correspond to tests for the difference between variance on the observed trip and variance calculated from randomized trips (permutation tests). Absence of ARS is indicated by the symbol (-). If an animal was not considered in a specific season, the line is blank. Proportion of movement paths presenting one significant ARS scale is presented along with the mean size of corresponding ARS over the three seasons considered. Black bears (n = 15) were followed between July 2002 and November 2004 in the Gaspé Peninsula, southeastern Québec, Canada..... 71

Table 4.2: Estimated coefficients for black bear population models examining relationships between several environmental variables and first-passage time (FPT) measured at two different scales and for three different seasons. Black bears were followed between July 2002 and November 2004 in the Gaspé Peninsula, southeastern Québec, Canada. Significant estimates are indicated in bold. 75

Rapport-Gratuit.com

Liste des figures

CHAPITRE I

Figure 1.1 : Nombre de faons par 100 femelles dans la population de caribous de la Gaspésie lors des inventaires aériens de 1989 à 2005. Adapté de Fournier et Faubert (2001) et Desrosiers et Faubert (2006). La ligne noire correspond à l'objectif visé par le plan de rétablissement du caribou de la Gaspésie 2002-2012 (Comité de Rétablissement du Caribou de la Gaspésie 2002). Les deux zones grisées délimitent les périodes pendant lesquelles le programme de contrôle des prédateurs était en vigueur. 7

Figure 1.2. : Estimation de la population de caribous de la Gaspésie à partir des résultats d'inventaires aériens corrigés selon un taux de visibilité de 70 % et un intervalle de confiance de 95 %. Adapté de Desrosiers et Faubert (2006). 8

Figure 1.3 : Organisation spatiale des domaines vitaux des individus en fonction d'un gradient de qualité d'habitat correspondant à l'abondance et à la prédictibilité de la nourriture. (A) Dans un milieu de haute qualité, les individus présentent de petits domaines vitaux et un fort taux de recouvrement. (B) Dans un milieu de qualité intermédiaire, les domaines vitaux sont de taille moyenne et présentent de faible taux de recouvrement. (C) Dans un milieu de faible qualité, les domaines vitaux sont très grands et présentent de fort taux de recouvrement (adaptée de McLoughlin *et al.* 2000). 10

Figure 1.4 : Localisation de l'aire d'étude au sein de la forêt boréale. 15

Figure 1.5 : Localisation générale du secteur de capture des ours et des coyotes par rapport aux trois sous-populations constituant la métapopulation des caribous de la Gaspésie. 18

CHAPITRE II

Figure 2.1 : Map of our study area showing a) black bear (n = 21) and b) coyote (n = 7) Global Positioning System (GPS) locations during the caribou calving period (15 May to 15 Jul), areas used by black bears (n = 24) and coyotes (n = 16) followed from July 2002 to November 2004, and areas used by female caribou in 3 subpopulations during the calving period (calving areas) in Gaspésie, south-eastern Quebec, Canada. 26

Figure 2.2 : Distribution of a) black bear, b) coyote, and c) female caribou locations among 100-m altitudinal classes on Mt. Logan during the calving period. Availability of the different altitudinal classes in the study area is indicated in d). Symbols to the right of the bars indicate multivariate analysis of variance (MANOVA) results and show whether altitudinal classes were preferred (+), avoided (-), or used according to availability (=). We followed black bears and coyotes between July 2002 and November 2004 and caribou were followed between November 1998 to April 2001 (Mosnier *et al.* 2003) in Gaspésie, south-eastern Quebec, Canada. 31

CHAPITRE III

Figure 3.1: Plant phenology as mean number of plant species (± SE) in five different developmental stages every two weeks across 10 different landcover types in 2003 and 2004 in the Gaspé Peninsula, southeastern Quebec, Canada. Note: the 2003 survey only began at the end of June..... 47

Figure 3.2: Items consumed by black bears during spring (den emergence to mid-July), summer (mid-July to end of August) and autumn (1 September to den entry) based on scat samples (n = 96; point sampling method) collected during 2003 and 2004, in the Gaspé Peninsula, southeastern Québec, Canada. "Other animals" refers to hairs ingested during grooming, micro-mammal hairs, eggs and unidentified bone fragments. "Insects and worms" comprised wasps, ants, worms and unidentified insects.. 48

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

Figure 3.3: Relationship between the relative probability of occurrence of black bears and altitude. Coefficients were from the resource selection functions (RSFs) derived from radio-collared bears followed across three seasons from July 2002 to November 2004 in the Gaspé Peninsula, southeastern Québec, Canada (see **Table 3.2** for RSF models). 55

CHAPITRE IV

Figure 4.1: Schematic description of the extraction of environmental variables along portions of an animal path and aggregation of these variables for each independent first-passage time (FPT) value. Independent FPT values belonged to the interpolated points at centres of circles used to extract successive portions of the path. These points are represented here as large black dots and all other interpolated points are open dots. Circle diameters equalled the ARS scale detected for the individual considered. Information on environmental variables associated with each independent FPT value was considered as an aggregation of information contained in all interpolated points present along the corresponding path segment (means for continuous variables and proportions for categorical variables such as habitat type). 68

Figure 4.2: Observed variance in log first-passage time (FPT) as a function of radius (*r*) for three bears showing (A) one small scale of selection, (B) one large scale of selection, (C) two scales of selection. Confidence intervals (95%) represent variation of mean value of variance in log (FPT) along randomized paths created by permutations (Fauchald & Tveraa 2006). Shapes of actual paths are also presented to show correspondence with results. Black bears were followed between July 2002 and November 2004 in the Gaspé Peninsula, southeastern Québec, Canada. 73

Figure 4.3: Estimated coefficients (± SE) obtained for four habitat variables used in mixed-effect models explaining first passage time of black bears at two spatial scales and for three seasons of activity. Prior to calculating coefficients, each variable was standardized by season, scale and individual to facilitate interpretation. Black bears were followed between July 2002 and November 2004 in the Gaspé Peninsula, southeastern Québec, Canada. Estimated coefficients that were statistically different from 0 ($P<0.05$) are indicated by an asterisk. 76

Liste des annexes

Annexe 1 : Regression formulas used for the estimation of fruits mass available in the different landcover types based on percentage of cover of several species found in our study area. Regressions are based on data obtained on 10 plots sampled per species over randomly located patches. 91

Annexe 2: Description of the different landcover types considered in our study area, Gaspésie, Québec, Canada 92

Annexe 3: Carte représentant la probabilité relative d'occurrence des ours noirs dans l'aire d'étude au printemps, telle que prédite par la fonction de sélection des ressources obtenue à partir du suivi télémétrique GPS d'ours noirs suivis entre juillet 2002 et novembre 2004, en Gaspésie, Sud-est du Québec, Canada (Chapitre 3, Table 3.4). L'aire d'étude a été définie par le polygone convexe à 100 % de l'ensemble des localisations d'ours. 93

Annexe 4: Carte représentant la probabilité relative d'occurrence des ours noirs mâles dans l'aire d'étude en été, telle que prédite par la fonction de sélection des ressources obtenue à partir du suivi télémétrique GPS d'ours noirs suivis entre juillet 2002 et novembre 2004, en Gaspésie, Sud-est du Québec, Canada (Chapitre 3, Table 3.4). L'aire d'étude a été définie par le polygone convexe à 100 % de l'ensemble des localisations d'ours. 94

Annexe 5: Carte représentant la probabilité relative d'occurrence des ours noirs femelles dans l'aire d'étude en été, telle que prédite par la fonction de sélection des ressources obtenue à partir du suivi télémétrique GPS d'ours noirs suivis entre juillet 2002 et novembre 2004, en Gaspésie, Sud-est du Québec, Canada (Chapitre 3, Table 3.4). L'aire d'étude a été définie par le polygone convexe à 100 % de l'ensemble des localisations d'ours. 95

Annexe 6: Carte représentant la probabilité relative d'occurrence des ours noirs dans l'aire d'étude en automne, telle que prédite par la fonction de sélection des ressources obtenue à partir du suivi télémétrique GPS d'ours noirs suivis entre juillet 2002 et novembre 2004, en Gaspésie, Sud-est du Québec, Canada (Chapitre 3, Table 3.4). L'aire d'étude a été définie par le polygone convexe à 100 % de l'ensemble des localisations d'ours. 96

Résumé

Les modifications de l'habitat (perte et fragmentation) sont considérées comme la principale cause de perte de biodiversité à l'échelle planétaire. Ces changements peuvent bouleverser l'équilibre des écosystèmes présents, contraignant certaines populations à ne subsister que dans les habitats résiduels où elles sont souvent isolées et limitées à une petite taille. Inversement, les modifications de l'habitat peuvent favoriser d'autres espèces qui se trouvaient jusque là limitées par les conditions existantes. Une problématique importante survient quand les espèces favorisées sont susceptibles d'avoir un impact négatif important sur une population déjà fragilisée par les modifications de l'habitat.

Une situation de ce type existe pour le caribou de la Gaspésie, une population considérée « en voie de disparition » vivant principalement dans un parc de conservation, mais fréquentant également des secteurs où les modifications d'habitats sont importantes en raison de la coupe forestière. En outre, ces dernières sont susceptibles de favoriser les prédateurs de cette population de caribous, l'ours noir (*Ursus americanus*) et le coyote (*Canis latrans*). Deux sessions d'un programme de contrôle des prédateurs réalisés entre 1990 et 1996 puis de façon récurrente depuis 2001 avaient pour but de limiter les populations de ces prédateurs dans les secteurs utilisés par les caribous mais, afin d'assurer une protection à long terme, d'autres connaissances étaient nécessaires.

Cette thèse de doctorat avait pour principal objectif d'accroître l'état des connaissances sur l'utilisation de l'espace par l'ours noir et le coyote et de détailler plus spécifiquement comment les caractéristiques d'un milieu boréal et montagnard influencent la sélection de l'habitat par l'ours noir. À l'aide de ces données nous désirions accroître l'information permettant d'identifier des mesures pour limiter les interactions de ces prédateurs avec les caribous de la Gaspésie.

Un suivi télémétrique réalisé au cours de trois années (juillet 2002 - novembre 2005) sur 24 ours noirs et 16 coyotes équipés de colliers GPS a servi de base à ce projet. L'analyse des patrons d'utilisation de l'espace par ces deux espèces nous a permis de montrer que malgré une faible densité de leurs populations respectives, la taille et l'organisation spatiale de leurs domaines vitaux pouvaient leur permettre d'accéder en grand nombre aux zones utilisées par les caribous. Les mouvements des prédateurs s'étendaient à une échelle beaucoup plus grande que celle à laquelle avait eu lieu les deux sessions du programme de contrôle des prédateurs. Ces caractéristiques expliquaient probablement la durée limitée des effets positifs du contrôle sur le recrutement du caribou après l'arrêt du premier programme de contrôle. Les patrons d'utilisation de l'espace des prédateurs pouvaient expliquer également le maintien du nombre de prédateurs capturés annuellement lors de la deuxième période de contrôle, et ce, malgré une pression de piégeage importante. Afin d'assurer la protection des caribous à long terme, nos résultats suggèrent également l'importance d'aménager l'habitat autour du parc de la Gaspésie et d'y limiter les populations de proies alternatives comme les orignaux de façon à ne pas favoriser les prédateurs.

Grâce aux données précises obtenues avec les colliers GPS nous avons modélisé la sélection de l'habitat par l'ours noir sous la forme d'une fonction de sélection des ressources (FSR). En incluant dans l'analyse plusieurs facteurs biotiques et abiotiques, nous avons mis en évidence diverses adaptations comportementales de l'ours noir à la forêt boréale. À l'aide d'une analyse du régime alimentaire et d'un suivi de la phénologie des plantes, nous avons

détecté des modifications temporelles dans leur sélection de l'habitat en réponse aux changements de la disponibilité des ressources alimentaires. Ainsi, les ours faisaient des mouvements altitudinaux saisonniers. Au printemps, ils utilisaient principalement les espèces graminoïdes qu'ils trouvaient sur les sommets des montagnes. En été, par contre, ils se nourrissaient de fruits mous (e.g. framboises, fruits d'aralie et de cornouiller stolonifère) qu'ils recherchaient à basse altitude dans les milieux perturbés issus d'épidémies d'insectes et de certains types de coupes forestières. Enfin, en automne, les ours se déplaçaient vers les moyennes altitudes et utilisaient des secteurs faiblement ensoleillés, recherchant probablement des milieux dans lesquels la phénologie des plantes était retardée. Les fruits du sorbier (*Sorbus americana*) représentaient alors une très grande proportion de leur régime alimentaire. Des résultats de cette étude, nous proposons des aménagements de l'habitat, qui pourraient être mis en œuvre pour limiter la présence de l'ours noir à proximité de la population de caribous de la Gaspésie. Ainsi, les coupes forestières de type CPRS devraient être évitées car elles aboutissent à la création de milieux riches en fruits qui sont particulièrement recherchés par les ours. Les coupes partielles devraient par contre être privilégiées car elles sont généralement peu utilisées, voir évitées.

Comprendre comment les animaux réagissent à l'hétérogénéité de l'environnement est crucial si on veut comprendre l'impact des modifications de l'habitat. En nous basant sur la méthode des « temps de premier passage » (« First-passage time »), nous avons pu montrer que les ours ne parcouraient pas le milieu aléatoirement, mais qu'ils regroupaient leurs activités selon deux échelles spatiales. La taille des échelles spatiales utilisées par les ours variait au cours de l'année, vraisemblablement en réponse au changement de la disponibilité des ressources alimentaires. En considérant les échelles de sélection détectées chez chacun des individus, nous avons pu montrer que les variations dans les patrons de déplacements des ours noirs étaient associées à certaines variables comme la proportion de milieux perturbés ou dénudés, l'altitude et l'irradiation solaire, mais que l'effet de ces variables pouvaient changer au cours de l'année.

Les patrons de distribution des espèces sont très importants à prendre en compte pour identifier les secteurs d'intérêt dans une problématique de conservation. Ainsi, une connaissance détaillée de l'écologie de l'espèce à protéger est essentielle pour réussir un programme de rétablissement. Toutefois, lorsque cette espèce est menacée par la prédation, nos résultats montre qu'il est également indispensable de considérer l'utilisation de l'espace et la sélection de l'habitat des prédateurs afin de définir les éléments du paysage et les échelles à considérer pour réaliser des aménagements d'habitats qui favoriseront une protection durable pour les espèces menacées.

Mots-clés : utilisation de l'espace, sélection de l'habitat, échelles de sélection, conservation, espèces menacées, ours noir, coyote, caribou

CHAPITRE I

Introduction

1.1. SÉLECTION DE L'HABITAT ET UTILISATION DE L'ESPACE

La répartition spatiale des espèces animales aussi bien à l'échelle mondiale, régionale que locale est le résultat d'interactions complexes entre les facteurs environnementaux et des contraintes inhérentes à l'espèce (Krebs 2001). L'explication et la prédiction de l'occurrence des espèces sont des objectifs majeurs en écologie, et ont des retombées importantes pour la gestion et la conservation des espèces (Rosenzweig 1995).

Selon Krebs (2001), la sélection de l'habitat est un des facteurs principaux expliquant la distribution des espèces. Ainsi, les patrons d'utilisation de l'habitat chez un animal seraient le résultat de la sélection des conditions environnementales permettant d'optimiser la survie, la croissance et la reproduction (Levins 1968). La sélection de l'habitat par les individus a donc une influence majeure sur la dynamique des populations et des écosystèmes (Morris 1987). Selon Rettie et Messier (2000), l'échelle spatiale et temporelle à laquelle les individus sélectionnent différentes ressources devrait refléter l'importance de l'effet limitant de ces ressources au niveau des populations. Cela résulte en une structure hiérarchique de la sélection de l'habitat que Johnson (1980) a décrit selon plusieurs « ordres » : choix de l'aire de répartition de l'espèce (1er ordre), choix de l'emplacement et de l'étendue du domaine vital (2ième ordre), sélection de différentes composantes de l'habitat à l'intérieur du domaine vital (3ième ordre) et finalement acquisition à l'échelle du microhabitat d'éléments correspondant par exemple à des ressources alimentaires (4ième ordre).

Les recherches sur la sélection de l'habitat commencent souvent par la description de la taille et de la répartition des domaines vitaux des individus de l'espèce considérée (2ième ordre, Johnson 1980). Hormis le fait que ces informations sont généralement les plus faciles à obtenir, l'intérêt de l'étude des domaines vitaux vient du fait que leurs caractéristiques sont

associées à plusieurs facteurs écologiques et physiologiques (McLoughlin & Ferguson 2000). Parmi les nombreux facteurs influents, on retrouve entre autres la taille de l'animal (McNab 1963; Harestad & Bunnell 1979), l'abondance et la distribution de la nourriture (revue de littérature par Boutin 1990; McLoughlin *et al.* 2000), l'organisation sociale (Rogers 1987; Atwood & Weeks 2003) et la densité des populations (McLoughlin & Ferguson 2000; Kjellander *et al.* 2004). Considérant l'aspect intégrateur des caractéristiques des domaines vitaux, elles sont souvent utilisées pour planifier les échelles à considérer pour la gestion et la conservation de population viables.

Le développement des techniques de suivi, notamment à l'aide de la télémétrie VHF puis des technologies Argos et GPS, a permis d'accroître considérablement la quantité, la qualité et l'étendue spatio-temporelle des informations sur la localisation et les mouvements de nombreuses espèces (White & Garrott 1990; Hays *et al.* 2001; Hulbert & French 2001). Bénéficiant de ces bases de données importantes et de l'essor des systèmes d'information géographiques (SIG), de nombreuses études considèrent désormais la sélection de l'habitat à l'intérieur des domaines vitaux (3ième ordre, Johnson 1980) ou incluent plusieurs échelles d'observation (e.g. Apps *et al.* 2001; McLoughlin *et al.* 2004; Anderson *et al.* 2005). De nouveaux types d'analyses ont vu le jour incluant les conditions environnementales comme co-variables dans divers procédés de modélisation (Boyce & McDonald 1999; Fortin *et al.* 2005) permettant d'identifier non seulement quelles variables sont importantes pour l'espèce étudiée, mais aussi comment cette espèce réagit face aux changements de chacune de ces variables. Parmi ces développements, le concept de fonction de sélection des ressources (FSR, ou RSF pour son acronyme anglais), introduit par Manly (1993), a connu et connaît encore actuellement un immense intérêt auprès de la communauté scientifique (voir l'édition spéciale de Journal of Wildlife Management N°70 publié en 2006). Selon ce concept, la sélection des ressources est modélisée en fonction des caractéristiques propres à chaque unité de ces ressources (e.g. à la valeur de ces ressources dans chacun des pixels d'un raster couvrant l'aire d'étude). La valeur de la FSR est proportionnelle à la probabilité qu'a cette unité d'être utilisée (Strickland & McDonald 2006). Les informations apportées par ces études peuvent ainsi être utilisée pour prédire l'occurrence d'une espèce dans un milieu donné (Boyce & McDonald 1999; Mladenoff *et al.* 1999) ou anticiper la réaction d'une espèce à une modification de son environnement (Johnson *et al.* 2005; Mao *et al.* 2005).

Toutefois, ces avancées importantes dans l'étude de la sélection de l'habitat font également apparaître de nouveaux défis. Dans plusieurs études, il a été montré que la sélection de l'habitat pouvait changer selon l'échelle considérée (Johnson *et al.* 2004). L'environnement est hétérogène aussi bien au niveau spatial que temporel (Turner 1989; Holling 1992), mais la façon dont les animaux perçoivent cette hétérogénéité peut être très différente selon l'espèce considérée (Kotliar & Wiens 1990; Levin 1992) et peut donc différer de la vision anthropique. Un élément clé dans l'étude de l'écologie animale est donc de définir à quelle(s) échelle(s) ont lieu les interactions avec l'environnement. Afin de tenter de répondre à cette question, plusieurs études ont tiré profit de la récente disponibilité de données précises sur les déplacements de certaines espèces pour développer des analyses basées sur le mouvement des individus (With 1994; Bascompte & Vilà 1997; Johnson *et al.* 2002; Fauchald & Tveraa 2003; Fritz *et al.* 2003; Nams 2005). Ce type d'approche est né de l'observation que les animaux répondent à l'hétérogénéité du milieu en modifiant leurs patrons de déplacement, par exemple en réponse à l'abondance locale de certaines ressources (Charnov 1976; Stephens & Krebs 1986; Turchin 1991; Johnson *et al.* 1992). Les méthodes utilisées sont multiples (e.g. fractales, Nams 2005; first-passage time, Fauchald & Tveraa 2006), et des développements sont encore actuellement en cours (de Knegt *et al.* 2007; Tremblay *et al.* 2007).

Le point commun de toutes ces nouvelles approches est qu'elles créent un lien entre l'écologie fondamentale et l'écologie appliquée et répondent à des besoins croissants liés aux nombreuses problématiques de gestion et de conservation d'espèces associées au développement anthropique.

1.2. MODIFICATIONS DE L'HABITAT ET POPULATIONS ANIMALES

L'expansion et l'intensification de l'utilisation du milieu par l'homme aboutissent à des modifications du paysage qui touchent aussi bien la composition du milieu, par la perte ou la création d'habitat, que la configuration de celui-ci en agissant sur la fragmentation, la taille des peuplements et l'isolement des parcelles (Fahrig 1997). Considérés comme une menace majeure pour la biodiversité (Noss 1991; Saunders *et al.* 1991; Fahrig 2003), les impacts de tels changements sont très variables selon le type et l'intensité des modifications

(Andrén 1994), le milieu touché (Fahrig 2001), les caractéristiques physiques, physiologiques et comportementales des espèces considérées (Harrison & Bruna 1999; Gehring & Swihart 2003). De plus, la complexité des écosystèmes et des relations trophiques font que les impacts de ces modifications sur les populations animales sont susceptibles d'inclure conjointement des effets directs et indirects (Polis *et al.* 2000).

1.2.1. Impacts négatifs sur les populations animales

De nombreuses études montrent les conséquences négatives des modifications de l'habitat par l'homme sur les populations animales. Parmi celles-ci, la perte d'habitat constitue probablement le facteur le plus important causant le déclin de nombreuses espèces à travers le monde, par une diminution de la disponibilité, voir une disparition des milieux fournissant les conditions nécessaires à la reproduction, à la croissance et la survie (Haila 1999; Schmiegelow & Monkkonen 2002; Whitfield *et al.* 2007). La fragmentation induite par une destruction partielle de l'habitat conduit quant à elle à la formation d'un paysage constitué de parcelles d'habitat résiduels dans lesquelles les populations se retrouvent séparées en sous-unités qui sont généralement isolées les unes des autres (Gaona *et al.* 1998; Jiang *et al.* 2000; Kinley & Apps 2001; Marino 2003).

A ces effets directs, s'ajoutent plusieurs effets indirects. La dynamique des populations concernées est affectée par un taux de mortalité accru lors de la dispersion des individus dans la matrice d'habitats modifiée, des échanges faibles entre les populations fragmentées voir inexistants dans le cas des populations isolées (Fahrig 2001). Cela induit également pour ces populations une tendance à développer des problèmes de dérive génétique dus au faible flux génique existant (Sih *et al.* 2000). Généralement réduites à une petite taille, ces populations sont aussi plus susceptibles de disparaître suite à divers stress environnementaux (Reed 2005; Willi *et al.* 2006). Enfin, certaines études proposent que la fragmentation de l'habitat pourrait conduire temporairement à une concentration d'individus dans les habitats résiduels, induisant d'importantes interactions intra-espèces (compétition) et inter-espèces (compétition, prédation) pouvant mener à des extinctions locales (Holt 1984; Courtois 2003).

Rapport-Gratuit.com

1.2.2. Impacts positifs sur les populations animales

Les changements apportés par l'homme à la composition et/ou à la configuration du milieu peuvent cependant avoir des effets positifs sur certaines espèces. Ainsi, les modifications apportées peuvent aboutir à l'apparition de nouveaux types d'habitat ou à l'augmentation de la proportion de certains types d'habitats dans le paysage. Ce faisant, elles peuvent permettre l'établissement d'espèces jusque là absentes, ou à des espèces présentes d'accroître leur densité (Saunders *et al.* 1991; Andrén 1994). Ainsi en Amérique du Nord par exemple, le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) bénéficiant de l'extirpation du loup (*Canis lupus*), mais aussi de l'ouverture du milieu pour des fins d'agriculture et de foresterie, a vu son aire de répartition s'étendre vers le Nord et ses populations croîtrent à tel point qu'elles sont considérée comme surabondantes dans plusieurs régions (McShea *et al.* 1997). Dans la sapinière et la forêt mélangée, les modifications de l'habitat sont également fortement impliquées dans l'expansion de l'aire de répartition de l'orignal (*Alces alces*) (Karns 1998; Darimont *et al.* 2005). Ce dernier bénéficie entre autres des coupes forestières qui, durant leur phase de régénération, lui fournissent une grande quantité de nourriture (Potvin *et al.* 2005), lui permettant de se maintenir à haute densité (Edenius *et al.* 2002; Lamoureux *et al.* 2007).

Des espèces prédatrices, peuvent elles aussi tirer profit des modifications de l'habitat, mais cette fois-ci de façon indirecte. Le coyote (*Canis latrans*) par exemple, a pu exploiter l'augmentation des densités d'une de ses proies (i.e. le cerf de Virginie) pour étendre son aire de répartition (Crête & Desrosiers 1995). La création de corridors linéaires (i.e. chemins, lignes sismiques, corridor de pipeline) peut également accroître l'accessibilité du milieu aux prédateurs qui les utilisent comme voies de déplacement (Bennett 1991; Noss 2001), leur fournissant ainsi des conditions propices à une plus grande efficacité de prédation (Bergerud 1981; James & Stuart-Smith 2000).

1.2.3. Effets sur l'écologie des communautés et la conservation des espèces

Le maintien d'un écosystème est le résultat d'un certain équilibre entre les communautés d'espèces qui le composent (Holling 1973). Les perturbations de l'habitat sont susceptibles d'agir directement ou indirectement sur tous les maillons des chaînes trophiques

composant cet écosystème sous la forme d'impacts positifs ou négatifs selon les espèces considérées (Saunders *et al.* 1991; Fahrig 2003; Courtois & Ouellet Sous presse). Combinées, elles peuvent donc avoir des conséquences très importantes sur les relations entre espèces et conduire à une déstabilisation du système (Saunders *et al.* 1991; Schneider 2001). Les relations Loup – Orignal – Caribou des bois en Amérique du Nord constituent un très bel exemple pour illustrer cette situation (Seip 1992; James *et al.* 2004). Le nombre de caribous décline généralement depuis la fin des années 1800. Attribué tout d'abord à une chasse abusive depuis l'établissement des premiers européens (Bergerud 1974), ce déclin est désormais associé également à un effet notable de la prédation accélérée par les modifications anthropiques de l'habitat (Seip 1992; Rettie & Messier 1998; Wittmer *et al.* 2005). En effet, en contribuant à la création de conditions propices au maintien d'une forte densité d'orignaux, certains types de coupes forestière permettent indirectement l'accroissement des populations de loups (Bergerud 1974; Wittmer *et al.* 2005; Wittmer *et al.* 2007). Le caribou, en tant que proie alternative du loup, se voit ainsi soumis à une plus grande pression de prédation. Cette interaction indirecte entre deux espèces proies ayant un prédateur commun, appelée compétition apparente (Holt 1977), peut résulter en un déclin voir à l'extinction de la proie alternative (Holt & Lawton 1994).

Comprendre comment les systèmes écologiques sont affectés par les perturbations est donc d'une importance majeure dans un objectif de conservation des écosystèmes. Dans un contexte de conservation d'espèce menacée, ces connaissances prennent toute leur importance en aidant à définir les mesures qui doivent être prises pour supprimer ou limiter les effets négatifs directs ou indirects touchant l'espèce considérée. Toutefois, devant la complexité de situations telle celle décrite précédemment, il est nécessaire dans un premier temps d'essayer de comprendre le comportement de chacune des espèces impliquées face aux modifications de l'habitat.

1.3. La situation du caribou de la Gaspésie

Causée par une destruction de l'habitat et une chasse abusive au cours de l'installation des premiers européens, la limite sud de l'aire de répartition des caribous en Amérique du Nord a été très modifiée depuis le milieu du 19ième siècle (Bergerud 1974). Relique des hardes

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

qui peuplaient le nord-est des États-Unis et le Canada Atlantique au début du 19ième siècle (Bergerud & Mercer 1989), la population des caribous de la Gaspésie est la seule population qu'on retrouve aujourd'hui au sud du fleuve Saint-Laurent (Ouellet *et al.* 1996). De plus, son isolement géographique des autres hardes l'a conduit à développer une identité génétique unique (Roed *et al.* 1991; Courtois *et al.* 2003a). Son effectif estimé entre 700 et 1500 individus en 1953 (Moisan 1957), n'était plus que de 250 à 300 à la fin des années 70 (Rivard 1978). Suite à sa désignation comme espèce menacée en 1984 (Comité sur le statut des espèces en péril au Canada [COSEPAC] / Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada [COSEWIC] 2002), un programme de recensement annuel de la population a été mis en place. Ce suivi a permis également d'évaluer la proportion de faons dans la population, et de constater son faible taux de recrutement (**Figure 1.1**). Au cours des étés 1989 et 1990, un suivi intensif de faons équipés de colliers émetteurs a permis à Crête et Desrosiers (1995) d'attribuer ce problème à la prédation réalisée par l'ours noir et le coyote.

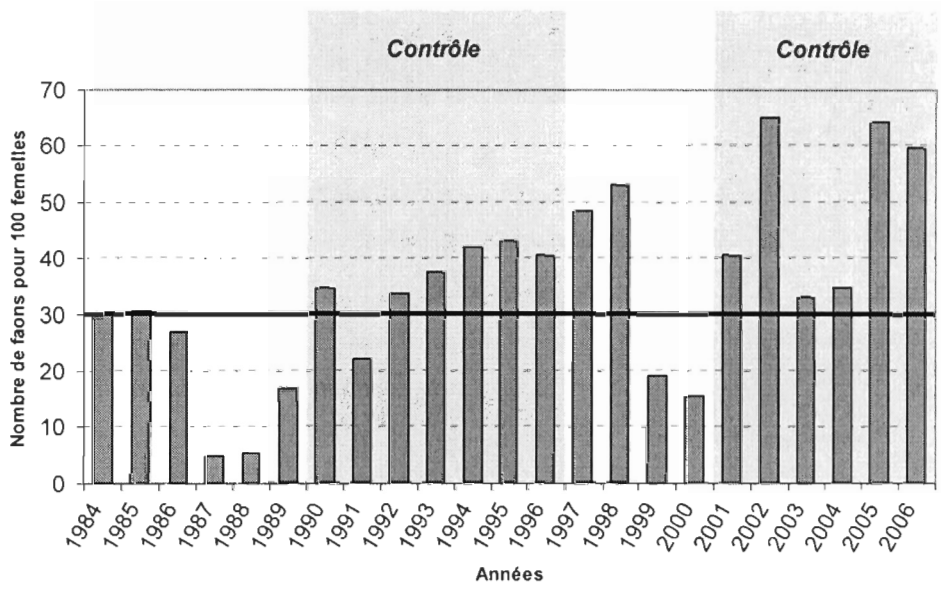


Figure 1.1 : Nombre de faons par 100 femelles dans la population de caribous de la Gaspésie lors des inventaires aériens de 1989 à 2006. Adapté de Fournier et Faubert (2001) et Desrosiers et Faubert (2007). Moyenne des valeurs obtenues pour le secteur du mont Albert et des McGerrigle. La ligne noire correspond à l'objectif visé par le plan de rétablissement du caribou de la Gaspésie 2002-2012 (Comité de Rétablissement du Caribou de la Gaspésie 2002). Les deux zones grisées délimitent les périodes pendant lesquelles le programme de contrôle des prédateurs était en vigueur.

Ces résultats ont conduit à la mise en place d'un premier programme de contrôle des prédateurs en 1990 (Crête *et al.* 1990). Celui-ci a contribué rapidement à l'accroissement du nombre de faons au dessus du seuil de 30 faons pour 100 femelles (**Figure 1.1**), qui était considéré comme nécessaire pour stabiliser, voir obtenir une légère augmentation de la population de caribou. Après six années de contrôle, le programme a été arrêté et les deux années qui ont suivi présentaient des résultats très encourageants. Toutefois dès la troisième année, le nombre de faons dans la population avait de nouveau chuté. Considérant cette situation et le faible effectif de la population (**Figure 1.2**), le comité sur la situation des espèces en péril au Canada, a décidé en 2001 de changer le statut des caribous de la Gaspésie de « menacés » à « en voie de disparition » (Comité sur le statut des espèces en péril au Canada [COSEPAC] / Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada [COSEWIC] 2002).

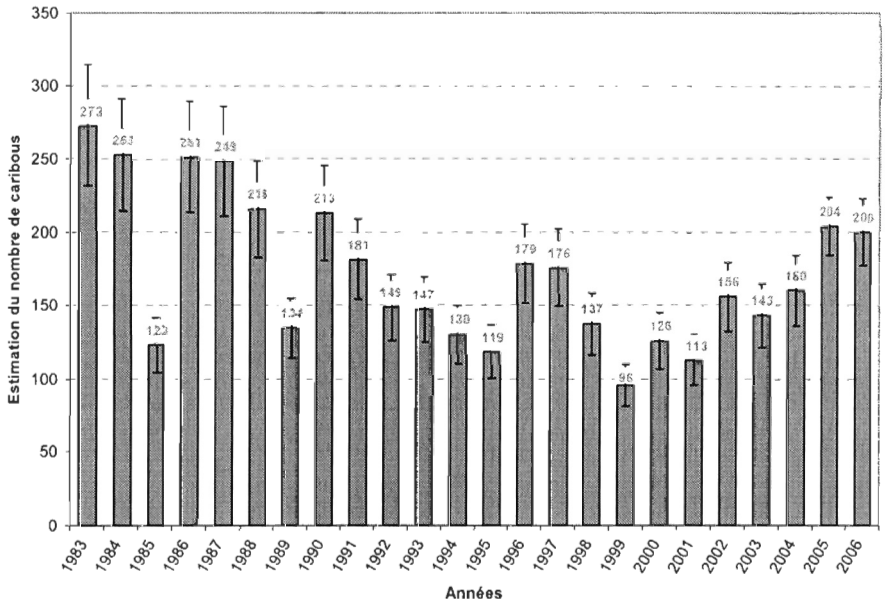


Figure 1.2. : Estimation de la population de caribous de la Gaspésie à partir des résultats d'inventaires aériens corrigés selon un taux de visibilité de 70 % et un intervalle de confiance de 95 %. Adapté de Desrosiers et Faubert (2006).

Un nouveau programme de contrôle des prédateurs a été mis en place dès 2001 et semblait de nouveau permettre un maintien du taux de recrutement au dessus des 30 faons par 100 femelles. Toutefois, bien qu'efficace, le programme de contrôle ne représentait qu'une

solution à court ou à moyen terme, puisque très coûteuse et complexe à gérer. Pour entreprendre des actions à plus long terme, il apparaissait important d'accroître les connaissances sur l'écologie des prédateurs, et plus précisément sur la façon dont ils se déplacent et sélectionnent leur habitat afin de proposer d'éventuels aménagements de l'habitat qui pourraient limiter les interactions entre les prédateurs (i.e. l'ours noir et le coyote) et le caribou.

1.4. L'OURS NOIR

1.4.1. Domaines vitaux et dynamique des déplacements

La superficie des domaines vitaux des ours noirs ainsi que leur distribution les uns par rapport aux autres sont très variables selon la population considérée. Les domaines vitaux des mâles sont généralement plus étendus que ceux des femelles (Jonkel & Cowan 1971; Amstrup & Beechman 1976; Lindzey & Meslow 1977; Samson & Huot 1994). Toutefois, il peut y avoir une grande variabilité au sein même d'une population donnée (domaines vitaux des femelles entre 15 et 369 km², mâles entre 116 et 1147 km², Samson & Huot 1994). Cette variabilité dépend de l'effet de plusieurs facteurs. L'effet du sexe et des relations filiales joue un rôle dès les premières années de vie de l'individu. Ainsi les jeunes ours, après avoir passé une année entière avec leur mère se dispersent au cours de leur deuxième été. Les mâles parcourent de grandes distances avant d'établir leur domaine vital alors que les femelles s'installent en général à proximité du domaine vital de leur mère et incluent parfois une partie de celui-ci dans leur propre domaine vital (Garshelis & Pelton 1981; Rogers 1987). L'augmentation de la densité au sein d'une population semble conduire à une réduction de la taille des domaines vitaux chez les femelles (Young & Ruff 1982). Les individus les plus âgés dominent généralement les plus jeunes. Il se créerait ainsi une hiérarchie pour l'accès à une ressource importante (e.g. ressource alimentaire) lorsqu'elle se trouve dans la zone de chevauchement des domaines vitaux de plusieurs ours (Rogers 1987). D'autre part, plusieurs études ont montré que les mâles adultes influençaient la dispersion des subadultes en empêchant l'établissement des individus en transit (Jonkel & Cowan 1971; Young & Ruff 1982). Le statut reproducteur est également cité comme influençant l'utilisation de l'espace

par l'ours noir. Ainsi, les déplacements des femelles avec des jeunes sont plus restreints que ceux des ours solitaires au cours des premiers mois suivant la sortie de tanière (Lindzey & Meslow 1977; Alt *et al.* 1980; Smith & Pelton 1990). Mais le facteur le plus influent est sans aucun doute la disponibilité de la nourriture (Lindzey & Meslow 1977; Garshelis & Pelton 1981; Smith & Pelton 1990; revue dans McLoughlin *et al.* 2000), aussi bien au niveau de la quantité que de la répartition spatiale et/ou temporelle (Garshelis & Pelton 1981; Klenner 1987; Horner & Powell 1990; Raine & Kansas 1990). La taille des domaines vitaux des ours noirs est souvent inversement proportionnelle à l'abondance de nourriture, comme c'est le cas pour de nombreuses autres espèces (Coyote, Mills & Knowlton 1991; Campagnol de Sundevall, Saitoh 1991; Mulot sylvestre, Akbar & Gorman 1993; Wallaby bridé à queue cornée, Fisher 2000; Revue générale dans McLoughlin & Ferguson 2000; Orignal, Dussault *et al.* 2005). Pour Smith et Pelton (1990), la variabilité de la taille des domaines vitaux pour les ours noirs à l'intérieur d'une même classe d'âge et de sexe est directement reliée à la diversité des habitats, elle-même considérée comme un bon indice de la qualité du milieu. McLoughlin *et al.* (2000), ont montré plus généralement que la taille des domaines vitaux des ours (dans leur cas, l'ours brun) étaient reliés à la qualité de l'habitat (en terme de nourriture), mais que cette dernière influençait aussi la distribution spatiale des domaines vitaux les uns par rapport aux autres à cause de la territorialité qui pouvaient se manifester dans certaines conditions (**Figure 1.3**).

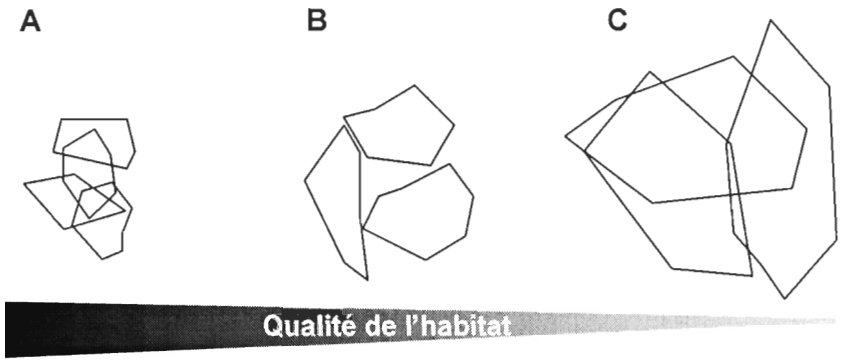


Figure 1.3 : Organisation spatiale des domaines vitaux des individus en fonction d'un gradient de qualité d'habitat correspondant à l'abondance et à la prédictibilité de la nourriture. (A) Dans un milieu de haute qualité, les individus présentent de petits domaines vitaux et un fort taux de recouvrement. (B) Dans un milieu de qualité intermédiaire, les domaines vitaux sont de taille moyenne et présentent de faible taux de recouvrement. (C) Dans un milieu de faible qualité, les domaines vitaux sont très grands et présentent de fort taux de recouvrement (adaptée de McLoughlin *et al.* 2000).

Cependant, la territorialité quant elle existe, semble surtout s'appliquer aux femelles entre elles (Jonkel & Cowan 1971; Young & Ruff 1982; Rogers 1987; Horner & Powell 1990), les mâles de par leur comportement polygyne, ayant tout avantage à établir leur domaine vital de façon à ce qu'il recouvre celui de plusieurs femelles. Enfin, d'autres études montrent qu'il peut y avoir de grandes superpositions, mais une ségrégation temporelle pour l'utilisation d'un même secteur (Garshelis & Pelton 1981; Klenner 1987).

Les déplacements des ours noirs au sein de leurs domaines vitaux sont liés en grande partie, encore une fois, à la disponibilité de la nourriture. Les ours n'utilisent pas leur domaine vital de façon aléatoire, mais regroupent en général leurs activités dans plusieurs secteurs (Horner & Powell 1990; Powell & Seaman 1990). Ces secteurs sont utilisés spécifiquement à différentes saisons et correspondent en général à des zones où la nourriture qu'ils recherchent est en plus grande quantité. Cette sélection au sein même de leur domaine vital est visible par des changements rapides de l'emplacement des centres d'activités (Garshelis & Pelton 1981). L'accès à ces différents secteurs peut conduire à des changements d'altitude (Garshelis & Pelton 1981), ou encore à des déplacements sur de grandes distances si les ressources proches viennent à manquer (Samson & Huot 1998). Par contre, quand la mosaïque d'habitat est suffisante pour fournir une grande diversité de ressources, on observe alors peu de déplacements au cours de l'année (Klenner 1987). Enfin, certains auteurs comme Garshelis et Pelton (1981) ou Rogers (1987), ont noté des déplacements caractéristiques de certains groupes d'individus, et ils suggèrent la possibilité qu'ils soient apparentés et qu'il existe un apprentissage puis une transmission de l'information sur la disponibilité des ressources entre les différents membres de ces groupes.

1.4.2. Régime alimentaire et utilisation de l'habitat

Les ours noirs sont connus pour être des animaux omnivores pour lesquels la nourriture carnée ne constitue qu'une faible part de leur alimentation et est essentiellement constituée d'insectes coloniaux (Raine & Kansas 1990; Boileau *et al.* 1994; Iverson *et al.* 2001).

Au cours de l'année, leur alimentation change en fonction de la disponibilité des différentes sources (Garshelis & Pelton 1981; Klenner 1987), mais aussi en fonction de leurs besoins métaboliques (Welch *et al.* 1997). On note généralement trois périodes distinctes

caractérisées par des changements importants au niveau des sources de nourritures utilisées. Au printemps (émergence jusqu'à mi-juillet), les herbacées et les graminoïdes constituent plus de 50 % du régime alimentaire (Costello & Sage 1994; Samson & Huot 1994). Ces végétaux étant communs dans tous les types de milieu, les ours ne semblent pas utiliser d'habitat particulier en cette saison (Schwartz & Franzmann 1991; Samson & Huot 1994). L'été (mi-juillet à mi-septembre), les ours noirs se nourrissent essentiellement de fruits « mous », comme les framboises (*Rubus idaeus*), les bleuets (*Vaccinium sp.*), les cerises (*Prunus sp.*) et les fruits du cornouiller (*Cornus sp.*) (Costello & Sage 1994; Samson & Huot 1994) qu'ils trouvent dans des peuplements en régénération provenant d'un feu ou d'une coupe forestière (Lindzey & Meslow 1977; Unsworth *et al.* 1989; Noyce & Coy 1990). Raine et Kansas (1990) quant à eux, ont trouvé que pour les ours du parc national de Banff, les fourmis et les larves de fourmis pouvaient composer jusqu'à 48 % du régime alimentaire estival. Le régime alimentaire automnal (mi-septembre à l'entrée en tanière) est dans la majorité des cas constitué à plus de 80 % de fruits durs ou farineux comme ceux du hêtre (*Fagus sp.*) ou du noisetier (*Corylus cornuta*). Toutefois, dans les régions où le paysage est composé principalement de conifères, milieu qui présente un manque général de diversité de plantes intéressantes pour l'ours noir (Costello & Sage 1994), ou bien encore lors des années où la production de fruits durs est faible, les ours noirs se tournent vers d'autres sources de nourriture. Ils utilisent alors des baies qu'ils peuvent retrouver soit à plus hautes altitudes comme les camarines noires (*Empetrum nigrum*), les raisins d'ours (*Arctostaphylos uva-ursi*), ou les baies de genévrier (*Juniperus communis*) (Raine & Kansas 1990), soit en fréquentant des coupes forestières avoisinantes où l'ouverture de la canopée a permis la croissance d'espèces intolérantes à l'ombre comme le cerisier tardif (*Prunus serotina*), les cerisiers de Pennsylvanie (*P. pennsylvanica*) ou l'aubépine (*Cratægus sp.*) (Costello & Sage 1994). L'utilisation constante sur toute l'année de forêt inéquiennes aménagées pourrait être une solution viable pour quelques ours, bien qu'elles soient considérées comme des habitats de qualité moyenne en toutes saisons (Young & Beechman 1986; Costello & Sage 1994).

Mais certaines études ont montré également que les ours noirs pouvaient inclure dans leur alimentation printanière une source plus importante de protéine par l'intermédiaire de la prédation, notamment sur les faons d'ongulés comme l'orignal, le cerf de Virginie ou le caribou (Mathews & Porter 1988; Schwartz & Franzmann 1991; Linnell *et al.* 1995). Dans

certaines régions, cette prédation pourrait même avoir un impact important sur la dynamique des populations d'ongulés (Ballard 1992; Messier 1994; Rettie & Messier 1998). Toutefois, ce type de prédation est de courte durée, car elle concerne principalement les quatre à six premières semaines suivant la naissance des faons (Adams *et al.* 1995) qui, plus tard, sont capables de distancer les ours. La prédation sur des individus adultes est rare, bien que déjà rapportée dans la littérature (Barmore & Stradley 1971; Austin *et al.* 1994)

1.5. LE COYOTE

1.5.1. Utilisation de l'espace

La taille des domaines vitaux des coyotes est influencée par de nombreux facteurs et peut varier de quelques km² à une centaine de km². Parmi les facteurs influents, le type d'habitat utilisé, associé à l'abondance et à l'accessibilité des proies, joue un rôle majeur. Gese *et al.* (1988) montrent ainsi qu'il existe un gradient croissant dans la taille des domaines vitaux des individus qui fréquentent des milieux présentant une abondance de proie de plus en plus faible. De la même façon, les coyotes utilisant les habitats forestiers ont des domaines vitaux plus grands que ceux vivants dans des milieux ruraux (Tremblay *et al.* 1998; Crête *et al.* 2001). L'abondance des proies étant comparable entre ces milieux, Richer *et al.* (2002) expliquent cette différence par une plus faible accessibilité causée par une baisse de l'efficacité de chasse en présence de couvert. A l'échelle de l'Amérique du Nord, Gompper et Gittleman (1991) ont montré que la décroissance de la productivité du milieu selon un gradient sud-nord était corrélé à une croissance de la taille des domaines vitaux des coyotes. Un gradient décroissant existerait également entre la productivité des forêts de l'ouest et celles de l'est (Harrison 1992) expliquant le fait que les domaines vitaux des coyotes de l'est (30 à 50 km², Patterson & Messier 2001) soient plus de deux fois plus grands que ceux de leur homologues de l'ouest (15 à 20 km², Messier & Barrette 1982; Person & Hirth 1991). D'autre part, Samson & Crête (1997) ont montré que la densité des populations de coyote diminue avec la productivité du milieu or selon Andelt (1985) la superficie des domaines vitaux des coyotes est inversement proportionnelle à la densité de leur population. L'organisation sociale des coyotes influence également le comportement d'utilisation de

l'espace (Kamler & Gipson 2000). Les individus solitaires non territoriaux appelés également non-résidents ont ainsi généralement de plus grands domaines vitaux que les individus résidents constitués d'individus solitaires territoriaux et de groupes comprenant au minimum un couple reproducteur (Bekoff & Wells 1980; Gompper 2002). La proportion de ces différents comportements est très variable et semble reliée à l'abondance et au type des proies consommées (Messier & Barrette 1982; Patterson & Messier 2001; Gompper 2002). Finalement, il ne semble pas exister de différence entre la taille des domaines vitaux des femelles et celle des mâles (Messier & Barrette 1982; Person & Hirth 1991; mais voir Chamberlain *et al.* 2000).

1.5.2. Régime alimentaire et prédation sur les ongulés

Tout comme les ours, les coyotes sont des omnivores opportunistes capables d'adapter leur régime alimentaire à la disponibilité des ressources qu'ils retrouvent dans leur environnement (Bowyer *et al.* 1983; Chamberlain *et al.* 2000; Boisjoly 2007). Ils se nourrissent généralement de proportion diverses de petits vertébrés (e.g. lièvre d'Amérique (*Lepus americanus*) et divers types de petits rongeurs), d'invertébrés (insectes), de fruits et sont charognards à l'occasion (Gompper 2002). Mais plusieurs études ont montré que le coyote est également un prédateur de faons d'ongulés comme le cerf de Virginie, le wapiti ou le caribou (Crête & Desrosiers 1995; Gese & Grothe 1995; Whittaker & Lindzey 1999). En chassant en groupe, ils sont aussi capables de s'attaquer à des individus adultes (Gese & Grothe 1995) .

1.6. L'OURS NOIR ET LE COYOTE EN GASPÉSIE : RÉPONSE THÉORIQUE À UN HABITAT LIMITANT

1.6.1. L'ours noir : l'espèce indigène

Favorisé par sa très bonne adaptabilité, l'ours noir est l'un des mammifères les plus largement distribué en Amérique du nord. On le retrouve d'un océan à l'autre, et il est présent du nord du Mexique à l'Alaska (Powell *et al.* 1997). On estime qu'environ 800 000 individus vivent en Amérique du Nord. Sur ce nombre, 60 000 habitent les forêts québécoises

Rapport-Gratuit.com

(Lamontagne *et al.* 2006). Toutefois, la forêt de type boréale que l'on retrouve dans notre aire d'étude (**Figure 1.4**) est considérée comme un milieu de faible qualité pour cette espèce (Jolicoeur 2004).

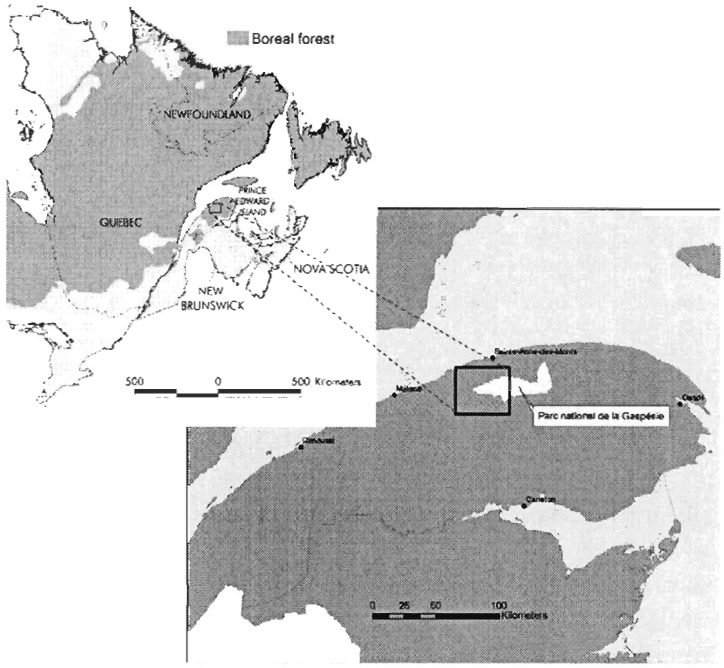


Figure 1.4 : Localisation de l'aire d'étude au sein de la forêt boréale.

Dans ce milieu essentiellement coniférien, la diversité et la productivité des espèces végétales produisant des petits fruits en été est généralement plus faible que dans les forêts décidues (Jonkel & Cowan 1971; Clark *et al.* 1994). De plus, les peuplements forestiers présents ne contiennent pas ou peu d'espèces produisant des fruits durs, riches en gras (e.g. glands, faînes, noisettes), que les ours utilisent en automne afin de prendre du poids d'hiberner (Lindzey & Meslow 1976; Rogers 1987). Enfin, la présence de neige limite l'accès à la végétation à six ou sept mois au cours de l'année. Cela se reflète chez l'ours noir par une faible densité de leur population estimée entre 0,06 ours/km² (Boileau 1993) et 0,18 ours/km² (Jolicoeur 2004) et comme nous le verrons dans cette thèse par des particularités dans leur comportement d'utilisation de l'espace et de sélection de l'habitat.

1.6.2. Le coyote : le nouveau venu

Originaire des prairies du centre-ouest américain, l'aire de répartition du coyote s'est étendue régulièrement depuis les 200 dernières années (Moore & Parker 1992). Bénéficiant de l'élimination du loup et de la conversion des forêts en milieu ouverts par le développement de l'agriculture, de la foresterie et de l'urbanisation, il a atteint le sud du Canada au début du 19ième siècle (Gompper 2002). Observé pour la première fois au sud du Québec en 1944, le coyote a atteint la péninsule Gaspésienne vers les années 1970 (Georges 1975; Crête & Desrosiers 1995). Le coyote n'est donc présent en forêt boréale que depuis quelques dizaines d'années. Ce milieu constitue la limite nord de son aire de répartition et plusieurs études ont montré que la faible qualité de l'habitat qu'il trouve en forêt a des effets importants sur la condition corporelle et la dynamique de ses populations. Ainsi, les individus vivant en forêt ont une masse corporelle et un taux de fécondité réduit (Poulle *et al.* 1995). Ils ont également un taux de survie plus faible (Tremblay *et al.* 1998). En Gaspésie, leur densité (0,02 à 0,03 coyote/km^2, Samson & Crête 1997) est une des plus faibles observées dans la littérature.

1.6.3. Réponse théorique à un habitat limitant

L'ours noir et le coyote sont donc deux espèces qui se trouvent dans un milieu limitant notamment au niveau des ressources alimentaires. Par conséquent, elles devraient accorder une grande importance à la façon dont elles utilisent l'espace et sélectionnent l'habitat afin d'en retirer l'énergie suffisante à leur survie et à leur reproduction. Des modèles théoriques, comme celui proposé par McLoughlin *et al.* (2000) (**Figure 1.3**), suggèrent une évolution de l'organisation des domaines vitaux en fonction de la qualité de l'habitat. Ils prévoient notamment l'existence de grands domaines vitaux pour une faible disponibilité des ressources. Les comportements de territorialité seraient également absents du fait de leur fort coût énergétique. La compréhension des liens entre l'environnement et les populations passe aussi par l'étude des comportements de recherche et d'alimentation. MacArthur & Pianka (1966) et Charnov (1976) ont été parmi les fondateurs de l'écologie comportemental touchant l'acquisition des ressources (foraging ecology), notamment en développant le concept d'approvisionnement optimal. Ce concept assume que le fitness d'un animal en quête alimentaire est fonction de l'efficacité de cette quête alimentaire mesurée en terme de

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

« valeurs » (Schoener 1971) – généralement de l'énergie – et que la sélection naturelle a abouti à des animaux dont la quête alimentaire maximise ce fitness (Pyke *et al.* 1977). Dans un environnement où les ressources alimentaires (et donc les sources d'énergie) sont limitées, ce concept prend toute son importance. De plus, l'environnement est souvent hétérogène et oblige donc les animaux à développer des stratégies d'exploitation pour en optimiser l'utilisation. Ainsi, en suivant plus spécifiquement les modèles d'exploitation de proies et de ressources distribuées en « patchs » (Stephens & Krebs, 1986), on devrait s'attendre à voir les individus fréquenter plus intensivement les milieux (i.e. les « patchs ») qui leur fournissent le plus de ressources, et cela devrait se refléter dans leur répartition spatiale et temporelle (Morris & Brown 1992). Finalement, en connaissant comment les organismes exploitent leur environnement, on pourrait également évaluer l'effet des modifications de celui-ci sur le comportement des espèces considérées.

1.7. OBJECTIF GÉNÉRAL ET SUIVI DES PRÉDATEURS

La situation du caribou de la Gaspésie constitue une problématique de conservation particulière. Cette population en voie de disparition jouit d'un habitat protégé à l'intérieur d'un parc de conservation. Toutefois, la superficie restreinte du parc expose les individus aux impacts que pourraient avoir les modifications du paysage situé en périphérie sur les populations de prédateurs. Ce type de situation n'est malheureusement pas unique, et l'avenir des espèces menacées soumises à ces conditions est lié aux mesures d'aménagement de l'habitat qui seront prises à l'extérieur de la zone protégée (Carroll *et al.* 2001; Berger 2004). L'objectif général du programme de recherche qui a été mis en place par le Comité de rétablissement du caribou de la Gaspésie visait donc à accroître les connaissances sur l'écologie des prédateurs afin d'aider à la prise de décision concernant d'éventuelles mesures d'aménagement ayant pour but de limiter les interactions prédateurs - caribous.

Pour répondre à cet objectif, nous nous sommes intéressés à l'utilisation de l'espace et à la sélection de l'habitat des prédateurs. Pour ce faire, nous avons capturé 30 ours et 23 coyotes sur et en périphérie du mont Logan (**Figure 1.5**) qui abrite l'une des trois sous-populations constituant la métapopulation des caribous de la Gaspésie (Mosnier *et al.*

2003). Les captures ont été faites dans la zone où il n'y avait pas de contrôle des prédateurs afin d'éviter que les individus suivis ne soient rapidement supprimés de l'aire d'étude.

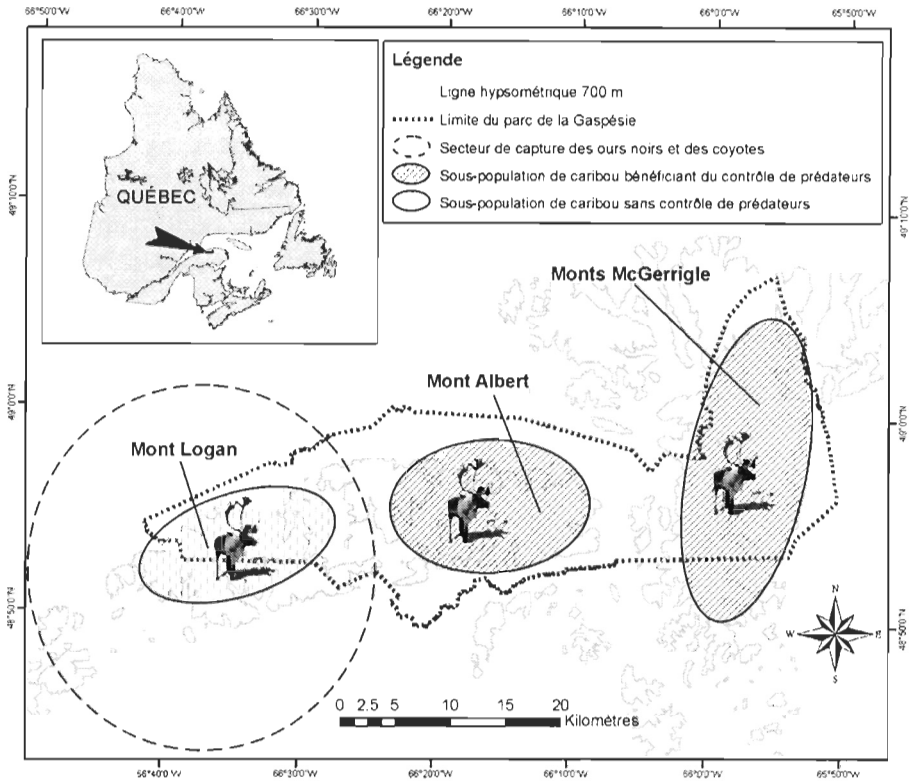


Figure 1.5 : Localisation générale du secteur de capture des ours et des coyotes par rapport aux trois sous-populations constituant la métapopulation des caribous de la Gaspésie.

En se limitant aux individus adultes, vingt-quatre ours (15 mâles et 9 femelles) et 16 coyotes (14 mâles et 2 femelles) ont été équipés de collier GPS (GPS 2200, GPS 3000 et GPS 3300, LOTEK Engineering Inc.), et suivis entre juillet 2002 et novembre 2004. Selon les capacités du modèle, les colliers étaient programmés pour prendre une localisation toutes les heures (colliers GPS 2200) ou une toutes les quatre heures (colliers GPS 3000 et 3300). À ces informations sur l'utilisation du milieu par les prédateurs nous avons ajouté des inventaires végétaux et des suivis de la phénologie des plantes afin de définir les caractéristiques et l'évolution du milieu au cours de l'année. Des analyses de régime alimentaire ont également été faites pour évaluer ce que les prédateurs retiraient du milieu et venait compléter l'information permettant d'expliquer leur sélection de l'habitat. Ce programme de recherche a

donné lieu à un mémoire de maîtrise axé sur la sélection de l'habitat par le coyote (Boisjoly 2007) et à la présente thèse de doctorat.

1.8. Objectifs spécifiques et plan de la thèse

L'aspect appliqué de mon projet de doctorat a eu beaucoup d'impact sur la structure des objectifs spécifiques abordés. Le premier objectif a été de tirer des informations directement des suivis télémétriques afin de mieux comprendre la répartition spatiale des prédateurs, leur mode de déplacement et ce que cela impliquait pour le programme de contrôle des prédateurs qui était en place au moment de l'étude. Le deuxième objectif visait quant à lui à décrire la sélection fine de l'habitat par l'ours noir afin de mieux connaître les conditions expliquant sa présence à un endroit plutôt qu'à un autre et pourquoi il faisait ces choix. Comprendre quels milieux semblaient l'attirer et quels milieux étaient évités avait pour but de proposer des mesures d'aménagement du paysage susceptibles de limiter à long terme sur les interactions ours – caribous. Le troisième objectif de mon doctorat a évolué avec les connaissances que j'ai acquises lors de mon travail sur le deuxième objectif. La modélisation de la sélection de l'habitat par l'ours m'a fait prendre conscience qu'on utilisait les localisations des individus suivis sans tenir compte de l'ordre dans lequel ces localisations avaient été prises. On ne tenait pas compte du temps. Le lien entre ces localisations et le temps était le mouvement. Aller chercher l'information que m'apportait l'analyse des mouvements des ours est donc devenu mon troisième objectif et s'est avéré très intéressant pour étudier comment les ours réagissaient à l'hétérogénéité temporelle et spatiale du milieu qu'ils fréquentent.

Reflétant ces trois objectifs, cette thèse est présentée sous forme de trois articles. Dans le premier article (Chapitre II), nous nous sommes intéressés à l'effet de l'utilisation de l'espace par l'ours noir et le coyote sur le programme de contrôle des prédateurs. Nous avons dans un premier temps étudié leurs patrons d'utilisation de l'espace en utilisant les données acquises par les colliers GPS pour estimer la taille des domaines vitaux des individus suivis et examiner l'organisation de ces domaines vitaux les uns par rapport autres. Nous avons regardé plus spécifiquement quelle proportion des individus suivis se retrouvaient dans les secteurs utilisés par les femelles caribou pendant la période où les faons sont le plus

vulnérables à la prédation. En prenant en compte ces informations, nous avons ensuite estimé à l'aide de simulations le nombre potentiel de prédateurs susceptibles d'accéder aux faons de caribous. Finalement, nous avons regardé ce qu'impliquaient nos résultats pour le programme de contrôle des prédateurs.

Dans le deuxième article (Chapitre III), nous avons utilisé les données précises obtenues grâce aux colliers GPS pour modéliser la sélection de l'habitat par l'ours noir sous la forme d'une fonction de sélection des ressources (FSR). Nous avons regardé si cette sélection variait en fonction du type de peuplement utilisé, de la présence de plans d'eau ou de routes, ou de plusieurs variables liées à la topographie. Pour expliquer cette sélection, nous avons caractérisé, à l'aide d'inventaires végétaux, les divers types d'habitats présents dans le site d'étude. Nous avons également suivi l'évolution de la phénologie de la végétation, en nous intéressant plus spécifiquement aux dates d'apparition et de disparition des fruits. Enfin, pour regarder ce que les ours retiraient du milieu et évaluer comment ils répondaient aux changements de disponibilité des ressources, nous avons étudié leur régime alimentaire à l'aide d'une analyse de fèces récoltées durant toute la période active des ours.

Connaître les échelles spatiales à laquelle les animaux réagissent à l'hétérogénéité du paysage est un élément crucial quand on veut comprendre leur comportement. Pour le troisième article (Chapitre IV), nous nous sommes basés sur la méthode des « first-passage time » (Fauchald & Tveraa 2003), pour réaliser une analyse des mouvements des ours suivis par télémétrie. A l'aide de cette méthode, nous avons déterminé les échelles à laquelle les ours concentraient leurs activités et comment ces échelles de sélection variaient au cours des saisons. Nous avons également relié ces échelles de sélection à certaines caractéristiques du milieu fréquenté par les individus suivis.

Tableau 1.1 : Contribution des auteurs aux différents chapitres présentés dans cette thèse.

	Arnaud Mosnier	Jean-Pierre Ouellet	Réhaume Courtois	Dominic Boisjoly	Per Fauchald
Financement		II, III, IV	II, III, IV		
Conceptualisation	II, III, IV	II, III, IV	II, III	II	IV
Prise de données	II, III, IV		II	II	
Analyse de données	II, III, IV	II, III	II, III	II	IV
Interprétation et discussion des résultats	II, III, IV	II, III, IV	II, III	II	IV

Note : Les chiffres romains correspondent aux numéros des chapitres de cette thèse

CHAPITRE II

Extensive predators space use can limit the efficacy of a control program

Mosnier A., Boisjoly D., Courtois R., Ouellet J.-P.

(Publié dans Journal of Wildlife Management 72: 483-491)

2.1. RÉSUMÉ

Réduites à de petits groupes isolés par les modifications ou les pertes d'habitat, les populations de plusieurs espèces menacées sont sensibles aux sources additives de mortalité comme la prédation. Le contrôle de prédateurs est souvent une des premières mesures considérées quand ces derniers menacent la survie d'une population. Malheureusement, l'écologie des prédateurs est rarement prise en compte étant donné la difficulté pour obtenir les informations appropriées. Ainsi, la population menacée des caribous de la Gaspésie (*Rangifer tarandus caribou*) a bénéficié de deux périodes de contrôle de prédateur visant l'ours noir (*Ursus americanus*) et le coyote (*Canis Latrans*) dans le but de limiter leur prédation sur les faons de caribou. Malgré une forte pression de piégeage, le nombre de prédateur enlevé semblait rester stable au cours du temps. Pour évaluer l'impact des mouvements des prédateurs sur l'efficacité du programme de contrôle, nous avons étudié l'utilisation de l'espace de 24 ours noirs et 16 coyotes sur 3 ans à l'aide de colliers GPS. Les domaines vitaux annuels des ours noirs étaient en moyenne de 260 km² et 10 des individus

marqués avaient fréquenté les secteurs utilisés par les caribous. Les domaines vitaux annuels des coyotes résidents couvraient en moyenne 121 km² alors que ceux des individus en dispersion pouvaient atteindre plus de 2600 km². Les coyotes étaient généralement localisés à plus basse altitude que les caribous, mais ils pouvaient accéder aux zones utilisées par les caribous lors d'excursion de longue distance. Des simulations basées sur les patrons d'utilisation de l'espace observés ont montré que 314 ours et 102 coyotes pouvaient inclure les zones de mise-bas des caribous dans leur domaine vital. Malgré les faibles densités des deux prédateurs, leurs mouvements extensifs et l'utilisation de domaines vitaux non-exclusifs semblaient leur permettre de réoccuper rapidement les secteurs de contrôle, démontrant la nécessité d'actions récurrentes. Nos résultats soulignent également la nécessité de considérer des solutions complémentaires au contrôle de prédateur pour assurer une protection à long terme des espèces menacées.

2.2. ABSTRACT

Reduced to small isolated groups by anthropogenic habitat losses or habitat modifications, populations of many endangered species are sensitive to additive sources of mortality, such as predation. Predator control is often one of the first measures considered when predators threaten survival of a population. Unfortunately, predator ecology is often overlooked because relevant data are difficult to obtain. For example, the endangered Gaspésie caribou (*Rangifer tarandus caribou*) has benefited from 2 periods of predator control that targeted black bears (*Ursus americanus*) and coyotes (*Canis latrans*) in an attempt to reduce predation on caribou calves. Despite a high trapping effort, the number of predators removed has remained stable over time. To assess impact of predator movements on efficacy of a control program, we studied space use of 24 black bears and 16 coyotes over 3 years in and around the Gaspésie Conservation Park using Global Positioning System (GPS) radiocollars. Annual home ranges of black bears averaged 260 km^2 and 10 marked individuals frequented area used by caribou. Annual home ranges of resident coyotes averaged 121 km^2, whereas dispersing coyotes covered >2,600 km^2. Coyotes were generally located at lower altitudes than caribou. However, because coyotes undertook long-distance

excursions, they overlapped areas used by caribou. Simulations based on observed patterns showed that 314 bears and 102 coyotes potentially shared part of their home range with areas used by female caribou during the calving period. Despite low densities of both predator species, extensive movement and use of non-exclusive territories seem to allow predators to rapidly occupy removal areas, demonstrating the need for recurrent predator removals. Our results underscore the necessity of considering complementary and alternative solutions to predator control to assure long term protection of endangered species.

2.3. INTRODUCTION

Human activities have caused a variety of wildlife populations to decline and become fragmented, isolated, and small (Tilman *et al.* 1994; Gaona *et al.* 1998; Jiang *et al.* 2000; Kinley & Apps 2001). In contrast, other species, including some predators, can benefit from habitat modification (i.e. coyote [*Canis Latrans*], Crête & Desrosiers 1995; mountain lion [*Puma concolor*], Sweitzer *et al.* 1997; black bears [*Ursus americanus*], Mitchell & Powell 2003). Invasion of new predator species and increase of indigenous predators present a major risk to the stability of fragile prey populations (Garrott *et al.* 1993; Crête & Desrosiers 1995; Goodrich & Buskirk 1995; Sweitzer *et al.* 1997; Wittmer *et al.* 2005).

Predator control has been used to stabilize prey numbers and promote recovery of declining populations (Gasaway *et al.* 1983; Stewart *et al.* 1985; National Research Council 1997). Unfortunately, few studies have tested the efficacy of predator control, and most available studies examined only immediate response (but see Boertje *et al.* 1996; Harding *et al.* 2001; Hayes *et al.* 2003). Habitat selection and space use of threatened species is usually taken into account when establishing protective measures, but implementation of predator control mostly occurs without consideration of the predator's ecology.

To evaluate the impact of predator space use on the efficacy of a control program, we investigated the situation of the threatened Gaspé caribou (*Rangifer tarandus caribou*). As a small isolated population surrounded by modified habitat, this herd may represent the current or near-future situation of several other caribou populations and threatened prey species. The Gaspésie caribou form a relic population in the much larger distribution range of woodland caribou that once covered the northeastern United States and Atlantic Canada (Bergerud &

Mercer 1989; Ouellet *et al.* 1996). Hunting, habitat modification through urbanization, agriculture, and forestry have all contributed to range recession (Bergerud 1974; Bergerud & Mercer 1989; Courtois *et al.* 2003b; Schaefer 2003). Creation of the Gaspésie Park in 1937 and cessation of hunting in 1949 were the first protective measures taken but were insufficient to prevent the population from declining. In 1953, the Gaspésie herd numbered between 700 and 1,500 individuals (Moisan 1957), but only approximately 270 individuals remained in 1983 (Fournier & Faubert 2001). This situation led to classification of the Gaspésie population as threatened in 1984 and endangered in 2000 (Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada [COSEWIC] 2002).

Annual aerial surveys showed a marked decrease in percentage of calves in the population, from 20% in 1983 to 2% in 1987 (Messier *et al.* 1987), which was attributed to black bear and coyote predation (Crête & Desrosiers 1995) and led to the first predator control period from 1990 to 1996 (Crête *et al.* 1990; Pilon 1997). As a result, calf survival rapidly increased and surpassed 30 calves per 100 females in 1993, the minimal value required for caribou population stability or slight growth (Crête & Desrosiers 1995; Bergerud & Elliott 1998). Low productivity of black bears (Kolenosky 1990; Jolicoeur & Lemieux 1994) and coyotes (Crête *et al.* 2001) in the region should have ensured low numbers of predators, at least for the next 4 to 5 years. During the 2 years following the control period, Fournier & Faubert (2001) reported a slight increase in caribou numbers to approximately 175 individuals, but the recruitment rate dropped again in 1999. When the caribou population was deemed to be only 140 individuals in 2001, a second predator control program was implemented (Comité de Rétablissement du Caribou de la Gaspésie 2002) in an area encompassing 2 of the 3 subpopulations of the Gaspésie caribou metapopulation (Mt. Albert and McGerrigle Mts.; Mosnier *et al.* 2003). Despite increase of caribou numbers at approximately 160 individuals and a high proportion of calves in the McGerrigle Mountains (23%; 53 calves/100 F), the situation on Mt. Albert was unsettling with only 5% calves (17 calves/100 F; Desrosiers & Faubert 2005). The relatively high trapping effort (>20,000 trap-nights/yr; Turcotte & Auger 2004) should have significantly reduced predator numbers given initial predator densities; however, the number of individuals removed remained consistently high from 2002 to 2005.

Rapport-Gratuit.com

Predator responses to removal programs could be numerical or functional. A numerical response occurs when predator productivity increases throughout the controlled area, whereas functional response results in movements of neighboring individuals into emptied areas (e.g., Hayes & Harestad 2000; Sargeant & Ruff 2001). The low productivity of the 2 predator species in our region precluded a significant numerical response. We thus evaluated how predator's space use could influence the efficacy of the control program. We were particularly interested in the size and distribution of annual home ranges as well as predator movement to evaluate their capacity to compensate for predator control. We also examined when and where interactions between predators and caribou were likely to occur. Based on observed patterns, we simulated the number of predators likely to enter zones occupied by caribou females when calves are most vulnerable to predation.

2.4. STUDY AREA

Our study area was centered on the Gaspésie Conservation Park, Quebec, Canada. The park covered 802 km^2 between 48°46' N, 65°30' W, and 49°06' N, 66°30' W. This mountainous region comprised the McGerrigle Mountains, dominated by Mt. Jacques Cartier (1,268 m), and the Chic Chocs Mountains, including Mt. Albert (1,154 m) and Mt. Logan (1,128 m). Alpine tundra vegetation on summits above 1,000 m consisted of krumholtz form of balsam fir (*Abies balsamea*) and spruce (*Picea* spp.), Ericaceae (e.g. *Vaccinium* spp., *Ledum* spp.), and a carpet of lichens (e.g. *Cladinia* spp.), mosses (e.g. *Sphagum* spp.), and grasses (e.g. Gramineae, *Carex* spp.) (Sirois & Grantner 1992). Subalpine zone (900-1,000 m) was characterized by an open coniferous forest, with trees becoming stunted with increasing altitude. Foothill zone (100-900 m) was boreal forest composed of balsam fir, white spruce (*P. glauca*), black spruce (*P. mariana*), yellow birch (*Betula alleghaniensis*), and white birch (*B. papyrifera*; Boudreau 1981). Most areas situated immediately outside the park were subject to forestry exploitation. Three ungulate species occurred in the region: moose (*Alces alces*), caribou, and white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*), although deer were rare in the study area.

2.5. METHODS

2.5.1. Gaspésie caribou population

The Gaspésie caribou metapopulation covered 1,345 km^2 equally divided into 3 distinct subpopulations. They were mostly found at altitudes >700 m and occupied sectors surrounding the McGerrigle Mountains, Mt. Albert, and Mt. Logan (Mosnier *et al.* 2003, **Figure 2.1**).

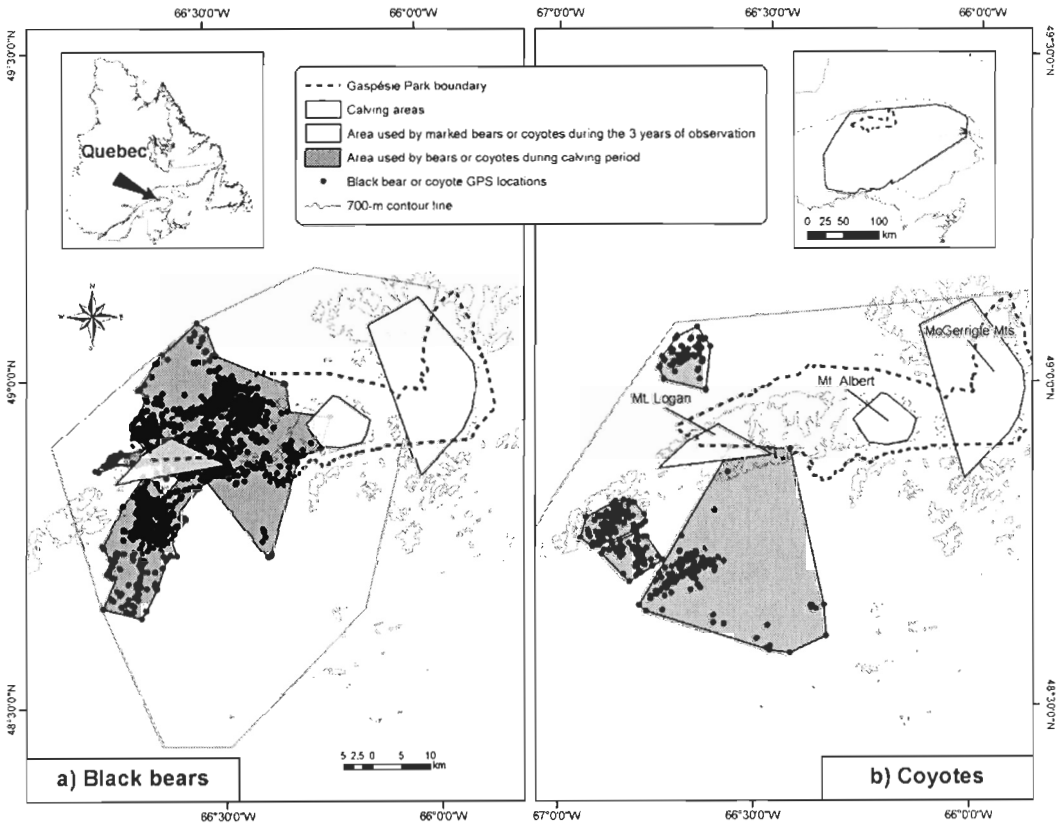


Figure 2.1 : Map of our study area showing a) black bear (n = 21) and b) coyote (n = 7) Global Positioning System (GPS) locations during the caribou calving period (15 May to 15 Jul), areas used by black bears (n = 24) and coyotes (n = 16) followed from July 2002 to November 2004, and areas used by female caribou in 3 subpopulations during the calving period (calving areas) in Gaspésie, south-eastern Quebec, Canada.

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

Calving occurred between 15 May - 15 June, but, we defined the calving period from 15 May to 15 July because calves were highly vulnerable during their first month of life (Crête & Desrosiers 1995). We used locations of radiocollared females between 1998 and 2001 (Mosnier *et al.* 2003) to define area (i.e. calving area) occupied by each subpopulation during the calving period (**Figure 2.1**). Although relocations were less frequent, subsequent telemetry data obtained on female caribou between 2002 and 2004 confirmed use of these areas (Caroline Turcotte, Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune, unpublished data).

2.5.2. Black bear and coyote data

The predator control area in place since 2001 covered the area used by 2 of the 3 subpopulations of caribou (Mt. Albert and the McGerrigle Mountains). We used the untreated Mt. Logan area to study predator space use. We did not tag animals in the predator control area to avoid rapid removal of our marked individuals. Collared predators could, however, freely access the adjacent predator control area.

We equipped 24 black bears (15 M and 9 F) and 16 coyotes (14 M and 2 F) with GPS radiocollars (GPS 3000, GPS 3300, and GPS 2200, LOTEK Engineering Inc., Newmarket, ON). We followed collared individuals from July 2002 to November 2004 with a schedule of one location per hour or one location every 4 hours depending on collar model. We captured black bears on and within 5 km south and east of Mt. Logan during July in 2002, 2003, and 2004. We used 3 types of leghold snares, all with padded cables and coil springs to minimize injuries. We anaesthetized bears with a dart containing a mixture of tiletamine + zolazepam (Telazol®, Fort Dodge Laboratories Inc., Fort Dodge, IA) at a dosage of 5 mg/kg that was fired from a CO_2 powered pistol (Palmer Cap-Chur Inc., Powder Springs, GA). We recovered radiocollars in winters 2003, 2004, and 2005 by visiting hibernation dens. During the visits, we anaesthetized bears using a CO_2 powered pistol or a Jab-stick and replaced radiocollars with collars housing fresh batteries.

We observed few signs of coyote presence in the Mt. Logan caribou calving area and so trapping effort for coyotes was directed to lower altitudes. We trapped 15 coyotes in the Matane and Dunière Wildlife Reserves to the south and one coyote in the Cap-Chat

Exploitation Controlled Zone (ZEC) to the north. Capture sites were located 21.1 ± 3.2 (SD) km from Mt. Logan. We captured animals using spring-loaded leghold traps with rubber or laminated jaws (Victor no. 3, Woodstream Corp., Lititz, PA). We changed radiocollar batteries when we recaptured coyotes using a net gun fired from a helicopter. Handling procedures for bears and coyotes were approved by the Animal Care Committees of the Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune (CPA-Faune 02-00-01, 02-00-02, 03-00-02 and 04-00-16) and the Université du Québec à Rimouski (CPA-13-02-02).

2.5.3. Data analyses

We calculated annual home ranges for individual black bears and coyotes using the 95% minimum convex polygon method ([MCP], Range 6 v1.211, Kenward *et al.* 2003) to directly compare results to previous studies on both species. Our sample sizes (910 ± 200 [$\bar{x}$ ± SE] and 701 ± 42 locations/yr per bear or coyote, respectively) far exceeded those required for unbiased MCP estimates (Girard *et al.* 2002). For each species, we calculated mean percentage overlap of home ranges with Range 6 (Kenward *et al.* 2003) considering each possible pair of home ranges belonging to animals followed the same year. We also calculated mean number of conspecific individuals (i.e. home ranges) overlapping each animal range. We made 100% MCPs including locations of each individual during the calving period and merged them to delimit areas utilized by each predator species.

We superimposed on a 1 : 20,000 topographic map the GPS locations of bears and coyotes we obtained during the caribou calving period to determine altitude of each location using ArcGIS (version 9.0). Similarly, we used telemetry data collected on female caribou between November 1998 and April 2001 to obtain their altitude during the same period (Mosnier *et al.* 2003). We then classified locations into 12 100-m altitudinal classes from 0 to 1,199 m. We then used multivariate analyses of variance (Hotelling's T test, Generalized Linear Model [GLM] procedure; SAS Institute Inc. 2004) to determine whether the 3 species used the altitudinal classes according to availability in the study area. We defined availability as the MCP enclosing all bear and coyote locations followed during the calving period.

2.5.4. Simulations

We simulated predator space use to estimate the number of individual predators likely to occur in 1) Mt. Logan calving area (66 km²) and 2) the 2 other calving areas subject to the predator control program (Mt. Albert and McGerrigle, covering 380 km²). We conducted the simulation in a circular area centered on the Gaspésie Park, excluding a section north of the park corresponding to the St. Laurence River to avoid inclusion of individuals that cannot actually exist. We set black bear density at 0.12 bears/km^2 (Mean value of Boileau [1993] and Jolicoeur and Lemieux [1998]) and coyote density at 0.03 coyotes/km^2 (Samson & Crête 1997). We used the REHOutils extension (Courtois 2001) of ArcView software (Version 3.2a) to randomly position and rotate the annual home range of each simulated animal based on actual home ranges of radiocollared predators. Finally, we counted the number of black bear and coyote simulated home ranges intersecting caribou calving areas. We repeated the simulation procedure 20 times.

For each species, we multiplied the number of simulated home ranges that intersected a calving area by the mean proportion of actual predator locations found in the Mt. Logan calving area during the calving period. For example, if simulations showed 2 bear simulated home ranges intersecting a calving area, but telemetry data revealed that bears actually spent on average 50% of their time in the Mt. Logan area during the calving period, we considered that this corresponded with one full-time predator presence. Using this approach, we corrected for space use patterns that could bias our estimates (e.g. both species use high elevation sites in a biased manner). Unless otherwise specified, we present means ± one standard error.

2.6. RESULTS

2.6.1. Black bear space use

Radiocollared bears and coyotes captured in or near the Gaspésie Park ranged over 17,300 km², essentially most of the Gaspé Peninsula (**Figure 2.1**). Black bears' home ranges covered 303 ± 74 km^2 and 193 ± 82 km^2 for males and females, respectively (**Table 2.1**).

Table 2.1: Mean size ($km^2 \pm$ SE [n]) of annual home ranges of black bears and coyotes in the Mt. Logan sector according to 95% minimum convex polygons. We followed black bears and coyotes between July 2002 and November 2004 in Gaspésie, south-eastern Quebec, Canada. Note that sample sizes do not equal the total number of individuals collared because we did not follow all bears throughout the entire year and we followed certain coyotes (n = 4) for >1 year.

			Yr											
			2002			2003			2004			All yr		
			$\bar{x}$	SE	n	$\bar{x}$	SE	n	$\bar{x}$	SE	n	$\bar{x}$	SE	n
Black bears	M		519	171	4	225	53	5	145	60	3	303	74	12
	F		537	158	2	76	32	4	81	19	2	193	82	8
	All individuals		525	116	6	159	40	9	119	37	5	259	55	20
Coyotes	Resident	M	60	12	4	201	19	7	52	4	3	129	9	14
		F	63	23	2	n.a[a]	n.a	0	n.a.	n.a.	0	63	23	2
	Transitory	M	3,853	0	1	3,194	0	1	1,854	109	2	2,689	252	4
	All individuals		603	205	7	575	133	8	773	199	5	634	57	20

[a] non-available

On average, each bear shared 32.9 ± 5.1% of its range with another individual. Individual ranges overlapped, however, with a mean of 3.7 other home ranges. Some ranges (29%) were thus entirely overlapped by other ranges. Bears covered large distances. In 2002, we relocated one bear found in the Mt. Logan calving area 47 km away within the same month. Of 21 collared bears, 10 visited the Mt. Logan calving area during the calving period (4 bears in 2002, 4 in 2003, and 2 in 2004). On average, during the calving period, we found 42.5 ± 6.8% of their locations in the Mt. Logan calving area (**Figure 2.1**). Seven other bears also included that area in their home range, though outside the calving period. Distribution of black bear locations during the calving period showed high utilization of areas between 600 m and 1,100 m with clear selection of altitude ranging from 700 m to 1,000 m (**Figure 2.2**a). Female caribou also preferred altitudes >800 m (**Figure 2.2**c).

Two collared bears moved into the adjacent predator control area; one was captured, but the second frequented the area in 2002 and 2003 and denned 600 m from the predator control area in 2003 without being trapped.

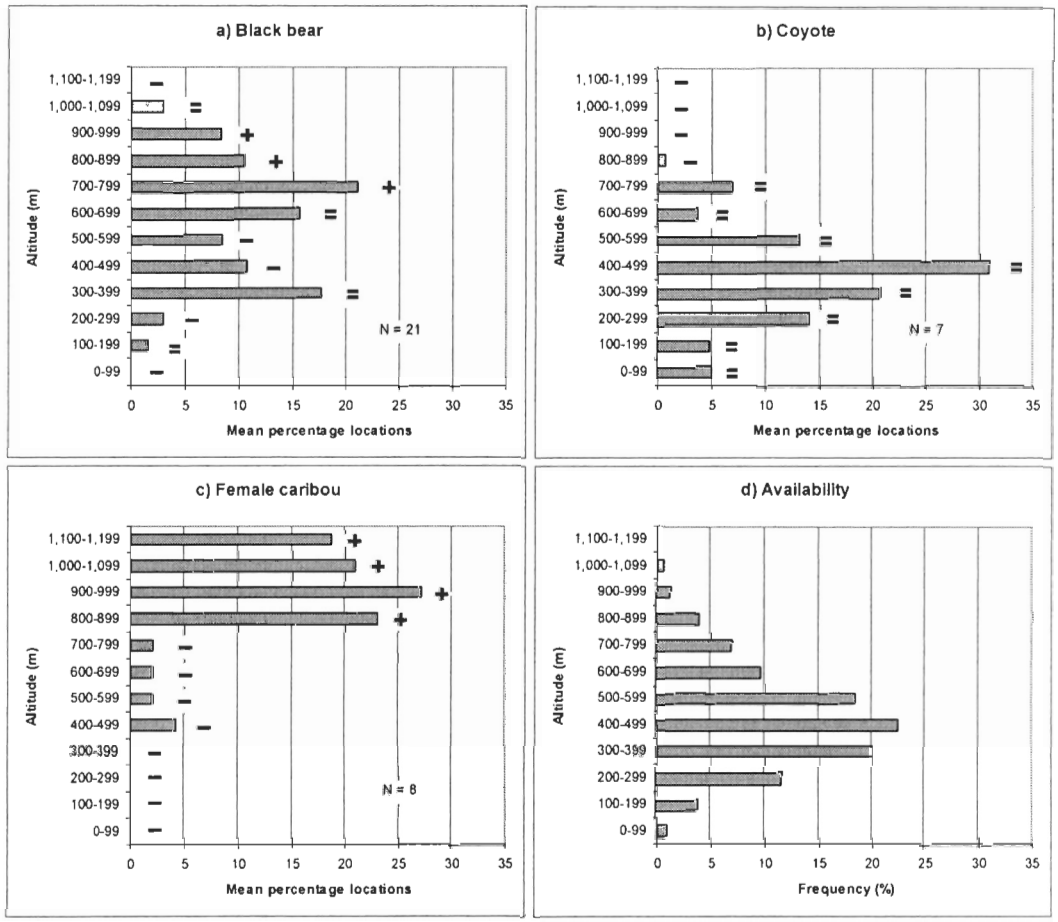


Figure 2.2 : Distribution of a) black bear, b) coyote, and c) female caribou locations among 100-m altitudinal classes on Mt. Logan during the calving period. Availability of the different altitudinal classes in the study area is indicated in d). Symbols to the right of the bars indicate multivariate analysis of variance (MANOVA) results and show whether altitudinal classes were preferred (+), avoided (-), or used according to availability (=). We followed black bears and coyotes between July 2002 and November 2004 and caribou were followed between November 1998 to April 2001 (Mosnier *et al.* 2003) in Gaspésie, south-eastern Quebec, Canada.

Simulations of space use at typical densities indicated that a mean of 106 ± 10 (SD) individual black bears could have had at least part of their annual home range overlapping the Mt. Logan caribou calving area. In addition, simulations showed a mean of 208 ± 10 individuals occurring in caribou calving areas in the predator control area. On average, we found 32.7 ± 7.3% of locations per bear whose annual home range overlapped the Mt. Logan calving area (n = 17) in the Mt. Logan calving area during the calving period. We thus

estimated numbers of full-time black bears at 35 individuals in the Mt. Logan calving area and 68 individuals in the predator control area.

2.6.2. Coyote space use

Based on movement patterns, we could distinguish 2 types of individuals. Transitory individuals (n = 4), all males, had much larger home ranges (2,689 ± 252 km^2; **Table 2.1**) than resident males (129 ± 9 km^2, n = 14) or females (63 ± 23 km^2, n = 2). Sample sizes were higher than the total number of collared individuals because we followed 4 coyotes >1 year. Moreover, 2 resident coyotes became transients during our study. On average, each coyote shared 28.9 ± 7.2% of its home range with another individual. Individual ranges overlapped with a mean of 3.3 other ranges. As we found for bears, some coyotes (30%) had their entire home range overlapped by several other individuals. Transitory coyotes covered large distances. One male traveled 180 km from its capture location within 2 months. We found only one transitory coyote in the Mt. Logan calving area during the calving period (**Figure 2.1**). However, 3 of the 16 resident coyotes came close (< 2 km) to the calving area. We located 45% of radiocollared coyotes (9 of 20) in a refuse dump containing moose carcasses in the Matane Wildlife Reserve (6.9% of all locations were in the 0.3-km^2 dump). Use of the dumping area peaked following the moose hunt from September to December (64% of dump locations) but continued regularly throughout the year. The distribution of coyote locations during the calving period mostly reflected availability of the different altitudinal classes between 0 m and 800 m in the study area (**Figure 2.2**b) but coyotes generally avoided habitats >800 m.

Simulations of coyote space use at typical densities revealed that a mean of 40 ± 6 (SD) coyotes could have had at least part of their annual home range overlapping the Mt. Logan calving area, whereas simulations showed 62 ± 8 (SD) individuals occurring within calving areas of the predator control area. We found only 0.73% (n = 1) of coyote locations in the Mt. Logan calving area during the calving period. We thus estimated numbers of full-time coyotes at 0.29 individual in the Mt. Logan area and 0.45 individual in the predator control area.

2.7. DISCUSSION

Ultimate causes of decline in wildlife populations are often related to habitat loss and fragmentation (Fahrig 1997; Bender *et al.* 1998), but such environmental variation has the greatest long-term impact on large populations (Macdonald *et al.* 1999). For populations reduced to small isolated groups the presence of a predator can make the difference between survival or extinction (Caughley & Sinclair 1994). Adult caribou survival is relatively stable and population dynamics is known to be mostly affected by variation in recruitment rate (Bergerud & Elliot 1986; Messier 1994; Gaillard *et al.* 1998). The predator control in place in our study area was effective in increasing caribou recruitment in the short term (Desrosiers & Faubert 2006), however, the short duration of its effect after removal ceased and the absence of apparent decrease in predators number despite high trapping effort (Turcotte & Auger 2004; Desrosiers & Faubert 2005) could be problematic. We believe that extensive movement patterns of the 2 main predator species partly explain these results and demonstrate the necessity of continued control programs to meet long-term conservation objectives for caribou.

2.7.1. Extensive predator movements

Our results confirmed that black bears and coyotes could come in contact with female caribou during the calving period. Predators moved long distances in our study area. Individual black bears traveled up to 50 km and coyotes up to 180 km, which resulted in some of the largest home ranges reported for these 2 species (Powell *et al.* 1997; Crête *et al.* 2001; Beckmann & Berger 2003; Bekoff & Gese 2003). As noted by McLoughlin and Ferguson (2000) and McLoughlin *et al.* (2000), habitat quality is likely the principal factor that determines home-range size in numerous species. The Gaspé Peninsula represented the northern limit of coyote distribution (Crête *et al.* 2001; Thibault & Ouellet 2005) and also provided few nuts and berries and other preferred food items for black bears (Rogers 1987; Powell *et al.* 1997). Powell (1986) also believed that poor habitat quality could explain the absence of territoriality in bears. McLoughlin *et al.* (2000) suggested that this could be due to elevated energetic costs of maintenance of a large territory. For eastern coyotes, territoriality generally occurs between family groups but not for solitary individuals (Messier & Barrette

1982). The important degree of overlap between the home ranges may thus reflect family relationships among captured coyotes and the presence of solitary transient individuals. The surroundings of the Gaspésie conservation park where we captured coyotes were subject to forestry exploitation and thus present highly fragmented landscapes. Atwood and Weeks (2003) suggested that in such landscapes, dispersion of critical resources may render an exclusive territory untenable for coyote.

2.7.2. Consequences of extensive predator movements

The extent of black bear and coyote movements showed that predator control was carried out on a relatively local scale affecting only individuals located near caribou at the time of removals. Because predators were very mobile and did not maintain exclusive territories, bears and coyotes could easily move into zones used by caribou calves. Of the 24 bears captured in the Mt. Logan area, 2 moved and settled in the adjacent control zone. Because the sustainable harvest rate of bears has been estimated to be between 12% and 17% (Bunnell & Tait 1981; Jolicoeur *et al.* 2006), the 67% annual removal rate (31 individuals/yr, given a density of 0.12 individuals/km^2) should have been sufficient to rapidly reduce the black bear population. Based on our simulation of predator space use, however, we estimated that 210 black bears were likely to enter the predator control area, which suggests that the removal rate for bears was not 67% but actually around 15% (31 of 210 individuals) and explains why the number of bears removed did not decline over the 4 years.

The coyote removal rate of 15 individuals per year corresponded to 136% of the estimated population (given a density of 0.03 individuals/km^2), which suggested an influx of coyotes from outside the control area. Given that our simulation estimated that approximately 60 coyotes could frequent calving areas of the predator control sector, the actual removal rate for coyotes must have been approximately 25% (15 of 60 individuals). Ballard *et al.* (2001) showed that coyote populations can persist for 50 years under a harvest rate of 75%. Although the coyote population growth rate was low in our study area (Crête & Lemieux 1996), the actual harvest rate was likely below that required to cause a substantial reduction in local abundance.

Rapport-Gratuit.com

In contrast with Crête and Desrosiers (1995) who concluded that coyotes were the main predator of the Gaspésie Caribou, our results showed the equivalent of 68 full-time black bears but only 0.45 full-time coyote in the predator control area during the calving period. The much larger number of black bears than coyotes leads us to think that bears now play a more important role in calf predation. However, as predator success is not necessarily related to intensity of use of the calving area, the relative impact of the 2 predators remains unknown.

2.7.3. Other factors affecting predators

Other factors could have maintained predator densities above those normally found in the study area. A diet analysis based on feces collected in our study area revealed the presence of moose in the diet of bears and coyotes (A. Mosnier, D. Boisjoly, Université du Québec à Rimouski, unpublished data). The relatively high density of moose (4 to 5 moose/km^2, Lamoureux *et al.* 2007) likely increased opportunistic use of moose carcasses and predation on moose calves, as previously noted elsewhere for black bears (Schwartz & Franzmann 1991; Linnell *et al.* 1995). Also, the hunting byproducts dump located on the periphery of the zone used by caribou was an important source of food for coyotes and possibly bears (D. Boisjoly, unpublished data). Finally, forestry activities surrounding the Gaspésie Park likely provided abundant browse for moose and berries for black bears and coyotes (Rogers 1987; Samson & Huot 1998; A. Mosnier and D. Boisjoly, unpublished data). All these elements may have limited the efficacy of the predator control program because they provided easily accessible food sources that would support higher predator densities. In our case, predator control increased caribou recruitment in the short term, (Crête & Desrosiers 1995; Desrosiers & Faubert 2005) but repeated predator control measures would be required to keep protecting this threatened species until complementary or alternative means to predator control are found.

Detailed knowledge of the ecology of a species at risk of extinction is essential for a successful recovery program. We provided evidence that ecology of predators must also be carefully examined when a species is threatened by predation. Even if habitat changes are frequently the ultimate cause of decline in prey populations, predation could be the proximate

cause of extinction (Caughley & Sinclair 1994; Rettie & Messier 1998). Predator control could be a short-term action to protect sensitive species but must be considered as a temporary solution that will not have long term-effects unless it is conducted on an annual basis. Long term alternatives should be examined. Several populations of caribou (and many other vertebrate species) have been reduced to small, isolated groups (Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada [COSEWIC] 2002) and predation has been found to be the primary cause of mortality and the predominant cause of accelerated decline in these caribou populations (Wittmer *et al.* 2005). Therefore, we believe that our results could provide useful insights into actual or future recovery programs of caribou or other threatened prey populations.

2.8. MANAGEMENT IMPLICATIONS

Set up as an emergency measure to protect an endangered species (Comité de Rétablissement du Caribou de la Gaspésie 2002), the predator control program should only be applied in the short term (Goodrich & Buskirk 1995). On the mid-term basis (4 to 5 years), regional management of predator populations could be accomplished through increased harvesting quotas for black bears and intensified local trapping for coyotes and black bears. In addition, the coyote population could be managed by burying hunting byproducts at the dump. Finally, increased hunting pressure on local moose population could reduce availability of carcasses and calf predation opportunities. Diversionary feeding also could be considered, but past trials proved to be ineffective (Desrosiers *et al.* 2002). For the long term, current analysis of habitat-selection patterns of both predator species should permit development of management strategies that would limit the creation of favorable habitat for predators in the proximity of the caribou range.

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

CHAPITRE III

Black bear adaptation to low productivity in the boreal forest

Mosnier A., Ouellet J.-P., Courtois R.

(Soumis à Écoscience)

3.1. RÉSUMÉ

Recouverte par la neige pendant de longues périodes et caractérisée par une courte période de croissance des plantes, la forêt boréale est un environnement de faible productivité qui défie les capacités d'adaptation des ours noirs. Nous avons utilisé des fonctions de sélection des ressources (basées sur la télémétrie GPS de 19 ours), une analyse de régime alimentaire, un suivi de la phénologie des plantes et des inventaires végétaux pour étudier les adaptations comportementales des ours noir à la forêt boréale. Étant donné l'importance des végétaux dans le régime alimentaire des ours, nous nous attendions à ce que celui-ci reflète de très près leur disponibilité temporelle. Nous nous attendions également à ce que les ours fassent des choix au niveau des conditions topographiques et des habitats pour suivre cette disponibilité. Enfin, nous prédisions que les ours allaient sélectionner les habitats modifiés par les épidémies d'insectes ou les coupes forestières car ces perturbations étaient susceptibles d'accroître la disponibilité des ressources alimentaires. Nous avons pu confirmer nos hypothèses : (1) Le régime des ours était lié de très près à la disponibilité temporelle des plantes. (2) Les ours faisaient des mouvements altitudinaux saisonniers et sélectionnaient les

sites en fonction des radiations solaires perçues, traquant la disponibilité des plantes les plus digestibles. Ainsi, ils utilisaient les graminoïdes au printemps, les fruits mous (e.g. framboises, aralie) en été, et principalement les fruits de sorbier en automne. (3) Les habitats résultant de coupes de type CPRS ou d'épidémies d'insectes augmentait la disponibilité des ressources pour les ours et étaient sélectionnés en été et en automne. Dans notre aire d'étude, les ours noirs sont considérés comme prédateurs d'une population de caribou menacée. Des pratiques forestières comme les CPRS réalisées à proximité des secteurs utilisés par les caribous pourraient contribuer à accroître la présence des ours et donc la probabilité de prédation.

3.2. ABSTRACT

Long snowy winters combined with a short growing season make boreal forests an unproductive environment that challenges black bears. We used resource selection functions (based on GPS telemetry of 19 bears), diet analysis, surveys of plant phenology and vegetation inventories to study adaptations of black bears to boreal forest. Because plants are heavily favoured in bear diets, we expected diet composition to reflect their temporal availability. We anticipated that bears would make choices among landcover types and specific topographic conditions in order to select plants that would fulfil energetic demands throughout the active period. We also predicted that bears would select habitats modified by insect outbreaks or forestry cuts because these disturbances likely increase resource availability. We found supporting evidence for all our predictions. (1) Bear diet was closely linked to plant availability. (2) Bears made seasonal altitudinal movements and selected sites according to solar irradiation, tracking availability of the most digestible plants. Accordingly, bears relied on high-altitude graminoids in spring, a variety of fleshy fruits in summer and mainly *Sorbus americana* berries in autumn. (3) Landcovers resulting from clearcutting and insect outbreaks increased resource availability for bears and were preferred from summer to autumn. In our study area, black bears are considered predators of a threatened population of caribou. Forestry practices, such as clearcutting near the caribou range, could contribute to increased bear presence and thus increase the probability of predation.

3.3. INTRODUCTION

Environmental productivity is considered to be a major factor acting on ecosystem dynamics (Oksanen & Oksanen 2000; Loreau et al. 2001) and generally decreases along a latitudinal gradient from the equator to the poles (Hawkins et al. 2003). In North America, the productivity of hardwood and mixed forests, which are found mainly in central USA, contrasts with that of the boreal forest in Canada and Alaska (Crête 1999). The boreal forest biome is severely limited by some unique biophysical constraints and displays low levels of taxonomic diversity and productivity (Hobbie *et al.* 1994; Pastor *et al.* 1996). Increasing resource extraction in this biome, such as forestry, poses the risk of extinction of local species (Pastor *et al.* 1998).

Forest exploitation is considered to have many negative impacts. Habitat loss and fragmentation are often associated with forest exploitation (Spies *et al.* 1994; Lofman & Kouki 2003; Etheridge *et al.* 2006) and thus directly influence the carrying capacity of many animal populations (Haila 1999; Schmiegelow & Monkkonen 2002). Development of forestry road networks is also considered to have negative consequences through habitat loss and modification (Forman & Alexander 1998; Ortega & Capen 1999) and increased human disturbance (Dyer et al. 2001; Nellemann et al. 2001). Forestry activities can also be beneficial for some vertebrate species, however. Regenerated sites following timber harvest can contain higher plant diversity than unharvested forests (Peltzer et al. 2000). Plant regeneration has been shown to provide food and cover for several mammals (Etcheverry *et al.* 2005; Potvin *et al.* 2005). Finally, forest roads that increase access could be used as travel corridors (Bennett 1991; Noss 2001) or provide conditions that improve predator efficiency (Bergerud 1981; James & Stuart-Smith 2000).

Black bears are known to be one of the most versatile species and are widely distributed in North America, from Labrador (Canada) to Florida (USA) and from Alaska (USA) to northern Mexico (Powell *et al.* 1997). Boreal forest comprises the largest continuous habitat occupied (Young & Ruff 1982), however, few studies have described bear habitat selection in this biome, and most of those studies were conducted in western Canada and USA (Jonkel & Cowan 1971; Young & Ruff 1982; Schwartz & Franzmann 1991). Boreal forest could provide particularly challenging conditions for this species. Conifer tree

stands do not provide the fatty mast used by black bears in southern latitudes to gain weight before denning (Lindzey & Meslow 1976; Rogers 1987). Moreover, diversity and productivity of soft mast-producing species tends to be lower in coniferous than deciduous forests (Jonkel & Cowan 1971; Clark et al. 1994). Northern black bears could compensate for a low-protein diet by preying on ungulate calves, such as moose (*Alces alces*), white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) and caribou (*Rangifer tarandus*) (Mathews & Porter 1988; Schwartz & Franzmann 1991; Linnell *et al.* 1995). This predation could have an important impact on the dynamics of boreal ungulate populations (Ballard 1992; Messier 1994; Rettie & Messier 1998). Black bears are considered one of the main predator species of the endangered Gaspé caribou (Crête & Desrosiers 1995) and habitat modification through human activities could potentially exacerbate predation pressure on this population.

We used resource selection functions, diet analysis, plant phenology surveys and vegetation inventories to study adaptations of black bears to low productivity in the boreal forest. Due to the large proportion of herbivory in black bear diets (Welch et al. 1997), we anticipated that bears would make choices among landcover types and topographic conditions in order to track temporal and spatial availability of fruiting plants throughout the active season. We also expected the composition of bear diet to reflect temporal availability of food resources. Finally, because boreal forest represents a poor-quality habitat for black bears, we suspected that habitat modification from natural or anthropic origins, such as insect outbreaks or forestry cuts, would benefit black bear populations by increasing resource availability, and should be selected by bears (Mitchell & Powell 2003). Implications of our results for conservation of the endangered Gaspé caribou population are discussed.

3.4. MATERIALS AND METHODS

3.4.1. Study area

The study area, defined as the area used by all radio-collared bears (100% minimum convex polygon, MCP), covers approximately 3,400 km^2, including a large part of the Gaspésie Conservation Park (802 km^2, 48°46' N; 65°30' W; Quebec, Canada). This mountainous region comprises the McGerrigle Mountains, dominated by Mt. Jacques Cartier

(1,268 m), and the Chic Chocs Mountains, including Mt. Albert (1,154 m) and Mt. Logan (1,128 m). Alpine tundra vegetation found on summits above 1,000 m consisted of krumholtz, Ericaceae and a carpet of lichens, mosses and graminoids (Sirois & Grantner 1992). The subalpine zone (900-1,000 m) was characterized by an open coniferous forest, with trees becoming stunted with increasing altitude. The foothill zone (100-900 m) was boreal forest composed of balsam fir (*Abies balsamea*), white spruce (*Picea glauca*), black spruce (*P. mariana*), yellow birch (*Betula alleghaniensis*) and white birch (*B. papyrifera*) (Boudreau 1981). Most areas situated immediately outside the park were subject to forestry exploitation and 25% of these areas have been cut in the last 20 years. The region included a endangered population of mountain caribou (*Rangifer tarandus caribou*) located mainly within the boundaries of the Gaspésie Conservation Park. Black bears are considered to be one of the main predators of caribou calves in this population (Crête & Desrosiers 1995).

3.4.2. Black bear data

Black bears were captured within a 5-km radius to the south and east of Mt. Logan during July in 2002, 2003 and 2004. Three types of leghold snares were used, all with padded cables and coil springs to minimize injury (Lemieux & Czetwertynski 2006). Captured bears were anaesthetized with a dart containing a mixture of tiletamine and zolazepam (Telazol®) at a dosage of 5 mg/kg that was fired from a CO_2-powered pistol (Palmer Cap-Chur Inc., Powder Springs, GA). Twenty-four black bears (15 males and 9 females) were equipped with global positioning system (GPS) radiocollars (GPS 3000, GPS 3300 and GPS 2200, LOTEK Engineering Inc., Newmarket, Ontario, Canada) and followed from July 2002 to November 2004. Collars were programmed to take one location every hour or every four hours, depending on the model capacity. We recovered the radiocollars in winters 2003, 2004 and 2005 by visiting hibernation dens. Bears were then anaesthetized using a CO_2-powered pistol or a "Jab-stick" and some radiocollars were replaced by collars with fresh batteries. Finally, because of collar failures, we used data from 16 different bears, of which 4 were followed for two years. Handling procedures were approved by the Animal Care Committees of the Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune (CPA-Faune 02-

00-01, 02-00-02, 03-00-02 and 04-00-16) and the Université du Québec à Rimouski (CPA-13-02-02).

3.4.3. Habitat use and seasonality

Black bears are well known to adapt to seasonal changes in food availability (Rogers 1987; Powell *et al.* 1997). Because this adaptability is linked to changes in habitat use within the year (Garshelis & Pelton 1981; Powell & Seaman 1990; Samson & Huot 1998), we used two complementary approaches to determine the timing of these habitat and diet preferences.

First, taking into account the ecology of black bears and limitations in the use of forest maps (Dussault *et al.* 2001a), we grouped data from digitized ecoforestry maps (1: 20,000) from the Ministère des Ressources Naturelles du Québec into 10 landcover types based on tree stand composition, age and structure (see **Table 3.1** and **Annexe 1**). We documented plant phenology during 2003 and 2004 using four 1-m2 plots randomly distributed in each different landcover type present in our study area. Each plot (n = 40) was visited every two weeks from June to October. We noted developmental stages of each plant species (dormancy, foliage, flowering, immature fruits, mature fruits) and paid particular attention to the date of appearance and disappearance of fruits. We then defined phenology using mean number of species in each of the five developmental stages at each evaluation date. We tested the effect of year on phenology using analysis of variance (ANOVA) with repeated measures (PROC MIXED with repeated statement; SAS Institute Inc. 2004).

Second, in order to evaluate whether changes in plant phenology were reflected in bear diet, scats were collected on three predetermined 30-km forest road networks, covering most of the study area. After an initial removal of all visible scats, we surveyed this network every two weeks from 1 June to 30 September, 2003 and 2004. In addition, opportunistic sampling was carried out during other field activities (45% of collected scats). Only fresh scats (greasy, smelly or containing fresh fruit parts) were collected and analysed. Estimated deposition dates (based on appearance of other scats with known deposition date) were used to follow diet composition throughout the year. Scat contents were analysed using a point-sampling method derived from Chamrad and Box (1964), with the number of sampling points fixed at 50 items per scat (Boileau *et al.* 1994). We identified items using dissecting

microscopes (6 to 40X), identification guides and a reference collection. We double-checked mammal hairs using a microscope (40 to 1000X), hair guides (e.g. Adorjan & Kolenosky 1980) and comparison with hairs in our reference collection.

3.4.4. Resource selection functions

We used resource selection functions (RSFs; Manly et al. 2002) to analyse habitat selection by black bears at the home-range scale (third order of selection; Johnson 1980). We delineated individual home ranges using 100 % (MCPs; Mohr 1947). This method is appropriate as bears were mobile and could access all areas within their home ranges. We did not use kernel estimates because they are known to be sensitive to a large number of potentially autocorrelated locations, with such as those generated by GPS collars (Hemson et al. 2005). Resource use estimated by GPS locations was compared with resource availability obtained from random locations (2,000 points / home range), using logistic regressions (Boyce & McDonald 1999; Manly et al. 2002). Analyses were separated into three time periods based on major shifts in bear diet. For each period, we only used individuals with a data set covering most or the entire time interval considered. Sample sizes were 11, 16 and 9 individuals with 754 ± 180, 283 ± 58 and 606 ± 105 locations / bear for spring, summer and autumn, respectively. Estimates from logistic regression were used in RSF models with the following form:

$$w(x) = \exp(\beta_1 x_1 + \beta_2 x_2 + \ldots + \beta_n x_n)$$

where $w(x)$ was the RSF and β_i was the estimate for the variable x_i (Manly et al. 2002).

We applied both conditional fixed-effect and mixed-effect logistic models to fit our data. These two methods avoided pseudo-replication, by taking the individual, and not the telemetry location, as the unit of measure (Otis & White 1999). In conditional fixed-effect regressions, all locations for each individual were considered as an independent stratum (Strata statement in PROC PHREG; SAS v9.1.3; SAS Institute Inc. 2002). Standard errors and associated significance levels were then estimated using a robust sandwich estimate of the covariance matrix (Lin & Wei 1989). In mixed-effect regressions, the individual was considered a random variable in PROC NLMIXED (SAS v9.1.3; SAS Institute Inc. 2002).

Effect of sex on habitat selection was tested only in NLMIXED, because this test was not possible within the conditional fixed-effect regression (individual was considered as one stratum and there exists only one sex per individual). Comparisons between resulting RSF models were made using Akaike's Information Criterion (AIC; Burnham & Anderson 2002). One model per sex was run when an effect was detected for a given season. We did not explore year-to-year variation in habitat selection because sample sizes precluded yearly stratification of data. Finally, model fit was evaluated using all data as test data in the adapted version of K-Fold cross-validation (Boyce et al. 2002) proposed by Johnson et al. (2006).

Contrary to the results of Gillies et al. (2006), models based on mixed effects had a poorer fit (lower R^2 for linear regression test, significant chi-square goodness-of-fit test, slope and intercept of the linear regression significantly different from 1 and 0, respectively; Johnson et al. 2006) than those based on conditional fixed effects. Thus, we only present results obtained from the second method.

3.4.5. RSF variables

Based on previous literature, we analysed whether habitat selection by black bears varies according to topography (e.g. Garshelis & Pelton 1981; Unsworth *et al.* 1989), presence of water bodies and roads (e.g. Unsworth *et al.* 1989; Gaines *et al.* 2005) or landcover type (e.g. Samson & Huot 1998; Mitchell & Powell 2003). For each GPS location and random point, we measured four topographic covariates (elevation, slope position, inclination and solar irradiance) using ArcGIS v9.0 (ESRI Inc. 2004). Similarly, we measured the minimum distance of each point to a road or water body, and used the ecoforestry maps to classify each point into one of 10 landcover types. Because altitude could influence both spatial and temporal availability of black bear resources (Garshelis & Pelton 1981), we also fitted the square of the altitude into the models to test non-linear relationships. Topographic and distance variables were calculated for each cell of 10-m resolution maps covering the study area. Elevation and slope maps were generated from a triangulated irregular network (TIN) surface model constructed from a 1:20,000 topographic map (Photocartothèque Québécoise 1992) using ArcGIS v9.0 (ESRI Inc. 2004). Slope

Rapport-Gratuit.com

position (upper slope, middle slope, lower slope, flat slope) was obtained using the "topographic position index" extension (Jenness 2005) for ArcView v3.2a (ESRI Inc. 2000) and landscape elevation within a 250-m radius around each cell of the raster. Solar radiation received on Julian day 172 (spring solstice) was calculated using scripts developed by Kumar et al. (1997) under ArcInfo v9.0 (ESRI Inc. 2004). Distances from road and water were calculated from digital maps. Finally, landcover maps (see above) were generated for 2002 and updated for 2003 and 2004 to incorporate changes (e.g., through logging) between years.

3.4.6. Landcover characteristics

We described characteristics of the 10 landcover types through field sampling carried out in 2003. Because of logistic constraints, 10 sites for each landcover type were randomly chosen from the entire study area using a geographic information system (ArcGIS v9.0; ESRI Inc. 2004). Cover provided by habitat was estimated as lateral cover or the percentage of visual obstruction on a 150x30-cm profile board placed 15 m from the center of the sample site (Nudds 1977). Vertical cover was also evaluated by counting the number of points that were under cover along a 15-m transect by sampling every 1.5 m from the center of the sample site (adapted from Potvin *et al.* 1999). Lateral and vertical covers were estimated in the four cardinal directions. Since habitat selection could be linked not only to structure but also composition of the habitat, we measured basal area of coniferous and deciduous trees (diameter at breast height (DBH) $\geq$10 cm)) using a factor-2 prism (Grosenbaugh 1952). Density of coniferous and deciduous saplings (DBH < 10 cm) was also measured by counting the number of each sapling type in a 16-m^2 plot centered on the sample site. Because fruits usually represent a large proportion of bear diet (Welch et al. 1997; Rode & Robbins 2000), we measured cover of shrub species in the 16-m^2 plot and cover of herbaceous species in four 1-m^2 plots adjacent but outside the corners of the 16-m^2 plot. In order to extrapolate fruit biomass available in each landcover type, we placed additional 1-m^2 plots in randomly located patches of herbaceous plants (10 plots sampled per species). We estimated percent cover of the species considered and collected all mature fruit biomass. For shrubs, we measured 10 specimens per species (length, width and height) and collected all fruits. Fruits were then dried and weighed. Finally, we estimated linear relationships between percent

cover and fruit biomass for each plant species (and calculated fruit biomass for each landcover type (see above). Differences between landcover types were tested using ANOVA followed by Tukey post-hoc tests. If assumptions for ANOVA were not met, we used Kruskal-Wallis tests followed by Dunn post-hoc tests.

3.5. RESULTS

3.5.1. Phenology and diet analysis

Plant phenology (Figure 3.1) was similar between 2003 and 2004 ($F = 1.1$, $df = 1$, $p = 0.324$). Because the 2003 survey only began at the end of June, flowering and first immature fruit appearance dates could not be assessed that year. Most species, however, flowered and produced immature fruit on the same dates in both years, i.e., around 10 July and the first week of August, respectively. First mature fruits appeared on 10 July, with the greatest number of species having mature fruits on 22 August. Fruits disappeared in the first week of September.

Scat analysis ($n = 96$) revealed three distinct periods of black bear diet (Figure 3.2). (1) During spring (den emergence to mid-July), graminoids represented the greatest proportion (70%) of the diet. Moose (*Alces alces*) calves represented the second most important item, but comprised only 5% of the diet in spring. (2) Summer (mid-July to end of August) was characterized by the appearance of a wide diversity of fruits in the diet, including red-osier dogwood (*Cornus stolonifera*), wild Sarsaparilla (*Aralia nudicaulis*), mountain holly (*Nemopantus sp.*), raspberries (*Rubus sp.*), elderberries (*Sambucus nigra*) and strawberries (*Fragaria sp.*). Graminoids still composed 17% of bear's diet. (3) In autumn (1 September to den entry), bears consumed mainly berries of mountain ash (*Sorbus canadensis*), which represented over 65% of the diet. Blueberries (*Vaccinium sp.*) and graminoids were also consumed in this season. Beaver constituted approximately 8% of the autumn diet and probably originated from baiting carried out by trappers. Black bear diet was dominated by plants (approximately 90%) in all three periods. No trace of caribou was found.

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

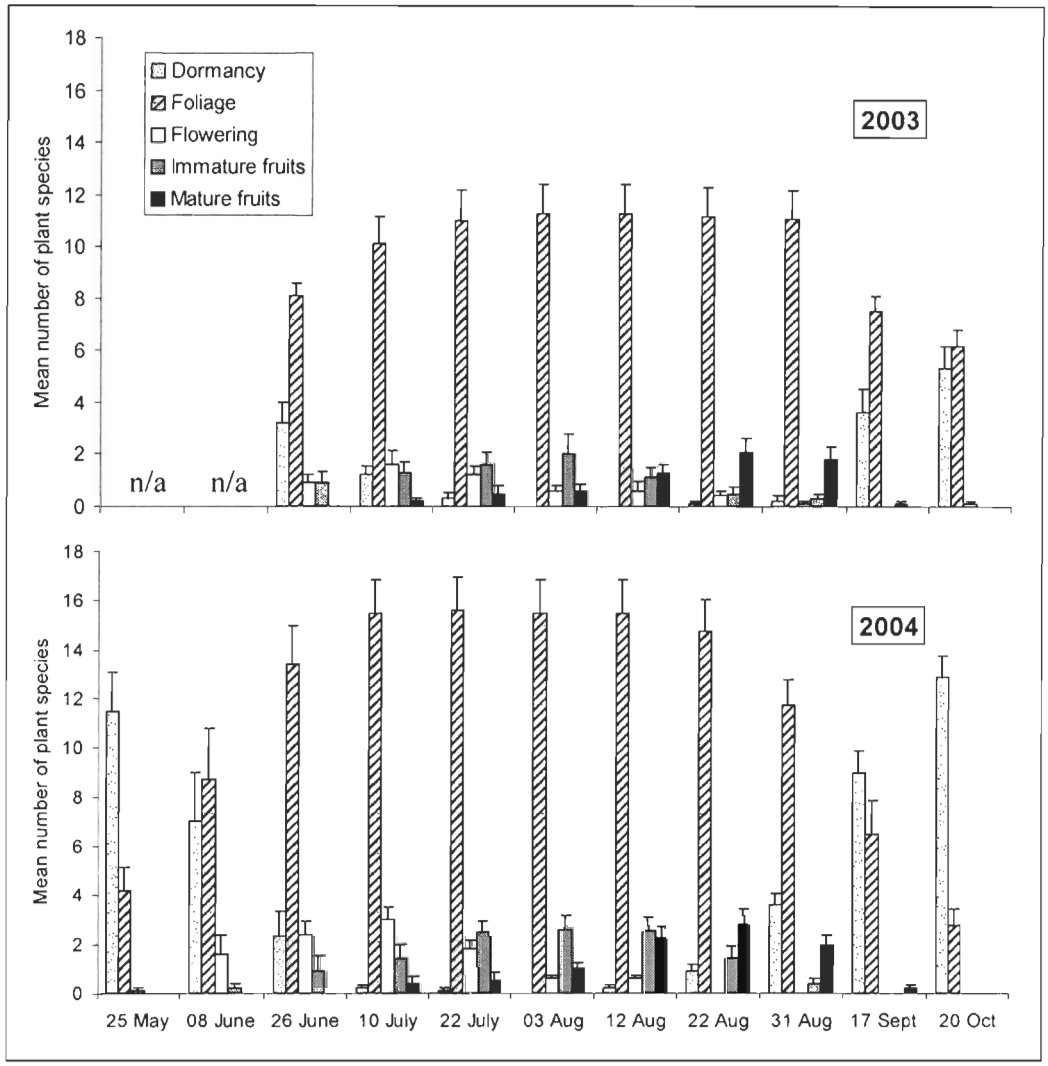


Figure 3.1: Plant phenology as mean number of plant species (± SE) in five different developmental stages every two weeks across 10 different landcover types in 2003 and 2004 in the Gaspé Peninsula, southeastern Quebec, Canada. Note: the 2003 survey only began at the end of June.

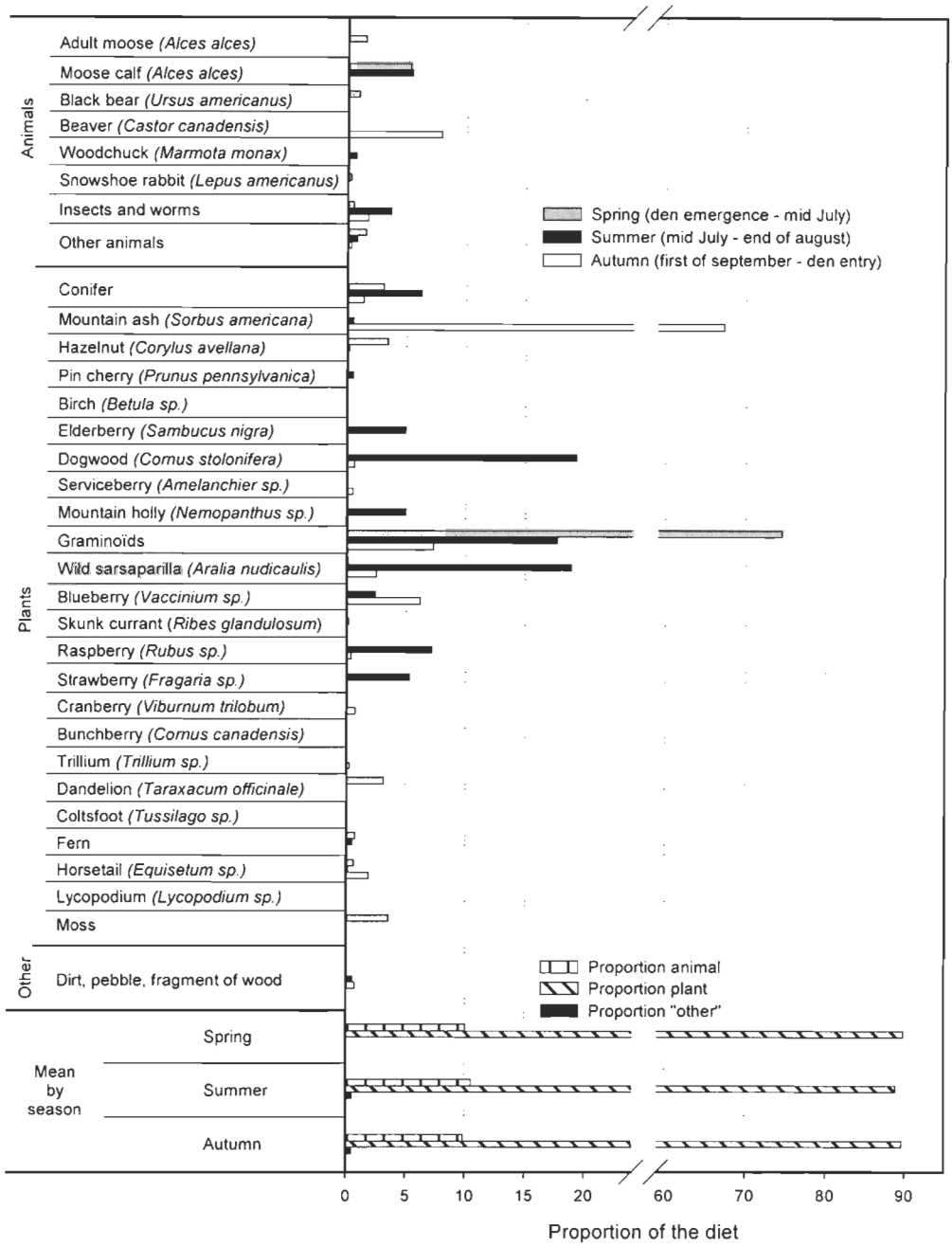


Figure 3.2: Items consumed by black bears during spring (den emergence to mid-July), summer (mid-July to end of August) and autumn (1 September to den entry) based on scat samples (n = 96; point sampling method) collected during 2003 and 2004, in the Gaspé Peninsula, southeastern Québec, Canada. "Other animals" refers to hairs ingested during grooming, micro-mammal hairs, eggs and unidentified bone fragments. "Insects and worms" comprised wasps, ants, worms and unidentified insects.

3.5.2. Landcover characteristics

Lateral cover exceeded 75% in all landcover types except in clearcuts 0-5 years (**Tableau 1.1**). Differences were more pronounced for vertical cover. Landcover generated from clearcuts <20 years were characterized by a lower vertical cover (<6%) than other landcover types. These were also landcover types that had high estimated fruit mass per unit area. Not surprisingly, barren and open mature coniferous landcover, mostly located at high altitude with stressful conditions for plant development, were open habitats (vertical cover of 21 and 35%, respectively) with the lowest fruit mass. As expected, closed mature coniferous and coniferous 20-50 year landcovers had the highest coniferous basal area. As confirmed by tree basal area, landcovers that originated from natural disturbance were primarily coniferous stands. Natural disturbance landcovers contained numerous deciduous saplings and provided the second largest fruit mass per unit area. Partial cuts, which were all performed in coniferous stands in our study area, were very similar in almost all characteristics to the coniferous 20-50 year landcover.

3.5.3. Resource selection function

Comparison of RSF models (**Table 3.2**) showed that global models comprising topographic, distance and landcover variables fit the data better than models comprising only one or a combination of two groups of variables. Complementary analyses also showed that combinations of single variables did not provide improved models.

Seasonal models allowed us to detect variations in habitat selection over the course of the year. No sex effect was detected in spring and regression suggested that the RSF model provided a good fit to the data ($R^2 = 0.907$; **Table 3.3**), as did the chi-square goodness-of-fit test ($p = 0.855$). Results for spring indicated that bears occupied sites found at moderate to high altitudes (**Figure 3.3**, **Table 3.4**) and selected steep, upper slopes in areas where solar irradiation was high (**Table 3.4**). Bears also preferred road proximity. Barren and natural disturbance were the landcover types most selected, followed by mature coniferous (both closed and open). Deciduous and clearcut 0-5 year landcovers were avoided.

Table 3.1: Mean (SE) lateral cover, vertical cover, coniferous and deciduous tree basal area, coniferous and deciduous sapling density and mass of fruits present in different landcover types within the study area of the Gaspé Peninsula, southeastern Québec, Canada. Differences between landcover types were tested using ANOVA followed by Tukey post-hoc tests. When application conditions for ANOVA were not met (i.e. for deciduous basal area and deciduous and coniferous sapling densities), we used a Kruskall-Wallis test followed by Dunn post-hoc tests. For each vegetation characteristic, values having different letters within a column indicate a significant difference between landcover types ($P<0.05$).

Landcover type	Lateral cover (%)	Vertical cover (%)	Basal area		Sapling density		Fruit mass (g/m²)
			Deciduous (m²/ha)	Coniferous (m²/ha)	Deciduous (n/ha)	Coniferous (n/ha)	
Barren	87.1 (5.1) [a]	20.8 (4.7) [c,d]	0.0 (0.0) [c]	8.6 (3.0) [b,c,d]	0 (0) [b]	688 (254) [a]	0.9 (0.4) [d]
Deciduous	86.1 (3.5) [a]	94.9 (1.9) [a]	11.1 (1.3) [a]	6.8 (1.7) [c,d,e]	2401 (389) [a]	789 (309) [a]	3.1 (0.6) [c,d]
Mixed with coniferous dominance	90.7 (2.5) [a]	80.0 (4.0) [b]	7.2 (1.3) [a,b]	12.7 (1.9) [b,c]	3938 (1117) [a]	1344 (487) [a]	4.2 (1.1) [b,c,d]
Coniferous 20-50 years	85.4 (3.5) [a,b]	68.1 (7.9) [b]	0.9 (0.6) [c]	26.9 (3.7) [a]	208 (147) [a,b]	903 (391) [a]	4.0 (1.8) [a,b,c,d]
Closed mature coniferous	80.8 (5.0) [a,b]	70.8 (5.4) [b]	0.8 (0.8) [c]	27.8 (3.0) [a]	1125 (550) [a,b]	1438 (672) [a]	4.5 (1.3) [a,b,c,d]
Open mature coniferous	87.3 (3.9) [a]	35.3 (5.0) [c]	0.2 (0.2) [c]	18.6 (3.1) [a,b]	0 (0) [b]	500 (156) [a]	0.7 (0.7) [d]
Natural disturbance	88.5 (4.1) [a]	77.7 (4.0) [b]	2.4 (0.9) [b,c]	12.6 (2.4) [b,c]	4137 (1079) [a]	1310 (464) [a]	7.8 (1.1) [a,b]
Partial cut	81.2 (5.5) [a,b]	72.3 (8.4) [b]	2.2 (1.1) [b,c]	24.7 (3.7) [a]	284 (176) [a]	1818 (902) [a]	3.8 (1.1) [b,c,d]
Clearcuts 0-5 years	58.3 (8.0) [b]	5.5 (2.0) [d,e]	0.4 (0.3) [c]	0.0 (0.0) [e]	188 (95) [a,b]	563 (218) [a] †	7.4 (1.0) [a,b,c]
Clearcuts 5-20 years	76.0 (3.7) [a,b]	4.3 (3.0) [e]	0.4 (0.4) [c]	0.2 (0.2) [d,e]	563 (329) [a,b]	1750 (690) [a]	9.7 (1.1) [a]

† This value was likely overestimated because fruit mass was based on plant cover, and in most cases fruit production does not actually begin until the fourth year after logging

Table 3.2: Comparison of models used to predict relative occurrence of black bears in the study area during spring, summer (one model per sex) and autumn. Models were ranked based on Akaike's Information Criterion (AIC) values. Delta AIC (Δ_i) measures the difference between each model and the best model. Akaike weights (w_i) indicate the probability that a model is best among the entire set of candidate models. K_i is the number of parameters used in each model.

Season	Sex	Model	K_i	AIC	Δ_i	w_i
Spring	Both	Global (Topo+Dist+Cover)	18	130855.8	0.0	1.000
		Topo + Cover	16	131031.9	176.1	< 0.001
		Dist + Cover	11	131409.7	554.0	< 0.001
		Cover	9	131573.5	717.8	< 0.001
		Topo + Dist	9	131730.9	875.1	< 0.001
		Topo	7	131839.3	983.5	< 0.001
		Dist	2	132691.5	1835.8	< 0.001
Summer	Male	Global (Cover+Topo+Dist)	18	18287.5	0.0	1.000
		Topo + Cover	16	18374.3	86.7	< 0.001
		Dist + Cover	11	18448.1	160.6	< 0.001
		Cover	9	18521.0	233.4	< 0.001
		Topo + Dist	9	18531.6	244.1	< 0.001
		Topo	7	18688.1	400.6	< 0.001
		Dist	2	18859.8	572.2	< 0.001
Summer	Female	Global (Cover+Topo+Dist)	18	49945.3	0.0	0.992
		Topo + Cover	16	49955.1	9.8	0.008
		Dist + Cover	11	50147.6	202.3	< 0.001
		Cover	9	50154.0	208.7	< 0.001
		Topo + Dist	9	50349.9	404.6	< 0.001
		Topo	7	50402.7	457.4	< 0.001
		Dist	2	51024.8	1079.5	< 0.001
Autumn	Both	Global (Cover+Topo+Dist)	18	75705.3	0.0	1.000
		Topo + Cover	16	75844.3	139.0	< 0.001
		Topo + Dist	9	75970.3	265.0	< 0.001
		Topo	7	76112.7	407.4	< 0.001
		Dist + Cover	10	76166.7	461.3	< 0.001
		Cover	9	76498.8	793.5	< 0.001
		Dist	2	76590.7	885.4	< 0.001

Note: "Topo" included seven topographic variables (elevation, elevation^2, slope, four classes of slope position, solar radiation), "Dist" included two distance variables (distance to a water body and a road) and "Cover" included 10 classes of landcover types (see Table 1). For categorical variables (slope position and landcover type), one of the class is considered as a reference ("flat slope" and "mixed with coniferous dominance", respectively) and was thus not considered in the number of parameters.

Table 3.3: Fit of seasonal resource selection functions of black blears through linear regressions, goodness-of-fit tests and Spearman rank correlations for expected vs. observed frequencies in 10 bins of RSF values (Johnson et al. 2006).

		Linear regression			Goodness-of-fit test			Rank correlation	
Season	**Sex**	**Intercept**	**Slope**	**Adjusted R^2**	**χ^2**	**df**	**p value**	**r_s**	**p value**
Spring	Both	0.003	0.967	0.907	4.75	9	0.855	1.000	< 0.001
Summer	Male	0.010	0.903	0.965	13.56	9	0.139	0.903	< 0.001
	Female	0.058	0.419 [b]	0.132	84.15	9	< 0.001	-0.321	0.365
Autumn	Both	0.040 [a]	0.596 [c]	0.951	7.83	9	0.552	0.988	< 0.001

[a] Intercept significantly different from 0

[b] Slope not significantly different from 0

[c] Slope significantly different from 1

Table 3.4: Estimated coefficients (± SE) of seasonal RSF models for black bears followed between July 2002 and November 2004 in the Gaspé Peninsula, southeastern Quebec, Canada. Because of a significant sex effect, one model per sex is presented for summer. Standard errors were obtained using the robust sandwich estimator (Lin & Wei 1989). Significant values ($p<0.05$) are highlighted in black (+) or gray (-). For continuous variables, the hazard ratio indicates the proportional increase (> 1) or decrease (< 1) in the probability of occurrence of bears for an increase of one unit (e.g., for each degree of increase in slope). For categorical variables, the hazard ratio indicates whether a category was more likely (> 1) or less likely (< 1) to be used relative to a reference category. The reference category was "flat slope" for slope position and "mixed with coniferous dominance" for landcover type.

		Season											
		Spring (N = 11)			Summer Males (N = 8)			Summer Females (N = 8)			Autumn (N = 9)		
		Estimate (± SE)		Hazard ratio	Estimate (± SE)		Hazard ratio	Estimate (± SE)		Hazard ratio	Estimate (± SE)		Hazard ratio
Topography	Elevation (km)	**2.539**	(± 0.498)	12.665	0.483	(± 0.767)	1.620	0.099	(± 0.432)	1.104	**3.987**	(± 0.752)	53.874
	Elevation^2	**-1.882**	(± 0.408)	0.152	**-2.603**	(± 0.777)	0.074	**-1.919**	(± 0.405)	0.147	**-4.723**	(± 0.684)	0.009
	Slope (degree)	**0.027**	(± 0.002)	1.027	**-0.021**	(± 0.004)	0.979	**0.014**	(± 0.002)	1.014	**0.005**	(± 0.002)	1.005
	Upper slope	0.061	(± 0.056)	1.063	**0.373**	(± 0.097)	1.452	**0.291**	(± 0.063)	1.338	**0.364**	(± 0.091)	1.439
	Middle slope	**-0.280**	(± 0.054)	0.756	**0.235**	(± 0.092)	1.265	**0.173**	(± 0.057)	1.189	**0.578**	(± 0.078)	1.782
	Lower slope	**-0.328**	(± 0.061)	0.720	0.120	(± 0.104)	1.128	**0.126**	(± 0.063)	1.134	**0.515**	(± 0.085)	1.674
	Radiation (kW/m²)	**0.332**	(± 0.036)	1.394	0.120	(± 0.076)	1.128	**0.243**	(± 0.038)	1.275	**-0.147**	(± 0.030)	0.864
Distances	Distance to water (km)	-0.162	(± 0.097)	0.850	-0.306	(± 0.161)	0.737	0.097	(± 0.095)	1.102	**-0.522**	(± 0.124)	0.593
	Distance to road (km)	**-0.406**	(± 0.047)	0.666	**0.464**	(± 0.038)	1.591	**0.152**	(± 0.035)	1.164	**0.312**	(± 0.038)	1.366

Table 3.4: Continued

		Season											
		Spring (N = 11)			Summer Males (N = 8)			Summer Females (N = 8)			Autumn (N = 9)		
		Estimate (± SE)		Hazard ratio	Estimate (± SE)		Hazard ratio	Estimate (± SE)		Hazard ratio	Estimate (± SE)		Hazard ratio
Landcover type	Barren	**0.670**	(± 0.078)	1.953	**0.378**	(± 0.186)	1.459	**0.384**	(± 0.103)	1.468	-0.115	(± 0.086)	0.891
	Deciduous	**-0.775**	(± 0.151)	0.461	**-0.335**	(± 0.119)	0.715	**-0.458**	(± 0.097)	0.632	**-0.336**	(± 0.097)	0.714
	Coniferous 20-50 years	-0.066	(± 0.072)	0.936	**-0.964**	(± 0.121)	0.381	**-0.363**	(± 0.069)	0.696	**-0.563**	(± 0.088)	0.569
	Closed mature coniferous	**0.425**	(± 0.063)	1.530	**-1.095**	(± 0.142)	0.335	**-0.137**	(± 0.063)	0.872	0.007	(± 0.060)	1.007
	Open mature coniferous	**0.371**	(± 0.072)	1.449	**-0.181**	(± 0.154)	0.834	**-0.584**	(± 0.084)	0.558	-0.067	(± 0.102)	0.935
	Natural disturbance	**0.716**	(± 0.055)	2.047	**0.296**	(± 0.081)	1.344	**0.570**	(± 0.054)	1.768	-0.011	(± 0.062)	0.989
	Partial cut	-0.207	(± 0.140)	0.813	**-0.505**	(± 0.158)	0.603	**-0.225**	(± 0.094)	0.799	-0.147	(± 0.109)	0.863
	Clearcut 0-5 years	**-0.379**	(± 0.173)	0.685	**-1.473**	(± 0.382)	0.229	**0.401**	(± 0.100)	1.493	0.150	(± 0.135)	1.162
	Clearcut 5-20 years	-0.189	(± 0.100)	0.828	**0.341**	(± 0.132)	1.407	**0.275**	(± 0.070)	1.317	**0.624**	(± 0.083)	1.866

apport-Gratuit.com

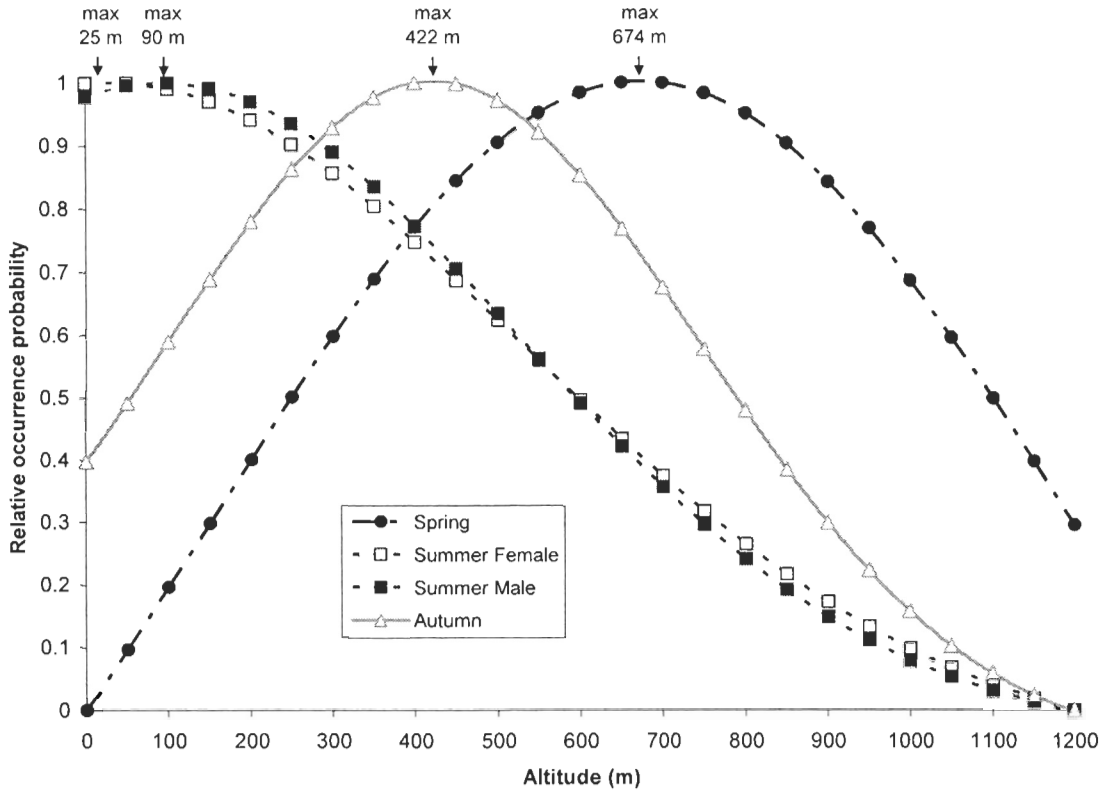


Figure 3.3: Relationship between the relative probability of occurrence of black bears and altitude. Coefficients were from the resource selection functions (RSFs) derived from radio-collared bears followed across three seasons from July 2002 to November 2004 in the Gaspé Peninsula, southeastern Québec, Canada (see **Table 3.2** for RSF models).

In summer, habitat selection differed between sexes (t = 3.47, df = 12, p < 0.005). Regression and the chi-square goodness-of-fit test indicated that the summer RSF model for males fit the data well (R^2 = 0.965 and p = 0.139, respectively; **Table 3.3**). Males were located at low altitudes (**Figure 3.3**) and sought gentle, upper slopes (**Table 3.4**). Male bears also tended to favour water proximity (p = 0.057), but stayed further away than expected from roads (**Table 3.4**). Barren, natural disturbance and clearcut 5-20 year landcovers were selected. Clearcut 0-5 year and partial cut landcovers were avoided as well as deciduous, coniferous 20-50 years and mature coniferous habitats.

The summer RSF model for females fit the data poorly (R^2 = 0.132 and p < 0.001 for regression and chi-square test, respectively; **Table 3.3**), suggesting that female strategies differed between individuals. The model, however, indicated that females used sites found at low altitudes (**Figure 3.3**), selecting steep, upper slopes where solar irradiation was strong (**Table 3.4**). Females generally avoided roads but made no selection with respect to distance to water. Barren, natural disturbance, and clearcut landcovers were selected, whereas partial cut, deciduous and all coniferous stands were avoided (**Table 3.4**).

No sex effect was detected for habitat selection in autumn. Regression and the chi-square goodness-of-fit test (R^2 = 0.951 and p = 0.552) showed that the autumn RSF model was a good overall fit to the data. However, the regression also showed that the RSF overestimated values since the slope was significantly different from 1 (slope = 0.596; p < 0.001; **Table 3.3**). Removing the last bin of data (i.e., higher RSF values) from the calculation led to a regression with a robust fit (adjusted R^2 = 0.944) that was characterized by a slope that did not differ from 1 (p = 0.085), suggesting that only a small fraction (10% of the study area) was overestimated. In autumn, bears occupied intermediate altitudes (~400 m; **Figure 3.3**) and selected steep slopes but the relationship was weak (see hazard ratio; **Table 3.4**). Sites selected by bears were more likely to be lower and middle sections of slopes than flat slope (67 and 78%, respectively; hazard ratios). Moreover, bears were located in sites with low solar irradiation and avoided roads but selected water proximity (**Table 3.4**). Clearcuts 5-20 years were the only selected landcover type in autumn, whereas deciduous and coniferous 20-50 year landcovers were avoided.

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

3.6. Discussion

Low productivity in the boreal forest represents a challenge to black bears. Long periods with snow cover (November to May in our study area) lead to a short growing season, which restricts the number of fruiting species and temporal availability of fruits. Moreover, biophysical constraints also induce the absence of fatty mast-producing trees that are often used by black bears to gain weight before denning in autumn (Jonkel & Cowan 1971; Lindzey & Meslow 1976; Rogers 1987). As a result, black bears in our study area were smaller (mean ± SD of 94 ± 32 and 61 ± 16 kg for 19 adult males and 11 adult females, respectively; unpubl. data) than those of southern regions with richer habitats, such as New Hampshire, Pennsylvania or North Carolina (120-183 kg and 83-92 kg for males and females, respectively; Smith 1985). Black bear home ranges were very large (c.a. 300 km² for males and 200 km² for females; Mosnier et al. 2008), more than twice the size generally reported in other regions (Powell *et al.* 1997; Koehler & Piercea 2003). Furthermore, low habitat productivity may explain the absence of territoriality in our study area (Mosnier et al. 2008). In the mountainous Gaspé Peninsula, resource availability changed significantly at both seasonal and spatial scales. As we expected, black bears adapted to these conditions through seasonal adjustments in diet composition, habitat selection and altitudinal movements. Unfortunately, these adaptations could increase encounter probability with members of an endangered caribou population.

In accordance with many studies (Rogers 1987; Boileau *et al.* 1994; Powell *et al.* 1997; Samson & Huot 1998), our results showed that bear diet was closely linked to plant availability. The overall proportion of plants in the diet remained unchanged throughout the year, at around 90%. Specific composition of the diet, however, changed from very simple (mainly graminoids in spring and sorbs in autumn) to much more diverse when soft fruits became available in summer. Proportion of plants was high despite the relatively low plant diversity and scarcity of species preferred in southern regions (e.g., buffalo berry (*Shepherdia sp.*), huckleberry (*Gaylussacia sp.*) and blueberry (*Vaccinium sp.*)). Also, moose density was very high in our study area (4 to 5 moose/km², Lamoureux et al. 2007). Bears thus likely had access to carcasses due to natural mortality or hunting accidents and are known to be effective predators of moose calves (Schwartz & Franzmann 1991; Bertram & Vivion 2002).

Therefore, we expected to find a greater portion of ungulate meat in the diet. Moreover, unlike previous results, only a very small proportion of the diet was composed of insects (Noyce *et al.* 1997). Rode et al. (2001) and Brown (1993) found that even when meat resources were abundant, plants comprised a very large fraction of grizzly bear seasonal diets. The large proportion of Sorbus sp. fruits in the fall diet of black bears (67% in this study) was also mentioned by Leblanc (2000) in the eastern part of the Gaspé Peninsula and seem to be an important alternative to hard mast. The clumped distribution of this resource permits bears to rapidly consume a large amount of fruit. As suggested for both the hibernating primate, *Cheirogaleus medius* (Fietz & Ganzhorn 1999), and bears (Rode & Robbins 2000), excess energy from the consumption of a large quantity of fruit could be deposited as fat before hibernation in the absence of fatty mast.

Numerous studies have reported that black bears modify their habitat selection based on food availability (e.g. Garshelis & Pelton 1981; Rogers 1987; Powell *et al.* 1997; Davis *et al.* 2006), but only part of them have taken plant phenology into account (Young & Beechman 1986; Boileau *et al.* 1994; Costello & Sage 1994; Davis *et al.* 2006). Our field survey of phenology and simultaneous diet analysis led us to define time periods that were related to important shifts in habitat use. In an environment where food resources are particularly limited, habitat selection necessarily reflects a quest for the highest possible net energy gain. In our case, low productivity resulted in complex choices based on landcover types and topography. Thus, the use of upper portions of steep slopes located at high altitude during spring likely corresponded to sites with little winter snow accumulation. High solar irradiation in selected sites would result in areas where snow melts quickly and vegetation appears early. In most cases, the barren landcover type corresponded to that description. Albon & Langvatn (1992) also suggested that the nutritive value of vegetation also increases as altitude increases. Bliss (1962), cited by Mysterud et al. (2001), noted a low presence of fibrous tissues in plants growing at high altitude. Considering the relatively low capacity of bears to digest fibre (Welch et al. 1997), use of high-altitude sites may allow bears to find the most readily digestible source of forage available in that season.

Natural disturbances played an important role in bear habitat selection in spring as well as summer, as expected. Bears were found to use natural disturbances for resting over

variable time periods, from one night to several days following initial den emergence (unpubl. data), likely benefiting from the high cover provided by numerous fallen trees (pers. obs.) in this landcover type (**Table 3.1**) and possibly waiting for improved foraging conditions in spring while reducing energy expenditure. The use of natural disturbances during summer provided access to the second-highest availability of fruiting species in our study area (**Table 3.1**).

Alteration of landscape by human activities, such as logging, creates openings in the forest canopy and increases availability of young stands with diverse regeneration (Costello & Sage 1994; Samson & Huot 1998; Mitchell & Powell 2003). In our study, bears selected clearcuts 5-20 years in summer and autumn. Openings in forest canopy permitted growth of a large quantity of fruiting species, such as raspberries and dogwood (Greenberg *et al.* 2007). Moreover, trees such as sorbs, for which fruit composed a large part of the bear diet in autumn, could be more abundant several years after logging than in undisturbed stands (Newton et al. 1989). In contrast, the use of clearcuts 0-5 years was different between males and females. Females selected this landcover type in summer, whereas males clearly avoided it (**Table 3.4**). Selection of this habitat was surprising because fruit availability was actually less than that estimated by plant cover (**Table 3.1**). Although plant cover of fruiting species such as raspberries was extensive, production of fruit by colonizing species does not begin until the third or fourth year after logging (pers. obs.). A closer look at the data indicated that only two of the eight females studied selected this landcover.

Roads, another source of landscape alteration, were also found to play a role in habitat selection by black bears. Our observation that bears selected sites close to roads during spring seems to contradict the findings of Gaines et al. (2005) that roads reduce habitat quality for black bears during all seasons. In our case, high-altitude roads were found mainly within the Gaspésie Conservation Park and had very limited traffic. Moreover, roadsides could offer large quantities of graminoid species (Watkins et al. 2003), which we found in the spring diet (**Figure 3.1**). In summer and autumn, however, forestry roads located at low to intermediate altitudes were avoided even if associated with the landcover type (i.e. older clearcuts) that tended to be selected by bears (see also Kasworm & Manley 1990; Gaines et al. 2005; Reynolds-Hogland & Mitchell 2007).

Black bears may use higher altitudes in autumn than in summer to extend the period during which they have access to fruits, as do many cervids in mountainous environments using vertical migration to follow plant phenology (Oosenbrug & Theberge 1980; Mysterud et al. 2001; Pettorelli et al. 2005). Also, bears selected landcover types in autumn with the highest potential fruit mass (i.e. clearcut 5-20 years and natural disturbance) and sites receiving low solar irradiation, where plant phenology could be delayed (Jeník & Rejmánek 1969).

Large-scale bear movements seen in our study area (Mosnier et al. 2008) probably resulted from the complex choices made by bears in response to the unproductive environment, including seasonal altitudinal movements and changes in landcover types selected. Such behaviour likely ensures resource availability throughout the year (Klenner 1987). Study of space-use patterns (i.e. home-range distribution) showed an absence of territoriality in this bear population (Mosnier et al. 2008) so that individuals could freely range to find the best conditions available. Nevertheless, although our results showed that black bears have developed specific adaptations to the unproductive boreal biome, bears are less abundant here than in southern regions (Jolicoeur 2004). Human activities, in particular forestry practices, however, could increase overall habitat quality for bears and contribute to growth of bear populations in the boreal forest (Lamontagne *et al.* 2006; Brodeur 2007).

3.7. IMPLICATIONS

Black bears, along with coyotes (*Canis latrans*), are considered to be the main predators of calves of the endangered population of Gaspé caribou (Crête & Desrosiers 1995). This population is generally restricted to areas above 700 m, which are mainly located inside the Gaspésie Conservation Park. Contrary to the results of Boileau et al. (1994) suggesting a spatial (altitudinal) segregation between black bears and caribou, we showed in this study that black bears used high elevations during spring, and selected the barren and mature coniferous landcover types that are also preferred by caribou (Mosnier et al. 2003). Boileau et al. (1994) also suggested that bear-caribou conflicts should diminish as coniferous stands mature because forestry activities in the park ceased in 1977. However, we found bears using the summits in spring also selected stands resulting from clearcutting practices

outside the park in summer or autumn. Even though we did not find any caribou remains in the bear diet, bear presence during the calving period could result in opportunistic predation on caribou calves (Ballard 1994; Crête & Desrosiers 1995). A habitat management plan has already been established to maintain suitable conditions for caribou in several sectors around the Gaspésie Conservation Park (Champagne et al. 1999). Results of this study provide additional information and suggest clearcutting practices near the caribou range should be avoided since clearcuts result in increased fruit abundance and thus improve habitat quality for bears. On the other hand, if logging must be carried out, partial cutting should be preferred to clearcuts because bears avoided partial cuts in all seasons. Finally, because coyotes also benefit from clearcuts (Boisjoly 2007), this habitat management plan involving partial cutting should impact both predators of caribou.

CHAPITRE IV

Spatial scale variation in habitat use of a landscape species

Mosnier A., Ouellet, J.-P., Fauchald, P., Courtois, R.

(À soumettre)

4.1. RÉSUMÉ

Requérant de grandes étendues écologiquement diversifiées, les espèces de paysage sont particulièrement intéressantes à considérer lors des mesures d'aménagements et de conservation des écosystèmes. Leurs besoins, recouvrant souvent ceux des activités humaines, peuvent être utilisés pour définir les éléments du paysage et les échelles spatiales à prendre en compte lors d'aménagements afin de s'assurer du maintien de l'écosystème. Utilisant des dizaines voir des centaines de kilomètres carré d'un milieu composé de diverses associations de végétation, les ours noirs sont considérés comme une espèce de paysage. Les objectifs de cette étude étaient 1) de déterminer les échelles de sélection de l'habitat par les ours noirs et 2) de relier ces échelles avec certains éléments du paysage. Pour ce faire, nous avons développé une approche en deux étapes basée sur des analyses de « temps de premier passage » effectuées sur les trajets de 15 ours suivis entre juillet 2002 et novembre 2004 en Gaspésie, Québec, Canada. Nous proposons une méthode qui permet de relier les échelles de sélection à plusieurs variables environnementales (i.e. proportion d'habitat perturbé ou dénudé, altitude, irradiation solaire) en extrayant l'information directement sur les trajets des ours. Les ours concentraient leur recherche dans des secteurs dont le diamètre allait de quelques centaines de mètres à plusieurs kilomètres, reflétant probablement les caractéristiques spatiales de leurs ressources alimentaires. Des changements importants dans les patrons de déplacement ont été détectés entre le printemps et l'été, avec une

prédominance des patrons à petite échelle au printemps (moyenne de 425 m) et principalement des patrons à grande échelle en été (moyenne de 4920 m), probablement liés à des changements dans le régime alimentaire. Des éléments du paysage comme la proportion d'habitat perturbé et l'altitude étaient d'importants facteurs expliquant les patrons de déplacement. Les radiations solaires reçues, utilisées comme indice reflétant la phénologie et la diversité des plantes, apparaissaient comme un facteur important en automne. Cette étude montre comment les organismes se distribuent en réponse à l'hétérogénéité spatiale du paysage et adapte ces échelles de sélection aux variations temporelles de la disponibilité de leurs ressources.

4.2. ABSTRACT

Landscape species are considered of particular interest for the management and conservation of natural ecosystems because they utilize large and ecologically diverse areas. Their requirements often overlap those of human activities and can be used to define biologically relevant elements in the landscape and the appropriate scale of management to ensure ecosystem sustainability. Relying on tens to thousands of square kilometres of an interspersion of various vegetation associations, black bears are considered to be a landscape species. The objectives of this study were 1) to determine seasonal scales of habitat selection by black bears and 2) to relate those scales to landscape features. To do so, we developed a two step approach based on first-passage time analyses on movement paths of 15 bears followed between July 2002 and November 2004 in the Gaspé Peninsula, Canada. We provide a method to relate the scales of selection to environmental variables (i.e. proportion of disturbed or barren habitat, elevation, solar irradiance) by examining information directly along movement paths. Bears concentrated search efforts in circular areas with diameters ranging from a few hundred meters to several kilometres, possibly reflecting the scaling properties of food resources. A distinct alteration in movement patterns was found between spring and summer, with a predominance of small-scale patterns in spring (mean of 425 m) and mainly large-scale patterns in summer (mean of 4920 m), likely reflecting a major shift in diet. Landscape features such as proportion of disturbed habitat and elevation were particularly important factors in explaining first-passage time. Solar irradiance was used as

an indicator for plant phenology and diversity and appeared to be influential in autumn. This study illustrates how organisms become distributed in response to spatial heterogeneity of the landscape and how animals can adapt scales of habitat selection to variation in temporal availability of food resources.

4.3. INTRODUCTION

Landscape species are defined as species that "use large, ecologically diverse areas and often have significant impacts on the structure and function of natural ecosystems" (Redford et al. 2000). These species utilize the landscape over distances and times that are comparable to human management regimes and resource extraction activities. Accordingly, landscape species are particularly susceptible to human modification of the habitat and thus are of particular interest for conservation (Sanderson et al. 2002). Conservation planning using landscape species allows for definition of biologically relevant landscape elements and the appropriate scale of management (Redford et al. 2003), but requires an extensive understanding of the species' ecology, particularly space and resource requirements.

Interactions between animals and the environment result in patterns of abundance and distribution that can be assessed at several orders (Johnson 1980). A key element in the study of animal ecology is to define scale(s) at which those interactions exist. Scale-dependent heterogeneity of the environment precludes straightforward definition of its influence on organisms, and animal perception of the environment likely differs from that of the biologist (Levin 1992; Nams et al. 2006). Movements through heterogeneous habitats, however, can offer insight into an animal's response to its environment. Movements' characteristics thus constitute continuous measures of the interaction between an animal and its environment, in both space and time. Studying spatial patterns of movements during a defined time period can serve to identify the scale(s) at which an animal concentrates its activities (Turchin 1991; Johnson et al. 1992).

In order to maximize profitability of movements (and minimize cost of displacements), an animal has to increase time spent in areas with significant resources and reduce time spent in low-quality areas (Charnov 1976). To do so, an animal can increase the sinuosity of its travel path and/or reduce its speed in a high-quality environment and move rapidly and/or in a

Rapport-Gratuit.com

straight line in a poor habitat. The time allocated to a specific area can be measured as the first-passage time (FPT, Johnson et al. 1992). FPT is defined as the time required for an animal to move through a circle of a given radius. By varying the size of the circle, Fauchald and Tveraa (2003) showed that the spatial scales at which an animal concentrates its search are indicated by peaks in the variance in log (FPT). The existence (or absence) of scales of selection provides important information about how an animal samples the environment. For a given radius, FPT can be considered as a scale-specific measure of habitat selection along a movement path. By relating FPT to environmental conditions, it is possible to identify how movement patterns are related to the environment and consequently how an animal selects its habitat along the movement path.

Black bears are long-lived animals with large home ranges that rely on a variety of vegetation types. These characteristics have led many researchers to consider black bears as a landscape species (Schoen 1990; Samson & Huot 1998; Gaines *et al.* 2005). Understanding bear relationships with landscape composition and structure could thus be particularly useful from a conservation and management point of view. Black bears are omnivorous opportunists and are known to adapt rapidly to changes in availability of specific resources (Rogers 1987; Powell et al. 1997) so bears show seasonal differences in diet (Raine & Kansas 1990; Costello & Sage 1994; Bull *et al.* 2001). Because black bears mainly consume plants, they spend most time foraging to fulfill nutritional requirements. In our study area, black bears inhabited very large home ranges (Mosnier et al. 2008) in a heterogeneous landscape that included several different topographic and habitat type conditions. Black bears are known to use home ranges in a non-random fashion (Horner & Powell 1990) so we therefore expected black bears to show detectable scales of selection with FPT analysis. Accordingly, 1) we determined seasonal scales of habitat selection by black bears using FPT analysis and expected seasonal diversity in diet to be reflected by scales of habitat selection. Then, because disturbance (Pickett & White 1985; Hobbs & Huenneke 1992), altitude (e.g. Fisher & Fule 2004) and solar irradiance (Pausas & Austin 2001) cause major changes in the composition and availability of plants at the landscape scale, 2) we related scales of habitat selection with those landscape features, and predicted that the relationship between habitat selection expressed as FPT and these environmental variables should change across seasons and scales.

4.4. MATERIAL AND METHODS

4.4.1. Study area

The study area included a large part of the Gaspésie Conservation Park (48°46' N; 65°30' W; Québec, Canada) and surrounding areas and covered approximately 3,400 km^2. This mountainous region comprised the Chic Chocs and the McGerrigle Mountains including Mt. Logan (1,128 m), Mt. Albert (1,154 m) and Mt. Jacques Cartier (1,268 m). As elevation increased, vegetation changed from boreal forest composed of balsam fir (*Abies balsamea*), white spruce (*Picea glauca*), black spruce (*P. mariana*), yellow birch (*Betula alleghaniensis*) and white birch (*B. papyrifera*) in the foothill zone (100-900 m; Boudreau 1981) to open coniferous forest, with trees becoming stunted with increasing altitude in the subalpine zone (900-1,000 m). Above 1,000 m, krumholtz, Ericaceae and a carpet of lichens, mosses and graminoids (Sirois & Grantner 1992) made up the alpine tundra. Most areas located immediately outside the park were subject to forest harvest and 25% of these areas have been cut in the last 20 years. Twenty percent of the study area is also composed of habitat resulting from the most recent spruce budworm outbreak, which occurred between 1975 and 1992 (Boulanger & Arseneault 2004).

4.4.2. Black bear data

Black bears were captured within a 5-km radius to the south and east of Mt. Logan during July in 2002, 2003 and 2004. We used three types of leghold snares, all with padded cables and coil springs to minimize injury (Lemieux & Czetwertynski 2006). Captured bears were anaesthetized with a dart containing a mixture of tiletamine and zolazepam (Telazol®) at a dosage of 5 mg/kg that was fired from a "Cap-Chur" pistol. We equipped 24 black bears (15 males and 9 females) with global positioning system (GPS) radiocollars (GPS 3000 and GPS 2200, LOTEK Engineering Inc., Newmarket, Ontario, Canada) that were programmed to take 1 location every hour or 1 location every 4 hours, depending on the model. We followed bears from July 2002 to November 2004 and recovered the radiocollars in winters 2003, 2004 and 2005 by visiting hibernation dens. Bears were then anaesthetized using a "Cap-Chur" pistol or a "Jab-stick" and radiocollars were replaced by collars with fresh

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

batteries. GPS locations were differentially corrected and filtered (Dussault *et al.* 2001b) to increase accuracy of data. Due to collar failures, we only used radiotracking data from 15 different bears (10 males and 5 females), 4 of which were followed over 2 years.

4.4.3. First-passage time analysis

4.4.3.1. Seasonal scale of selection

We separated location data into three active periods based on marked changes in bear diet in our study area (spring: den emergence – 14 July; summer: 15 July – 31 August; autumn: 1 September – denning; Mosnier et al. submitted). Thus for an individual with a complete yearly dataset, we divided into three separate paths: spring, summer and autumn. Mean sample sizes (±SE) were 754 ± 180, 283 ± 58 and 606 ± 105 locations per bear for the three seasons, respectively.

Assuming a linear movement path with a constant speed between locations (Kareiva & Shigesada 1983), we calculated FPT following Fauchald and Tveraa (2003) on a large number of points along the path of each bear. Since each point should have an equal probability of being sampled along the path (Fauchald & Tveraa 2006), we calculated FPT only on regularly interpolated points, without forcing points to the real locations. This procedure avoided sampling bias in cases where an animal stayed at the same place for a long time. Black bears can spend a large amount of time sleeping. Ideally, such sleeping periods should be represented by a single interpolated point, however due to inaccurate positioning, resting or sleeping periods can be represented by a large number of GPS locations that are very close to one another. By selecting a spatial scale for interpolation that was larger than the positioning accuracy and did not force real locations, such resting/sleeping periods were represented by one or a very limited number of points. Accordingly, we interpolated points every 25 m because location error for differentially corrected GPS data is considered to be less than 10 m (Rempel & Rodgers 1997; Hulbert & French 2001).

For each interpolated point, we calculated FPT for the 60 radii ranging from 50 m to 3 km in 50-m increments, and for the 30 radii ranging from 500 m to 15 km in 500-m increments. Next, for each path, we plotted variance in log FPT against the radii of sampling

circles and searched for peaks that would identify the spatial scale at which animals concentrated search efforts (area restricted search (ARS); Fauchald & Tveraa 2003). To test whether peaks in observed variance of log FPT differed from values that could be obtained from random paths, we used permutation tests as described by Fauchald and Tveraa (2006). Accordingly, we compared observed values along each path to a distribution of values obtained from 1000 randomized paths issuing from permutations of the displacements between the real locations. Only significant peaks in log FPT variance ($P < 0.05$) were considered as ARS scales. We then classified significant ARS scales as either small scale (radius <1 km) or large scale (radius >1 km).

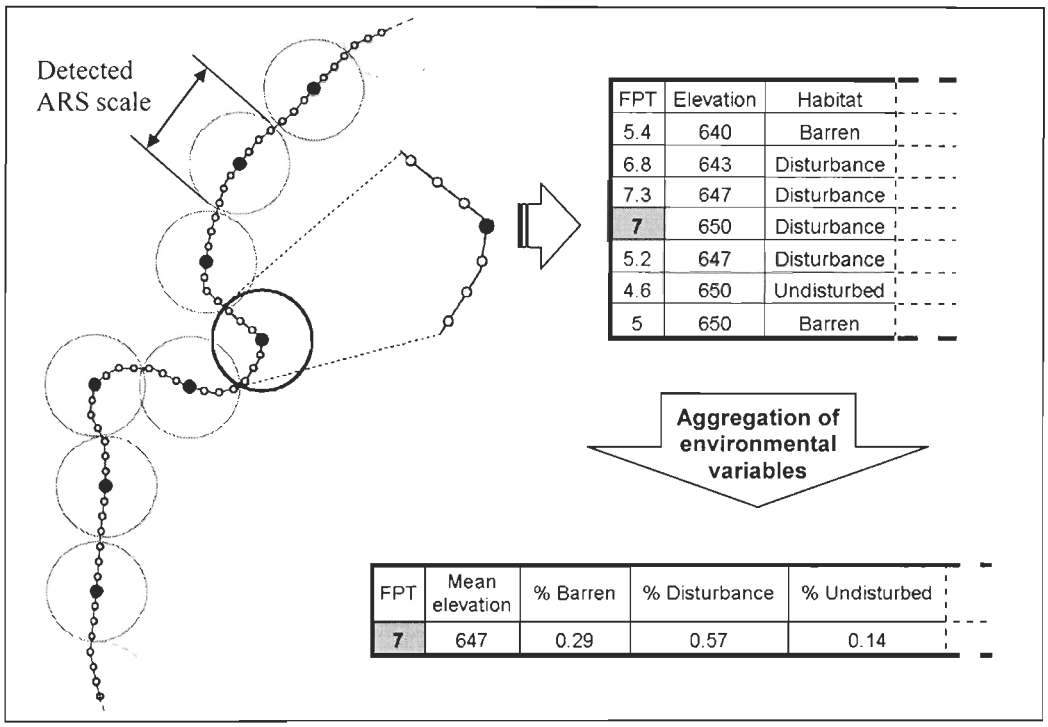


Figure 4.1: Schematic description of the extraction of environmental variables along portions of an animal path and aggregation of these variables for each independent first-passage time (FPT) value. Independent FPT values belonged to the interpolated points at centres of circles used to extract successive portions of the path. These points are represented here as large black dots and all other interpolated points are open dots. Circle diameters equalled the ARS scale detected for the individual considered. Information on environmental variables associated with each independent FPT value was considered as an aggregation of information contained in all interpolated points present along the corresponding path segment (means for continuous variables and proportions for categorical variables such as habitat type).

FPT as a response variable

For animals showing significant patterns in scales of selection (i.e., those showing at least one significant peak ($P<0.05$) in variance of log FPT versus radii), we linked FPT values to environmental variables. To do so, we examined FPT for the ARS scales at 20-m interpolated points along the path of animals demonstrating small-scale ARS, and at 100-m interpolated points for animals showing large-scale ARS. For each point, we extracted information on habitat type, elevation and solar irradiance (see below). To reduce the effect of pseudoreplication, we truncated movement paths into successive segments so that each segment was found within a circle having a diameter equal to the detected ARS scale and was centered on one of the interpolated points (**Figure 4.1**). We then combined the environmental information for all points belonging to each unique portion of the path, using means for continuous variables and proportions for categorical variables such as habitat type.

4.4.4. Environmental variables considered

Using resource selection functions (RSFs), Mosnier et al. (submitted) has shown that habitats originating from both natural (i.e., insect outbreak) and human disturbance (i.e., forest harvest) were highly selected by black bears in our study area. We thus generated relatively simple habitat maps by grouping data of digitized ecoforestry maps (1: 20,000) from the Ministère des Ressources Naturelles du Québec into 3 habitat classes (undisturbed forest, disturbed habitat and barren habitat). Barren habitat consisted of alpine tundra that was non-forested and unlikely to become disturbed and thus was different from the other 2 habitat classes. We made maps for year 2002 and updated them for 2003 and 2004 to incorporate changes in habitat (e.g., through logging). We created a raster map of the study area representing solar irradiance on Julian day 172 (spring solstice), using scripts developed by Kumar et al. (1997) under ArcInfo v9.0 (ESRI Inc. 2004). Solar irradiance can be considered a reliable source of information on vegetation phenology (Jeník & Rejmánek 1969; Lloyd 1990) and plant diversity (Pausas & Austin 2001). Elevation was extracted from a triangulated irregular network (TIN) surface model constructed with ArcGIS v9.0 (ESRI Inc. 2004) from a 1:20,000 topographic map (Photocartothèque Québécoise 1992).

4.4.5. Statistical analyses

We tested the effect of season on size of detected ARS scales using an ANOVA followed by Tukey post-hoc tests. Since we detected two types of ARS scales (i.e., small and large scales), which resulted in a bimodal distribution of the data, we also considered scale type and the interaction of scale type with season.

We applied linear mixed-effect models (lme) using the nlme package (Pinheiro & Bates 2000) to analyze the relationship between FPT and environmental variables. Proportion of barren and disturbed habitats and means of elevation and solar irradiance were used as fixed effects. Individual was considered as a random effect. We log-transformed FPT to fulfill the normality assumption of linear models. We performed analyses for each season and for small-scale and large-scale patterns separately. All mixed effect-models were fitted with random intercepts only. We used restricted maximum-likelihood fitted models for parameter estimation (Pinheiro & Bates 2000). To compensate for variability of conditions encountered by different individuals and to facilitate interpretation of estimated coefficients, continuous variables for each path were standardized to zero with standard deviation equal to one. We used R (R Development Core Team 2007) for ANOVA and linear mixed model analyses.

4.5. RESULTS

4.5.1. Seasonal spatial scales of selection

All bears showed at least one significant ARS scale (**Table 4.1**). Individuals showed only one small ARS scale, only one large ARS scale, or one large and one small ARS scale (**Figure 4.2**). ARS scales varied between individuals and seasons (**Table 4.1**). During spring, bears primarily exhibited a small-scale pattern of movement while the tendency seemed to be reversed in summer with most bears displaying a large ARS scale (**Table 4.1**). In summer, several bears (8 of 16 considered) also showed a small ARS scale, but these patterns were significant only for 4 individuals (**Table 4.1**). In autumn, all but one bear exhibited a small ARS scale. More than half (5 out of 8) showed a large ARS scale.

Table 4.1: Sizes of area restricted search (ARS) scales detected (i.e., corresponding to a peak in variance of first-passage time [FPT]) for black bears considered over three seasons. Small scale refers to <=1 km and large scale to >1 km. Probability values of the variance of FPT for detected ARS scales correspond to tests for the difference between variance on the observed trip and variance calculated from randomized trips (permutation tests). Absence of ARS is indicated by the symbol (-). If an animal was not considered in a specific season, the line is blank. Proportion of movement paths presenting one significant ARS scale is presented along with the mean size of corresponding ARS over the three seasons considered. Black bears (n = 15) were followed between July 2002 and November 2004 in the Gaspé Peninsula, southeastern Québec, Canada.

	SPRING (n = 11)						SUMMER (n = 16)						AUTUMN (n = 8)					
	Small scale			Large scale			Small scale			Large scale			Small scale			Large scale		
Bear ID	Size (m)	Var (FPT)	P	Size (m)	Var (FPT)	P	Size (m)	Var (FPT)	P	Size (m)	Var (FPT)	P	Size (m)	Var (FPT)	P	Size (m)	Var (FPT)	P
B01_2003	900	0.278	<0.001	7000	0.221	<0.001	50	0.163	0.173	3500	0.181	<0.001	600	0.207	<0.001	7500	0.142	<0.001
B03_2002							-	-	-	10000	0.172	0.003						
B07_2002							50	0.149	0.009	1300	0.142	0.006						
B11_2002							-	-	-	5500	0.258	<0.001						
B12_2004							250	0.230	<0.001	6500	0.099	<0.001	450		<0.001	9000	0.078	0.032
B13_2002							-	-	-	4000	0.251	<0.001						
B13_2003	250	0.633	<0.001	-	-	-												
B16_2002							-	-	-	2700	0.345	<0.001						
B16_2003	200	0.392	<0.001	-	-	-	150	0.158	0.234	2900	0.228	<0.001	50	0.259	<0.001	-	-	-
B17_2003	450	0.254	<0.001	6500	0.236	<0.001	350	0.212	<0.001	5500	0.182	<0.001	200	0.242	<0.001	3500	0.197	<0.001
B18_2002							-	-	-	5000	0.244	<0.001						
B18_2003	200	0.452	0.142	4000	0.150	<0.001	150	0.147	0.871	3500	0.172	<0.001	600	0.317	<0.001	-	-	-

Table 4.1: Continued

	SPRING (n = 11)						SUMMER (n = 16)						AUTUMN (n = 8)					
	Small scale			Large scale			Small scale			Large scale			Small scale			Large scale		
Bear ID	Size (m)	Var (FPT)	P	Size (m)	Var (FPT)	P	Size (m)	Var (FPT)	P	Size (m)	Var (FPT)	P	Size (m)	Var (FPT)	P	Size (m)	Var (FPT)	P
O01_2003	400	0.250	0.003	-	-	-	550	0.215	<0.001	-	-	-	750	0.380	<0.001	1800	0.394	<0.001
O01_2004	150	0.492	<0.001	-	-	-	50	0.315	<0.001	7500	0.254	<0.001						
O03_2003	200	0.324	0.255	-	-	-	150	0.255	0.961	5500	0.231	<0.001	900	0.415	<0.001	-	-	-
O04_2003							550	0.254	<0.001	-	-	-						
O05_2004	300	0.425	<0.001	-	-	-												
O09_2004	100	0.278	0.86	-	-	-	-	-	-	5500	0.094	0.028	200	0.359	1	7000	0.455	<0.001
O11_2004	750	0.340	<0.001	-	-	-												
% with significant ARS scale	72.7			27.3			37.5			87.5			87.5			62.5		
Mean (SE) ARS scale size	425 (95)			5833 (928)			300 (92)			4921 (590)			507 (106)			5760 (1339)		

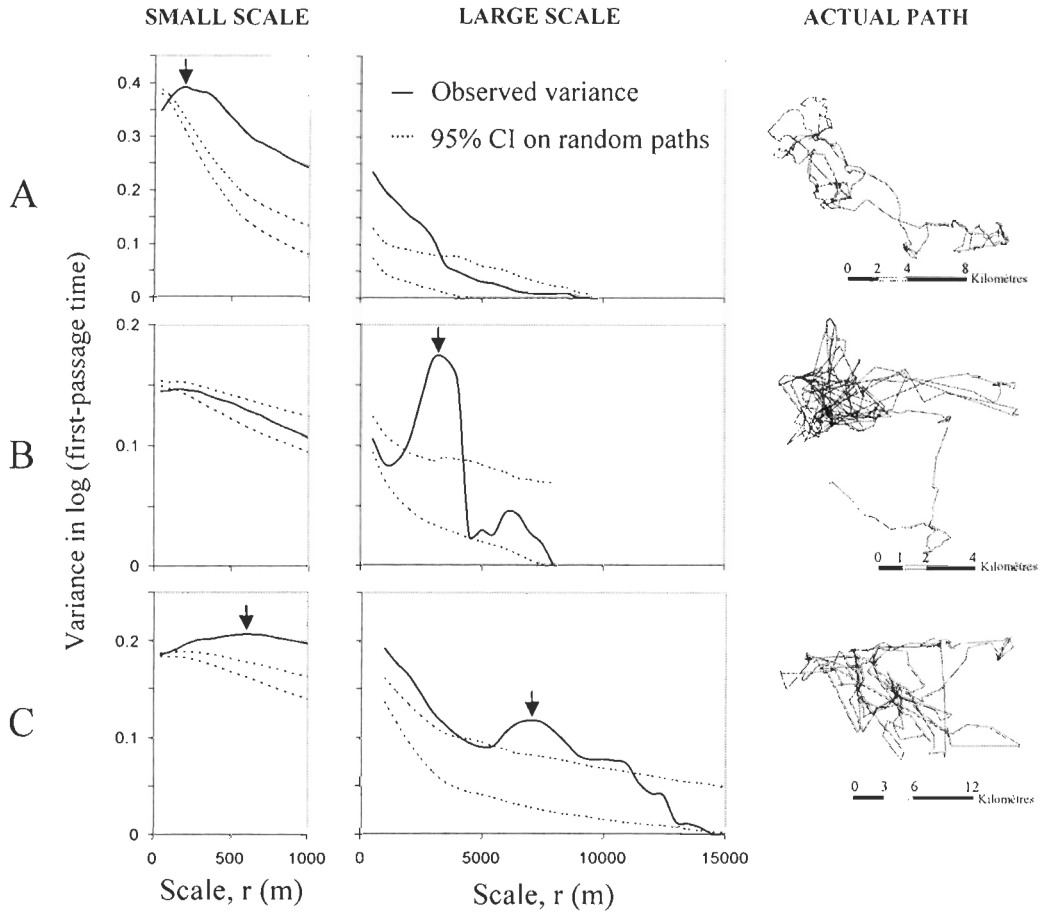


Figure 4.2: Observed variance in log first-passage time (FPT) as a function of radius (*r*) for three bears showing (A) one small scale of selection, (B) one large scale of selection, (C) two scales of selection. Confidence intervals (95%) represent variation of mean value of variance in log (FPT) along randomized paths created by permutations (Fauchald & Tveraa 2006). Shapes of actual paths are also presented to show correspondence with results. Black bears were followed between July 2002 and November 2004 in the Gaspé Peninsula, southeastern Québec, Canada.

The mean size of ARS scales differed between seasons (ANOVA; $F_{2,37} = 3.425$, $P = 0.043$). In spring, mean size (±SE) of significant ARS scales (1900 ± 795 m; n=11) was smaller than in summer (3535 ± 635 m; n=20; Tukey test, $P = 0.036$), however mean size of ARS scales in autumn (2696 ± 940 m; n=12) did not differ overall from other seasons. Within each scale type (i.e., small or large), there was no significant effect of season (scale type*season; $F_{2,37} = 0.202$, $P = 0.818$). Combining all seasons, mean sizes of small and large ARS scales were 416 ± 57 m (n=21) and 5236 ± 1116 m (n=22), respectively.

4.5.2. FPT as a response variable

Values of coefficients estimated from non-transformed data are presented in **Table 4.2**, but to facilitate comparison of estimated coefficients, results from models using standardized variables are shown in **Figure 4.3**.

The relationship between FPT (i.e., time spent by a bear in an area of a particular size) and selected environmental variables varied according to season and scale of selection (**Figure 4.3**). In spring, a higher FPT at the small scale was associated with a higher proportion of barren habitat and lower elevation (**Figure 4.3**). At the large scale, however, none of the variables considered affected FPT.

In summer at both small and large scales, FPT increased in areas with a high proportion of disturbed habitat (**Figure 4.3**). In contrast to spring, FPT at the small scale was inversely related to proportion of barren habitat. Also, bears spent more time in areas where solar irradiance was lower, however this effect was weak (**Figure 4.3**) and did not appear in models involving non-standardized variables (**Table 4.2**). Elevation had no effect on FPT at the small scale, but it had a significant negative effect at the large scale.

In autumn, a high proportion of disturbed habitat led to increased FPT, at both large and small scales (**Figure 4.3**) and the effect was even more significant at the large than at the small scale. Although the relationship between FPT and proportion of barren habitat seemed similar to that of summer, its effect was not significant at either scale (**Figure 4.3**). Both solar irradiance and elevation had a significant negative effect on FPT at both scales.

Rapport-Gratuit.com

Table 4.2: Estimated coefficients for black bear population models examining relationships between several environmental variables and first-passage time (FPT) measured at two different scales and for three different seasons. Black bears were followed between July 2002 and November 2004 in the Gaspé Peninsula, southeastern Québec, Canada. Significant estimates are indicated in bold.

	Spring				Summer				Autumn			
	Small scale		Large scale		Small scale		Large scale		Small scale		Large scale	
Variables	Estimates	p	Estimates	p	Estimates	p	Estimates	p	Estimates	p	Estimates	p
Intercept	0.6361	0.200	2.9668	0.520	0.0746	0.849	**4.3278**	0.005	**2.6129**	<0.001	**9.9259**	<0.001
Disturbance	0.0858	0.128	-0.3021	0.680	**0.1694**	<0.001	**0.3886**	0.026	**0.1494**	<0.001	**0.7135**	0.012
Barren	**0.5732**	<0.001	-0.5027	0.790	**-0.1549**	0.040	0.5966	0.220	**-0.2525**	0.025	0.2407	0.637
Radiations	-0.0093	0.530	0.0040	0.979	-0.0140	0.128	-0.0286	0.563	**-0.0719**	<0.001	**-0.1622**	0.004
Elevation	**-0.7881**	<0.001	0.4874	0.487	-0.0425	0.664	**-0.8374**	0.006	**-0.6580**	<0.001	**-2.8106**	<0.001
Number of paths	8		3		6		14		7		5	
Nb of observations	3946		97		6411		425		4688		212	
Degree of freedom	3934		90		6401		407		4677		203	
Random intercept SD	0.523		0.236		0.642		0.783		0.762		1.427	
Residual SD	1.228		0.909		1.015		0.870		1.072		0.880	

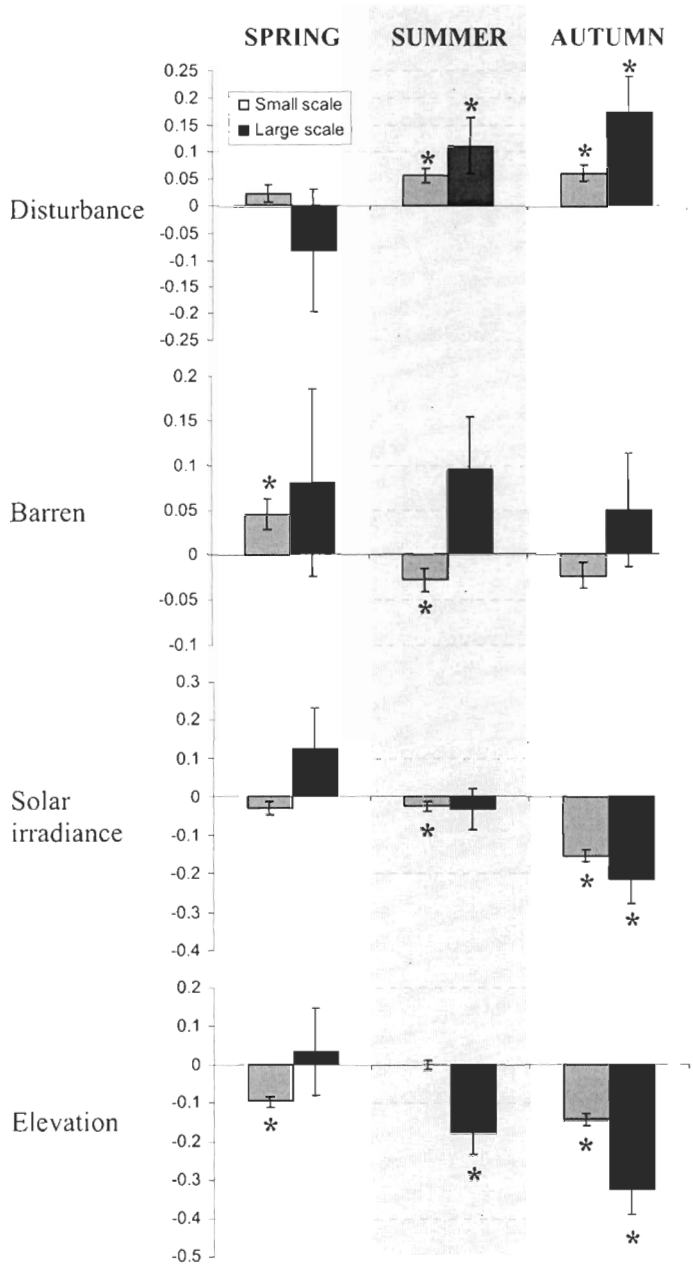


Figure 4.3: Estimated coefficients (± SE) obtained for four habitat variables used in mixed-effect models explaining first passage time of black bears at two spatial scales and for three seasons of activity. Prior to calculating coefficients, each variable was standardized by season, scale and individual to facilitate interpretation. Black bears were followed between July 2002 and November 2004 in the Gaspé Peninsula, southeastern Québec, Canada. Estimated coefficients that were statistically different from 0 ($P<0.05$) are indicated by an asterisk.

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

Finally, random intercept standard deviation (**Table 4.2**) was higher during summer and autumn than spring, possibly reflecting larger variation in mobility of individuals during these seasons.

4.6. Discussion

In this paper, we used first-passage time analyses of bear movement paths to reveal different scales of habitat selection and show the relationship with certain landscape features. Movement patterns varied considerably between individuals and seasons, but a large majority of bears nonetheless showed consistent selection of habitat. Bears increased their first-passage time in circular areas with diameters from a few hundred meters to several kilometres, which may reflect the scaling properties of food resources. Some bears selected habitats on multiple spatial scales, either indicating a hierarchical distribution of forage (Fauchald 1999; Fauchald et al. 2000) or different spatial distribution characteristics of different food items. A distinct alteration in movement patterns was found between spring and summer, likely reflecting a major shift in diet (Mosnier et al. submitted). Increased first-passage time was associated with landscape features such as a high proportion of disturbed habitat and low solar irradiance and elevation. Landscape preferences varied between seasons, in accordance with the change in diet.

4.6.1. Seasonal scales and habitat selection

Spring habitat selection of black bears seemed to occur mainly at the small scale (i.e., <1 km). We found large-scale movement patterns for only a small proportion of individuals (3 of 11 bears). Moreover, at the large scale (>1 km), we did not find any clear relationship with the four environmental variables considered. At the small scale, bears spent more time when their path included barren habitat (see also Mosnier et al. submitted). Moreover, bears seemed to avoid areas located at high altitudes, suggesting bears concentrated activities in the lower parts of barren habitat. Graminoids, which made up a large portion of black bear diet in spring, were omnipresent in all habitat types (unpublished data; Schwartz & Franzmann 1991; Samson & Huot 1998) and could explain the absence of clear selection at the large scale. Small-scale movement patterns may be linked to the

presence of patches of shrubby species such as *Vaccinium sp.* and *Arctostaphylos sp.* with berries preserved under the snow during winter or to the existence of caribou calving areas on low summits (Crête & Desrosiers 1995; Mosnier *et al.* 2008).

In contrast to spring, most bears showed large-scale movement patterns in summer. These patterns were linked to an increased search effort in disturbed habitat and at low elevations. The preference for disturbed habitat in summer was also confirmed at the small scale. This behaviour may have been linked to a change in bear diet, mainly to soft mast in summer (Rogers 1987; Schwartz & Franzmann 1991; Boileau *et al.* 1994; Mosnier *et al.* submitted). Fruiting species are known to be more abundant in disturbed than undisturbed habitat, particularly in a landscape composed of coniferous forests (Newton *et al.* 1989; Costello & Sage 1994), as in our study area. The spatial distribution of disturbed habitat in the landscape, i.e., occurring mainly at low altitude and in large patches, was probably the main cause of the large-scale patterns found in this season.

In autumn, bears showed both large and small ARS scales, however these space-use patterns appeared to be related to the same variables at both scales. As in summer, bears spent more time in low-elevation areas with a high proportion of disturbed habitat. Black bears are known to extensively feed on mountain ash berries (*Sorbus americanus*) in autumn (Mosnier et al. submitted), and this species generally occurs in scattered patches that are created by forest harvesting or natural disturbance (Newton et al. 1989). Although solar irradiance had only a limited effect on habitat selection in other seasons, irradiance became a major factor in autumn. Bears concentrated search effort in areas that received a low quantity of solar radiation at both scales. As in other herbivores that specifically track plant phenology (Albon & Langvatn 1992; Mysterud *et al.* 2001), bears could select shaded areas to benefit from delayed appearance of fruits in autumn.

4.6.2. Approach used

Our two-step approach enabled us to assess the relationships between movement patterns and environment variables by considering information taken directly along an animal's path. First, the analysis of variance in FPT against scale indicated the existence of two different scales of selection for black bears in our study area. Knowledge of these scales

of selection allowed us to restrict analysis to scales where differences in movement patterns were the largest, and thus where the effects of environmental variables should be most obvious. Second, taking into consideration the scale detected for each individual, we used FPT as a measure of search effort and established links with actual conditions encountered. This method, therefore, allows us to take into account different spatial patterns of individuals.

Our approach differs in several respects from other analyses of habitat selection such as resource selection functions (RSFs). In RSF, habitat use (e.g., telemetry locations) is compared to availability (e.g., random points) at a scale that is defined more or less arbitrarily. Here we defined the scale of analysis was based on patterns existing in the movement of individuals. FPT and environmental variables were measured along the actual path travelled, reducing the risk of identifying conditions as being available when they are not. This approach also provides another avenue for analyzing the relationship between habitat selection (i.e., animal movements) and environmental conditions. FPT is a continuous measure of the behaviour of an animal along encountered conditions. The method thus enables one to consider continuous variation in conditions and should allow more precise estimates of the effect of the specific variables on habitat selection.

4.6.3. Black bears as a landscape species

Black bears are threatened by anthropogenic activities in almost all of the southern region of their distribution (Servheen et al. 1999). Habitat loss and fragmentation have modified the original diversity and structure of the landscape, lowering the habitat quality for bears. Conservation planning that includes protection of black bears as a landscape species (sensu Sanderson et al. 2002), could contribute to protecting or assisting in the recovery of landscape composition and structure. Black bears can also act as an umbrella species because their broad ecological requirements encompass those of other species (Noss et al. 1996). In the northern portion of their distribution, the situation is different. Fruiting species used by black bears are less abundant and food shortages are more common in the boreal forest (Poulin et al. 2003). In our study area, forest disturbance seemed to be particularly sought by black bears, possibly because of an increased availability of fruiting shrubs and forbs (Perry

et al. 1999; Reynolds-Hogland et al. 2006). In these conditions, black bears thus appeared to benefit from alteration of the original habitat matrix.

Nevertheless, it is still appropriate to consider black bears as a landscape species for conservation purposes. In our study area, a population of caribou (*Rangifer tarandus caribou*) is threatened by black bear predation on calves (Mosnier et al. 2008). Part of this population inhabits a conservation park where anthropogenic modification of habitat is limited, however, caribou are a wide-ranging species, and often venture outside the park. In such situation, land management around the protected area is the main factor that will determine the persistence of this population (Carroll et al. 2001; Berger 2004). Our results linking large scales of selection with heavy use of disturbed habitat for black bears in both summer and autumn demonstrate the need for habitat management at the landscape scale to reduce disturbances in order to limit black bear presence near caribou.

CHAPITRE V

Conclusion

5.1. ÉCOLOGIE DE L'OURS NOIR ET DU COYOTE EN FORÊT BORÉALE

De nombreuses études ont été faites sur l'écologie de l'ours noir et du coyote, toutefois peu d'entre elles ont été réalisées en forêt boréale. Ce biome constitue pourtant la plus grande aire continue occupée par les ours noirs (Young & Ruff 1982) et l'actuelle limite Nord de l'aire de répartition des coyotes (Gompper 2002). C'est aussi un des milieux qui subit et va subir au cours des prochaines décennies des modifications importantes à cause du développement des activités d'exploitation des ressources naturelles (Chapin & Whitteman 1998; Pastor *et al.* 1998). Les résultats obtenus pendant ce projet de recherche montrent comment l'ours noir et le coyote s'adaptent à ce milieu, et comment ils peuvent réagir aux modifications qui le touchent. Ces résultats contribueront, je l'espère, à mieux appréhender l'impact de ces modifications à l'échelle des écosystèmes.

Bien que la forêt boréale présente dans notre aire d'étude constitue un habitat de faible qualité pour l'ours noir et le coyote, nous avons montré qu'ils ont su développer des ***stratégies d'utilisation de l'espace spécifiques*** afin de faciliter l'acquisition des ressources dans cet environnement. Ainsi, en accord avec le modèle de McLoughlin *et al.* (2000; Fig. 1.3, p. 10 de cette thèse), nous avons montré que les deux espèces présentaient de très grands domaines vitaux annuels (en moyenne, 260 km² pour les ours noirs et 120 km² pour les coyotes) et qu'il existait un important chevauchement entre ces domaines vitaux (Chapitre 2). Ces particularités constituaient probablement des adaptations permettant aux deux espèces de se déplacer « librement » dans le milieu afin de combler leurs besoins dans des conditions où la disponibilité des ressources est limitée.

En nous concentrant plus spécifiquement sur l'ours noir, nous avons également montré ses ***adaptations au niveau de la sélection de l'habitat***, lui permettant de s'ajuster à la disponibilité des ressources aussi bien au niveau temporel que spatial (Chapitre 3). Ainsi, le suivi de la phénologie des plantes, et celui de l'évolution du régime alimentaire des ours nous a permis de séparer leur période d'activité (période hors de la tanière) en trois périodes distinctes. Les analyses ont montré une bonne correspondance entre les dates de changements dans la disponibilité de certaines ressources alimentaires et l'utilisation que les ours en faisaient tel que révélée par le régime alimentaire. A ces changements correspondaient également des comportements de sélection de l'habitat spécifiques (Chapitre 3). Ainsi, on a pu montrer l'existence d'un déplacement altitudinal des ours noirs au cours de l'année. Des hautes altitudes occupées au printemps, ils descendaient à basse altitude en été pour ensuite remonter à une altitude moyenne vers la fin de leur période d'activité. Ces mouvements altitudinaux étaient associés à l'utilisation de différentes conditions favorisant l'accès aux ressources (Chapitre 3). Les zones dénudées situées sur les sommets, qu'ils utilisaient au printemps, comportaient des espèces graminoïdes que la croissance en altitude rendait probablement plus digestible; cela au moment où le système digestif des ours doit se remettre à fonctionner après plusieurs mois d'hibernation (Noyce & Garshelis 1998). L'utilisation en été des parterres de coupes forestières et des secteurs touchés par des perturbations naturelles comme des épidémies d'insectes leur permettaient d'avoir accès à la plus importante quantité de fruits par unité de surface qu'on pouvait retrouver dans notre aire d'étude (Chapitre 3). Enfin, leur déplacement à moyenne altitude en automne était accompagné d'une sélection pour des milieux ayant bénéficié d'un ensoleillement moindre au cours de l'année. Ces deux éléments laissaient croire que les ours recherchaient des secteurs dans lesquelles la phénologie des plantes était susceptible d'être retardée et dont ils pouvaient bénéficier par exemple pour accroître leur temps d'accès aux fruits. Enfin, alors qu'ils utilisent généralement des fruits riches en gras comme les faînes, les glands ou les noisettes quand il habite les forêts mixtes ou décidues (Rogers 1987; Powell *et al.* 1997), leur absence dans la forêt boréale de notre aire d'étude poussait les ours à inclure majoritairement les fruits du sorbier dans leur régime alimentaire automnal (Chapitre 3).

5.2. DES ANALYSES DE MOUVEMENT POUR MIEUX COMPRENDRE LA SÉLECTION DE L'HABITAT

Comprendre comment les animaux réagissent à l'hétérogénéité de l'environnement est crucial si on veut comprendre l'impact des modifications de l'habitat. Dans cette thèse, j'ai décidé d'aborder la question en m'intéressant à l'analyse des mouvements des ours noirs. En se basant sur la méthode des « first-passage time » proposée récemment par Fauchald et Tveera (2003), ***nous avons développé une approche permettant d'évaluer les relations entre les patrons de déplacements des animaux et des variables environnementales caractérisant le milieu traversé par les individus suivis (Chapitre 4)***. Dans un premier temps, l'analyse de la variance des « first-passage time » en fonction de l'échelle spatiale considérée nous a permis d'identifier la ou les échelles spatiales auxquelles chaque individu concentrait ses activités. Les échelles détectées représentaient les conditions optimales permettant de séparer les différents patrons de déplacement présents sur le trajet de l'individu considéré. Dans un deuxième temps, en utilisant ces échelles comme unité d'échantillonnage le long du trajet, nous avons cette fois considéré le « first passage time » comme une mesure d'intensité d'utilisation et nous avons associé cette valeur aux conditions environnementales rencontrées. Cette approche nous permettait ainsi d'observer une réponse comportementale des animaux aux différentes conditions présentes lors de leurs déplacements.

Chez les ours noirs de notre aire d'étude, cette approche nous a permis de montrer que ***les ours ne parcouraient pas le milieu aléatoirement, mais regroupaient leurs activités à des échelles spatiales*** particulières (Chapitre 4). En accord avec les changements de comportement dans la sélection de l'habitat mis à jour dans notre étude à l'aide des RSF, nous avons pu constater que la taille des échelles spatiales utilisées variait selon les périodes considérées. Les ours concentraient leurs activités dans des secteurs de ***petite superficie (quelques centaines de mètres de diamètre) au printemps***, alors que ces secteurs d'utilisation intensive étaient beaucoup ***plus grands (plusieurs kilomètres de diamètre) en été***. Par contre, on retrouvait ***les deux types d'échelles en automne.*** En considérant les échelles de sélection détectées chez chacun des individus, nous avons pu montrer que ***les variations dans les patrons de déplacements des ours noirs était associés à certaines facteurs comme la proportion d'habitats perturbés ou dénudés, l'altitude et l'irradiation solaire***, mais que

l'effet de ces variables pouvaient changer au cours de l'année (Chapitre 4). Ainsi, la ***proportion d'habitats perturbés*** dans les milieux traversés n'avait pas d'effets clairs au printemps alors qu'en été et en automne les ours montraient distinctement une attirance pour ces types d'habitats en passant une grande partie de leur temps dans les secteurs perturbés. Inversement, la ***proportion d'habitat dénudé*** avait un effet positif au printemps mais négatif en été. Cet effet se limitait aux petites échelles de sélection suggérant une association avec l'utilisation de petits secteurs où la végétation apparaissait après la fonte du manteau nival. L'***irradiation solaire*** du milieu utilisé avait peu d'importance sur le temps que passaient les ours dans un secteur donné au printemps et en été, toutefois en automne cette variable avait un effet très clair. Comme nous l'avions montré grâce aux fonctions de sélections des ressources, les ours recherchaient les secteurs ayant reçu une plus faible quantité de radiations solaires, probablement pour bénéficier d'un décalage dans la phénologie des plantes.

De façon générale, les ***résultats obtenus*** avec l'analyse des mouvements (Chapitre 4) sont ***très proches de ceux trouvés à l'aide des fonctions de sélection des ressources (FSR ; Chapitre 3)***. Toutefois, il faut noter ***plusieurs différences majeures entre les deux méthodes***. La première touche l'échelle considérée. L'approche impliquant les ***FSR*** est réalisée en considérant une ***échelle définie de façon plus ou moins arbitraire***. Par exemple, la définition, de la taille et de la forme du domaine vital d'un individu est tributaire de la méthode utilisée pour la définir (e.g. polygones convexes, kernels). ***Dans notre analyse de mouvement***, ***l'échelle*** considérée n'est pas arbitraire, mais ***est déterminée en fonction des patrons de déplacements présents sur le trajet étudié (Chapitre 4).*** D'autre part, comme toutes les analyses de sélection de l'habitat basées sur la comparaison entre utilisation et disponibilité, les ***FSR*** sont sensibles à ce qui est considéré comme disponible. Les ***points aléatoires utilisés présentent toujours un risque de considérer des conditions comme accessibles alors qu'elles ne le sont pas.*** Basée sur la ***mesure des variables environnementales directement sur le trajet***, notre approche réduit ce risque. ***Les conditions considérées sont les conditions rencontrées*** (dans la limite de la précision et de la fréquence des localisations). ***On ne compare pas les conditions utilisées vs celles disponibles, mais*** on utilise une variable continue (le « first passage time ») pour étudier ***le lien entre les variations de comportement de déplacement et les variations des conditions rencontrées***. Finalement, le fait que les deux approches (i.e. FSR et notre approche basée sur les « first

Rapport-Gratuit.com

passage time ») donnent des résultats quasi similaires ne fait que confirmer l'importance des variables sélectionnées qui ont un effet aussi bien à l'échelle du domaine vital (FSR) que du trajet parcouru (Approche « first passage time »).

5.3. APPLICATIONS À LA CONSERVATION DU CARIBOU

Outre sa participation à l'accroissement des connaissances sur l'écologie de deux espèces, cette thèse propose des mesures qui pourraient contribuer à la conservation de la population d'une troisième espèce, le caribou de la Gaspésie. Les connaissances acquises lors de ce projet de recherche ont permis de confirmer la ***nécessité d'aménager l'habitat autour de la zone protégée*** (i.e. le parc de conservation de la Gaspésie) où se trouve rassemblée la plus grande partie de cette population en voie de disparition (Ouellet *et al.* 1996; Mosnier *et al.* 2003). En effet, nous avons montré que l'échelle spatiale à laquelle se fait le programme de contrôle des prédateurs est relativement petite si on la compare à la taille des domaines vitaux des deux espèces prédatrices (Chapitre 2). Les individus qui peuvent accéder aux secteurs utilisés par les caribous peuvent donc provenir d'une large zone autour du parc de la Gaspésie. Or, les forêts entourant le parc sont soumises à la coupe forestière et nous avons montré que certains types de coupe forestière comme la CPRS (coupe avec protection de la régénération et des sols) favorisent le développement d'espèces fruitières et augmentent donc la disponibilité en nourriture pour l'ours noir et le coyote (Chapitre 3; Boisjoly 2007). Cet accroissement de la disponibilité des ressources pourrait contribuer à maintenir de plus grandes densités de prédateurs et donc à augmenter les probabilités de rencontre entre les prédateurs et les jeunes caribous. ***Ces résultats viennent appuyer les recommandations du plan d'aménagement forestier qui sera en vigueur durant les prochaines années (2007-2012)*** et qui vise entre autres à ***éviter les CPRS à proximité du caribou*** (Turcotte *et al.* 2007). Ce plan d'aménagement incite également les industries forestières à ***utiliser les coupes partielles*** que l'on a identifiées comme étant évitées par les ours (Chapitre 3).

La problématique de la conservation du caribou de la Gaspésie peut être considérée comme ***une situation typique de ce qui est susceptible d'arriver dans la forêt boréale située plus au Nord au cours des prochaines années.*** Déjà, des études montrent que les caribous forestiers qui s'y trouvent fuient les coupes qui fragmentent leur habitat (Courtois 2003). Une

étude faite sur les principaux acteurs de la prédation dans certaines de ces populations donne l'ours comme principal responsable des mortalités chez les faons (Lambert *et al.* 2006). Le loup, bénéficie de l'augmentation de l'abondance des populations d'orignaux soutenue par une grande quantité de brout disponible dans les coupes forestières en régénération (Holt & Lawton 1994; Courtois *et al.* 1998). Comme le coyote de notre aire d'étude, celui-ci est capable de parcourir de grandes distances (Whittington *et al.* 2004) et est reconnu pour avoir un impact important sur la dynamique des populations de caribou (Seip 1992). A l'instar de notre système d'étude, le maintien de l'équilibre de ces populations passe également par la considération des échelles spatiales auxquelles les espèces interagissent avec l'habitat lors de la réalisation de plans d'aménagement forestier.

5.4. DÉVELOPPEMENTS POSSIBLES

5.4.1. Dissiper le doute : prédation de l'ours noir et du coyote sur le caribou de la Gaspésie

Un des éléments principaux à l'origine de mon projet de doctorat était la constatation que les ours noirs et les coyotes faisaient de la prédation sur les faons de caribou (Crête & Desrosiers 1995). Or, ***l'analyse du régime alimentaire des ours réalisée dans cette thèse, n'a révélé aucune trace de caribou***. Ce résultat peut sembler étonnant, mais peut toutefois s'expliquer par les ***limitations de notre stratégie d'échantillonnage***. En effet, l'inventaire systématique des 30 km de routes consacrés à la récolte des fèces était limité aux secteurs pour lesquels un réseau de chemin était présent. Or les secteurs utilisés par les femelles caribous durant la période pendant laquelle les faons sont vulnérables sont situés sur les sommets là où justement notre accès était restreint. D'autre part, l'échantillon analysé était de taille réduite (96 fèces) et le nombre récolté durant la période de vulnérabilité des faons était d'autant plus faible. Ainsi la probabilité d'y trouver les restes d'un faon était vraiment minime. Par contre, les résultats des deux programmes de contrôle des prédateurs semblaient bel et bien confirmer l'impact de la prédation sur le recrutement dans la population des caribous (**Figure 1.1**). Nos résultats sur l'utilisation de l'espace par les ours et les coyotes pendant la période de vulnérabilité des faons de caribou (15 mai – 15 juillet) confirment

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

également la présence des ours dans les secteurs utilisés par les femelles caribou durant cette période critique. Les coyotes semblaient par contre y être très peu présents. Afin d'éclaircir définitivement le rôle respectif des ours et des coyotes vis-à-vis de la population de caribou de la Gaspésie, ***il serait intéressant de renouveler l'étude de Crête et Desrosiers (1995)*** dont les données datent de plus de 15 ans (1989-1990). Cette étude, basée sur un suivi de faons de caribou équipés de colliers émetteurs dès leurs premiers jours de vie, avait montré que la proportion de la prédation sur ces faons attribuable au coyote était plus grande que celle de l'ours noir. Mais on sait également que depuis, les densités de coyotes ont chuté suite à une baisse importante des populations de cerfs de Virginie qui semblait les maintenir en plus grand nombre (Crête & Lemieux 1996). En réactualisant la situation, cette étude pourrait permettrait de mieux justifier des interventions dont l'acceptabilité par le public est limitée (Lessard *et al.* 2005). Une telle étude donnerait également l'opportunité de tester certaines hypothèses. Par exemple, ***si la probabilité de prédation est corrélée à la densité des prédateurs, on devrait s'attendre désormais à un plus grand effet de la prédation par l'ours noir***.

5.4.2. Représentation spatiale des résultats

L'utilisation de fonctions de sélection des ressources pour modéliser la sélection de l'habitat par l'ours noir permet, à l'aide d'un système d'information géographique, de cartographier les résultats (**Annexes 1 - 4**). Devant la relative complexité du modèle proposé (**Table 3.4**), ***la représentation spatiale de ces résultats*** est très attrayante ("a picture may be worth 1000 graphs", Turner *et al.* 1995) et ***peut avoir des applications pratiques très importantes***. Les cartes obtenues représentent la probabilité relative d'occurrence de l'espèce étudiée en fonction des conditions qui sont présentes dans l'aire d'étude (Manly *et al.* 2002). En considérant que ces cartes représentent bien la distribution des ours noirs (sauf pour les femelles en été ; **Table 3.3**), on pourrait penser à les utiliser dans le cadre d'un plan d'aménagement futur ***afin de définir un ordre de priorité dans les zones à considérer***. Toutefois, avant d'utiliser ces supports, la validation de ces modèles à l'aide de données indépendantes reste nécessaire (Johnson *et al.* 2006).

5.4.3. Des espèces de paysage

Comme nous l'avons vu dans cette thèse, les ours noirs et les coyotes ont des patrons de déplacement qui leur permettent de couvrir plusieurs dizaines voir plusieurs centaines de km² chaque année. De plus, bien qu'une grande proportion de la population de caribous de la Gaspésie se retrouve dans les limites du parc de conservation de la Gaspésie, certains d'entre eux en sortent au cours de l'année (Mosnier *et al.* 2003). Ainsi, à l'instar de plusieurs espèces de mammifères en Amérique du Nord, la superficie protégée par le parc de conservation ne suffit pas pour assurer la pérennité de leurs populations (Gurd *et al.* 2001). Dans ce genre de situation, il est important de prendre des mesures visant le maintien ou la restauration de l'habitat en périphérie de la zone protégée (Margules & Pressey 2000). Des aménagements, prenant en compte le fait que ***ces trois espèces sont susceptibles d'interagir à l'échelle du paysage***, sont nécessaires et une approche s'inspirant de celle décrite par Sanderson *et al.* (2002) pourrait être mise en place. ***En considérant les ours, les coyotes et les caribous comme des espèces de paysage (« landscape species »)***, on juxtaposerait des cartes incluant leurs caractéristiques d'utilisation de l'espace et de sélection de l'habitat à des cartes représentant les activités humaines pour définir les zones à protéger et les secteurs à aménager. La ***modélisation de la sélection de l'habitat par l'ours noir*** qui a été ***réalisée dans le cadre de mon doctorat*** nous permet de créer une partie de ces cartes (**Annexes 1 – 4**). ***Il pourrait maintenant être intéressant de modéliser également la sélection de l'habitat par le coyote et le caribou***. Un jeu de données GPS mesurant l'utilisation du milieu par le coyote pendant notre période d'étude est d'hors et déjà disponible (Boisjoly 2007). Quant au caribou, des fonctions de sélection des ressources pourraient également être réalisées à l'aide des données VHF acquises lors des précédents suivis (Ouellet *et al.* 1996; Mosnier *et al.* 2003).

5.4.4. Analyse de mouvement et modifications de l'habitat

Notre approche permettant d'évaluer les relations entre les patrons de déplacement des animaux et des variables environnementales caractérisant le milieu traversé par les individus suivis nous a permis de montrer l'adaptation des ours noirs aux changements de disponibilité spatiale et temporelle de leurs ressources à l'échelle d'une année. Il serait intéressant

d'utiliser cette même approche pour étudier les variations dans les échelles de sélection sur des animaux subissant un profond remaniement de leur habitat. Un changement d'échelles de sélection causé par les modifications du milieu pourrait avoir un impact majeur sur la survie des individus. Ainsi, un animal passant d'une petite échelle de sélection à une plus grande à la suite des modifications de son habitat pourrait voir ses dépenses énergétiques augmentées de façon importante, ou être soumis à un risque accru de prédation. Inversement, un animal passant d'une grande échelle de sélection caractérisée par la présence d'un habitat précis, à une petite échelle toujours associée aux fragments résiduels de cet habitat indiquerait le caractère essentiel de cet habitat. Dans le même ordre d'idée, une étude s'intéressant aux relations entre patrons de déplacements, survie et succès reproducteur pourrait être intéressante, mais nécessiterait cependant un effectif important qui serait très coûteux et difficile à obtenir dans les conditions actuelles.

5.5. CONCLUSION POUR LA CONSERVATION ET RETOUR SUR LA THÉORIE

5.5.1. Modifications de l'habitat et rétablissement des écosystèmes

De nombreux écosystèmes à travers le monde ont été, sont ou seront touchés par la destruction ou l'exploitation de l'habitat résultant des activités anthropiques. Dans ces milieux perturbés, il existe un risque important d'extinction d'espèce, lié à l'effet cumulatif de la perte d'habitat, d'une augmentation de la prédation ou de la compétition avec des espèces maintenues anormalement par les changements dans l'écosystème (Lessard *et al.* 2005; Lambert *et al.* 2006). La protection d'espèces menacées par de telles situations peut nécessiter la mise place de diverses mesures de gestion alliant des actions à court, moyen et long termes. Un programme de contrôle des prédateurs (comme celui mis en place en Gaspésie) est parfois nécessaire quand la prédation menace une population déjà fragilisée par la disparition ou la modification de son habitat. Toutefois, ce type d'intervention est très coûteux et rencontre souvent l'opposition du public. Son utilisation devrait se limiter au court ou au moyen terme (Goodrich & Buskirk 1995). Les résultats de mon doctorat soulignent quant à eux la nécessité de considérer des solutions complémentaires comme des aménagements de l'habitat afin d'assurer une protection à long terme. Nous avons montré

également la nécessité de prendre en compte l'utilisation de l'espace et la sélection de l'habitat par les prédateurs pour définir les éléments du paysage et les échelles appropriées pour faire des aménagements favorisant un rétablissement de la situation. La protection d'espèces qui, comme le caribou, sont sensibles aux modifications de l'habitat, permet de conserver plus que cette seule espèce et contribue au maintien ou à la restauration de tout un écosystème. Protéger une espèce pour protéger tout un écosystème semble simple et contribue à l'attrait des gestionnaires pour des notions tels que « espèces indicatrices », « espèces parapluie », « espèces clés » (Caro & O'Doherty 1999). Toutefois, comme nous l'avons vu au cours de cette thèse, la protection de cette seule espèce peut nécessiter la considération de plusieurs autres pour s'assurer de résultats à long terme.

5.5.2. Exploitation de l'environnement et optimalité

La connaissance du mode d'exploitation de l'environnement par les animaux est cruciale pour comprendre leur répartition spatiale et temporelle (Krebs 2001). Dans un milieu présentant une disponibilité limitée des ressources, un processus d'exploitation optimal (Charnov 1976) parait indispensable. Au cours de notre étude, nous avons pu constater que la faible qualité générale de l'habitat poussait les ours et les coyotes à avoir de très grands domaines vitaux. Cette simple observation était toutefois le résultat de comportements plus complexes. Les éléments recherchés par les ours à l'échelle du paysage étaient très variables au cours de l'année et semblaient associés à l'accessibilité des ressources. En étudiant les changements de comportement dans les déplacements des individus, nous avons pu constater qu'il n'y avait pas une stratégie de sélection de l'habitat fixée à une échelle donnée, mais plusieurs stratégies (plusieurs échelles) correspondant probablement aux caractéristiques des ressources disponibles (voir section 5.2 et chapitre IV). Le régime alimentaire des ours reflétait lui aussi la recherche de l'optimalité notamment par la rapidité avec laquelle les ours s'adaptaient à la phénologie des plantes. L'optimalité est nécessaire dans un milieu limitant, toutefois, l'environnement n'est pas constant … Le comportement optimal, lui, ne peut donc être le même à tout moment. La réponse la plus optimale dans ces conditions semble être l'adaptabilité.

Annexes

Annexe 1 : Regression formulas used for the estimation of fruits mass available in the different landcover types based on percentage of cover of several species found in our study area. Regressions are based on data obtained on 10 plots sampled per species over randomly located patches.

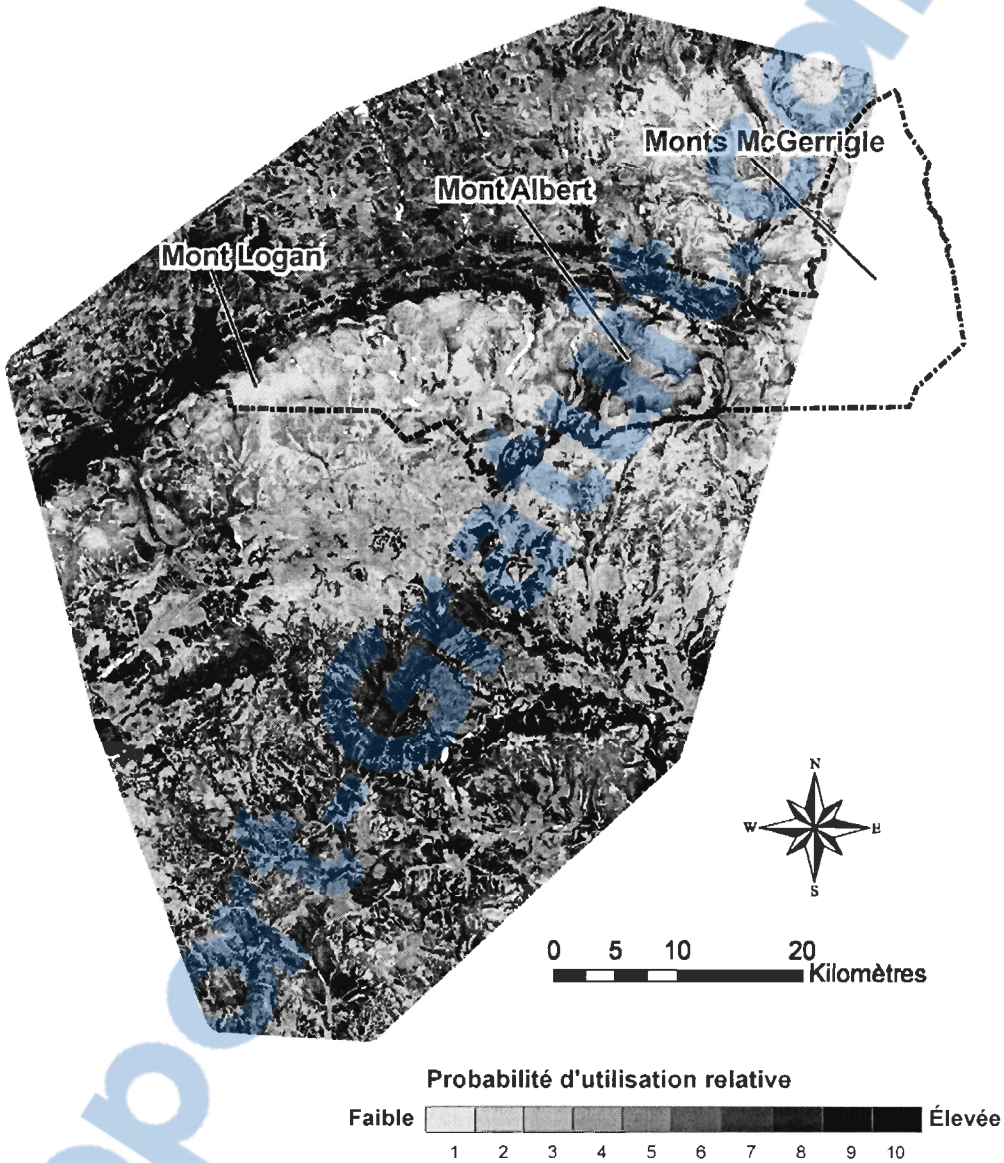
Species	Regression formulas	p	Adjusted R^2
Baneberry (*Actea* sp.)	0.117 * [% cover] - 0.276	0.099	0.39
Clintonia (*Clintonia boréalis*)	0.054 * [% cover] - 0.278	<0.001	0.78
Bunchberry (*Cornus canadensis*)	0.059 * [% cover] + 2.256	0.073	0.35
Dogwood (*Cornus stolonifera*)	0.102 * [% cover] - 2.969	0.001	0.81
Skunk currant (*Ribes glandulosum*)	0.108 * [% cover] - 0.522	0.022	0.50
May lily (*Maianthemum bifolium*)	0.125 * [% cover] - 0.575	0.013	0.56
Rose twisted stalk (*Streptopus roseus*)	0.014 * [% cover] + 0.255	0.016	0.53
Elder tree (*Sambucus nigra*)	0.401 * [% cover] + 0.682	<0.001	0.61
Cranberry (*Viburnum trilobum*)	0.063 * [% cover] + 0.021	<0.001	0.75
Mountain ash (*Sorbus americana*)	0.141 * [% cover] + 2.276	0.007	0.67
Chokecherry (*Prunus virginiana*)	0.107 * [% cover] - 2.126	0.008	0.66

Note: An important variability precluded to obtain a linear relationship between percent cover of raspberry (*Rubus idaeus*) and wild sarsaparilla (*Aralia nudicaulis*) and the mass of their fruits. However, we estimated fruit mass associated with those species in our vegetation inventory by multipliing mean mass observed in our 10 plots sampled (9.45 and 2.91 g for raspberry and sarsaparilla respectively) by their percent cover in each landcover types.

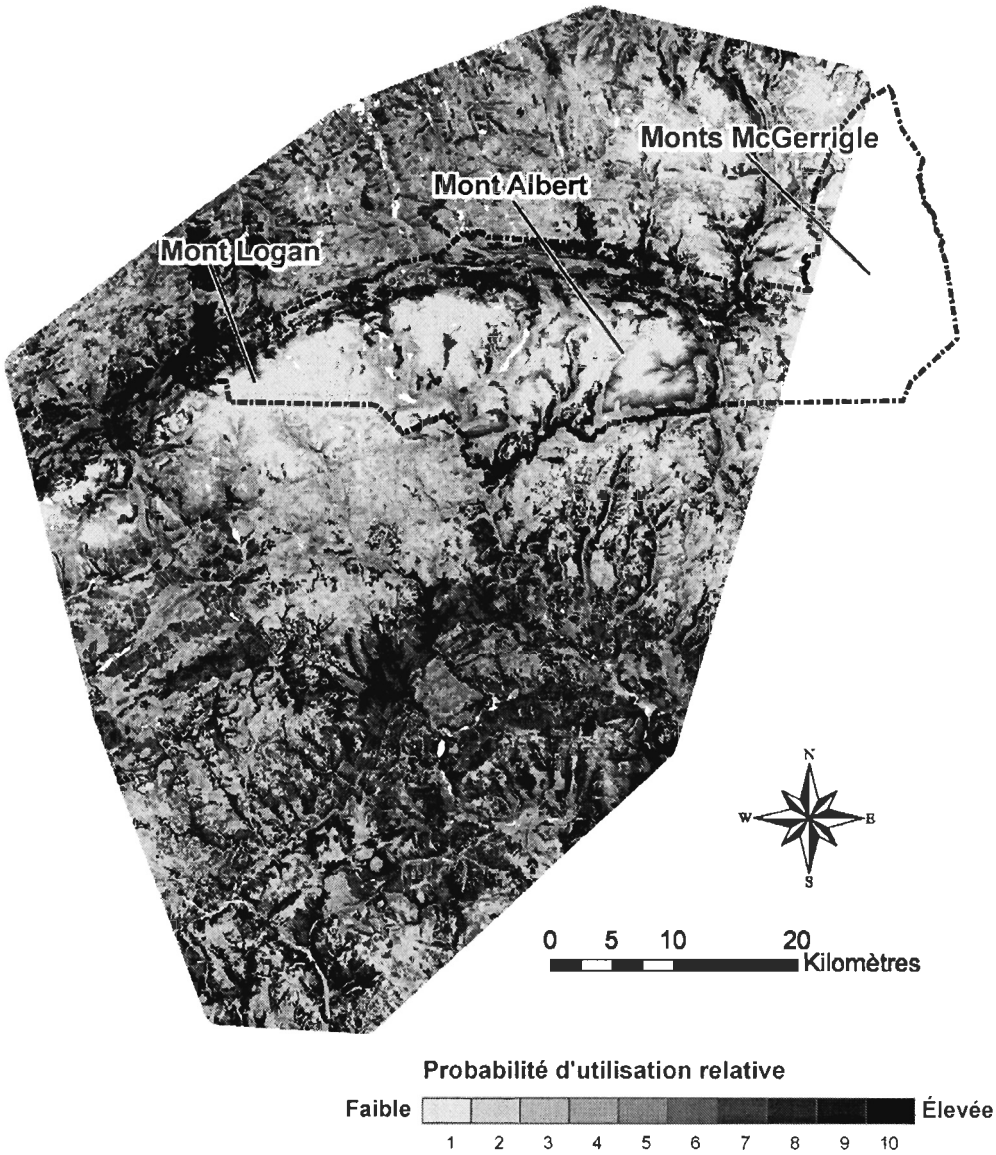
Annexe 2: Description of the different landcover types considered in our study area, Gaspésie, Québec, Canada.

Landcover types	Description
Barren	Barren dry area mainly located on the summit of mountains and some barren wet area distributed in all our study area.
Deciduous	Stands in which hardwood trees represent more than 75% of tree species. Includes stands with a dominance of maple, white birch, yellow birch, trembling aspen or species considered as intolerant or tolerant hardwood.
Mixed with coniferous dominance	Stands in which coniferous trees represent more than 50% of tree species. Includes stands with a dominance of balsam fir, white spruce, black spruce, jack pine, larch, tsuga or a mix of coniferous trees. This group also includes regenerating stands more than 20 years old for which tree species present were not indicated.
Coniferous 20-50 years old	Coniferous stands aged from 20 to 50 years old.
Old Coniferous Closed	Coniferous stands more than 50 years old with a density class A or B (more than 61% of cover).
Old Coniferous Open	Coniferous stands more than 50 years old with a density class C, D, or E (6 to 60 % of cover).
Natural Disturbance	Stands resulting mainly from the impact of an insect outbreak concerning the totality or only a part of the stand. Also includes some windfallen woods.
Partial Cut	Stands issued from a partial cut less than 20 years old. Includes mainly stands issued from "Harvesting with protection of small merchantable stems" (CPPTM) and individual tree selection cuts (CJ).
Recent interventions	Stands regenerating after an intervention that removed the majority of wood volume and less than 5 years old. Includes stands issued from a clear-cut (CT), a cut with protection of regeneration and soils (CPRS) or this is stands located under powerlines and thus frequently cutted
Interventions 5-20 years old	Stands regenerating after an intervention that removed the majority of wood volume and more than 5 years old but less than 20 years old. Includes mainly stands issued from a clear-cut (CT), a cut with protection of regeneration and soils (CPRS).

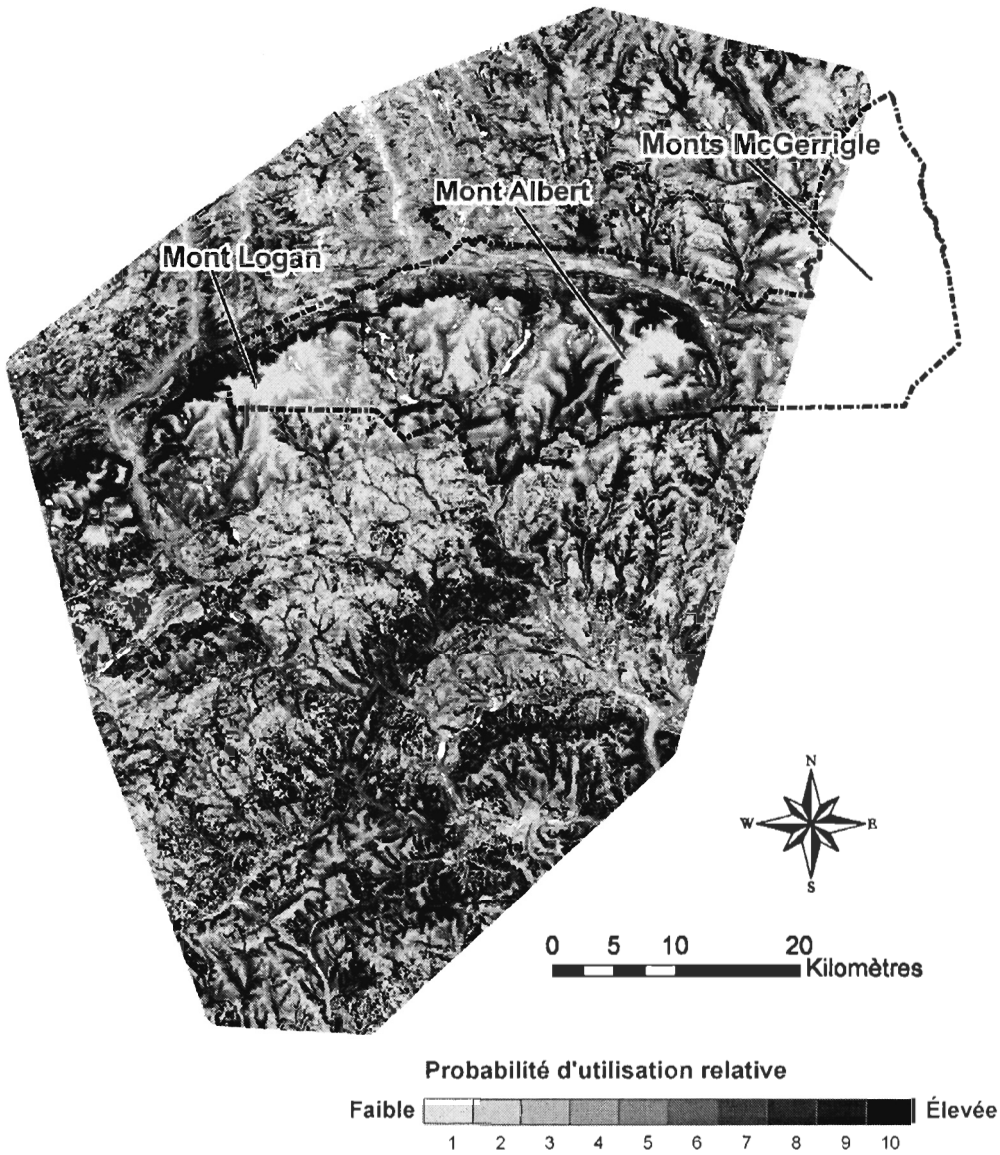
Annexe 3: Carte représentant la probabilité relative d'occurrence des ours noirs dans l'aire d'étude au printemps, telle que prédite par la fonction de sélection des ressources obtenue à partir du suivi télémétrique GPS d'ours noirs suivis entre juillet 2002 et novembre 2004, en Gaspésie, Sud-est du Québec, Canada (Chapitre 3, Table 3.4). L'aire d'étude a été définie par le polygone convexe à 100 % de l'ensemble des localisations d'ours.



Annexe 4: Carte représentant la probabilité relative d'occurrence des ours noirs mâles dans l'aire d'étude en été, telle que prédite par la fonction de sélection des ressources obtenue à partir du suivi télémétrique GPS d'ours noirs suivis entre juillet 2002 et novembre 2004, en Gaspésie, Sud-est du Québec, Canada (Chapitre 3, Table 3.4). L'aire d'étude a été définie par le polygone convexe à 100 % de l'ensemble des localisations d'ours.



Annexe 5: Carte représentant la probabilité relative d'occurrence des ours noirs femelles dans l'aire d'étude en été, telle que prédite par la fonction de sélection des ressources obtenue à partir du suivi télémétrique GPS d'ours noirs suivis entre juillet 2002 et novembre 2004, en Gaspésie, Sud-est du Québec, Canada (Chapitre 3, Table 3.4). L'aire d'étude a été définie par le polygone convexe à 100 % de l'ensemble des localisations d'ours.



Annexe 6: Carte représentant la probabilité relative d'occurrence des ours noirs dans l'aire d'étude en automne, telle que prédite par la fonction de sélection des ressources obtenue à partir du suivi télémétrique GPS d'ours noirs suivis entre juillet 2002 et novembre 2004, en Gaspésie, Sud-est du Québec, Canada (Chapitre 3, Table 3.4). L'aire d'étude a été définie par le polygone convexe à 100 % de l'ensemble des localisations d'ours.

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

Références

Adams, L.G., Singer F.J. & Dale B.W. 1995. Caribou calf mortality in Denali National Park, Alaska. Journal of Wildlife Management 59: 584-594.

Adorjan, A.S. & Kolenosky G.B. 1980. A manual for the identification of hairs of selected Ontario mammals. Ontario Ministry of Natural Resources, Wildlife Branch.

Akbar, Z. & Gorman M.L. 1993. The effect of supplementary feeding upon the sizes of home ranges of woodmice *Apodemus sylvaticus*, living on a system of maritime sand-dunes. Journal of Zoology 231: 233-237.

Albon, S.D. & Langvatn R. 1992. Plant phenology and the benefits of migration in a temperate ungulate. Oikos 65: 502-513.

Alt, G.L., Matula G.J., Alt F.W. & Lindzey J.S. 1980. Dynamics of home range and movements of adult black bears in northeastern Pennsylvania. International Conference on Bear Research and Management 4: 131-136.

Amstrup, S.C. & Beechman J. 1976. Activity patterns of radio-collared black bears in Idaho. Journal of Wildlife Management 40: 340-348.

Andelt, W.F. 1985. Behavioral ecology of coyotes in South Texas. Wildlife Monograph 94: 1-45.

Anderson, D.P., Turner M.G., Forester J.D., Zhu J., Boyce M.S., Beyer H. & Stowell L. 2005. Scale-dependent summer resource selection by reintroduced elk in Wisconsin, USA. Journal of Wildlife Management 69: 298-310.

Andrén, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat - a review. Oikos 71: 355-366.

Apps, C.D., McLellan B.N., Kinley T.A. & Flaa J.P. 2001. Scale-dependent habitat selection by mountain caribou, Columbia Mountains, British Columbia. Journal of Wildlife Management 65: 65-77.

Atwood, T.C. & Weeks H.P. 2003. Spatial home-range overlap and temporal interaction in eastern coyotes: the influence of pair types and fragmentation. Canadian Journal of Zoology 81: 1589-1597.

Austin, M.A., Obbard M.E. & Kolenosky G.B. 1994. Evidence for a black bear, Ursus americanus, killing an adult moose, Alces alces. Canadian Field-Naturalist 108: 236-238.

Ballard, W.B. 1992. Bear predation on moose: a review of recent North American studies and their implications. Alces Supplement 1: 162-176.

_____. 1994. Effects of black bear predation on caribou - a review. Alces 30: 25-35.

Ballard, W.B., Lutz D., Keegan T.W., Carpenter L.H. & deVos J.C. 2001. Deer-predator relationships: a review of recent North American studies with emphasis on mule and black-tailed deer. Wildlife Society Bulletin 29: 99-115.

Barmore, W.J. & Stradley D. 1971. Predation by black bears on mature male elk. Journal of Mammalogy 52: 199-202.

Bascompte, J. & Vilà C. 1997. Fractals and search paths in mammals. Landscape Ecology 12: 213-221.

Beckmann, J.P. & Berger J. 2003. Using black bears to test ideal-free distribution models experimentally. Journal of Mammalogy 84: 594-606.

Bekoff, M. & Gese E.M. 2003. Coyote *(Canis Latrans)*. *Dans* Feldhamer G. A., Thompson B. C. & Chapman J. A. (eds.), Wild Mammals of North America: Biology, Management, and Economics. 2nd ed., pp. 467-481. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA.

Bekoff, M. & Wells M.C. 1980. The social ecology of coyotes. Scientific American 242: 130-148.

Bender, D.J., Contreras T.A. & Fahrig L. 1998. Habitat loss and population decline: A meta-analysis of the patch size effect. Ecology 79: 517-533.

Bennett, A.F. 1991. Roads, roadsides and wildlife conservation: a review. *Dans* Sunders D. A. & Hobbs R. J. (eds.), Nature Conservation 2: The Role of Corridors, pp. 99-117. Surrey Beatty, Chipping Norton, Australia.

Berger, J. 2004. The last mile: How to sustain long-distance migration in mammals. Conservation Biology 18: 320-331.

Bergerud, A.T. 1974. Decline of caribou in North America following settlement. Journal of Wildlife Management 38: 757-770.

_____. 1981. The decline of moose in Ontario - a different view. Alces 17: 30-43.

Bergerud, A.T. & Elliot J.P. 1986. Dynamics of caribou and wolves in northern British Columbia. Canadian Journal of Zoology 64: 1515-1529.

Bergerud, A.T. & Elliott J.P. 1998. Wolf predation in a multiple-ungulate system in northern British Columbia. Canadian Journal of Zoology 76: 1551-1569.

Bergerud, A.T. & Mercer W.E. 1989. Caribou introductions in eastern North America. Wildlife Society Bulletin 17: 111-120.

Bertram, M.R. & Vivion M.T. 2002. Moose mortality in eastern interior Alaska. Journal of Wildlife Management 66: 747-756.

Boertje, R.D., Valkenburg P. & McNay M.E. 1996. Increases in moose, caribou, and wolves following wolf control in Alaska. Journal of Wildlife Management 60: 474-489.

Boileau, F. 1993. Utilisation de l'habitat par l'ours noir (*Ursus americanus*) dans le parc de conservation de la Gaspésie. Thèse M.Sc, Université Laval, Québec, Québec, Canada.

Boileau, F., Crête M. & Huot J. 1994. Food habits of the black bear, *Ursus americanus*, and habitat use in Gaspesie Park, eastern Quebec. Canadian Field-Naturalist 108: 162-169.

Boisjoly, D. 2007. Sélection de l'habitat par le coyote (*Canis latrans*), dans le contexte de la conservation du caribou de la Gaspésie. Thèse M.Sc, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, Québec, Canada.

Boudreau, F. 1981. Écologie des étages alpins et subalpins du Mont Jacques Cartier. Parc de la Gaspésie, Québec. Thèse M.Sc, Université Laval, Québec, Québec, Canada.

Boulanger, Y. & Arseneault D. 2004. Spruce budworm outbreaks in eastern Quebec over the last 450 years. Canadian Journal of Forest Research 34: 1035-1043.

Boutin, S. 1990. Food supplementation experiments with terrestrial vertebrates - patterns, problems, and the future. Canadian Journal of Zoology 68: 203-220.

Bowyer, T.R., McKenna S.A. & Shea M.E. 1983. Seasonal changes in coyote food habits as determined by fecal analysis. American Midland Naturalist 109: 266-273.

Boyce, M.S. & McDonald L.L. 1999. Relating populations to habitats using resource selection functions. Trends in Ecology & Evolution 14: 268-272.

Boyce, M.S., Vernier P.R., Nielsen S.E. & Schmiegelow F.K.A. 2002. Evaluating resource selection functions. Ecological Modelling 157: 281-300.

Brodeur, V. 2007. Influence de la coupe forestière sur la sélection de l'habitat par l'ours noir (*Ursus americanus*) en forêt boréale. Thèse M.Sc, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, Québec, Canada.

Brown, G. 1993. Great bear almanac. Lyon and Burford, New York, NY, USA.

Bull, E.L., Torgersen T.R. & Wertz T.L. 2001. The importance of vegetation, insects, and neonate ungulates in black bear diet in northeastern Oregon. Northwest Science 75: 244-253.

Bunnell, F.L. & Tait D.E.N. 1981. Population dynamics of bears - implications. *Dans* Fowler C. W. & Smith T. D. (eds.), Dynamics of Large Mammal Populations, pp. 75-98. John Wiley and Sons, New York, New York, USA.

Burnham, K.P. & Anderson D.R. 2002. Model selection and multi-model inference: a practical information-theoretic approach. 2nd edition. Springer-Verlag, New-York, NY, USA.

Caro, T.M. & O'Doherty G. 1999. On the use of surrogate species in conservation biology. Conservation Biology 13: 805-814.

Carroll, C., Noss R.F. & Paquet P.C. 2001. Carnivores as focal species for conservation planning in the Rocky Mountain region. Ecological Applications 11: 961-980.

Caughley, G. & Sinclair A.R.E. 1994. Wildlife ecology and management. Blackwell Scientific Publications, Oxford, United Kingdom.

Chamberlain, M.J., Lovell C.D. & Leopold B.D. 2000. Spatial-use patterns, movements, and interactions among adult coyotes in central Mississippi. Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie 78: 2087-2095.

Champagne, S., Falardeau J.-M., Hardy N., Fournier N., Lamoureux J. & Landry G. 1999. Plan d'aménagement de l'aire du caribou de la Gaspésie. Ministère des Ressources Naturelles et Société de la Faune et des Parcs du Québec, Région de la Gaspésie–Îles-de-la-Madeleine.

Chamrad, A.D. & Box T.W. 1964. A point frame for sampling rumen contents. Journal of Wildlife Management 28: 473-477.

Chapin, F.S. & Whitteman G. 1998. Sustainable development of the boreal forest: interaction of ecological, social, and business feedbacks. Conservation Ecology [en ligne] 2: 12.

Charnov, E.L. 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. Theorical Biology 9: 129-136.

Clark, J.D., Clapp D.L., Smith K.G. & Ederington B. 1994. Black bear habitat use in relation to food availability in the interior highlands of Arkansas. International Conference on Bear Research and Management 9: 309-318.

Comité de Rétablissement du Caribou de la Gaspésie 2002. Plan de rétablissement du caribou de la Gaspésie (2002-2012). Société de la Faune et des Parcs du Québec, Québec, Québec, Canada.

Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada [COSEWIC] 2002. COSEWIC assessment and update status report on the woodland caribou *Rangifer tarandus caribou* in Canada. COSEWIC, Ottawa, Ontario, Canada.

Costello, C. & Sage R.W.J. 1994. Predicting black bear habitat selection from food abundance under 3 forest management systems. International Conference on Bear Research and Management 9: 375-387.

Courtois, R. 2001. REHOutils, une extension ArcView pour l'examen et le traitement des données fauniques et forestières géoréférencées. Société de la Faune et des Parcs du Québec, Direction de la Recherche sur la Faune, Québec, Québec, Canada.

_____. 2003. La Conservation du Caribou Forestier dans un Contexte de Perte d'Habitat et de Fragmentation du Milieu. Thèse Ph.D., Université du Québec à Rimouski, Rimouski.

Courtois, R., Bernatchez L., Ouellet J.-P. & L. B. 2003a. Significance of caribou ecotypes from a genetic viewpoint. Conservation Genetics 4: 393-404.

Courtois, R. & Ouellet J.-P. Sous presse. Modeling the impact of moose and wolf management on persistence of woodland caribou. Alces.

Courtois, R., Ouellet J.-P. & Gagné B. 1998. Characteristics of cutovers used by moose (*Alces alces*) in early winter. Alces 37: 201-211.

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

Crête, M. 1999. The distribution of deer biomass in North America supports the hypothesis of exploitation ecosystems. Ecology Letters 2: 223-227.

Crête, M., Banville C., Duchesneau F., Ferron J., Huot J., Lévesque J. & Ross H. 1990. Plan de redressement de la population de caribous du parc de conservation de la Gaspésie. Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Québec, Québec, Canada.

Crête, M. & Desrosiers A. 1995. Range expansion of coyotes, *Canis latrans*, threatens a remnant herd of caribou, *Rangifer tarandus*, in southeastern Quebec. Canadian Field-Naturalist 109: 227-235.

Crête, M. & Lemieux R. 1996. Population dynamics of coyotes colonizing the boreal forest of southeastern Québec. Journal of Wildlife Research 1: 99-105.

Crête, M., Ouellet J.-P., Tremblay J.P. & Arsenault R. 2001. Suitability of the forest landscape for coyotes in northeastern North America and its implications for coexistence with other carnivores. Ecoscience 8: 311-319.

Darimont, C.T., Paquet P.C., Reimchen T.E. & Crichton V. 2005. Range expansion by moose into coastal temperate rainforests of British Columbia, Canada. Diversity and Distributions 11: 235-239.

Davis, H., Weir R.D., Hamilton A.N. & Deal J.A. 2006. Influence of phenology on site selection by female American black bears in coastal British Columbia. Ursus 17: 41-51.

de Knegt, H.J., Hengeveld G.M., van Langevelde F., de Boer W.F. & Kirkman K.P. 2007. Patch density determines movement patterns and foraging efficiency of large herbivores. Behavioral Ecology 18: 1065-1072.

Desrosiers, A., Bérubé M., Faubert R. & Landry F. 2002. Projets de contrôle et de recherche sur les prédateurs du caribou de la Gaspésie. Société de la Faune et des Parcs du Québec, Direction de la Recherche sur la Faune et Direction de l'Aménagement de la Faune de la Gaspésie-Îles-de-la-Madeleine, Québec, Québec, Canada.

Desrosiers, A. & Faubert R. 2005. Inventaire aérien du caribou de la Gaspésie, Automne 2004. Ministère des Ressources Naturelles, de la Faune et des Parcs du Québec - Secteur Faune Québec, St Anne des Monts, Québec, Canada.

_____. 2006. Inventaire aérien du caribou *(Rangifer tarandus caribou)* de la Gaspésie, Automne 2005. Ministère des ressources naturelles et de la Faune du Québec, Secteur Faune Québec, Québec, Québec, Canada.

_____. 2007. Inventaire aérien du caribou (*Rangifer tarandus caribou*) de la Gaspésie, Automne 2006. Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune du Québec, Secteur Faune Québec, Québec, Québec, Canada.

Dussault, C., Courtois R., Huot J. & Ouellet J.P. 2001a. The use of forest maps for the description of wildlife habitats: limits and recommendations. Canadian Journal of Forest Research 31: 1227-1234.

Dussault, C., Courtois R., Ouellet J.P. & Girard I. 2005. Space use of moose in relation to food availability. Canadian Journal of Zoology 83: 1431-1437.

Dussault, C., Courtois R., Ouellet J.P. & Huot J. 2001b. Influence of satellite geometry and differential correction on GPS location accuracy. Wildlife Society Bulletin 29: 171-179.

Dyer, S.J., O'Neill J.P., Wasel S.M. & Boutin S. 2001. Avoidance of industrial development by woodland caribou. Journal of Wildlife Management 65: 531-542.

Edenius, L., Bergman M., Ericsson G. & Danell K. 2002. The role of moose as a disturbance factor in managed boreal forests. Silva Fennica 36: 57-67.

ESRI Inc. 2000. ArcView GIS version 3.2a. Environmental Systems Research Institute, Inc., Redland, California, USA.

_____. 2004. ArcGIS version 9.0. Environmental Systems Research Institute, Inc., Redland, California, USA.

Etcheverry, P., Ouellet J.P. & Crete M. 2005. Response of small mammals to clear-cutting and precommercial thinning in mixed forests of southeastern Quebec. Canadian Journal of Forest Research 35: 2813-2822.

Etheridge, D.A., MacLean D.A., Wagner R.G. & Wilson J.S. 2006. Effects of intensive forest management on stand and landscape characteristics in northern New Brunswick, Canada (1945-2027). Landscape Ecology 21: 509-524.

Fahrig, L. 1997. Relative effects of habitat loss and fragmentation on population extinction. Journal of Wildlife Management 61: 603-610.

_____. 2001. How much habitat is enough? Biological Conservation 100: 65-74.

_____. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. Annual Review of Ecology Evolution and Systematics 34: 487-515.

Fauchald, P. 1999. Foraging in a hierarchical patch system. American Naturalist 153: 603-613.

Fauchald, P., Erikstad K.E. & Skarsfjord H. 2000. Scale-dependent predator-prey interactions: The hierarchical spatial distribution of seabirds and prey. Ecology 81: 773-783.

Fauchald, P. & Tveraa T. 2003. Using first-passage time in the analysis of area-restricted search and habitat selection. Ecology 84: 282-288.

_____. 2006. Hierarchical patch dynamics and animal movement pattern. Oecologia 149: 383-395.

Fietz, J. & Ganzhorn J.U. 1999. Feeding ecology of the hibernating primate Cheirogaleus medius: how does it get so fat? Oecologia 121: 157-164.

Fisher, D.O. 2000. Effects of vegetation structure, food and shelter on the home range and habitat use of an endangered wallaby. Journal of Applied Ecology 37: 660-671.

Fisher, M.A. & Fule P.Z. 2004. Changes in forest vegetation and arbuscular mycorrhizae along a steep elevation gradient in Arizona. Forest Ecology and Management 200: 293-311.

Forman, R.T.T. & Alexander L.E. 1998. Roads and their major ecological effects. Annual Review of Ecology and Systematics 29: 207.

Fortin, D., Beyer H.L., Boyce M.S., Smith D.W., Duchesne T. & Mao J.S. 2005. Wolves influence elk movements: Behavior shapes a trophic cascade in Yellowstone National Park. Ecology 86: 1320-1330.

Fournier, N. & Faubert R. 2001. Évaluation du troupeau de caribous de la Gaspésie. Société de la Faune et des Parcs du Québec, Direction de l'Aménagement de la Faune de la Région de la Gaspésie-Iles-de-la-Madeleine, St-Anne-des-Monts, Québec, Canada.

Rapport-Gratuit.com

Fritz, H., Said S. & Weimerskirch H. 2003. Scale-dependent hierarchical adjustments of movement patterns in a long-range foraging seabird. Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences 270: 1143-1148.

Gaillard, J.M., Festa-Bianchet M. & Yoccoz N.G. 1998. Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. Trends in Ecology & Evolution 13: 58-63.

Gaines, W.L., Lyons A.L., Lehmkuhl J.F. & Raedeke K.J. 2005. Landscape evaluation of female black bear habitat effectiveness and capability in the North Cascades, Washington. Biological Conservation 125: 411-425.

Gaona, P., Ferreras P. & Delibes M. 1998. Dynamics and viability of a metapopulation of the endangered Iberian lynx (*Lynx pardinus*). Ecological Monographs 68: 349-370.

Garrott, R.A., White P.J. & White C.A.V. 1993. Overabundance - an issue for conservation biologists. Conservation Biology 7: 946-949.

Garshelis, D.L. & Pelton M.R. 1981. Movements of black bears in the Great Smoky Mountains National Park. Journal of Wildlife Management 45: 912-925.

Gasaway, W.C., Stephenson R.O., Davis J.L., Shepherd P.E.K. & Burris O.E. 1983. Interrelationships of wolves, prey, and man in interior Alaska. Wildlife Monographs 84.

Gehring, T.M. & Swihart R.K. 2003. Body size, niche breadth, and ecologically scaled responses to habitat fragmentation: mammalian predators in an agricultural landscape. Biological Conservation 109: 283-295.

Georges, S. 1975. A range extension of the coyote in Québec. Canadian Field-Naturalist 90: 78-79.

Gese, E.M. & Grothe S. 1995. Analysis of Coyote Predation on Deer and Elk during Winter in Yellowstone National Park, Wyoming. American Midland Naturalist 133: 36-43.

Gese, E.M., Rongstad O.J. & Mytton W.R. 1988. Home range and habitat use of coyotes in southeastern Colorado. Journal of Wildlife Management 52.

Gillies, C.S., Hebblewhite M., Nielsen S.E., Krawchuk M.A., Aldridge C.L., Frair J.L., Saher D.J., Stevens C.E. & Jerde C.L. 2006. Application of random effects to the study of resource selection by animals. Journal of Animal Ecology 75: 887-898.

Girard, I., Ouellet J.-P., Courtois R., Dussault C. & Breton L. 2002. Effects of sampling efforts based on GPS telemetry on home-range size estimations. Journal of Wildlife Management 66: 1290-1300.

Gompper, M.E. 2002. The ecology of northeast coyotes: current knowledge and priorities for future research. Wildlife Conservation Society, Bronx, New York, USA.

Gompper, M.E. & Gittleman J.L. 1991. Home Range Scaling - Intraspecific and Comparative Trends. Oecologia 87: 343-348.

Goodrich, J.M. & Buskirk S.W. 1995. Control of abundant native vertebrates for conservation of endangered species. Conservation Biology 9: 1357-1364.

Greenberg, C.H., Levey D.J. & Loftis D.L. 2007. Fruit production in mature and recently regenerated forests of the Appalachians. Journal of Wildlife Management 71: 321-335.

Grosenbaugh, L.R. 1952. Plotless timber estimates - New, fast, easy. Journal of Forestry 50: 32-37.

Gurd, D.B., Nudds T.D. & Rivard D.H. 2001. Conservation of Mammals in Eastern North American Wildlife Reserves: How Small Is Too Small? Conservation Biology 15: 1355-1363.

Haila, Y. 1999. Islands and fragments. *Dans* Hunter Jr M. L. (ed.), Maintaining Biodiversity in Forest Ecosystems, pp. 234-264. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Harding, E.K., Doak D.F. & Albertson J.D. 2001. Evaluating the effectiveness of predator control: the non-native red fox as a case study. Conservation Biology 15: 1114-1122.

Harestad, A.S. & Bunnell F.L. 1979. Home range and body weight - a reevaluation. Ecology 60: 389-402.

Harrison, D.J. 1992. Social ecology of coyotes in northeastern North America: relationships to dispersal, food resources, and human exploitation. *Dans* Boer A. H. (ed.), Ecology and management of the eastern coyote, pp. 53-72. Wildlife research unit, University of New Brunswick, Fredericton, New Brunswick, Canada.

Harrison, S. & Bruna E. 1999. Habitat fragmentation and large-scale conservation: what do we know for sure? Ecography 22: 225-232.

Hawkins, B.A., Field R., Cornell H.V., Currie D.J., Guegan J.F., Kaufman D.M., Kerr J.T., Mittelbach G.G., Oberdorff T., O'Brien E.M., Porter E.E. & Turner J.R.G. 2003.

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. Ecology 84: 3105-3117.

Hayes, R.D., Farnell R., Ward R.M.P., Carey J., Dehn M., Kuzyk G.W., Baer A.M., Gardner C.L. & O'Donoghue M. 2003. Experimental reduction of wolves in the Yukon: ungulate responses and management implications. Wildlife Monographs 152: 1-35.

Hayes, R.D. & Harestad A.S. 2000. Demography of a recovering wolf population in the Yukon. Canadian Journal of Zoology 78: 36-48.

Hays, G.C., Akesson S., Godley B.J., Luschi P. & Santidrian P. 2001. The implications of location accuracy for the interpretation of satellite-tracking data. Animal Behaviour 61: 1035-1040.

Hemson, G., Johnson P., South A., Kenward R., Ripley R. & Macdonald D. 2005. Are kernels the mustard? Data from global positioning system (GPS) collars suggests problems for kernel home-range analyses with least-squares cross-validation. Journal of Animal Ecology 74: 455-463.

Hobbie, S.E., Jensen D.B. & Chapin F.S., III 1994. Resource supply and disturbance as controls over present and future plant diversity. *Dans* Schulze E.-D. & Mooney H. A. (eds.), Biodiversity and Ecosystem Function, pp. 385-408. Springer-Verlag, New York, New York, USA.

Hobbs, R.J. & Huenneke L.F. 1992. Disturbance, Diversity, and Invasion - Implications for Conservations. Conservation Biology 6: 324-337.

Holling 1973. Resilience and stability of ecological systems. Annual Review of Ecology and Systematics 4: 1-23.

Holling, C.S. 1992. Cross-scale morphology, geometry, and dynamics of ecosystems. Ecological Monographs 62: 447-502.

Holt, R.D. 1977. Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. Theorical Population Biology 12: 197-229.

_____. 1984. Spatial heterogeneity, indirect interactions and the coexistence of prey species. American Naturalist 124: 377-406.

Holt, R.D. & Lawton J.H. 1994. The Ecological Consequences of Shared Natural Enemies. Annual Review of Ecology and Systematics 25: 495-520.

Horner, M.A. & Powell R.A. 1990. Internal structure of home ranges of black bears and analyses of home-range overlap. Journal of Mammalogy 71: 402-410.

Hulbert, I.A.R. & French J. 2001. The accuracy of GPS for wildlife telemetry and habitat mapping. Journal of Applied Ecology 38: 869-878.

Iverson, S.J., McDonald J.E. & L.K. S. 2001. Changes in the diet of free-ranging black bears in years of contrasting food availability revealed through milk fatty acids. Canadian Journal of Zoology 79: 2268-2279.

James, A.R.C., Boutin S., Hebert D.M. & Rippin A.B. 2004. Spatial separation of caribou from moose and its relation to predation by wolves. Journal of Wildlife Management 68: 799-809.

James, A.R.C. & Stuart-Smith A.K. 2000. Distribution of caribou and wolves in relation to linear corridors. Journal of Wildlife Management 64: 154-159.

Jeník, J. & Rejmánek M. 1969. Interpretation of direct solar irradiation in ecology. Theoretical and Applied Climatology 17: 413-428.

Jenness, J. 2005. Topographic Position Index extension for Arcview 3.x. version 1.01a. Jenness Enterprises, Flagstaff, Arizona, USA. Available from http://www.jennessent.com/arcview/tpi.htm. (Accessed 10 December 2005).

Jiang, Z.G., Li D.Q. & Wang Z.W. 2000. Population declines of Przewalski's gazelle around Qinghai Lake, China. Oryx 34: 129-135.

Johnson, A.R., Wiens J.A., Milne B.T. & Crist T.O. 1992. Animal Movements and Population-Dynamics in Heterogeneous Landscapes. Landscape Ecology 7: 63-75.

Johnson, C.J., Boyce M.S., Case R.L., Cluff H.D., Gau R.J., Gunn A. & Mulders R. 2005. Cumulative effects of human developments on arctic wildlife. Wildlife Monograph 160: 1-36.

Johnson, C.J., Boyce M.S., Mulders R., Gunn A., Gau R.J., Cluff H.D. & Case R.L. 2004. Quantifying patch distribution at multiple spatial scales: applications to wildlife-habitat models. Landscape Ecology 19: 869-882.

Johnson, C.J., Nielsen S.E., Merrill E.H., McDonald T.L. & Boyce M.S. 2006. Resource selection functions based on use-availability data: theoretical motivation and evaluation methods. Journal of Wildlife Management 70: 347-357.

Johnson, C.J., Parker K.L., Heard D.C. & Gillingham M.P. 2002. Movement parameters of ungulates and scale-specific responses to the environment. Journal of Animal Ecology 71: 225-235.

Johnson, D.H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. Ecology 61: 65-71.

Jolicoeur, H. 2004. Estimation de la densité d'ours noirs dans différents types de végétation à l'aide de traceurs radioactifs: période 1984-1994. Ministère des Ressources Naturelles, de la Faune et des Parcs, Québec, Québec, Canada.

Jolicoeur, H., Goudreault F. & Crête M. 2006. Étude de la dynamique de deux populations d'ours noirs de l'Outaouais fortement exploitées par la chasse et le piégeage, 1992-1995. Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune, Québec, Québec, Canada.

Jolicoeur, H. & Lemieux R. 1994. Quelques aspects de la reproduction de l'ours noir au Québec. Ministère de l'environnement et de la faune, direction de la faune et des habitats, Québec, Québec, Canada.

Jonkel, C.J. & Cowan I.M. 1971. The black bear in the spruce-fir forest. Wildlife Monographs 27: 1-57.

Kamler, J.F. & Gipson P.S. 2000. Space and habitat use by resident and transient coyotes. Canadian Journal of Zoology 78: 2106-2111.

Kareiva, P.M. & Shigesada N. 1983. Analyzing insect movement as a correlated random walk. Oecologia 56: 234-238.

Karns, P.D. 1998. Population distribution, density, and trends. *Dans* Franzmann A. & Schwartz C. (eds.), Ecology and management of the North American moose. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, USA.

Kasworm, W.F. & Manley T.L. 1990. Road and trail influences on grizzly bears and black bears in northwest Montana. International Conference on Bear Research and Management 8: 79-84.

Kenward, R.E., South A.B. & Walls S.S. 2003. Range 6 v1.211 : For the analysis of tracking and location data. Online manual. Anatrack Ltd. Wareham, United Kingdom.

Kinley, T.A. & Apps C.D. 2001. Mortality patterns in a subpopulation of endangered mountain caribou. Wildlife Society Bulletin 29: 158-164.

Kjellander, P., Hewison A.J., Liberg O., Angibault J.M., Bideau E. & Cargnelutti B. 2004. Experimental evidence for density-dependence of home-range size in roe deer (Capreolus capreolus L.): a comparison of two long-term studies. Oecologia 139: 478-485.

Klenner, W. 1987. Seasonal movements and home range utilization patterns of the black bear, Ursus americanus , in western Manitoba. Canadian Field-Naturalist 101: 558-568.

Koehler, G.M. & Piercea D.J. 2003. Black bear home-range sizes in Washington: climatic, vegetative, and social influences. Journal of Mammalogy 84: 81-91.

Kolenosky, G.B. 1990. Reproductive biology of black bears in east-central Ontario. International Conference on Bear Research and Management 8: 385-392.

Kotliar, N.B. & Wiens J.A. 1990. Multiple scales of patchiness and patch structure: A hierarchical framework for the study of heterogeneity. Oikos 59: 253-260.

Krebs, C.J. 2001. Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance. 5th edition. Benjamin Cummings, San Francisco, California, USA.

Kumar, L., Skidmore A.K. & Knowles E. 1997. Modelling topographic variation in solar radiation in a GIS environment. International Journal of Geographical Information Science 11: 475-497.

Lambert, C., Courtois R., Breton L., Lemieux R., Brodeur V., Ouellet J.-P., Fortin D. & Poulin M. 2006. Étude de la prédation du caribou forestier dans un écosystème exploité: résultats préliminaires. Naturaliste Canadien 130: 44-50.

Lamontagne, G., Jolicoeur H. & Lefort S. 2006. Plan de gestion de l'ours noir 2006-2013. Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune, Direction du Développement de la Faune, Québec, Québec, Canada.

Lamoureux, J., Pelletier A., Bélanger M. & Larocque C. 2007. Inventaire aérien de l'orignal dans les réserves fauniques de Matane et Dunière à l'hiver 2007. Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune, Direction de l'Aménagement de la Faune du Bas-St-Laurent, Rimouski, Québec, Canada.

Leblanc, N. 2000. Sélection d'habitats et utilisation du milieu par l'ours noir (Ursus americanus) dans une aire protegée de dimension restreinte: Le parc national Forillon. Thèse M.Sc, Université Laval, Québec, Québec, Canada.

Lemieux, R. & Czetwertynski S. 2006. Tube traps and rubber padded snares for capturing American black bears. Ursus 17: 81-91.

Lessard, R.B., Martell S.J.D., Walters C.J., Essington T.E. & Kitchell J.F. 2005. Should ecosystem management involve active control of species abundances? Ecology and Society 10.

Levin, S.A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. Ecology 73: 1943-1967.

Levins, R. 1968. Evolution in changing environnements. Princeton University Press, Princeton, USA.

Lin, D.Y. & Wei L.J. 1989. The robust inference for the cox proportional hazards model. Journal of the American Statistical Association 84: 1074-1078.

Lindzey, F.G. & Meslow E.C. 1976. Winter dormancy in black bears in southwestern Washington. Journal of Wildlife Management 40: 408-415.

_____. 1977. Home range and habitat use by black bears in southwestern washington. Journal of Wildlife Management 41: 413-425.

Linnell, J.D.C., Aanes R. & Andersen R. 1995. Who killed Bambi? The role of predation in the neonatal mortality of temperate ungulates. Wildlife Biology 1: 209-223.

Lloyd, D. 1990. A phenological classification of terrestrial vegetation cover using shortwave vegetation index imagery. International Journal of Remote Sensing 11: 2269-2279.

Lofman, S. & Kouki J. 2003. Scale and dynamics of a transforming forest landscape. Forest Ecology and Management 175: 247-252.

Loreau, M., Naeem S., Inchausti P., Bengtsson J., Grime J.P., Hector A., Hooper D.U., Huston M.A., Raffaelli D., Schmid B., Tilman D. & Wardle D.A. 2001. Ecology - biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. Science 294: 804-808.

MacArthur, R.H. & Pianka E.R. 1966. On the optimal use of a patchy environment. American Naturalist 100: 603-609.

Macdonald, D.W., Mace G.M. & Barretto G.R. 1999. The effects of predators on fragmented prey populations: a case study for the conservation of endangered prey. Journal of Zoology 247: 487-506.

Manly, B.F.J., McDonald L.L. & Thomas D.L. 1993. Resource selection by animals : Statistical design and analysis for field studies. Chapman & Hall, London.

Manly, B.F.J., McDonald L.L., Thomas D.L., McDonald T.L. & Erickson W.P. 2002. Resource Selection by Animals. Statistical Design and Analysis for Field Studies. Second edition. Kluwer Academic Publishers.

Mao, J.S., Boyce M.S., Smith D.W., Singer F.J., Vales D.J., Vore J.M. & Merrill E.H. 2005. Habitat selection by elk before and after wolf reintroduction in Yellowstone National Park. Journal of Wildlife Management 69: 1691-1707.

Margules, C.R. & Pressey R.L. 2000. Systematic conservation planning. Nature 405: 243-253.

Marino, J. 2003. Threatened Ethiopian wolves persist in small isolated Afroalpine enclaves. Oryx 37: 62-71.

Mathews, N.E. & Porter W.F. 1988. Black bear predation of white-tailed deer neonates in the central Adirondacks. Canadian Journal of Zoology 66: 1241-1242.

McLoughlin, P.D. & Ferguson S.H. 2000. A hierarchical pattern of limiting factors helps explain variation in home range size. Ecoscience 7: 123-130.

McLoughlin, P.D., Ferguson S.H. & Messier F. 2000. Intraspecific variation in home range overlap with habitat quality: a comparison among brown bear populations. Evolutionary Ecology 14: 39-60.

McLoughlin, P.D., Walton L.R., Cluff H.D., Paquet P.C. & Ramsay M.A. 2004. Hierarchical habitat selection by tundra wolves. Journal of Mammalogy 85: 576-580.

McNab, B.K. 1963. Bioenergetics and the determination of home range size. American Naturalist 97: 133-140.

McShea, W.J., Underwood H.B. & J. R. 1997. The science of overabundance: deer ecology and population management. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, USA.

Messier, F. 1994. Ungulate population models with predation: a case study with the North American moose. Ecology 75: 478-488.

Messier, F. & Barrette C. 1982. The social system of the coyote (*Canis latrans*) in a forested habitat. Canadian Journal of Zoology 60: 1743-1753.

Messier, F., Ferron J. & Ouellet J.-P. 1987. Le caribou du parc de la Gaspésie : synthèse des connaissances et recommandations sur la gestion du troupeau. Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Québec, Québec, Canada.

Mills, L.S. & Knowlton F.F. 1991. Coyote space use in relation to prey abundance. Canadian Journal of Zoology 69: 1516-1521.

Mitchell, M.S. & Powell R.A. 2003. Response of black bears to forest management in the southern Appalachian mountains. Journal of Wildlife Management 67: 692-705.

Mladenoff, D.J., Sickley T.A. & Wydeven A.P. 1999. Predicting gray wolf landscape recolonization: Logistic regression models vs. new field data. Ecological Applications 9: 37-44.

Mohr, C.O. 1947. Table of equivalent populations of North American small mammals. The American Midland Naturalist 37: 223-249.

Moisan, G. 1957. Le caribou de Gaspé III: analyse de la population et plan d'aménagement. Naturaliste Canadien 84: 5-27.

Moore, G.C. & Parker G.R. 1992. Colonization by the eastern coyote (*Canis latrans*). *Dans* Boer A. H. (ed.), Ecology and management of the eastern coyote, pp. 23-37. Wildlife research unit, University of New Brunswick, Fredericton, New Brunswick, Canada.

Morris, D.W. 1987. Ecological scale and habitat use. Ecology 68: 362-369.

Morris, D.W. & Brown J.S. 1992. The Role of Habitat Selection in Landscape Ecology - Introduction. Evolutionary Ecology 6: 357-359.

Morse, D.H. 1980. Behavioral mechanisms in ecology. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.

Mosnier, A., Boisjoly D., Courtois R. & Ouellet J.-P. 2008. Extensive predator space use can limit the efficacy of a control program. Journal of Wildlife Management 72: 483-491.

Mosnier, A., Ouellet J.-P. & Courtois R. submitted. Black bear adaptation to low productivity in the boreal forest. Ecoscience.

Mosnier, A., Ouellet J.-P., Sirois L. & Fournier N. 2003. Habitat selection and home-range dynamics of the Gaspé caribou : a hierarchical analysis. Canadian Journal of Zoology 81: 1174-1184.

Mysterud, A., Langvatn R., Yoccoz N.G. & Stenseth N.C. 2001. Plant phenology, migration and geographical variation in body weight of a large herbivore: the effect of a variable topography. Journal of Animal Ecology 70: 915-923.

Nams, V.O. 2005. Using animal movement paths to measure response to spatial scale. Oecologia 143: 179-188.

Nams, V.O., Mowat G. & Panian M.A. 2006. Determining the spatial scale for conservation purposes - an example with grizzly bears. Biological Conservation 128: 109-119.

National Research Council 1997. Wolves, Bears, and Their Prey in Alaska: Biological and Social Challenges in Wildlife Management. National Academy Press, Washington, District of Columbia, USA.

Nellemann, C., Vistnes I., Jordhoy P. & Strand O. 2001. Winter distribution of wild reindeer in relation to power lines, roads and resorts. Biological Conservation 101: 351-360.

Newton, M., Cole E.C., Lautenschlager R.A., White D.E. & McCormack M.L. 1989. Browse availability after conifer release in Maine spruce-fir forests. Journal of Wildlife Management 53: 643-649.

Noss, R.F. 1991. Landscape connectivity: different functions at different scales. *Dans* Hudson W. E. (ed.), Landscape Linkage and Biodiversity, pp. 27-39. Island Press, Washington, DC.

_____. 2001. The ecological effects of roads. *Dans* Proceedings from Managing Roads for Wildlife, pp. 7-24, Crownest Pass, Alberta.

Noss, R.F., Quigley H.B., Hornocker M.G., Merrill T. & Paquet P.C. 1996. Conservation biology and carnivore conservation in the Rocky Mountains. Conservation Biology 10: 949-963.

Noyce, K.V. & Coy P.L. 1990. Abundance and productivity of bear food species in different forest types of northcentral Minnesota. International Conference on Bear Research and Management 8: 169-181.

Noyce, K.V. & Garshelis D. 1998. Spring weight changes in black bears in northcentral Minnesota: The negative foraging period revisited. Ursus 10: 521-531.

Noyce, K.V., Kannowski P.B. & Riggs M.R. 1997. Black bears as ant-eaters: seasonal associations between bear myrmecophagy and ant ecology in north-central Minnesota. Canadian Journal of Zoology 75: 1671-1686.

Nudds, T.D. 1977. Quantifying the vegetation structure of wildlife cover. Wildlife Society Bulletin 5: 113-117.

Oksanen, L. & Oksanen T. 2000. The logic and realism of the hypothesis of exploitation ecosystems. American Naturalist 155: 703-723.

Rapport-Gratuit.com

Oosenbrug, S.M. & Theberge J.B. 1980. Altitudinal movements and summer habitat preferences of woodland caribou in the Kluane ranges, Yukon territory. Arctic 33: 59-72.

Ortega, Y.K. & Capen D.E. 1999. Effects of forest roads on habitat quality for ovenbirds in a forested landscape. Auk 116: 937-946.

Otis, D.L. & White G.C. 1999. Autocorrelation of location estimates and the analysis of radiotracking data. Journal of Wildlife Management 63: 1039-1044.

Ouellet, J.-P., Ferron J. & Sirois L. 1996. Space and habitat use by the threatened Gaspé caribou in southeastern Quebec. Canadian Journal of Zoology 74: 1922-1933.

Pastor, J., Light S. & Sovell L. 1998. Sustainability and resilience in boreal regions: sources and consequences of variability. Conservation Ecology [en ligne] 2: 16.

Pastor, J., Mladenoff D., Haila y., Bryant J. & Payette S. 1996. Biodiversity and ecosystem processes in boreal regions. *Dans* Mooney H. A., Cushman J. H., Medina E., Sala O. E. & Schulze E.-D. (eds.), Functional Roles of Biodiversity: a Global Perspective, pp. 33-70. Wiley Press, New York, New York, USA.

Patterson, B.R. & Messier F. 2001. Social organization and space use of coyotes in eastern Canada relative to prey distribution and abundance. Journal of Mammalogy 82: 463-477.

Pausas, J.G. & Austin M.P. 2001. Patterns of plant species richness in relation to different environments: An appraisal. Journal of Vegetation Science 12: 153-166.

Peltzer, D.A., Bast M.L., Wilson S.D. & Gerry A.K. 2000. Plant diversity and tree responses following contrasting disturbances in boreal forest. Forest Ecology and Management 127: 191-203.

Perry, R.W., Thill R.E., Peitz D.G. & Tappe P.A. 1999. Effects of different silvicultural systems on initial soft mast production. Wildlife Society Bulletin 27: 915-923.

Person, D.K. & Hirth D.H. 1991. Home range and habitat use of coyotes in a farm region of Vermont. Journal of Wildlife Management 55: 433-441.

Pettorelli, N., Mysterud A., Yoccoz N.G., Langvatn R. & Stenseth N.C. 2005. Importance of climatological downscaling and plant phenology for red deer in heterogeneous landscapes. Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences 272: 2357-2364.

Pickett, S.T.A. & White P.S. (eds.) 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, Orlando, Florida, USA.

Pilon, E. 1997. Bilan du contrôle de prédateurs effectué de 1990 à 1996 dans le cadre du plan de soutien du caribou (*Rangifer tarandus*) du parc de la Gaspésie. Société de la Faune et des Parcs du Québec, Direction de la Recherche sur la Faune et Direction de l'Aménagement de la Faune de la Gaspésie-Îles-de-la-Madeleine, Québec, Québec, Canada.

Pinheiro, J.C. & Bates D.M. 2000. Mixed effect models in S and S-PLUS. Springer, New York, USA.

Polis, G.A., Sears A.L.W., Huxel G.R., Strong D.R. & Maron J. 2000. When is a trophic cascade a trophic cascade? Trends in Ecology & Evolution 15: 473-475.

Potvin, F., Bélanger L. & Lowell K. 1999. Validité de la carte forestière pour décrire les habitats fauniques à l'échelle locale : une étude de cas en Abitibi-Témiscamingue. Forestry Chronicle 75: 851-859.

Potvin, F., Breton L. & Courtois R. 2005. Response of beaver, moose, and snowshoe hare to clear-cutting in a Quebec boreal forest: a reassessment 10 years after cut. Canadian Journal of Forest Research 35: 151-160.

Poulin, R., Knight J., Obbard M. & Witherspoon G. 2003. Nuisance bear Review Committee: report and recommendation. Ministry of natural ressources, Ontario, Canada.

Poulle, M.L., Crete M. & Huot J. 1995. Seasonal-Variation in Body-Mass and Composition of Eastern Coyotes. Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie 73: 1625-1633.

Powell, R.A. & Seaman D.E. 1990. Production of important black bear foods in the southern Appalachians. International Conference on Bear Research and Management 8: 183-187.

Powell, R.A., Zimmerman J.W. & Seaman D.E. 1997. Ecology and Behaviour of North American Black Bears: Home Ranges, Habitat and Social Organization. Chapman & Hall, London, United Kingdom.

Pyke, G.H., Pulliam H.R. & Charnov E.L. 1977. Optimal foraging: A selective review of theory and tests. The Quarterly Review of Biology 52: 137-154.

Rapport-gratuit.com
LE NUMERO 1 MONDIAL DU MÉMOIRES

R Development Core Team 2007. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria. Available from http://www.R-project.org. (Accessed 20 March 2007).

Raine, R.M. & Kansas J.L. 1990. Black bear seasonal food habits and distribution by elevation in Banff national park, Alberta. International Conference on Bear Research and Management 8: 297-304.

Redford, K.H., Coppolillo P., Sanderson E.W., Da Fonseca G.A.B., Dinerstein E., Groves C., Mace G., Maginnis S., Mittermeier R.A., Noss R., Olson D., Robinson J.G., Vedder A. & Wright M. 2003. Mapping the conservation landscape. Conservation Biology 17: 116-131.

Redford, K.H., Sanderson E.W., Robinson J.G. & Vedder A. 2000. Landscape species and their conservation: report from a WCS Meeting. Wildlife Conservation Society, Bronx, NY, USA.

Reed, D.H. 2005. Relationship between population size and fitness. Conservation Biology 19: 563-568.

Rempel, R.S. & Rodgers A.R. 1997. Effects of differential correction on accuracy of a GPS animal location system. Journal of Wildlife Management 61: 525-530.

Rettie, W.J. & Messier F. 1998. Dynamics of woodland caribou populations at the southern limit of their range in Saskatchewan. Canadian Journal of Zoology 76: 251-259.

_____. 2000. Hierarchical Habitat Selection by Woodland Caribou: Its Relationship to Limiting Factors. Ecography 23: 466-478.

Reynolds-Hogland, M.J. & Mitchell M.S. 2007. Effects of roads on habitat quality for bears in the southern Appalachians: a long-term study. Journal of Mammalogy 88: 1050-1061.

Reynolds-Hogland, M.J., Mitchell M.S. & Powell R.A. 2006. Spatio-temporal availability of soft mast in clearcuts in the Southern Appalachians. Forest Ecology and Management 237: 103-114.

Richer, M.-C., Crete M., Ouellet J.-P., Rivest L.-P. & Huot J. 2002. The low performance of forest versus rural coyotes in northeastern North America: Inequality between presence and availability of prey. Ecoscience 9: 44-54.

Rivard, G. 1978. Étude du caribou de la Gaspésie en considérant l'habitat. Ministère du Tourisme, de la Chasse et de la Pêche, Québec, Québec , Canada.

Rode, K.D. & Robbins C.T. 2000. Why bears consume mixed diets during fruit abundance. Canadian Journal of Zoology 78: 1640-1645.

Rode, K.D., Robbins C.T. & Shipley L.A. 2001. Constraints on herbivory by grizzly bears. Oecologia 128: 62-71.

Roed, K.H., Fergusson M.A.D., Crête M. & Bergerud T.A. 1991. Genetic variation in transferrin as a predictor for differentiation and evolution of caribou from eastern Canada. Rangifer 11: 65-74.

Rogers, L.L. 1987. Effects of food supply and kinship on social behavior, movements, and population growth of black bears in northeastern Minnesota. Wildlife Monographs 97.

Rosenzweig, M.L. 1995. Species diversity in space and time. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Saitoh, T. 1991. The effects and limits of territoriality on population regulation in grey red-backed voles, Clethrionomys rufocanus bedfordiae. Researches on Population Ecology 33: 367-386.

Samson, C. & Crête M. 1997. Summer food habits and population density of coyotes, *Canis latrans*, in boreal forests of southeastern Quebec. Canadian Field-Naturalist 111: 227-233.

Samson, C. & Huot J. 1994. Écologie et dynamique de la population d'ours noir (*Ursus americanus*) du parc national de la Mauricie. Université Laval, Ste-Foy, Québec.

_____. 1998. Movements of female black bears in relation to landscape vegetation type in southern Quebec. Journal of Wildlife Management 62: 718-727.

Sanderson, E.W., Redford K.H., Vedder A., Coppolillo P.B. & Ward S.E. 2002. A conceptual model for conservation planning based on landscape species requirements. Landscape and Urban Planning 58: 41-56.

Sargeant, G.A. & Ruff R.L. 2001. Demographic response of black bears at clod lake, Alberta, to removal of adult males. Ursus 12: 59-68.

SAS Institute Inc. 2002. SAS for Windows version 9.1.3. SAS Institute Inc., Cary, North Carolina, USA.

_____. 2004. SAS/STAT 9.1 User's Guide, Cary, NC, USA.

Saunders, D.A., Hobbs R.J. & Margules C.R. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. Conservation Biology 5: 18-32.

Schaefer, J.A. 2003. Long-term range recession and the persistence of caribou in the taïga. Conservation Biology 17: 1435-1439.

Schmiegelow, F.K.A. & Monkkonen M. 2002. Habitat loss and fragmentation in dynamic landscapes: avian perspectives from the boreal forest. Ecological Applications 12: 375-389.

Schneider, M.F. 2001. Habitat loss, fragmentation and predator impact: spatial implications for prey conservation. Journal of Applied Ecology 38: 720-735.

Schoen, J.W. 1990. Bear habitat management: a review and future perspectives. International Conference on Bear Research and Management 8: 143-154.

Schoener, T.W. 1971. Theory of feeding strategies. Annual Review of Ecology and Systematics 2: 369-404.

Schwartz, C.C. & Franzmann A.W. 1991. Interrelationship of black bears to moose and forest succession in the northern coniferous forest. Wildlife Monographs 113: 1-58.

Seip, D.R. 1992. Factors limiting woodland caribou populations and their interrelationships with wolves and moose in southeastern British Columbia. Canadian Journal of Zoology 70: 1494-1503.

Servheen, C., Herrero S. & Peyton B. (eds.) 1999. Bears: Status survey and conservation action plan. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.

Sih, A., Jonsson B.G. & Luikart G. 2000. Habitat loss: ecological, evolutionary and genetic consequences. Trends in Ecology & Evolution 15: 132-134.

Sirois, L. & Grantner M.M. 1992. A phyto-ecological investigation of the Mount Albert serpentine plateau. *Dans* Roberts B. A. & Proctor J. (eds.), The Ecology of Areas with Serpentinized Rocks: a World View, pp. 115-133. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.

Smith, R.P. 1985. The Book of the Black Bear. Winchester Press. New Century Publishers, New Jersey, USA.

Smith, T.R. & Pelton M.R. 1990. Home ranges and movements of black bears in a bottomland hardwood forest in Arkansas. International Conference on Bear Research and Management 8: 213-218.

Spies, T.A., Riple W.J. & Bradshaw G.A. 1994. Dynamics and pattern of a managed coniferous forest landscape in Oregon. Ecological Applications 4: 555-568.

Stephens, D.W. & Krebs J.R. 1986. Foraging theory. Princetown university press, Princeton, N.J.

Stewart, R.R., Kowal E.H., Beaulieu R. & Rock T.W. 1985. The impact of black bear removal on moose calf survival in east-central Sakatchewan. Alces 21: 403-418.

Strickland, M.D. & McDonald L.L. 2006. Introduction to the Special Section on resource selection. Journal of Wildlife Management 70: 321-323.

Sweitzer, R.A., Jenkins S.H. & Berger J. 1997. Near-extinction of porcupines by mountain lions and consequences of ecosystem change in the Great Basin Desert. Conservation Biology 11: 1407-1417.

Thibault, I. & Ouellet J.-P. 2005. Hunting behaviour of eastern coyotes in relation to vegetation cover, snow conditions, and hare distribution. Ecoscience 12: 466-475.

Tilman, D., May R.M., Lehman C.L. & Nowak M.A. 1994. Habitat destruction and the extinction debt. Nature 371: 65-66.

Tremblay, J.P., Crete M. & Huot J. 1998. Summer foraging behaviour of eastern coyotes in rural versus forest landscape: A possible mechanism of source-sink dynamics. Ecoscience 5: 172-182.

Tremblay, Y., Roberts A.J. & Costa D.P. 2007. Fractal landscape method: an alternative approach to measuring area-restricted searching behavior. Journal of Experimental Biology 210: 935-945.

Turchin, P. 1991. Translating foraging movements in heterogeneous environments into the spatial-distribution of foragers. Ecology 72: 1253-1266.

Turcotte, C. & Auger F. 2004. Opérations de contrôle des prédateurs (2001 à 2003) pour la sauvegarde du caribou de la Gaspésie *(Rangifer tarandus caribou)*. Ministère des Ressources Naturelles, de la Faune et des Parcs du Québec, Groupe Interfaune, St-Anne-des-Monts, Québec, Canada.

Turcotte, C., Champagne S., Chouinard D., Lamoureux J. & Landry G. 2007. Plan d'aménagement de l'aire du caribou de la Gaspésie (*Rangifer tarandus caribou*), 2ème édition. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec, Directions de l'aménagement de la faune de la Gaspésie – Îles-de-la-Madeleine et du Bas-Saint-Laurent et Unités de gestion de la Gaspésie et du Bas-Saint-Laurent, Québec, Québec, Canada.

Turner, M.G. 1989. Landscape ecology: the effect of pattern on process. Annual Review of Ecology and Systematics 20: 171-197.

Turner, M.G., Arthaud G.J., Engstrom R.T., Hejl S.J., Liu J., Loeb S. & McKelvey K. 1995. Usefulness of spatially explicit population models in land management. Ecological Applications 5: 12-16.

Unsworth, J.W., Beecham J.J. & Irby L.R. 1989. Female black bear habitat use in west-central Idaho. Journal of Wildlife Management 53: 668-673.

Watkins, R.Z., Chen J.Q., Pickens J. & Brosofske K.D. 2003. Effects of forest roads on understory plants in a managed hardwood landscape. Conservation Biology 17: 411-419.

Welch, C.A., Keay J., Kendall K.C. & Robbins C.T. 1997. Constraints on frugivory by bears. Ecology 78: 1105-1119.

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

Whitfield, D.P., Fielding A.H., Gregory M.J.P., Gordon A.G., McLeod D.R.A. & Haworth P.F. 2007. Complex effects of habitat loss on Golden Eagles Aquila chrysaetos. Ibis 149: 26-36.

Whittaker, D.G. & Lindzey F.G. 1999. Effect of coyote predation on early fawn survival in sympatric deer species. Wildlife Society Bulletin 27: 256-262.

Whittington, J., St Clair C.C. & Mercer G. 2004. Path tortuosity and the permeability of roads and trails to wolf movement. Ecology and Society 9.

Willi, Y., Van Buskirk J. & Hoffmann A.A. 2006. Limits to the adaptive potential of small populations. Annual Review of Ecology Evolution and Systematics 37: 433-458.

With, K.A. 1994. Using fractal analysis to assess how species perceive landscape structure. Landscape Ecology 9: 25-36.

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

Wittmer, H.U., Sinclair A.R.E. & McLellan B.N. 2005. The role of predation in the decline and extirpation of woodland caribou. Oecologia 144: 257-267.

Young, B.F. & Beechman J. 1986. Black bear habitat use at Priest Lake, Idaho. International Conference on Bear Research and Management 6: 73-80.

Young, B.F. & Ruff R.L. 1982. Population dynamics and movements of black bears in east central Alberta. Journal of Wildlife Management 46: 845-860.