



# **Les réponses fonctionnelles dans la sélection de l'habitat influencent la survie du caribou forestier (*Rangifer tarandus*) en forêt boréale**

**Mémoire**

**Chrystel Losier**

**Maîtrise en Biologie**  
Maître ès sciences (M.Sc.)

Québec, Canada

© Chrystel Losier, 2013



## RÉSUMÉ

Ce projet visait à déterminer comment les réponses fonctionnelles dans la sélection de l'habitat influencent la survie des caribous forestiers adultes (*Rangifer tarandus*). Une réponse fonctionnelle apparaît lorsque la sélection pour un milieu varie en fonction de sa disponibilité ou celle d'un autre milieu. La sélection de l'habitat a été modélisée pour 83 caribous, dont 20 qui sont morts durant le suivi. Une forte probabilité de présence à proximité des coupes était associée à un fort risque de mortalité, particulièrement si cette probabilité augmentait fortement avec l'abondance des coupes. Aussi, tous les caribous, qu'ils soient morts ou qu'ils aient survécus, évitaient les peuplements mixtes, et cet évitement était particulièrement fort pour les individus dont le domaine vital incluait une forte proportion de coupes. Ainsi, les réponses fonctionnelles ne mettent pas nécessairement en évidence des comportements adaptatifs et peuvent refléter des décisions compromettant la survie



## **ABSTRACT**

The goal of this study was to determine the link between functional responses in habitat selection and adult survival in forest-dwelling woodland caribou (*Rangifer tarandus*). A functional response occurs when the selection for a cover type varies as a function of its availability or the availability of another cover type. Habitat selection was modeled for 83 caribou, of which 20 died during the monitoring period. A strong probability of occurrence in proximity to cutovers was associated with a high mortality risk, especially if the probability increased with the abundance of cuts. In addition, caribou avoided mixed stands, and this avoidance was especially strong for individuals with a high proportion of cuts in their home range. This behaviour was similar for caribou that died and those that survived the monitoring period. Thus, functional responses are not necessarily adaptive behaviours and may reflect decisions compromising survival.



## TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ .....	iii
ABSTRACT .....	v
TABLE DES MATIÈRES .....	vii
LISTE DES FIGURES .....	xi
REMERCIEMENTS .....	xiii
AVANT-PROPOS .....	xv
INTRODUCTION .....	1
La sélection de l'habitat .....	1
Réponses fonctionnelles .....	2
Sélection de l'habitat, aptitude phénotypique et réponses fonctionnelles : intérêts pour la conservation .....	3
Le caribou forestier comme sujet d'étude .....	5
Objectif de l'étude .....	8
Approche empirique .....	8
CHAPITRE PRINCIPAL .....	11
Fitness costs of functional responses in habitat selection for a threatened ungulate .....	11
Résumé .....	12
Abstract .....	13
Introduction .....	14
Methodology .....	17
Results .....	23
Discussion .....	28
Acknowledgements .....	31
References .....	32
CONCLUSION GÉNÉRALE .....	39
Originalité du projet .....	44
Perspectives .....	45
BIBLIOGRAPHIE GÉNÉRALE .....	47
ANNEXE .....	55





## **LISTE DES TABLEAUX**

Table 1. Candidate mixed-effects Resource Selection Functions describing the probability of occurrence of female forest-dwelling caribou in Quebec's boreal forest, Canada, during autumn and winter 2004-2012 ..... 22

Table 2. Parameter estimates of top-ranking mixed-effects Resource Selection Function characterising the effects of functional responses in habitat selection during autumn and winter on the probability of winter survival of adult female forest-dwelling woodland caribou in Quebec's boreal forest, Canada, between 2004 and 2012 ..... 23



## LISTE DES FIGURES

Figure 1. Distribution of studied forest-dwelling woodland caribou population (darker area) in Quebec's boreal forest, Canada. ....	17
Figure 2. A) Functional response in the selection for mixed/deciduous stands by forest-dwelling woodland caribou as a function of the proportion of regenerating cuts in seasonal 100 % minimal convex polygons. B) Functional response in the distance to regenerating cuts by forest-dwelling caribou that died of natural causes and survived as a function of the proportion of regenerating cuts in seasonal 100 % minimal convex polygons. ....	25



## REMERCIEMENTS

J'aimerais tout d'abord remercier mon directeur de recherche, Daniel Fortin, pour m'avoir donné l'opportunité d'entreprendre ce projet. Ta grande disponibilité et patience ont été très appréciées. Tu as toujours été là pour m'aider, m'orienter dans la bonne direction et répondre à mes questions. J'aimerais aussi te remercier pour la confiance que tu témoignes en mes capacités de recherche en m'offrant un projet de doctorat. J'ai hâte d'entreprendre ce nouveau défi.

J'aimerais remercier Serge Couturier, mon codirecteur. Tu as toujours été là pour partager tes connaissances sur l'écologie du caribou, sur les manipulations et procédures de terrain et sur la gestion des données télémétriques; j'ai beaucoup appris avec toi. Ces connaissances m'ont permis de développer des compétences techniques qui me seront très utiles dans le futur.

Merci aux nombreux collaborateurs, sans qui l'obtention d'une base de données aussi importante n'aurait pas été possible: Martin-Hugues St-Laurent, Pierre Drapeau, Louis Imbeau, Tyler Rudolph, Sonia Légaré, Guy Hétu, Vincent Brodeur et Claude Dussault. Merci à tous ceux qui ont participé de loin, ou de près, à la récolte des données et à la manipulation des données télémétriques ou géomatiques : Serge Couturier, Martin Leclerc, Arnaud Tarroux, Rémi Lesmerises, Serge Gravel, Charles Jutras, Stéphane Rivard, Bruno Baillargeon, Dominic Grenier, Paul Dubois, Laurier Breton, Denis Guay, Daniel Dorais, Jean-Yves Lacasse, Bruno Rochette et Ludovic Puente.

Je dois un gros merci à Pierre Racine pour toute son aide avec PostGIS. Tu as répondu rapidement et avec beaucoup de patience à mes nombreuses questions. Tu as toujours essayé de m'expliquer le fonctionnement du programme plutôt que simplement me donner la réponse et cela m'a beaucoup apporté. Merci à Philippe Goulet pour toute ton aide dans l'obtention des données de coupes forestières.

Mon expérience à la maîtrise n'aurait pas été la même sans mes collègues de laboratoire. J'aimerais donc remercier tous les membres du laboratoire qui ont été là pendant mes deux années de maîtrise : Marie-Claude Labbé, Hélène Le Borgne, Orphé Bichet, Mathieu Basille, Jerod Merkle, Marie Sigaud, Angélique Dupuch, Léa Harvey, Sabrina Courant, Olivia Tardy, Carolyn Nersessian, Qing Zao, Julie Martineau et Caroline Gagné. Vous m'avez rapidement accueillie parmi vous. Merci pour toutes nos discussions et beaux moments passés ensemble tant à l'université qu'au cours d'une de nos nombreuses soirées. Vous avez toujours été prêts à partager vos connaissances sans hésitation. Un merci particulier à Mathieu et Marie-Claude pour m'avoir guidée lors de mes débuts, avoir mis en place la base de données et m'avoir initiée à PostGIS. Un énorme merci à Jerod pour son aide précieuse avec R et ses commentaires sur mon article. Un énorme merci à Marie, Hélène, Angélique, et Olivia pour vos commentaires sur mon mémoire. Merci Émilie Champagne pour ton aide avec le formatage

Un merci à Steeve Côté et Gilles Gauthier pour leurs idées sur mon projet de recherche. Merci aussi à Gilles Gauthier et à Julie Turgeon pour leurs commentaires sur mon mémoire.

Je ne pourrais jamais remercier suffisamment mon fiancé, Alexandre Rasiulis. Son soutien constant et ses encouragements m'ont aidée à passer à travers les moments les plus difficiles. Merci pour ta patience lors de mes longues heures de travail et les merveilleux repas qui m'ont donné toute l'énergie nécessaire pour terminer ce projet. Tu étais toujours là pour écouter mes idées ou me donner tes commentaires sur divers aspects de mon projet. Je suis très heureuse et chanceuse d'avoir quelqu'un comme toi à mes côtés.

Finalement, le plus gros des remerciements à mes parents, ma sœur et mes amis qui ont toujours cru en moi et m'ont encouragée dans tous les projets que j'ai décidé d'entreprendre. Merci maman de m'avoir appris que l'on peut relever tout défi en s'y attaquant un jour à la fois. Merci papa de m'avoir transmis ton amour de la nature et ta discipline. Merci Mikayla, tu as toujours été là pour me montrer le bon côté des choses et qu'il ne faut pas toujours suivre le sentier battu pour être heureux.

## AVANT-PROPOS

Ce mémoire de maîtrise vise à comprendre comment les réponses fonctionnelles dans la sélection de l'habitat chez le caribou forestier influencent la survie des femelles adultes. Ce mémoire contient trois parties : une introduction générale, un chapitre présenté sous la forme d'un article scientifique rédigé en anglais et une conclusion générale. En tant que première responsable du projet et étant donné ma contribution au projet (compilation et analyses des données, écriture du mémoire et de l'article), je serai premier auteur de l'article. Les chercheurs qui sont coauteurs de l'article sont:

- Daniel Fortin, directeur de maîtrise et professeur au département de biologie de l'Université Laval. Il a contribué à l'élaboration du projet, au développement de la méthode statistique et à la rédaction de l'article.
- Serge Couturier, codirecteur de maîtrise et professeur associé au département de biologie de l'Université Laval. Il a contribué à l'élaboration du projet et à la rédaction et révision de l'article.

Le chapitre principal servira de base à un article qui sera éventuellement publié dans un journal scientifique international en anglais. D'autres chercheurs seront alors ajoutés comme auteur de l'article pour souligner leur contribution à la collecte des données et leur implication prochaine dans la rédaction de l'article. Ces chercheurs incluent notamment: Claude Dussault, Martin-Hugues St-Laurent et Pierre Drapeau.





# INTRODUCTION

## La sélection de l'habitat

Comprendre comment les espèces animales sélectionnent leur habitat et quelles sont les conséquences de cette sélection est nécessaire à l'élaboration de plans de conservation et de gestion efficaces (Falcucci et al. 2009). Un habitat peut être défini comme l'ensemble des ressources (nourriture, abri, partenaires sexuels) et des conditions environnementales (abiotiques et biotiques) qui déterminent la présence, la survie et la reproduction d'une espèce (Hall et al. 1997, Halofsky et Ripple 2008, Gaillard et al. 2010). Les conditions biotiques incluent entre autres la prédation (Thaker et al. 2011) et la compétition (Ritchie et al. 2009), alors que les conditions abiotiques peuvent notamment comprendre les variables climatiques telles que la température (Indermaur et al. 2010) et les conditions nivales (Visser et al. 2006). La répartition des ressources et des conditions environnementales est rarement uniforme dans un paysage (Godvik et al. 2009, Gaillard et al. 2010). Cette hétérogénéité spatiale oblige les individus à sélectionner ou éviter certaines composantes qui sont disponibles dans le paysage afin de répondre à leurs besoins (Johnson 1980, Garshelis 2000, Danchin et al. 2005). La sélection de l'habitat peut être définie comme une utilisation disproportionnée d'une composante du paysage par rapport à sa disponibilité (Johnson 1980).

La sélection naturelle devrait favoriser un comportement de sélection de l'habitat qui maximise l'aptitude phénotypique (Morris 2003a, Gaillard et al. 2010, Wilson et Nussey 2010), c'est-à-dire la capacité d'un individu à transmettre ses gènes aux générations futures (Danchin et al. 2005). De nombreux facteurs peuvent influencer simultanément le processus de sélection de l'habitat, tels que la qualité des ressources, le risque de prédation et la compétition intra et interspécifique (Morris 2003a). En milieu naturel, les secteurs riches en nourriture sont souvent caractérisés par un risque de prédation élevé (p. ex., les milieux ouverts) (Godvik et al. 2009). La sélection de l'habitat représente alors très souvent le meilleur compromis entre acquisition de nourriture et évitement de la prédation (Sih

1980, Brown 1999, Verdolin 2006) et, ultimement, devrait tendre vers la maximisation de l'aptitude phénotypique (Johnson 1980, Rettie et Messier 2000, Mayor et al. 2009).

L'importance relative des facteurs limitants peut changer selon l'échelle spatiale à laquelle s'effectue la sélection de l'habitat. Johnson (1980) a défini 4 niveaux hiérarchiques de sélection de l'habitat, soit la sélection d'une aire de répartition géographique (1<sup>er</sup> ordre), d'un domaine vital au sein de cette distribution (2<sup>ième</sup> ordre), d'une parcelle à l'intérieur du domaine vital (3<sup>ième</sup> ordre) et de sites d'alimentation dans les parcelles (4<sup>ième</sup> ordre). Rettie et Messier (2000) ont proposé que le principal facteur limitant le plus l'aptitude phénotypique devrait influencer la sélection de l'habitat à l'échelle spatiale la plus étendue, puis les autres facteurs devraient avoir un effet ressenti à de plus fines échelles. Cette hypothèse est étayée entre autres par les résultats de Dussault et collaborateurs (2005). Ils ont montré que l'orignal (*Alces americanus*) cherche à éviter le loup gris (*Canis lupus*) à l'échelle du paysage (2<sup>ième</sup> ordre) en évitant les milieux où la neige est peu profonde, alors qu'à l'échelle du domaine vital (3<sup>ième</sup> ordre), il sélectionne des milieux avec une plus grande disponibilité de nourriture. L'équilibre des compromis entre les facteurs limitants peut toutefois être modifié par des changements dans la composition du paysage.

### **Réponses fonctionnelles**

La sélection d'un type de milieu peut varier en fonction de sa disponibilité ou la disponibilité d'autres types de milieux dans le paysage. Ce changement de comportement en fonction de la composition du paysage est connu sous le nom de réponse fonctionnelle (Myrnerud et Ims 1998). Les réponses fonctionnelles peuvent être liées directement aux compromis effectués par certaines espèces qui doivent répartir leur temps entre des milieux offrant différentes ressources (Myrnerud et Ims 1998, Mabile et al. 2012). Lorsque la disponibilité des ressources change, on peut s'attendre à ce que les animaux modifient leurs comportements pour continuer de combler leurs besoins nutritionnels, physiologiques ou sociaux (Roever et al. 2012). Par exemple, si les animaux ont besoin d'une certaine quantité de nourriture, l'influence de cette ressource sur la répartition de ces animaux sera forte lorsque celle-ci est rare, mais leur sélection sera plus faible lorsqu'elle est abondante

(Gillies et al. 2006). Ceci a notamment été démontré chez l'écureuil gris (*Sciurus carolinensis*) (Mysterud et Ims 1998). Sa sélection pour les milieux ouverts riches en nourriture est forte lorsque ces milieux sont peu abondants et diminue lorsque leur abondance augmente.

Les réponses fonctionnelles peuvent varier entre les saisons, car les besoins et la disponibilité des ressources peuvent changer tout au long de l'année (Godvik et al. 2009, Mabile et al. 2012, Moreau et al. 2012). En Norvège, le cerf élaphe (*Cervus elaphus*) partage son temps entre les prés où il s'alimente et les forêts où il peut se reposer et ruminer en plus grande sécurité (Godvik et al. 2009). Le cerf sélectionne plus fortement les prés lorsque leur disponibilité est faible, et cette réponse fonctionnelle est la plus prononcée au printemps et à l'automne lorsque la sélection de l'habitat est surtout guidée par les besoins alimentaires. À l'hiver et à l'été, la sélection de l'habitat est surtout gouvernée par le besoin d'un couvert et donc la sélection pour les prés est faible.

Les réponses fonctionnelles permettent de mieux comprendre les variations de sélection de l'habitat entre les individus d'une même population et entre les populations (Osko et al. 2004, Hebblewhite et Merrill 2008, Godvik et al. 2009). Par exemple, Hebblewhite et Merrill (2008) ont été en mesure d'expliquer les différences dans la sélection de l'habitat du loup entre différentes aires d'études en tenant compte du niveau de perturbations anthropiques de ces paysages. Lorsque la sélection de l'habitat est évaluée au niveau individuel, une grande variabilité comportementale est souvent observée (Nielsen et al. 2002, Osko et al. 2004). Bien que l'âge, le sexe et le statut reproducteur peuvent souvent expliquer une partie de ces variations, celles-ci peuvent aussi découler des réponses fonctionnelles créées par les différences dans la composition du domaine vital de chaque individu (Godvik et al. 2009).

### **Sélection de l'habitat, aptitude phénotypique et réponses fonctionnelles : intérêts pour la conservation**

Jusqu'à présent, l'identification des habitats de qualité nécessaires à la persistance des espèces s'est principalement faite par l'étude de la sélection de l'habitat en identifiant

les milieux utilisés *versus* les milieux disponibles dans le paysage (Garshelis 2000, Heinrichs et al. 2010). La prémisse de cette approche est que la sélection des individus pour un milieu particulier indique qu'il est de bonne qualité pour la population. Toutefois, ceci peut entraîner la prise de mauvaises décisions de la part du gestionnaire lorsque cette supposition est erronée (Falcucci et al. 2009, Heinrichs et al. 2010). Dans un milieu perturbé par les activités humaines, il est possible que les individus ne puissent pas s'éloigner suffisamment de ces perturbations pour en diminuer leurs impacts négatifs (Hebblewhite et Merrill 2008, Leblond et al. 2011) ou que les populations n'aient pas encore eu le temps de s'y adapter (Schlaepfer et al. 2002). Lorsque l'adaptation ne s'est pas encore faite, les individus sélectionnent toujours les mêmes caractéristiques ou signaux qu'auparavant, mais le milieu sélectionné n'est alors plus d'une aussi grande qualité pour eux (Schlaepfer et al. 2002, Robertson et Hutto 2006). Il peut même s'agir d'un milieu où le succès reproducteur et la probabilité de survie y sont diminués. Ce processus, nommé piège écologique, a notamment été décrit chez le passerin indigo (*Passerina cyanea*) (Weldon et Haddad 2005). Les passerins préfèrent les parcelles offrant de longues bordures dans des parcelles créées par l'homme. Contrairement aux bordures créées de façons naturelles, les bordures anthropiques seraient associées à un risque de prédation plus élevé, ce qui crée le piège écologique. Malgré le consensus que les conséquences de la sélection de l'habitat sur l'aptitude phénotypique doivent être évaluées afin de créer des plans de gestion efficaces pour maintenir les populations animales (Gaillard et al. 2010, Heinrichs et al. 2010, Anderson et al. 2012), peu d'études ont abordé le sujet (McLoughlin et al. 2006, McLoughlin et al. 2007, McCreadie et al. 2012). De plus, à ma connaissance, les études qui ont évalué comment les réponses fonctionnelles influencent l'aptitude phénotypique sont encore plus rares (voir Dussault et al. 2012, Leblond et al. 2013, Leclerc 2013).

L'étude des réponses fonctionnelles pourrait être un élément clé dans notre compréhension de l'effet des perturbations anthropiques sur la sélection de l'habitat et la capacité d'adaptation des espèces. L'importance de la contribution qu'apporte l'étude des réponses fonctionnelles à la compréhension de la répartition des espèces n'est toutefois reconnue que depuis peu (Hebblewhite et Merrill 2008, Matthiopoulos et al. 2011). Bien que les réponses fonctionnelles illustrent la grande plasticité comportementale des animaux

et leur capacité à s'ajuster au paysage environnant, il reste à savoir si ces ajustements augmentent la survie ou la reproduction des animaux, notamment de ceux vivant en paysages perturbés. Lorsque les réponses fonctionnelles ne sont pas incorporées dans les études de sélection de l'habitat, cette réaction aux changements n'est pas décrite et la valeur d'un milieu peut être mal évaluée. Par exemple, un milieu peu sélectionné dans un paysage non perturbé peut devenir très important et servir de refuge dans un milieu fortement perturbé. En étudiant les réponses fonctionnelles chez le caribou forestier (*Rangifer tarandus*), Moreau et collaborateurs (2012) ont démontré que la sélection pour les forêts de conifères matures fermées augmente avec le niveau de perturbations anthropiques dans le domaine vital. Cette sélection pourrait être une tactique visant à réduire le risque de prédation plus élevé dans des milieux perturbés, en cherchant refuge dans ces forêts.

### **Le caribou forestier comme sujet d'étude**

Considéré comme menacé au Canada (COSEPAC 2002) et vulnérable au Québec (MRNF 2010), le caribou forestier est une espèce prioritaire pour la conservation. Malgré le fait que la chasse sportive du caribou forestier soit interdite depuis 2001 (Équipe de rétablissement du caribou forestier du Québec 2013), les populations de caribous continuent de diminuer. Ce déclin est souvent associé à l'aménagement forestier qui entraîne une compétition apparente entre le caribou et l'orignal (James et al. 2004, Peters et al. 2013). Les coupes forestières entraînent une modification de la composition et de la configuration du paysage qui influence l'abondance et les interactions entre les espèces de grands mammifères (Potvin et al. 2005, Courtois et Ouellet 2007). Bien que les forêts récemment coupées (0-5 ans) ne sont pas favorables à l'orignal (Courtois et al. 1998, Courtois et al. 2002), les parterres de coupes en régénération (6-20 ans) sont des milieux riches en nourriture pour ceux-ci (Franzmann et Schwartz 1985, Crête 1988, Courtois et al. 1998). Les forêts mixtes sont aussi sélectionnées par l'orignal pour leur abondance en nourriture et parce qu'en hiver le couvert vertical limite la profondeur de neige, réduisant ainsi leurs coûts de déplacements (Courtois et al. 2002, Bjørneraas et al. 2011, Mabilille et al. 2012). La conversion des vieilles forêts de conifères matures en jeunes forêts mixtes en régénération (Boucher et al. 2009) permet ainsi le maintien d'une plus grande population

d'original, ce qui mène également à une augmentation de l'abondance des loups (Potvin et al. 2005, Courtois et Ouellet 2007). L'augmentation du nombre de loups ainsi générée par les coupes forestières accroît l'impact de la prédation sur les populations de caribous forestiers (Bergerud 1988) menant ainsi à la compétition apparente (Seip 1992).

La prédation par les loups est considérée comme étant l'un des facteurs qui limitent le plus la croissance des populations de caribous (Rettie et Messier 1998, Courtois et al. 2007) et serait la cause principale de mortalité chez les adultes (Bergerud et Elliot 1986, Stuart-Smith et al. 1997). En effet, lorsque les densités de loups dépassent 0.65 loup/100km<sup>2</sup>, les populations de caribous ont tendance à diminuer (Bergerud et Elliot 1986). D'après les quelques études pour lesquelles les causes de mortalité ont pu être déterminées, environ 50 % des mortalités étaient attribuables à la prédation par le loup, alors que l'autre 50 % était divisé entre la prédation par l'ours, la chasse de subsistance, les accidents, la malnutrition et des causes inconnues (Seip 1992, Whittington et al. 2011, Rudolph et al. 2012).

Le lichen arboricole et terricole est une source de nourriture importante pour le caribou forestier, surtout en hiver (Rominger et al. 1996, Rominger et al. 2000, Johnson et al. 2001). Ainsi, les milieux riches en lichen telles les forêts ouvertes de conifères avec lichen et les landes à lichen sont des milieux sélectionnés par le caribou (Courbin et al. 2009, Hins et al. 2009, Jolly et al. 2010). Toutefois, la biomasse de lichens de la forêt boréale excèderait de 3 à 4 fois les besoins du caribou (Courtois et al. 2007). Une diminution dans l'abondance du lichen via la perte d'habitat ne serait donc pas le facteur qui influence principalement la survie du caribou (Crête et al. 1990, Courtois et al. 2007).

Pour maximiser leur aptitude phénotypique, les caribous devraient sélectionner leur habitat de manière à minimiser avant tout le risque de prédation. Les nombreuses études de sélection de l'habitat du caribou forestier indiquent que le comportement du caribou est modulé en grande partie par le risque de prédation (Courbin et al. 2013, Latombe et al. 2013). Rettie et Messier (2000) ont démontré qu'à l'échelle du domaine vital, la sélection de l'habitat par le caribou forestier visait en premier lieu la minimisation du risque de

prédation par les loups. Ces résultats sont étayés par une étude récente qui démontre que plus l'intensité d'utilisation du paysage par le loup est grande, plus les caribous évitent les milieux à lichen (Labbé 2012). La plupart des caribous évitent les forêts de feuillus ou mixtes et les forêts en régénération, soit les milieux les plus risqués compte tenu de leur abondance en nourriture pour l'orignal (Potvin et al. 2005, Courtois et al. 2007, Bowman et al. 2010). En effet, la probabilité de survie est moins grande pour les individus dont le domaine vital est composé en grande partie par des peuplements en début (1 à 40 ans) et en milieu (40 à 100 ans) de succession (Wittmer et al. 2007). Peters et collaborateurs (2013) ont trouvé que les sites de mortalités du caribou sont dans des secteurs plus fortement utilisés par l'orignal. Ces observations appuient l'hypothèse de la ségrégation spatiale, qui suggère que pour réduire le risque de mortalité, les caribous devraient éviter les milieux favorables à l'orignal (James et al. 2004, Peters et al. 2013). Dans un paysage fortement perturbé, les caribous sélectionnent plus fortement les forêts de conifères matures fermées, un milieu servant potentiellement de refuge contre la prédation (Moreau et al. 2012).

Les résultats d'études précédentes nous indiquent entre autres quels sont les milieux où les probabilités de cooccurrence caribous-loups sont les plus élevées (Courbin et al. 2009, Fortin et al. 2013), quels sont les milieux qui servent potentiellement de refuge (Moreau et al. 2012), et quelles sont les caractéristiques des domaines vitaux qui peuvent mener à un risque de mortalité plus élevé (Wittmer et al. 2007). De plus, Dussault et collaborateurs (2012) et Leclerc (2013) ont évalué comment la sélection de l'habitat peut influencer la survie des faons du caribou forestier et tout récemment, une étude à chercher à comprendre le lien entre la sélection de l'habitat et la survie des adultes (Leblond et al. 2013). Leblond et collaborateurs (2013) ont notamment tenté de comprendre comment la densité de routes principales et secondaires dans le domaine vital influence la probabilité de survie des caribous, en fonction de la densité totale de routes. Toutefois, aucune de ces trois études n'a évalué si un changement dans la sélection de l'habitat en fonction de la proportion de coupes dans le domaine vital influençait la survie des adultes. Comme le niveau de perturbations anthropiques dans les domaines vitaux peut être très variable, comprendre comment les individus s'ajustent aux changements provoqués par l'industrie

forestière, via les réponses fonctionnelles, est primordial si l'on veut proposer des mesures de conservation efficaces pour le caribou en forêt boréale.

### **Objectif de l'étude**

Cette étude cherche à évaluer le lien entre les réponses fonctionnelles dans la sélection de l'habitat et la survie des femelles adultes chez le caribou forestier, sur une aire couvrant plus de 300 000 km<sup>2</sup> et présentant de fortes variations dans la densité de perturbations anthropiques. La survie des femelles adultes sert de mesure indicatrice de l'aptitude phénotypique. Je vais vérifier l'impact de deux réponses fonctionnelles sur la survie du caribou :

- 1- Changement dans la sélection des secteurs situés à proximité des coupes en régénération (6-20 ans) en fonction de leur disponibilité.
- 2- Changement dans la sélection pour les peuplements mixtes ou feuillus en fonction de la disponibilité des coupes en régénération.

Selon l'hypothèse de la ségrégation spatiale, un évitement des milieux favorables à l'original (i.e. coupes en régénération et peuplements mixtes/feuillus) devrait augmenter la probabilité de survie chez le caribou forestier (James et al. 2004, Peters et al. 2013). On peut donc s'attendre à ce qu'un plus fort évitement des milieux favorables à l'original soit lié à une probabilité de mourir plus faible, particulièrement lorsque la disponibilité des coupes en régénération augmente.

### **Approche empirique**

Un total de 140 femelles adultes caribous ont été suivis avec colliers émetteurs entre mars 2004 et mars 2012 dans la forêt boréale du Québec. Parmi ces individus, 41 sont morts de causes naturelles dont huit pendant la période de mise bas (mai-juin), cinq pendant l'été (juillet-septembre), huit à l'automne (octobre-décembre) et vingt en hiver (janvier-avril). Comme la majorité des mortalités ont eu lieu en hiver, nous avons cherché à modéliser le comportement de sélection de l'habitat qui a mené à ces mortalités. Pour les



individus morts, nous avons sélectionné les données de l'hiver durant lequel ils sont morts et l'automne précédent, tandis que pour les individus vivants nous avons sélectionné l'ensemble des données du dernier hiver et de l'automne précédent. Ainsi, un total de 83 caribous, dont 20 morts en hiver, a été inclus dans les analyses.

La sélection de l'habitat du caribou a été modélisée à l'aide de fonctions de sélection des ressources (RSF). En comparant les caractéristiques des milieux utilisés versus les milieux disponibles, les RSF nous permettent d'obtenir la probabilité relative de présence des individus dans le paysage (Manly et al. 2002). Les localisations GPS ont servi à définir les milieux utilisés. Les milieux disponibles ont été obtenus par des points tirés aléatoirement dans un polygone minimal convexe 100 % (MCP). Bien que les MCP soient souvent utilisés pour circonscrire les domaines vitaux, la surface qu'ils délimitent excède généralement la taille du domaine vital (Burgman and Fox 2003). Ici, les MCP n'ont pas servi à déterminer des domaines vitaux, mais plutôt à définir la zone dans laquelle un caribou aurait pu se trouver dans une période de temps définie. La disponibilité des coupes en régénération a été définie comme étant la proportion de ces milieux dans le MCP 100 % saisonnier. L'influence des réponses fonctionnelles sur la survie a été déterminée à l'aide d'une interaction triple entre la sélection d'un milieu, la proportion de coupes en régénération et le statut des individus (1 = mort et 0 = vivant).



## **CHAPITRE PRINCIPAL**

### **Fitness costs of functional responses in habitat selection for a threatened ungulate**

CHRYSTEL LOSIER<sup>1</sup>, DANIEL FORTIN<sup>1</sup> and SERGE COUTURIER<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Chaire de Recherche Industrielle CRSNG -Université Laval en Sylviculture et Faune;

Département de biologie; Université Laval; Québec, QC, G1V 0A6, Canada. CL:

chrystel.losier@gmail.com; DF: daniel.fortin@bio.ulaval.ca

## Résumé

Les animaux ajustent fréquemment leur sélection de l'habitat selon la disponibilité des ressources dans le paysage. Basé sur la supposition que ces réponses fonctionnelles dans la sélection de l'habitat augmentent l'aptitude phénotypique, celles-ci sont souvent utilisées pour orienter les mesures de conservation et de gestion de la faune. Toutefois, les études qui ont établi la valeur adaptative des réponses fonctionnelles sont très rares. Nous avons évalué le lien entre les réponses fonctionnelles dans la sélection de l'habitat du caribou forestier (*Rangifer tarandus*) et leur survie, une mesure indicatrice de l'aptitude phénotypique chez les espèces contrôlées par la prédation, comme chez cet ongulé menacé. Nous avons évalué comment l'évitement des secteurs à proximité des coupes en régénération (6-20 ans) et des peuplements mixtes/feuillus varie en fonction de la disponibilité des coupes dans un polygone convexe minimal à 100 %, et si ces réponses fonctionnelles sont liées à la survie. Ces coupes et peuplements sont risqués car ces milieux sont clés dans le processus de compétition apparente prenant place entre le caribou et l'orignal (*Alces americanus*) via la prédation du loup (*Canis lupus*). Comparativement aux femelles qui ont survécu, celles qui sont mortes avaient une probabilité de présence plus forte à proximité des coupes, et cette probabilité était encore plus grande pour les individus avec une forte proportion de coupes dans leur polygone convexe minimal à 100 %. De plus, tous les caribous, qu'ils soient morts ou qu'ils aient survécu, ont évité les peuplements mixtes/feuillus, particulièrement lorsque les coupes en régénérations occupaient une grande partie de leur polygone convexe minimal à 100 %. Les réponses fonctionnelles peuvent donc être des comportements mal-adaptés ou n'avoir aucun effet détectable sur l'aptitude phénotypique. Sans établir les conséquences de la sélection de l'habitat sur l'aptitude phénotypique, des milieux de faible qualité pourraient être jugés, à tort, importants pour la conservation d'une espèce.

## **Abstract**

Animals commonly adjust their selection to the availability of habitat features. Such functional responses in habitat selection are generally assumed to be fitness-rewarding tactics, and are directly used to guide conservation and management actions. The adaptive value of functional responses, however, has rarely been evaluated. We measured the link between functional responses in habitat selection of forest-dwelling caribou (*Rangifer tarandus*) and their survival, a strong fitness correlate for top-down controlled species, such as this threatened ungulate. We evaluated how the avoidance of caribou to areas near regenerating cuts and to mixed/deciduous stands varied with the proportion of regenerating cuts (6-20 years) within their 100 % minimal convex polygon, and if these functional responses were linked to survival. These cuts and stands are risky because they are central to the apparent competition occurring between caribou and moose (*Alces americanus*) due to wolf (*Canis lupus*) predation. Relative to the female caribou that survived, those that died had much higher odds of occurring near regenerating cuts, and these odds were even higher for individuals that had a greater proportion of cuts within their 100 % minimal convex polygon. In addition, both caribou that survived and died avoided mixed/deciduous stands, especially when regenerating cuts comprised a large proportion of their 100 % minimal convex polygon. Functional responses thus can be maladaptive or have no detectable effect on fitness. Without establishing the consequences of habitat selection on fitness, poor quality habitat may be wrongfully deemed important for animal conservation.

## Introduction

Plasticity in the response of animals to habitat features is a typical outcome of autecological research. Differences in habitat selection are commonly reported among individuals of a population (Nielsen et al. 2002, Osko et al. 2004), and even for an individual in different areas of its home range (Houle et al. 2010, Moreau et al. 2012, Vanak et al. 2013). This behavioural plasticity may reflect changes in the costs and benefits of using particular resources following changes in habitat characteristics. For example, elk (*Cervus canadensis*) alter their selection of land cover types in response to spatial variation in the risk of encounter with predators (Fortin et al. 2005). When habitat selection varies with changes in the availability of particular habitat features, the relationship is termed a functional response (Mysterud and Ims 1998). Functional responses in habitat selection have been reported for many species (e.g., gray squirrels [*Sciurus carolinensis*] Mysterud and Ims 1998, polar bears [*Ursus maritimus*] Mauritzen et al. 2003, elephants [*Loxodonta africana*] Roever et al. 2012). For example, during the denning season, gray wolf packs (*Canis lupus*) with < 3 % of recently cut stands in their home range avoid these cuts, whereas packs with a larger percentage of recent cuts in their home range select for them (Houle et al. 2010).

Interest in characterizing functional responses in habitat selection has been growing in recent years, presumably because models including functional responses can remain successful at predicting animal distribution despite spatio-temporal changes in habitat attributes (Hebblewhite and Merrill 2008, Mabelle et al. 2012, Moreau et al. 2012). This predictive ability is critical to the development of successful animal conservation and management plans. Moreover, the value of functional responses may even transcend the field of applied ecology. Given that habitat selection should maximise fitness (Morris 2003a, Gaillard et al. 2010, Wilson and Nussey 2010), functional responses should lead to fitness gains through spatio-temporal adjustments in selection to local habitat conditions. Functional responses might therefore reveal how animals can adapt to variation in habitat characteristics, and even point at the most adaptive habitat selection strategies for a particular habitat setting (Fortin et al. 2008b, Dussault et al. 2012). Attributing such

potential value to functional responses, however, remains hypothetical. Despite growing empirical evidence that many species respond to habitat heterogeneity through functional responses, the adaptive value of these decisions has yet to be determined. In fact, studies linking functional responses in habitat selection to fitness correlates are rare (see Dussault et al. 2012, Leclerc 2013, Leblond et al. 2013). To successfully identify habitat conditions that promote species persistence, the consequences of habitat selection on fitness must be determined (Gaillard et al. 2010, Heinrichs et al. 2010).

Habitat selection can influence vital rates (Fontaine and Martin 2006, McLoughlin et al. 2006, McLoughlin et al. 2007), and conservation decisions are often made based on the assumption that habitats selected provide higher fitness. For example, lifetime reproductive success of female roe deer (*Capreolus capreolus*) increases with the proportion of meadow in their home range (McLoughlin et al. 2007), and avoidance of non-regenerated areas by female forest-dwelling woodland caribou (*Rangifer tarandus*) reduces their risk of losing their calf to predation (Dussault et al. 2012). However, when animals are unable to correctly assess habitat quality, habitat selection strategies can also be maladaptive (e.g. ecological traps; Robertson and Hutto 2006). For example, although Indigo Buntings (*Passerina cyanea*) prefer greater amounts of forest edge in anthropogenically created habitat patches, their reproductive success is lower there than in areas where edges are less abundant (Weldon and Haddad 2005). Anthropogenic edges, as opposed to natural edges, are presumably highly attractive for nest predators, which would explain the decrease in reproductive success. Without establishing the consequences of habitat selection on fitness, poor quality habitat may be wrongfully deemed important for animal conservation. By assessing how functional responses relate to vital rates such as survival and reproduction, we may not only identify habitat features associated with greater fitness rewards, but also gain a deeper understanding of the ability of animals to adapt to spatio-temporal environmental changes.

Our objective was to determine the interplay between functional responses in habitat selection and adult female survival. We studied habitat selection of 83 female forest-dwelling woodland caribou distributed over 378 181 km<sup>2</sup> of the boreal forest in

northeastern Canada. More specifically, we developed Resource Selection Functions (RSF) to test whether or not functional responses influence female caribou survival. Forest-dwelling woodland caribou is a threatened species in Canada, and its decline is partly explained by apparent competition with moose (*Alces americanus*; Seip 1992, Wittmer et al. 2007, Peters et al. 2013). As old growth forests are converted into early seral forests by logging, a greater abundance of deciduous shrubs and a higher density of deciduous saplings become available. This habitat alteration provides more high quality forage for moose and results in an increase in their numbers (Potvin et al. 2005, Boucher et al. 2009, Serrouya et al. 2011). The increase in prey biomass then leads to a numerical response of wolves, thereby increasing predation pressure on caribou (Bergerud 1988). In order for caribou to reduce mortality risk in harvested landscapes, it has been suggested that caribou can distance themselves from moose (i.e., the spatial separation hypothesis, James et al. 2004, Peters et al. 2013). Indeed, caribou suffer from higher mortality when they occur in areas favoured by moose (Wittmer et al. 2007, Peters et al. 2013). Browse availability and lateral cover become highly abundant 6-20 years after harvesting, which is when moose select regenerating cut stands (Franzmann and Schwartz 1985, Crête 1988, Courtois et al. 1998). In addition, moose select mixed and deciduous stands for their browse availability, especially in winter (Courtois et al. 2002, Bjørneraas et al. 2011, Mabelle et al. 2012), while wolves also select these stands (Courbin et al. 2009, Houle et al. 2010). It is unclear however, whether or not an adjustment in selection by caribou for regenerating cuts and mixed/deciduous stands in response to the availability of regenerating cuts in the landscape yields fitness benefits. Following the spatial separation hypothesis, caribou should be able to decrease their mortality risk by increasing their avoidance of areas favorable to moose as these areas become more abundant. As the proportion of regenerating cuts (6-20 years) increases in the landscape, caribou should decrease their mortality risk by distancing themselves more strongly from these landscape features, and by increasing their avoidance of mixed/deciduous stands.



## Methodology

### STUDY AREA

The study area covers 378 181 km<sup>2</sup> of the boreal forest in Quebec, Canada and is bounded between 48°N-53°N and 66°W-80°W (Figure 1). The landscape is dominated by coniferous forests (48 %), followed by regenerating forests ( $\leq 50$  years, 23 %) generally created by logging or fire, waterways (including wetlands, 19 %), mixed wood forests (6 %), open areas (3 %) and lichen heaths (2 %). Of the 23 % regenerating forest, 3 % consists of regenerating cuts 6 to 20 years old. The coniferous forest is mainly composed of black spruce (*Picea mariana*) interspersed with balsam fir (*Abies balsamea*), jack pine (*Pinus banksiana*) and to a lesser extent trembling aspen (*Populus tremuloides*), paper birch (*Betula papyrifera*), larch (*Larix laricina*) and white spruce (*Picea glauca*) (Fortin et al. 2008a, Bastille-Rousseau et al. 2012). Forestry is ongoing throughout the study area, especially south of 51°N latitude. Mean annual temperature varies between 2.1 and 5.5°C and mean annual precipitation varies between 900 mm and 1 100 mm (Climat-Québec 2013). The landscape is characterized by rolling hills with elevations reaching up to 1 150 m. Caribou densities vary between 0.2-4.6/100 km<sup>2</sup> throughout the study area (Équipe de rétablissement du caribou forestier du Québec 2013). Moose densities are between 4.3-10/100 km<sup>2</sup> (Fortin et al. 2008a) and presence of deer (*Odocoileus virginianus*) is anecdotal. Wolf density is unknown (Fortin et al. 2008a) but reaches 0.44 individuals per 100 km<sup>2</sup> in a nearby sector (Dussault et al. 2012). Black bear (*Ursus americanus*) densities vary between 2-17.7/100 km<sup>2</sup> (Lamontagne et al. 2006).

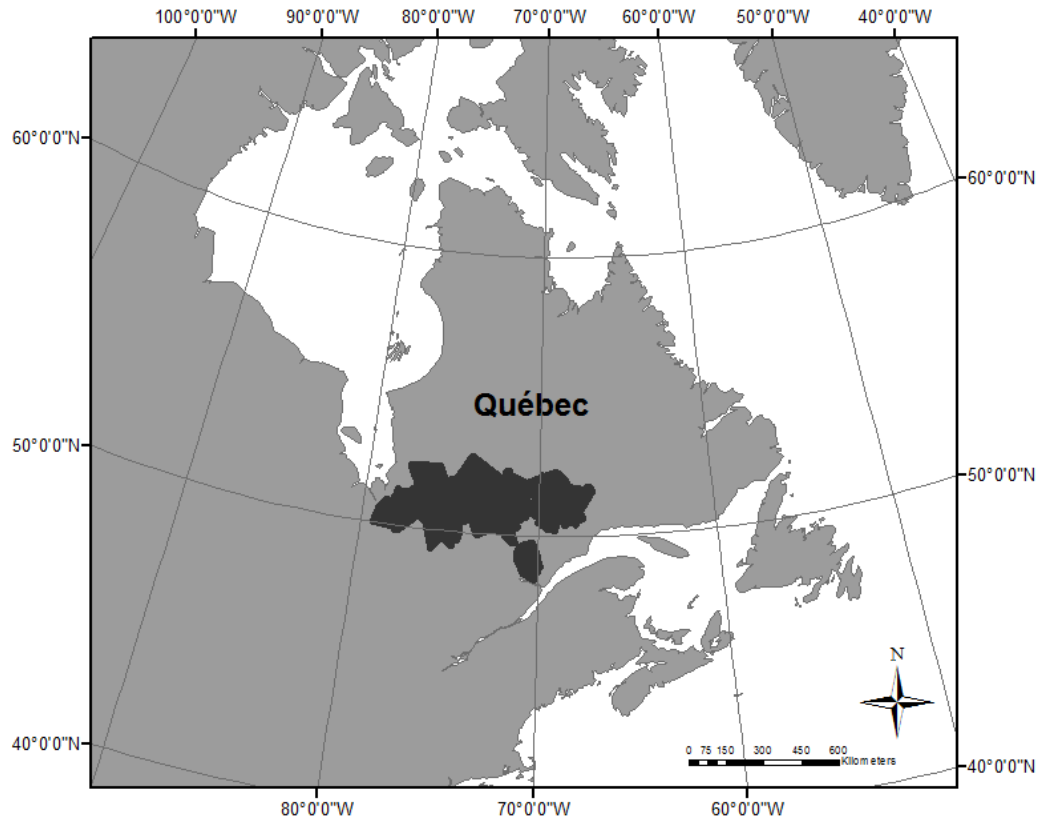


Figure 1. Distribution of the studied forest-dwelling woodland caribou population (darker area) in Quebec's boreal forest, Canada.

#### *CARIBOU TELEMETRY DATA*

A total of 140 adult female caribou were followed between mid-March 2004 and the end of March 2012. Caribou were captured using a net-gun fired from a helicopter and were fitted with either Global Positioning System (GPS) collars (2200 or 3300 model, Lotek Engineering Inc., Newmarket, Canada or TGW 3600 model, Telonics Inc., Mesa, AZ, USA or GPS-Plus model, Vectronic Aerospace, Berlin, Germany), Argos/GPS collars (TGW 3680 or TGW 4680 model, Telonics Inc., Mesa, AZ, USA) or GlobalStar/GPS collars (Track M model, Lotek Engineering Inc., Newmarket, ON, Canada). Collar schedules varied between taking locations every one to eleven hours, and we did not sample data for a more uniform schedule in order to maximize data. As caribou were captured randomly, we assumed that these caribou provided an adequate sample of adult females ( $\geq 2$  years). The

coordinates and date of the first GPS location where an animal stopped moving for an extended period of time (i.e. movement was  $< 25$  m [GPS location precision for 97 % of data] until the next capture session) was used to define a mortality event. Collars were recovered from dead animals thus confirming mortality location and allowing in some cases to identify mortality causes. Sport hunting has been banned since 2001 but caribou in the area are subject to aboriginal hunting. In part of the study area, mortality causes were identified and 53 % could be attributed to predation by wolves whereas the other mortality causes were either unknown (21 %), due to aboriginal hunting (24 %), or accidents during captures (2 %) (Rudolph et al. 2012). Similar levels of mortalities due to wolf predation have been previously reported for this species (55 % in British-Columbia [Seip 1992], 52 % in Alberta [Whittington et al. 2011]). Animals killed by hunting ( $n = 8$ ) were removed from the database to focus on the link between behaviour tactics and the risk of natural death. Forty-one of the 140 caribou died from natural causes during the study period, with eight mortalities during calving (May-June), five during summer (July-September), eight during autumn (October-December) and twenty during winter (January-April). Since a greater number of deaths occurred in winter, we focused our analyses on habitat selection behaviour that might have led to these mortality events. Therefore, for the individuals that died (i.e., dead), we used the data from the winter the individual died and the previous autumn. For each individual that did not die during the study (i.e., alive), we used the last complete autumn and winter period recorded. Some individuals were not followed long enough to have a consecutive autumn and winter recorded (e.g., collar malfunction), and where therefore removed from the analysis. The resulting dataset included 83 caribou, for which 20 died (average of 3 270 locations per individual [range: 342-10 140]).

### *PREGNANCY RATES*

We determined pregnancy rate to evaluate the reproductive capacity of females and assess whether or not it may be an important component of fitness. A high pregnancy rate would suggest that individual variation in fitness is not strongly due to differences in reproductive capacity, but can rather be explained by other variables such as survival. We collected blood samples from 26 caribou during capture events. Levels of the pregnancy-

specific protein B (PSPB) in blood samples were measured to determine pregnancy status of females (Russell et al. 1998). Four of these females were captured more than once allowing for comparison of pregnancy status at first capture and two years after (total  $n = 31$ ).

### *HABITAT CHARACTERISTICS*

To quantify habitat selection, we used a RSF framework where characteristics of observed GPS points of an individual caribou are compared to random locations (Manly et al. 2002). For each observed location, we generated a random location within each individual's seasonal 100 % Minimum Convex Polygon (MCP). Although the MCP should exceed the actual seasonal home range of each individual (Burgman and Fox 2003), our intent was not to determine the actual home range, but rather to delineate an area that was available to the individual during the autumn and winter seasons.

Observed and random locations were characterised by a set of land cover types obtained from a Landsat Thematic Mapper image taken in 2000 with a 25 m<sup>2</sup> resolution (Ressources naturelles Canada). The satellite image was composed of 52 land cover classes, which we reclassified into seven cover types: water (including wetlands), closed-canopy mature conifer forest, open mature conifer forest with lichen, open mature conifer forest without lichen, mixed and deciduous forest, roads, and open area (including lichen heath and bush) (see Annexe 1 for a detailed description of each habitat type). With the information provided by forestry companies and the Quebec government, the Landsat information was updated every year by adding newly constructed roads and four new categories for disturbances: recent cuts (0 to 5 years old), regenerating cuts (6 to 20 years old), old cuts (21 to 50 years old) and fires (0 to 50 years). To test for functional responses, we estimated the proportion of each cover type including disturbances within each individual's seasonal 100 % MCP, and calculated the Euclidean distance of each observed and random location to the nearest regenerating cut. All geographical information system work was conducted using PostGIS 2.0.1 (Obe and Hsu 2011). The average composition of

caribou's 100 % MCP as well as the utilisation of each habitat type is described in the supplementary material (Annexe 1).

### *STATISTICAL ANALYSIS*

We used mixed-effects logistic regression to parameterize the RSF specifying a random intercept for each individual. In addition to including each cover type as a main effect, we determined if functional responses varied between dead and live individuals through a triple interaction term between the selection for a cover type, the availability of a cover type within the 100 % MCP, and the status of individual (dead = 1, alive = 0).

Our RSF took the form:

$$w(\mathbf{x}) = \exp(\beta_o + \beta_1 x_{1ij} + \dots + \beta_n (x_{nij} \times y_{nij} \times z_{nij}) + \gamma_{oj})$$

where  $\beta_o$  is the population level intercept;  $\beta_n$  is the habitat selection coefficient for the  $n^{th}$  variable;  $x_{nij}$  is the value for the  $n^{th}$  variable for the  $i^{th}$  location of the  $j^{th}$  individual;  $(x_{nij} \times y_{nij} \times z_{nij})$  is the interaction term among a variable  $x_{nij}$ , the availability of a variable  $y_{nij}$  and the status of an individual  $z_{nij}$ ;  $\gamma_{oj}$  is the random intercept for individual  $j$ . Including a random intercept for each individual enabled us to control for the correlation among locations of an individual (i.e. temporal autocorrelation) and control for the unbalanced design in the number of observations per individual due in part to the differences in collar schedule (Gillies et al. 2006). The model's parameters were estimated using the robust sandwich estimator proposed by White (1982), an approach useful to obtain inferences that are not sensitive to the choice of the covariance structure in the model. The maximum likelihood was estimated using the adaptive Gaussian quadrature procedure with five quadrature points to improve the accuracy of the log-likelihood approximation (Bolker et al. 2009). Analyses were conducted using the "GLIMMIX" procedure in SAS (Version 9.2; SAS Institute, Cary, NC, USA).

To make inference on how caribou use the landscape with respect to cover types selected by moose and wolves, we considered the effect of two functional responses on survival of adult female caribou: selection for 1) distance to regenerating cuts as a function of the availability of regenerating cuts; and 2) mixed/deciduous stands as a function of the availability of regenerating cuts. As mortality risk associated with regenerating cuts may increase from 0 to 4.5 km away, and then decrease at greater distances (see Fortin et al. 2013), we tested for the relevance of adding a quadratic term for distance to regenerating cuts in models.

We investigated the relative level of empirical support of four models. The first was a general landscape model, which included all cover types, distance to cuts (single and squared term), proportion of regenerating cuts within the 100 % MCP and status of individuals. In the second model we kept all variables from the first model and added the functional response for distance to regenerating cuts as a function of the availability of regenerating cuts. The third model built upon the second, and we added the functional response for use of mixed/deciduous stands as a function of the availability of regenerating cuts. The fourth and last model included both functional responses, but without the quadratic term. This latter model was estimated to verify the relevance of the quadratic term. We assessed the relative support using the Bayesian information criterion (BIC), because BIC is more likely to favour parsimonious models than Aikake Information Criteria when sample size is large (Schwarz 1978, Boyce et al. 2002). The robustness of the top-ranking model was assessed using a k-fold cross validation (Boyce et al. 2002). More specifically, 75 % of the individuals that survived and 75 % of the individuals that died were randomly selected to fit the model. We then used the model to calculate predicted values for the remaining 25 % individuals. Predicted values were then divided into 10 equal bins and the bin rank was compared to the frequency of used points in each bin using Spearman's rank correlation ( $\bar{r}_s$ ). The procedure was repeated 99 times to obtain the mean  $\bar{r}_s$ : the higher the  $\bar{r}_s$ , the more robust the model. We centered distance and squared distance to regenerating cuts as well as proportion of regenerating cuts in the 100 % MCP to reduce multi-collinearity. Prior to parameterising models, we verified that variance inflation

factors (VIF) of main effects, interactions and polynomial terms were  $< 10$ , as suggested by Cohen et al. (2003).

## **Results**

Of the 83 female forest-dwelling caribou included in the habitat selection analysis, 26 were tested for pregnancy status. Twenty-three of these 26 females were pregnant which corresponds to a pregnancy rate of 88.5 %. Females that were captured more than once ( $n = 4$ ) were pregnant on all occasions.

The top ranking model (Model 3,  $\bar{r}_s = 0.914$  [range: 0.733 – 1.0]; Table 1) indicated that, relative to open mature conifer forests without lichen, caribou selected open mature conifer forests with lichen and open areas (Table 2). However, caribou avoided water, closed mature conifer forests, recent cuts, old cuts, fires and roads. Caribou also avoided mixed/deciduous stands when there were no regenerating cuts in their home range.

Table 1. Candidate mixed-effects Resource Selection Functions describing the probability of occurrence of female forest-dwelling caribou in Quebec’s boreal forest, Canada, during autumn and winter 2004-2012. The number of parameters ( $K$ ) is presented together with deviance, BIC, and differences in BIC with respect to the model with the most relative empirical support ( $\Delta$ BIC).

No.	Model†	$K$	-2 LL	BIC	$\Delta$ BIC
1	Landscape* + Dist <sub>cut</sub> + Dist <sub>cut</sub> <sup>2</sup> + Prop <sub>cut</sub> + Dead	15	350 433	350 504	555
2	Model 1 + Dist <sub>cut</sub> <sup>2</sup> × Prop <sub>cut</sub> + Dist <sub>cut</sub> <sup>2</sup> × Dead + Prop <sub>cut</sub> × Dead + Dist <sub>cut</sub> <sup>2</sup> × Prop <sub>cut</sub> × Dead	19	350 119	350 208	259
3	Model 2 + Mixed × Prop <sub>cut</sub> + Mixed × Dead + Mixed × Prop <sub>cut</sub> × Dead	22	349 847	349 949	0
4	Landscape + Dist <sub>cut</sub> + Prop <sub>cut</sub> + Dead + Dist <sub>cut</sub> × Prop <sub>cut</sub> + Dist <sub>cut</sub> × Dead + Prop <sub>cut</sub> × Dead + Dist <sub>cut</sub> × Prop <sub>cut</sub> × Dead + Mixed × Prop <sub>cut</sub> + Mixed × Dead + Mixed × Prop <sub>cut</sub> × Dead	21	350 289	350 386	437

\* Landscape included ten dichotomous variables: water, closed-canopy mature conifer forests, open mature conifer forests with lichen, mixed/deciduous forests, roads, open area, recent cuts, regenerating cuts, old cuts and fires. Open mature conifer forest without lichen was the reference level in all models.

†Dist<sub>cut</sub>, Prop<sub>cut</sub>, Mixed and Dead correspond, respectively, to: distance to regenerating cuts (log (x+1), then centered), proportion of regenerating cuts in the seasonal 100 % MCP (centered), mixed/deciduous forests (dichotomous variable), and animal status at the end of the monitoring period (dead = 1, alive = 0).



Table 2. Parameter estimates of the top-ranking mixed-effects Resource Selection Function characterising the effects of functional responses in habitat selection during autumn and winter on the probability of winter survival of adult female forest-dwelling woodland caribou in Quebec’s boreal forest, Canada, between 2004 and 2012. Each of the model covariates is presented with the estimated coefficient ( $\beta$ ) and 95 % confidence interval.

Variable†	$\beta$	95 % CI	
		lower	upper
Intercept	0.364	0.170	0.558
Water	-1.307	-1.580	-1.034
Closed mature conifer	-0.413	-0.550	-0.276
Open conifer with lichen	0.789	0.642	0.935
Mixed	-0.692	-0.858	-0.526
Recent cuts (0-5 yrs)	-1.869	-2.478	-1.260
Regenerating cuts (6-20 yrs)	0.008	-0.436	0.452
Old cuts (21-50 yrs)	-1.881	-2.685	-1.078
Fires (0-50 yrs)	-0.729	-1.049	-0.409
Roads	-0.712	-1.024	-0.400
Open area	0.680	0.409	0.950
Dist <sub>cut</sub>	0.034	-0.170	0.239
Dist <sub>cut</sub> <sup>2</sup>	-0.023	-0.053	0.008
Prop <sub>cut</sub>	0.653	-0.761	2.066
Dead	0.007	-0.122	0.136
Dist <sub>cut</sub> <sup>2</sup> × Prop <sub>cut</sub>	0.025	-0.023	0.073
Dist <sub>cut</sub> <sup>2</sup> × Dead	0.023	-0.005	0.050
Prop <sub>cut</sub> × Dead	2.585	0.141	5.029
Dist <sub>cut</sub> <sup>2</sup> × Prop <sub>cut</sub> × Dead	-0.098	-0.193	-0.003
Mixed × Prop <sub>cut</sub>	-3.806	-4.981	-2.632
Mixed × Dead	-0.072	-0.461	0.317
Mixed × Prop <sub>cut</sub> × Dead	-0.353	-2.944	2.237

†Reference category is open mature conifer forest without lichen. Variables are defined in Table 1.

The analysis further revealed the importance of functional responses in habitat selection of caribou, as the top ranking model included two functional responses. This model indicates that caribou increased their avoidance of mixed/deciduous stands as the proportion of regenerating cuts increased within their 100 % MCP (Figure 2-A). However, this functional response to mixed/deciduous stands was not different for dead and live caribou (see “Mixed  $\times$  Prop<sub>cut</sub>  $\times$  Dead”, Table 2). In contrast, the response to regenerating cuts differed between female caribou that died and those that survived (see “Dist<sub>cut</sub><sup>2</sup>  $\times$  Prop<sub>cut</sub>  $\times$  Dead”, Table 2). Both groups of females had relatively low probability of occurrence near regenerating cuts and this relative probability increased as the distance to regenerating cuts increased (Figure 2-B). As the availability of regenerating cuts increased in the 100 % MCP, however, the relative probability of occurrence increased significantly more near regenerating cuts for females that died than those that survived (i.e. stronger functional response for females that died than those that survived). The distance at which the odds ratio was maximized for caribou that survived varied depending on the proportion of regenerating cuts in the seasonal 100 % MCP. For example, the inflexion point of the odds ratio as a function of distance to regenerating cuts for caribou that survived varied between 6.5 km and 18.2 km when proportion of regenerating cuts varied between 0 % and 53 % (range of proportions observed in the 100 % MCP of caribou that survived, mean = 7 % with inflexion point at 7.0 km). This quadratic relationship had more empirical support (i.e., lower BIC) than a linear one (Model 3 vs Model 4, Table 1).

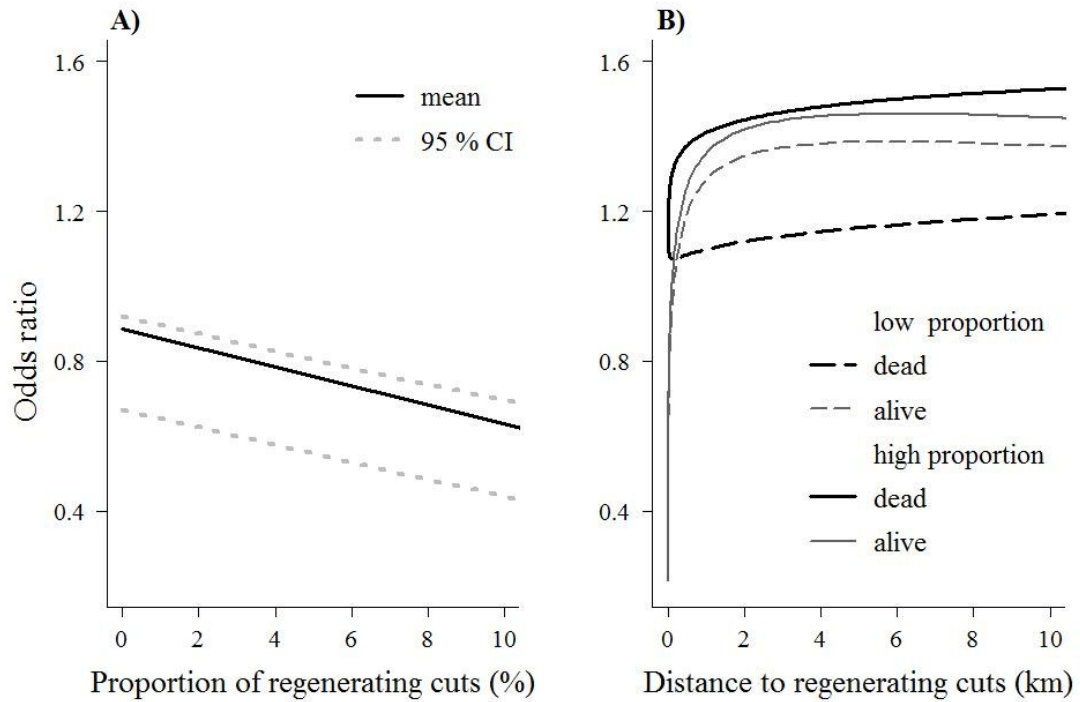


Figure 2.A) Functional response in the selection for mixed/deciduous stands by forest-dwelling woodland caribou as a function of the proportion of regenerating cuts in seasonal 100 % minimal convex polygons (95 % confidence interval; dotted lines). B) Functional response in the distance to regenerating cuts (km) by forest-dwelling caribou that died of natural causes (dead) and survived (alive) as a function of the proportion of regenerating cuts in seasonal 100 % minimal convex polygons (low = 1 %, [dashed lines], high = 8 %, [solid lines]). Relationships based on a mixed-effect Resources Selection Function of 83 forest-dwelling woodland caribou monitored between 2004 and 2012 in the boreal forest of Quebec, Canada.

## Discussion

Although functional responses in habitat selection have been reported for multiple animal species in various ecosystems (Myserud and Ims 1998, Mauritzen et al. 2003, Hebblewhite and Merrill 2008, Godvik et al. 2009, Hansen et al. 2009, Mabelle et al. 2012, Roeber et al. 2012), this study is, to our knowledge, one of the rare studies to evaluate their adaptive value (see Dussault et al. 2012, Leclerc 2013, Leblond et al. 2013). By modeling behaviour of 83 caribou over  $> 300\,000\text{ km}^2$ , we showed that functional responses can be maladaptive or have no detectable effect on fitness. Functional responses alone are therefore not behavioural indicators of optimal decisions. Researchers and managers must take caution when using functional responses to infer the importance of limiting factors or key resources (e.g., refuges) for population persistence.

While caribou displayed functional responses in their selection for mixed/deciduous stands and distance to regenerating cuts, we only detected fitness consequences in habitat selection related to distance to regenerating cuts. Indeed, we observed different functional responses related to the distance to regenerating cuts as a function of their availability between caribou females that died and those that survived. Both females that survived the monitoring period and those that died increased their odds of being near regenerating cuts as their availability increased. Relative to the females that survived, however, those that died displayed a significantly stronger increase in their selection of areas near cuts when these disturbances were locally abundant. This functional response is associated with a higher mortality risk possibly because wolves are attracted to regenerating cuts (Courtois et al. 1998, Houle et al. 2010). Moreover, an increase in regenerating cuts can result in a numerical response by moose (Rempel et al. 1997, Potvin et al. 2005, Serrouya et al. 2011) leading to an increase in wolves (Bergerud 1988, Serrouya et al. 2011) thereby resulting in a relatively high mortality risk near regenerating cuts. Beyond this general trend, caribou increased their avoidance of mixed/deciduous stands when regenerating cuts comprised a relatively large proportion of their home-range, regardless of whether or not they ended up dying during the study. This avoidance of mixed/deciduous stands is common for caribou (Fortin et al. 2008a, Courbin et al. 2009), and should decrease the risk of mortality because

wolves tend to select those stands (Courbin et al. 2009, Houle et al. 2010), which are prime-foraging areas for moose (Bjørneraas et al. 2011, McLoughlin et al. 2011, Mabilille et al. 2012). The observed behaviour may be adaptive, although our results do not enable us to conclude directly on this point. If caribou had not increased their avoidance for mixed/deciduous stands as the proportion of regenerating cuts increased in their 100 % MCP (i.e. displayed no functional response), mortality rate might have been higher in the population.

We assessed the adaptive value of functional responses in habitat selection by using adult female survival as a fitness proxy. Fitness is commonly associated with the *per capita* population growth rate (Fryxell and Lundberg 1997, Morris 2003b), or with the lifetime reproductive success (Newton 1985, McLoughlin et al. 2007, Gaillard et al. 2010). Both of these measures are likely correlated to survival in caribou. In ungulates, adult female survival has high elasticity and therefore, has a strong impact on population growth (Walsh et al. 1995, Gaillard et al. 2000). Reproductive capacity, on the other hand, is unlikely to be strongly linked to fitness variation in forest-dwelling caribou. Pregnancy rates in our study were high (88.5 %), as previously reported for the species (92.4 % Wittmer et al. 2005, 92.5-100 % Courtois et al. 2007). Caribou have the ability to calve every year, and their reproductive capacity remains high until the age of 13 (Adams and Dale 1998).

Although mortality causes could not always be identified, forest dwelling woodland caribou are under top-down control over most of their distribution range and mortalities were most likely due to wolf predation (Seip 1992, Whittington et al. 2011, Rudolph et al. 2012). Leblond et al (2013) compared the behaviour of caribou killed by wolf predation to caribou killed by unknown causes in a nearby area and both groups behaved similarly. Grouping all natural death together should therefore not have a great impact on results.

The maladaptive behavioural tactic we observed might eventually disappear from the caribou population, assuming that habitat selection is heritable and therefore subject to natural selection. The probability that a maladaptive tactic will disappear increases when the maladaptive traits are highly heritable (Gomulkiewicz and Holt 1995, Fletcher et al.

2012). Although the relative contribution of genetics (Jaenike and Holt 1991; Haag et al. 2005) and learning (Piper 2011, Nielsen et al. 2013) in habitat selection are still unclear, evidence suggests both may be involved. For example, maternal parent-offspring rearing was found to significantly influence habitat selection in grizzly bears (*Ursus arctos*) (Nielsen et al. 2013), and there was genetic variation in the dispersal rate of Glanville fritillary butterfly (*Melitaea cinxia*) (Haag et al. 2005). The fact that we observed a maladaptive behaviour could suggest that natural selection is not occurring because the behaviour is not genetically determined, that heritability for the behaviour is low, or that the population has not yet had enough time to adapt to the disturbances. In the most southern parts of the study area, where forestry activities have been ongoing for the longest time period, cutblocks are 50 years old at most, which extends over approximately 5 generations.

Our results also have conservation implications. Understanding how anthropogenic disturbances in the boreal forest influence the behaviour and survival of the forest-dwelling caribou is critical to the conservation of this threatened species. Caribou selected lichen rich areas (i.e., open conifer with lichen and open areas), again suggesting the importance of this resource for these animals (Johnson et al. 2001, Courbin et al. 2009, Joly et al. 2010). As previously reported, we detected avoidance for anthropogenic disturbances (i.e., recent cuts [0-5 years], old cuts [21-50 years], and roads) underscoring their potential impact on caribou populations (Dyer et al. 2001, Courbin et al. 2009, Hins et al. 2009). Habitat selection tactics with greater fitness gains were associated with an increased avoidance of areas favorable to moose, as predicted by the spatial separation hypothesis (James et al. 2004, Peters et al. 2013). Caribou that survived avoided regenerating cuts more strongly than caribou that died and had higher relative probability of occurrence approximately 6.5 km from these features. Consistently, Fortin et al. (2013) found an aggregation of caribou at 4.5 km due to an avoidance of cutovers. Following disturbances, individuals that were established in or near cuts moved away from these features, whereas individuals sufficiently far away did not move their home range farther, even with the arrival of new individuals (Fortin et al. 2013). In the end, the avoidance of areas < 4.5 km to regenerating cuts should lead to a functional loss of habitat that would contribute to the decline of

suitable habitat for caribou. If the current maladaptive behaviour of selecting areas near regenerating cuts declines within the population through natural selection, the avoidance for areas < 6.5 km will become stronger, and functional habitat loss will increase. By assessing the link between mortality risk and functional responses in habitat selection, we can gain significant information on the value of various cover types for threatened species living in a rapidly changing landscape.

Our study reveals that functional responses to spatial variation in landscape composition can explain differences in habitat selection among individuals. Intra and inter population differences in habitat selection are frequently reported (Rettie and Messier 2000, Smith et al. 2000, Nielsen et al. 2002) and many studies have been able to explain variation in habitat selection tactics by accounting for variation in resource availability or level of anthropogenic disturbances (Osko et al. 2004, Hebblewhite and Merrill 2008, Roeber et al. 2012). Studies reporting functional responses often suggest that the observed behaviour informs us directly on the importance of different cover types (Herfindal et al. 2009, Mabilille et al. 2012, Moreau et al. 2012). Our results indicate that observed behaviours can not only have no link to fitness, but they can be maladaptive as well. We strongly advise caution when deducing habitat suitability from functional responses without having established the fitness consequences of the tactic.

### **Acknowledgements**

This project was funded by Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (Sylviculture and Wildlife Research Chair, and Discovery Grant), Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec, Fonds de recherche du Québec – Nature et Technologies, Canada Economic Development, Conseil de l'industrie forestière du Québec, Fondation de la faune du Québec, Fonds de recherche forestière du Saguenay-Lac-St-Jean, Resolu Forest Products, Université du Québec à Rimouski and World Wildlife Fund for Nature. We also thank the Essipit First Nation for providing access to their telemetry data via the Aboriginal Funds for Species at Risk (Environment Canada). We thank collaborators Martin-Hugues St-Laurent, Pierre Drapeau, Claude Dussault, Louis Imbeau, Tyler

Rudulph, Sonia Légaré, Guy Héту and Vincent Bordeur. We thank J. Merkle and A. Rasiulis for revision of early versions of the manuscript. We also thank P. Racine for his help with PostGIS, G. and B. Baillargeon, L. Breton, D. Guay, D. Grenier, D. Dorais, J.Y. Lacasse, Serge Gravel and B. Rochette for their help in the field.

## References

- Adams, L. G. and B. W. Dale. 1998. Reproductive performance of female Alaskan caribou. *Journal of Wildlife Management* **62**:1184-1195.
- Bastille-Rousseau, G., C. Dussault, S. Couturier, D. Fortin, M. H. St-Laurent, P. Drapeau, C. Dussault, and V. Brodeur. 2012. *Sélection d'habitat du caribou forestier en forêt boréale québécoise*, Québec, ministère du Développement durable, de l'Environnement, de la Faune et des Parcs, Direction générale de l'expertise sur la faune et ses habitats, 66 p.
- Bergerud, A. T. 1988. Caribou, wolves and man. *Trends in Ecology & Evolution* **3**:68-72.
- Bjørneraas, K., E. J. Solberg, I. Herfindal, B. V. Moorter, C. M. Rolandsen, J.-P. Tremblay, C. Skarpe, B.-E. Sæther, R. Eriksen, and R. Astrup. 2011. Moose *Alces alces* habitat use at multiple temporal scales in a human-altered landscape. *Wildlife Biology* **17**:44-54.
- Boucher, Y., D. Arseneault, L. Sirois, and L. Blais. 2009. Logging pattern and landscape changes over the last century at the boreal and deciduous forest transition in Eastern Canada. *Landscape Ecology* **24**:171-184.
- Boyce, M. S., P. R. Vernier, S. E. Nielsen, and F. K. A. Schmiegelow. 2002. Evaluating resource selection functions. *Ecological Modelling* **157**:281-300.
- Burgman, M. A. and J. C. Fox. 2003. Bias in species range estimates from minimum convex polygons: implications for conservation and options for improved planning. *Animal Conservation* **6**:19-28.
- Climat-Québec. 2013. Climate normals, map. Environnement Canada.
- Cohen, J., P. Cohen, S. G. West, and L. S. Aiken. 2003. Applied multiple regression/correlation analysis for the behavioral sciences. 3rd edition. Lawrence Erlbaum Associates, Inc.
- Courbin, N., D. Fortin, C. Dussault, and R. Courtois. 2009. Landscape management for woodland caribou: the protection of forest blocks influences wolf-caribou co-occurrence. *Landscape Ecology* **24**:1375-1388.
- Courtois, R., C. Dussault, F. Potvin, and G. Daigle. 2002. Habitat selection by moose (*Alces alces*) in clear-cut landscapes. *Alces* **38**:177-192.
- Courtois, R., J. P. Ouellet, L. Breton, A. Gingras, and C. Dussault. 2007. Effects of forest disturbance on density, space use, and mortality of woodland caribou. *Ecoscience* **14**:491-498.
- Courtois, R., J. P. Ouellet, and B. Gagne. 1998. Characteristics of cutovers used by moose (*Alces alces*) in early winter. *Alces* **34**:201-211.
- Crête, M. 1988. Forestry practices in Quebec and Ontario in relation to moose population dynamics. *Forestry Chronicle* **64**:246-250.



- Dussault, C., V. Pinard, J. P. Ouellet, R. Courtois, and D. Fortin. 2012. Avoidance of roads and selection for recent cutovers by threatened caribou: fitness-rewarding or maladaptive behaviour? *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **279**:4481-4488.
- Dyer, S. J., J. P. O'Neill, S. M. Wasel, and S. Boutin. 2001. Avoidance of industrial development by woodland caribou. *Journal of Wildlife Management* **65**:531-542.
- Équipe de rétablissement du caribou forestier du Québec. 2013. *Plan de rétablissement du caribou forestier (Rangifer tarandus caribou) au Québec — 2013-2023*, produit pour le compte du ministère du Développement durable, de l'Environnement, de la Faune et des Parcs du Québec, Faune Québec, 110 p.
- Fletcher, R. J., J. L. Orrock, and B. A. Robertson. 2012. How the type of anthropogenic change alters the consequences of ecological traps. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **279**:2546-2552.
- Fontaine, J. J. and T. E. Martin. 2006. Habitat selection responses of parents to offspring predation risk: an experimental test. *American Naturalist* **168**:811-818.
- Fortin, D., H. L. Beyer, M. S. Boyce, D. W. Smith, T. Duchesne, and J. S. Mao. 2005. Wolves influence elk movements: behavior shapes a trophic cascade in Yellowstone National Park. *Ecology* **86**:1320-1330.
- Fortin, D., P. L. Bueno, A. Fortin, N. Courbin, C. T. Gingras, P. R. Moorcroft, R. Courtois, and C. Dussault. 2013. Movement responses of caribou to human-induced habitat edges lead to their aggregation near anthropogenic features. *American Naturalist* **181**:827-836.
- Fortin, D., R. Courtois, P. Etcheverry, C. Dussault, and A. Gingras. 2008a. Winter selection of landscapes by woodland caribou: behavioural response to geographical gradients in habitat attributes. *Journal of Applied Ecology* **45**:1392-1400.
- Fortin, D., D. W. Morris, and P. D. McLoughlin. 2008b. Habitat selection and the evolution of specialists in heterogeneous environments. *Israel Journal of Ecology & Evolution* **54**:311-328.
- Franzmann, A. W. and C. C. Schwartz. 1985. Moose twinning rates - A possible population condition assessment. *Journal of Wildlife Management* **49**:394-396.
- Fryxell, J. M. and P. Lundberg. 1997. Individual behavior and community dynamics. Chapman & Hall.
- Gaillard, J. M., M. Festa-Bianchet, N. G. Yoccoz, A. Loison, and C. Toigo. 2000. Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics* **31**:367-393.
- Gaillard, J. M., M. Hebblewhite, A. Loison, M. Fuller, R. Powell, M. Basille, and B. Van Moorter. 2010. Habitat-performance relationships: finding the right metric at a given spatial scale. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* **365**:2255-2265.
- Gillies, C. S., M. Hebblewhite, S. E. Nielsen, M. A. Krawchuk, C. L. Aldridge, J. L. Frair, D. J. Saher, C. E. Stevens, and C. L. Jerde. 2006. Application of random effects to the study of resource selection by animals. *Journal of Animal Ecology* **75**:887-898.
- Godvik, I. M. R., L. E. Loe, J. O. Vik, V. Veiberg, R. Langvatn, and A. Mysterud. 2009. Temporal scales, trade-offs, and functional responses in red deer habitat selection. *Ecology* **90**:699-710.
- Gomulkiewicz, R. and R. D. Holt. 1995. When does evolution by natural-selection prevent extinction? *Evolution* **49**:201-207.

- Haag, C. R., M. Saastamoinen, J. H. Marden, and I. Hanski. 2005. A candidate locus for variation in dispersal rate in a butterfly metapopulation. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **272**:2449-2456.
- Hansen, B. B., I. Herfindal, R. Aanes, B.-E. Sæther, and S. Henriksen. 2009. Functional response in habitat selection and the tradeoffs between foraging niche components in a large herbivore. *Oikos* **118**:859-872.
- Hebblewhite, M. and E. Merrill. 2008. Modelling wildlife-human relationships for social species with mixed-effects resource selection models. *Journal of Applied Ecology* **45**:834-844.
- Heinrichs, J. A., D. J. Bender, D. L. Gummer, and N. H. Schumaker. 2010. Assessing critical habitat: evaluating the relative contribution of habitats to population persistence. *Biological Conservation* **143**:2229-2237.
- Herfindal, I., J. P. Tremblay, B. B. Hansen, E. J. Solberg, M. Heim, and B. E. Saether. 2009. Scale dependency and functional response in moose habitat selection. *Ecography* **32**:849-859.
- Hins, C., J.-P. Ouellet, C. Dussault, and M.-H. St-Laurent. 2009. Habitat selection by forest-dwelling caribou in managed boreal forest of eastern Canada: evidence of a landscape configuration effect. *Forest Ecology and Management* **257**:636-643.
- Houle, M., D. Fortin, C. Dussault, R. Courtois, and J. P. Ouellet. 2010. Cumulative effects of forestry on habitat use by gray wolf (*Canis lupus*) in the boreal forest. *Landscape Ecology* **25**:419-433.
- James, A. R. C., S. Boutin, D. M. Hebert, and A. B. Rippin. 2004. Spatial separation of caribou from moose and its relation to predation by wolves. *Journal of Wildlife Management* **68**:799-809.
- Johnson, C. J., K. L. Parker, and D. C. Heard. 2001. Foraging across a variable landscape: behavioral decisions made by woodland caribou at multiple spatial scales. *Oecologia* **127**:590-602.
- Joly, K., F. S. Chapin, and D. R. Klein. 2010. Winter habitat selection by caribou in relation to lichen abundance, wildfires, grazing, and landscape characteristics in northwest Alaska. *Ecoscience* **17**:321-333.
- Lamontagne, G., H. Jolicoeur et S. Lefort. 2006. Plan de gestion de l'ours noir, 2006-2013. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction du développement de la faune. Québec. 487 pages.
- Leblond, M., Dussault, C., and J.-P. Ouellet. 2013. Impacts of human disturbances on large prey species: do behavioral reactions translate to fitness consequences? *PLoS ONE* **8**: e73695.
- Leclerc, M. 2013. Sélection des sites de mise bas et survie des faons chez le caribou forestier : Impacts de différentes stratégies comportementales sur la performance individuelle. Université du Québec à Rimouski.
- Mabille, G., C. Dussault, J.-P. Ouellet, and C. Laurian. 2012. Linking trade-offs in habitat selection with the occurrence of functional responses for moose living in two nearby study areas. *Oecologia* **170**:965-977.
- Manly, B. F. J., L. L. McDonald, D. L. Thomas, T. L. McDonald, and W. P. Erickson. 2002. Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies. 2nd edn edition, Dordrecht, Netherlands.

- Mauritzen, M., S. E. Belikov, A. N. Boltunov, A. E. Derocher, E. Hansen, R. A. Ims, Ø. Wiig, and N. Yoccoz. 2003. Functional responses in polar bear habitat selection. *Oikos* **100**:112-124.
- McLoughlin, P. D., M. S. Boyce, T. Coulson, and T. Clutton-Brock. 2006. Lifetime reproductive success and density-dependent, multi-variable resource selection. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **273**:1449-1454.
- McLoughlin, P. D., J. M. Gaillard, M. S. Boyce, C. Bonenfant, F. Messier, P. Duncan, D. Delorme, B. Van Moorter, S. Said, and F. Klein. 2007. Lifetime reproductive success and composition of the home range in a large herbivore. *Ecology* **88**:3192-3201.
- McLoughlin, P. D., E. Vander Wal, S. J. Lowe, B. R. Patterson, and D. L. Murray. 2011. Seasonal shifts in habitat selection of a large herbivore and the influence of human activity. *Basic and Applied Ecology* **12**:654-663.
- Moreau, G., D. Fortin, S. Couturier, and T. Duchesne. 2012. Multi-level functional responses for wildlife conservation: the case of threatened caribou in managed boreal forests. *Journal of Applied Ecology* **49**:611-620.
- Morris, D. W. 2003a. How can we apply theories of habitat selection to wildlife conservation and management? *Wildlife Research* **30**:303-319.
- Morris, D. W. 2003b. Toward an ecological synthesis: a case for habitat selection. *Oecologia* **136**:1-13.
- Mysterud, A. and R. A. Ims. 1998. Functional responses in habitat use: availability influences relative use in trade-off situations. *Ecology* **79**:1435-1441.
- Newton, I. 1985. Lifetime reproductive output of female sparrowhawks. *Journal of Animal Ecology* **54**:241-253.
- Nielsen, S. E., M. S. Boyce, G. B. Stenhouse, and R. H. M. Munro. 2002. Modeling grizzly bear habitats in the Yellowhead Ecosystem of Alberta: taking autocorrelation seriously. *Ursus* **13**:45-56.
- Nielsen, S. E., A. B. A. Shafer, M. S. Boyce, and G. B. Stenhouse. 2013. Does learning or instinct shape habitat selection? *PLoS ONE* **8**:e53721.
- Obe, R. and L. S. Hsu. 2011. *PostGIS in action*. Manning Publications, Stamford, CT, USA.
- Osko, T. J., M. N. Hiltz, R. J. Hudson, and S. M. Wasel. 2004. Moose habitat preferences in response to changing availability. *Journal of Wildlife Management* **68**:576-584.
- Peters, W., M. Hebblewhite, N. DeCesare, F. Cagnacci, and M. Musiani. 2013. Resource separation analysis with moose indicates threats to caribou in human altered landscapes. *Ecography* **36**:487-498.
- Piper, W. H. 2011. Making habitat selection more "familiar": a review. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **65**:1329-1351.
- Potvin, F., L. Breton, and R. Courtois. 2005. Response of beaver, moose, and snowshoe hare to clear-cutting in a Quebec boreal forest: a reassessment 10 years after cut. *Canadian Journal of Forest Research* **35**:151-160.
- Rempel, R. S., P. C. Elkie, A. R. Rodgers, and M. J. Gluck. 1997. Timber-management and natural-disturbance effects on moose habitat: Landscape evaluation. *Journal of Wildlife Management* **61**:517-524.
- Ressources naturelles Canada. Service canadien des forêts - Centre de foresterie des Laurentides (RNCAN), 2006 et Ministère du Développement durable, de l'Environnement et des Parc du Québec (MDDEP), 2007. Cartographie

- intermédiaire en 52 classes de la couverture terrestre du Québec (CCTQ) réalisée dans le cadre du projet Observation de la Terre pour le développement durable des forêts (OTTD) à partir des images Landsat ca. 2000. La couverture terrestre au nord de la limite des forêts fut complétée dans le cadre d'un partenariat avec le MDDEP.
- Rettie, W. J. and F. Messier. 2000. Hierarchical habitat selection by woodland caribou: its relationship to limiting factors. *Ecography* **23**:466-478.
- Robertson, B. A. and R. L. Hutto. 2006. A framework for understanding ecological traps and an evaluation of existing evidence. *Ecology* **87**:1075-1085.
- Roever, C. L., R. J. van Aarde, and K. Leggett. 2012. Functional responses in the habitat selection of a generalist mega-herbivore, the African savannah elephant. *Ecography* **35**:972-982.
- Rudolph, T. D., Drapeau, P., St-Laurent, M.-H., et Imbeau, L. 2012. Status of woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) in the James Bay region of Northern Quebec. Scientific report presented to the Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec and the Grand Council of the Crees (Eeyou Istchee). Montreal, QC. 72 pp.
- Russell, D. E., K. L. Gerhart, R. G. White, and D. Van De Wetering. 1998. Detection of early pregnancy in caribou: Evidence for embryonic mortality. *Journal of Wildlife Management* **62**:1066-1075.
- Schwarz, G. 1978. Estimating the dimension of a model. *Annals of Statistics* **6**:461-464.
- 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.
- Serrouya, R., B. N. McLellan, S. Boutin, D. R. Seip, and S. E. Nielsen. 2011. Developing a population target for an overabundant ungulate for ecosystem restoration. *Journal of Applied Ecology* **48**:935-942.
- Smith, K. G., E. J. Ficht, D. Hobson, T. C. Sorensen, and D. Hervieux. 2000. Winter distribution of woodland caribou in relation to clear-cut logging in west-central Alberta. *Canadian Journal of Zoology* **78**:1433-1440.
- Vanak, A. T., D. Fortin, M. Thaker, C. Owen, M. Lehmann, S. Greatwood, and R. Slotow. 2013. Moving to stay in place: behavioural mechanisms of coexistence of African large carnivores. *Ecology* **94**: 2619-2631.
- Walsh, N. E., B. Griffith, and T. R. McCabe. 1995. Evaluating growth of the Porcupine caribou herd using a stochastic model. *The Journal of Wildlife Management* **59**:262-272.
- Weldon, A. J. and N. M. Haddad. 2005. The effects of patch shape on indigo buntings: evidence for an ecological trap. *Ecology* **86**:1422-1431.
- White, H. 1982. Maximum likelihood estimation of misspecified models. *Econometrica* **50**: 1-25.
- Whittington, J., M. Hebblewhite, N. J. DeCesare, L. Neufeld, M. Bradley, J. Wilmschurst, and M. Musiani. 2011. Caribou encounters with wolves increase near roads and trails: a time-to-event approach. *Journal of Applied Ecology* **48**: 1535-1542.
- Wilson, A. J. and D. H. Nussey. 2010. What is individual quality? An evolutionary perspective. *Trends in Ecology & Evolution* **25**:207-214.
- Wittmer, H. U., B. N. McLellan, R. Serrouya, and C. D. Apps. 2007. Changes in landscape composition influence the decline of a threatened woodland caribou population. *Journal of Animal Ecology* **76**:568-579.

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



## CONCLUSION GÉNÉRALE

À notre connaissance, cette étude est l'une des rares études à démontrer de façon empirique le lien entre les réponses fonctionnelles en sélection de l'habitat et l'aptitude phénotypique (voir Dussault et al. 2012, Leclerc 2013, Leblond et al. 2013). Pour étudier ce thème, nous avons évalué le lien entre les réponses fonctionnelles chez le caribou forestier et la survie des femelles adultes. Nos résultats indiquent qu'il existe plusieurs tactiques de sélection de l'habitat au sein de la population de caribous et que ces diverses tactiques sont associées à différentes réponses fonctionnelles et probabilités de survie. Des réponses fonctionnelles ont déjà été mises en évidence chez de nombreuses espèces comme l'écureuil gris (*Sciurus carolinensis*) (Mysterud et Ims 1998), l'ours polaire (*Ursus maritimus*) (Mauritzen et al. 2003) et l'éléphant (*Loxodonta africana*) (Roever et al. 2012), ainsi que chez le caribou forestier (Moreau et al. 2012). Toutefois, très peu de ces études ont évalué les conséquences de ce comportement sur l'aptitude phénotypique. Pourtant, il est possible qu'une tactique mène à une diminution de l'aptitude phénotypique lorsqu'il y a sélection pour des milieux où le risque de mortalité est élevé, comme dans le cas de pièges écologiques (Schlaepfer et al. 2002, Robertson et Hutto 2006). Sans établir les conséquences de la sélection de l'habitat sur l'aptitude phénotypique, des milieux de mauvaise qualité pourraient être considérés à tort comme éléments clés de la conservation d'une espèce. Suite à des changements dans la composition du paysage, les coûts et bénéfices associés à l'utilisation d'une ressource peuvent changer (Fortin et al. 2005, Godvik et al. 2009, Mabile et al. 2012). En ajustant leur sélection de l'habitat à ces changements (i.e. réponse fonctionnelle), les individus devraient être en mesure de maximiser leur aptitude phénotypique. Notre étude démontre que les réponses fonctionnelles peuvent, dans certains cas, diminuer la probabilité de survie, alors que dans d'autres cas, celles-ci n'ont aucun impact sur la survie.

La survie des femelles adultes a été utilisée comme mesure indicatrice de l'aptitude phénotypique. L'aptitude phénotypique est souvent associée au taux de croissance de la population par individu (Fryxell et Lundberg 1997, Morris 2003b) ou avec le succès reproducteur à vie (Newton 1985, McLoughlin et al. 2007, Gaillard et al. 2010). Ces deux

mesures devraient être étroitement liées à la survie des femelles adultes chez le caribou. En effet, la survie des femelles adultes chez les ongulés est le paramètre le plus déterminant pour la croissance des populations en raison de sa grande stabilité et élasticité (Walsh et al. 1995, Gaillard et al. 2000). Comme une femelle peut donner naissance à un faon par an et que sa capacité de se reproduire reste élevée jusqu'à l'âge de 13 ans (Adams et Dale 1998), la survie des individus devrait être étroitement liée à leur aptitude phénotypique. Le taux de survie des faons durant les deux à trois premiers mois est généralement très faible (ex. 37 % Dussault et al. 2012). Il est donc probable qu'il faudra plusieurs années de reproduction à une femelle avant d'avoir un jeune qui atteint la maturité sexuelle. Le taux de gestation mesuré au sein de la population que nous avons étudiée était élevé (88.5 %) et comparable à celui d'études précédentes (92.4 % Wittmer et al. 2005, 92.5-100 % Courtois et al. 2007). La reproduction ne semble donc pas être un facteur ayant une forte influence sur l'aptitude phénotypique des individus de ces populations. De plus, un taux de gestation élevé laisse sous-entendre une condition physique élevée puisqu'il y a une étroite corrélation entre les réserves corporelles d'une femelle et sa probabilité de gestation (Russell et al. 1998). Par ailleurs, il est estimé que la densité des caribous est trois à quatre fois inférieure à la capacité de support du milieu considérant la biomasse de lichens (Courtois et al. 2007), suggérant ainsi que la disponibilité en nourriture n'est pas non plus un facteur limitant la reproduction et la survie de cette espèce.

Nos résultats indiquent que chez le caribou forestier en forêt boréale aménagée, certaines réponses fonctionnelles influencent significativement la survie des femelles adultes. La distance à laquelle les caribous s'éloignent des coupes en régénération (6-20 ans) en fonction de la proportion de ces coupes dans le MCP 100 % permet d'expliquer les variations observées dans la probabilité de survie. Les caribous morts durant le suivi télémétrique et ceux ayant survécu avaient tous deux une probabilité relative de présence plus grande à proximité de coupes lorsque la disponibilité de ces coupes dans le MCP 100 % était plus grande. Toutefois cette augmentation dans la probabilité relative de présence à proximité des coupes était significativement plus grande pour les individus qui sont morts durant le suivi que ceux ayant survécu. Une plus forte réponse fonctionnelle était ici associée à un risque de mortalité plus élevé. La réponse fonctionnelle observée n'a donc



pas mené à une plus grande aptitude phénotypique, mais plutôt à sa réduction. En effet, plus la proportion de coupes en régénération augmente, plus il y a de parcelles riches en nourriture pour l'orignal, lui permettant ainsi d'être présent en plus grand nombre (Rempel et al. 1997, Potvin et al. 2005, Serrouya et al. 2011). Cette réponse numérique de l'orignal conduit à une augmentation dans le nombre de loups (Bergerud 1988) et accroît ainsi le risque de mortalité à proximité des coupes en régénération. En accord avec nos résultats, Wittmer et collaborateurs (2007) ont trouvé que la survie des caribous diminue lorsque la proportion de jeunes forêts (1-40 ans) augmente dans le domaine vital. Les caribous ayant survécu se sont éloignés des coupes en régénération pour se regrouper à environ 6.5 km, soit la distance à laquelle la probabilité relative de présence est maximale pour ces individus. Fortin et collaborateurs (2013) expliquent comment une telle réponse comportementale peut être observée. Les caribous dont le domaine vital était à proximité d'une coupe se sont déplacés pour s'éloigner de la perturbation. Cependant, les individus qui étaient déjà suffisamment loin demeurent sur place malgré l'arrivée des nouveaux individus. Lorsque la proportion de coupes en régénération dans le MCP 100 % augmente, les individus vivants ont également diminué leur évitement pour ces milieux, mais cette réponse fonctionnelle semble être sans conséquence sur la probabilité de survie. Même avec une légère augmentation de la probabilité relative de présence à proximité des coupes lorsque celles-ci sont abondantes, l'évitement semble demeurer suffisant chez les individus vivants pour prévenir les effets négatifs qui sont associés aux coupes en régénérations.

Nous avons détecté une réponse fonctionnelle significative pour la sélection des peuplements mixtes et de feuillus en fonction de l'abondance des parterres de coupes en régénération, mais celle-ci ne permet pas d'expliquer les variations dans la probabilité de survie. Tous les caribous, ceux qui sont morts ou qui ont survécu, évitent les peuplements mixtes/feuillus et cet évitement s'accroît lorsque la proportion de coupes dans le MCP 100 % augmente. L'évitement des peuplements mixtes/feuillus par le caribou est bien documenté (Fortin et al. 2008, Courbin et al. 2009, Moreau et al. 2012). Il est possible que si les caribous n'avaient pas évité ces peuplements, le taux de mortalité aurait augmenté. Toutefois, puisque les individus ont tous adopté le même comportement, on ne peut pas affirmer avec certitude que cette réponse fonctionnelle mène à une meilleure aptitude

phénotypique. Comme les loups sélectionnent les peuplements mixtes/feuillus à l'année (Courbin et al. 2009, Houle et al. 2010), on peut supposer que le risque de prédation associé à ces milieux est plus élevé. La préférence des loups pour les peuplements mixtes/feuillus peut s'expliquer par la présence d'originaux qui montrent eux aussi une forte sélection pour ces milieux (Bjørneraas et al. 2011, McLoughlin et al. 2011, Mabilille et al. 2012).

Les tactiques de sélection de l'habitat qui mènent à une aptitude phénotypique plus faible pourraient éventuellement disparaître de la population si le comportement est héréditaire et donc soumis à la sélection naturelle. En effet, le maintien d'une tactique mal-adaptée dans une population peut dépendre de plusieurs facteurs comme la probabilité de transmission du caractère (Fletcher et al. 2012). Plus la probabilité de transmettre le comportement mal-adapté augmente, plus les chances que celui-ci disparaisse de la population augmentent (Gomulkiewicz et Holt 1995). La contribution des gènes et de l'apprentissage dans la sélection de l'habitat est encore mal connue, mais des études suggèrent que les deux processus pourraient jouer un rôle. Par exemple, chez le grizzly (*Ursus arctos*), le comportement de sélection de l'habitat est influencé significativement par la transmission de connaissances entre la mère et le jeune (Nielsen et al. 2013). Les variations dans la capacité de dispersion chez la méliée du plantain (*Melitaea cinxia*), quant à elles, peuvent être expliquées par des différences génétiques entre individus (Haag et al. 2005). Kokko et Sutherland (2001) suggèrent que chez les espèces longévives, lorsque les comportements sont transmis par apprentissage, il y a plus de chances que les individus puissent modifier un comportement mal-adapté pour adopter de meilleures tactiques. Chez ces espèces longévives, contrairement aux espèces à courte durée de vie, les opportunités d'apprentissage sont nombreuses permettant ainsi un ajustement plus rapide du comportement.

Nos résultats ont aussi une application pour la conservation. Afin de créer des plans de gestion et de conservation efficaces pour le caribou forestier, il faut être en mesure de comprendre comment les perturbations anthropiques dans la forêt boréale influencent le comportement et la survie de l'espèce. Comme de nombreuses autres études, nous avons trouvé que le caribou sélectionne les milieux riches en lichens (i.e. conifère ouvert à lichen

et milieux ouverts), une ressource importante pour la survie de l'espèce en hiver (Johnson et al. 2001, Courbin et al. 2009, Joly et al. 2010). Nous avons également observé un évitement des milieux associés aux perturbations anthropiques (coupes récentes [0-5 ans], veilles coupes [21-50 ans] et routes), témoignant de leur impact sur le comportement du caribou (Dyer et al. 2001, Courbin et al. 2009, Hins et al. 2009). Les individus ayant survécu durant le suivi télémétrique ont davantage évité les secteurs situés à moins de 6.5 km des coupes en régénération (6-20 ans). Comme prédit par l'hypothèse de la ségrégation spatiale, les tactiques de sélection de l'habitat associées à un risque de mortalité plus faible sont celles où le caribou s'éloigne des milieux favorables à l'original (James et al. 2004, Peters et al. 2013). Toutefois, en évitant les endroits à moins de 6.5 km des coupes, il y a une perte fonctionnelle de l'habitat. Une telle perte fonctionnelle de l'habitat via l'évitement des coupes en régénération, serait encore plus critique au cours de la période de mise bas et en été lorsque les femelles ont besoin d'espace pour se séparer de leurs congénères afin de réduire le risque de prédation pour leur faon (Bergerud 1996, Stuart-Smith et al. 1997).

Notre étude démontre que les réponses fonctionnelles liées aux variations dans la composition du paysage permettent d'expliquer les différences dans la sélection de l'habitat entre les individus. Des variations comportementales au sein d'une population et entre celles-ci sont souvent observées (Rettie et Messier 2000, Smith et al. 2000, Nielsen et al. 2002). De nombreuses études ont été en mesure d'expliquer ces variations dans la sélection de l'habitat en prenant en compte la disponibilité des ressources ou du niveau de perturbation (Osisko et al. 2004, Hebblewhite et Merrill 2008, Roever et al. 2012). Cependant, plusieurs études sur les réponses fonctionnelles laissent sous-entendre que les comportements observés nous informent directement sur l'importance et la qualité de différents milieux. En déduisant la qualité d'un habitat simplement par sa sélection, de mauvaises conclusions peuvent en être déduites. Nous conseillons une extrême prudence lorsque la qualité d'un milieu est estimée à partir de réponses fonctionnelles sans avoir vérifié les conséquences de ces tactiques sur l'aptitude phénotypique.

## Originalité du projet

Plusieurs études ont cherché à décrire les réponses fonctionnelles dans la sélection de l'habitat (Mysterud et Ims 1998, Osko et al. 2004, Hebblewhite et Merrill 2008, Godvik et al. 2009, Houle et al. 2010, Mabile et al. 2012, Moreau et al. 2012). D'autres études ont évalué le lien entre la sélection de l'habitat et l'aptitude phénotypique via des mesures de performances (McLoughlin et al. 2006, McLoughlin et al. 2007, Dussault et al. 2012). Cependant, très peu d'études ont cherché à savoir si les réponses fonctionnelles en sélection de l'habitat permettent de maximiser l'aptitude phénotypique suite à des changements spatio-temporels dans l'environnement (voir Dussault et al. 2012, Leblond et al. 2013, Leclerc et al. 2013). Notre étude nous permet donc (1) de mieux comprendre comment les individus ajustent leurs comportements de sélection de l'habitat suite à des changements dans le paysage (p. ex. perturbations anthropiques) et (2) de mieux mettre en évidence certaines des conséquences des réponses fonctionnelles sur l'aptitude phénotypique. Dussault et ses collaborateurs (2013) et Leclerc (2013) ont cherché à définir, chez le caribou forestier, les stratégies de sélection de l'habitat des femelles qui ont perdu leur faon par prédation et celles dont le faon n'est pas mort. Ces deux études ont établi le lien entre la sélection de l'habitat, certaines réponses fonctionnelles et la survie des faons, alors que moi j'ai considéré la survie des femelles adultes comme mesure d'aptitude phénotypique. Leblond et collaborateurs (2013), quant à eux, ont cherché à comprendre comment la probabilité de survie des femelles adultes chez le caribou forestier varie selon la composition du domaine vital annuel et le comportement de sélection de l'habitat, cinq, dix et quinze jours avant la mort des individus. Dans un de leurs modèles, ils ont mesuré l'effet d'une augmentation de la densité de routes principales et de routes secondaires sur la probabilité de survie des adultes (modèles de Cox) en fonction de la densité totale de routes. Toutefois, c'est la seule réponse fonctionnelle qui a été considérée dans l'étude. Dans mon étude, j'évalue le lien entre différentes réponses fonctionnelles dans la sélection de l'habitat par rapport à l'abondance de coupe dans le domaine vital et l'état des individus à la fin du suivi télémétrique (mort ou vivant), et non pas leur probabilité de survie.

## **Perspectives**

Cette étude permet de clarifier une partie du lien entre les réponses fonctionnelles dans la sélection de l'habitat et l'aptitude phénotypique. Néanmoins, certains éléments ne sont pas encore clairs et mériteraient d'être étudiés davantage. Nous avons été en mesure de démontrer que les réponses fonctionnelles peuvent mener à une réduction de l'aptitude phénotypique. Toutefois, bien qu'il soit fort probable que certaines réponses fonctionnelles puissent aussi augmenter l'aptitude phénotypique, nous ne pouvons pas conclure définitivement sur ce point. Nous avons cherché à établir le lien entre la sélection pour des milieux que l'on pensait être risqué en termes de prédation, mais il serait aussi possible de reprendre notre approche pour voir si les milieux considérés comme des refuges sont effectivement associés à un risque de mortalité plus faible. Il pourrait notamment être intéressant de comparer l'aptitude phénotypique qui résulte de réponses fonctionnelles associées aux perturbations naturelles (p. ex. feux) versus aux perturbations anthropiques (p. ex. coupes). Dans le cas où les espèces ont évolué avec les perturbations naturelles, il devrait déjà y avoir eu adaptation et on pourrait donc s'attendre à observer des réponses fonctionnelles qui augmentent l'aptitude phénotypique, contrairement à ce que nous avons observé avec les perturbations anthropiques.



## BIBLIOGRAPHIE GÉNÉRALE

- Adams, L. G. et B. W. Dale. 1998. Reproductive performance of female Alaskan caribou. *Journal of Wildlife Management* **62**:1184-1195.
- Anderson, E. D., R. A. Long, M. P. Atwood, J. G. Kie, T. R. Thomas, P. Zager, et R. T. Bowyer. 2012. Winter resource selection by female mule deer *Odocoileus hemionus*: functional response to spatio-temporal changes in habitat. *Wildlife Biology* **18**:153-163.
- Basille, M., D. Fortin, C. Dussault, J. P. Ouellet, et R. Courtois. 2013. Ecologically based definition of seasons clarifies predator-prey interactions. *Ecography* **36**:220-229.
- Bergerud, A. T. 1988. Caribou, wolves and man. *Trends in Ecology & Evolution* **3**:68-72.
- Bergerud, A. T. 1996. Evolving perspectives on caribou population dynamics, have we got it right yet? *Rangifer Sp. Iss.* **9**:95-116.
- Bergerud, A. T. et J. P. Elliot. 1986. Dynamics of caribou and wolves in northern British-Columbia. *Revue Canadienne De Zoologie* **64**:1515-1529.
- Bjørneraas, K., E. J. Solberg, I. Herfindal, B. V. Moorter, C. M. Rolandsen, J.-P. Tremblay, C. Skarpe, B.-E. Sæther, R. Eriksen, et R. Astrup. 2011. Moose *Alces alces* habitat use at multiple temporal scales in a human-altered landscape. *Wildlife Biology* **17**:44-54.
- Boucher, Y., D. Arseneault, L. Sirois, et L. Blais. 2009. Logging pattern and landscape changes over the last century at the boreal and deciduous forest transition in Eastern Canada. *Landscape Ecology* **24**:171-184.
- Bowman, J., J. C. Ray, A. J. Magoun, D. S. Johnson, et F. N. Dawson. 2010. Roads, logging, and the large-mammal community of an eastern Canadian boreal forest. *Revue Canadienne De Zoologie* **88**:454-467.
- Brown, J. S. 1999. Vigilance, patch use and habitat selection: foraging under predation risk. *Evolutionary Ecology Research* **1**:49-71.
- COSEPAC. 2002. Évaluation et rapport de situation du COSEPAC sur le caribou des bois (*Rangifer tarandus caribou*) au Canada - Mise à jour. Comité sur la situation des espèces en péril au Canada:xii+ 112.
- Courbin, N., D. Fortin, C. Dussault, et R. Courtois. 2009. Landscape management for woodland caribou: the protection of forest blocks influences wolf-caribou co-occurrence. *Landscape Ecology* **24**:1375-1388.
- Courbin, N., D. Fortin, C. Dussault, et R. Courtois. 2013. Logging-induced changes in habitat network connectivity shape behavioral interactions in the wolf-caribou-moose system. *Ecological Monographs*. **Sous Presse**
- Courtois, R., C. Dussault, F. Potvin, et G. Daigle. 2002. Habitat selection by moose (*Alces alces*) in clear-cut landscapes. *Alces* **38**:177-192.
- Courtois, R. et J.-P. Ouellet. 2007. Modeling the impact of moose and wolf management on persistence of woodland caribou. *Alces* **43**:13-27.
- Courtois, R., J. P. Ouellet, L. Breton, A. Gingras, et C. Dussault. 2007. Effects of forest disturbance on density, space use, and mortality of woodland caribou. *Ecoscience* **14**:491-498.
- Courtois, R., J. P. Ouellet, et B. Gagne. 1998. Characteristics of cutovers used by moose (*Alces alces*) in early winter. *Alces* **34**:201-211.

- Crête, M. 1988. Forestry practices in Quebec and Ontario in relation to moose population dynamics. *Forestry Chronicle* **64**:246-250.
- Crête, M., C. Morneau, et R. Nault. 1990. Biomasse et espèces de lichens terrestres disponibles pour le caribou dans le nord du Québec. *Revue Canadienne De Botanique* **68**:2047-2053.
- Danchin, E., L.-A. Giraldeau, et F. Cézilly. 2005. *Écologie comportementale*. Dunod, Paris.
- Dussault, C., J. P. Ouellet, R. Courtois, J. Huot, L. Breton, et H. Jolicoeur. 2005. Linking moose habitat selection to limiting factors. *Ecography* **28**:619-628.
- Dussault, C., V. Pinard, J. P. Ouellet, R. Courtois, et D. Fortin. 2012. Avoidance of roads and selection for recent cutovers by threatened caribou: fitness-rewarding or maladaptive behaviour? *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **279**:4481-4488.
- Dyer, S. J., J. P. O'Neill, S. M. Wasel, et S. Boutin. 2001. Avoidance of industrial development by woodland caribou. *Journal of Wildlife Management* **65**:531-542.
- Équipe de rétablissement du caribou forestier du Québec. 2013. *Plan de rétablissement du caribou forestier (Rangifer tarandus caribou) au Québec — 2013-2023*, produit pour le compte du ministère du Développement durable, de l'Environnement, de la Faune et des Parcs du Québec, Faune Québec, 110 p.
- Falcucci, A., P. Ciucci, L. Maiorano, L. Gentile, et L. Boitani. 2009. Assessing habitat quality for conservation using an integrated occurrence-mortality model. *Journal of Applied Ecology* **46**:600-609.
- Ferguson, S. H. et P. C. Elkie. 2005. Use of lake areas in winter by woodland caribou. *Northeastern Naturalist* **12**:45-66.
- Fletcher, R. J., J. L. Orrock, et B. A. Robertson. 2012. How the type of anthropogenic change alters the consequences of ecological traps. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **279**:2546-2552.
- Fortin, D., H. L. Beyer, M. S. Boyce, D. W. Smith, T. Duchesne, et J. S. Mao. 2005. Wolves influence elk movements: behavior shapes a trophic cascade in Yellowstone National Park. *Ecology* **86**:1320-1330.
- Fortin, D., P. L. Buono, A. Fortin, N. Courbin, C. T. Gingras, P. R. Moorcroft, R. Courtois, et C. Dussault. 2013. Movement responses of caribou to human-induced habitat edges lead to their aggregation near anthropogenic features. *American Naturalist* **181**:827-836.
- Fortin, D., R. Courtois, P. Etcheverry, C. Dussault, et A. Gingras. 2008. Winter selection of landscapes by woodland caribou: behavioural response to geographical gradients in habitat attributes. *Journal of Applied Ecology* **45**:1392-1400.
- Franzmann, A. W. et C. C. Schwartz. 1985. Moose twinning rates - A possible population condition assessment. *Journal of Wildlife Management* **49**:394-396.
- Fryxell, J. M. et P. Lundberg. 1997. *Individual behavior and community dynamics*. Chapman & Hall.
- Gaillard, J. M., M. Festa-Bianchet, N. G. Yoccoz, A. Loison, et C. Toigo. 2000. Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics* **31**:367-393.
- Gaillard, J. M., M. Hebblewhite, A. Loison, M. Fuller, R. Powell, M. Basille, et B. Van Moorter. 2010. Habitat-performance relationships: finding the right metric at a given spatial scale. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* **365**:2255-2265.



- Garshelis, D. L. 2000. Delusions in habitat evaluation: measuring use, selection, and importance. *Research Techniques in Animal Ecology*:111-164.
- Gillies, C. S., M. Hebblewhite, S. E. Nielsen, M. A. Krawchuk, C. L. Aldridge, J. L. Frair, D. J. Saher, C. E. Stevens, et C. L. Jerde. 2006. Application of random effects to the study of resource selection by animals. *Journal of Animal Ecology* **75**:887-898.
- Godvik, I. M. R., L. E. Loe, J. O. Vik, V. Veiberg, R. Langvatn, et A. Mysterud. 2009. Temporal scales, trade-offs, and functional responses in red deer habitat selection. *Ecology* **90**:699-710.
- Gomulkiewicz, R. et R. D. Holt. 1995. When does evolution by natural-selection prevent extinction? *Evolution* **49**:201-207.
- Haag, C. R., M. Saastamoinen, J. H. Marden, et I. Hanski. 2005. A candidate locus for variation in dispersal rate in a butterfly metapopulation. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **272**:2449-2456.
- Hall, L. S., P. R. Krausman, et M. L. Morrison. 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin* **25**:173-182.
- Halofsky, J. S. et W. J. Ripple. 2008. Fine-scale predation risk on elk after wolf reintroduction in Yellowstone National Park, USA. *Oecologia* **155**:869-877.
- Hebblewhite, M. et E. Merrill. 2008. Modelling wildlife-human relationships for social species with mixed-effects resource selection models. *Journal of Applied Ecology* **45**:834-844.
- Heinrichs, J. A., D. J. Bender, D. L. Gummer, et N. H. Schumaker. 2010. Assessing critical habitat: evaluating the relative contribution of habitats to population persistence. *Biological Conservation* **143**:2229-2237.
- Hins, C., J.-P. Ouellet, C. Dussault, et M.-H. St-Laurent. 2009. Habitat selection by forest-dwelling caribou in managed boreal forest of eastern Canada: evidence of a landscape configuration effect. *Forest Ecology and Management* **257**:636-643.
- Houle, M., D. Fortin, C. Dussault, R. Courtois, et J. P. Ouellet. 2010. Cumulative effects of forestry on habitat use by gray wolf (*Canis lupus*) in the boreal forest. *Landscape Ecology* **25**:419-433.
- Indermaur, L., M. Schaub, J. Jokela, K. Tockner, et B. R. Schmidt. 2010. Differential response to abiotic conditions and predation risk rather than competition avoidance determine breeding site selection by anurans. *Ecography* **33**:887-895.
- Jaenike, J. et R. D. Holt. 1991. Genetic-variation for habitat preference - evidence and explanations. *American Naturalist* **137**:S67-S90.
- James, A. R. C., S. Boutin, D. M. Hebert, et A. B. Rippin. 2004. Spatial separation of caribou from moose and its relation to predation by wolves. *Journal of Wildlife Management* **68**:799-809.
- Johnson, C. J., K. L. Parker, et D. C. Heard. 2001. Foraging across a variable landscape: behavioral decisions made by woodland caribou at multiple spatial scales. *Oecologia* **127**:590-602.
- Johnson, C. J., K. L. Parker, D. C. Heard, et M. P. Gillingham. 2002. A multiscale behavioral approach to understanding the movements of woodland caribou. *Ecological Applications* **12**:1840-1860.
- Johnson, D. H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* **61**:65-71.

- Joly, K., F. S. Chapin, et D. R. Klein. 2010. Winter habitat selection by caribou in relation to lichen abundance, wildfires, grazing, and landscape characteristics in northwest Alaska. *Ecoscience* **17**:321-333.
- Kokko, H. et W. Sutherland. 2001. Ecological traps in changing environments: ecological and evolutionary consequences of a behaviourally mediated Allee effect. *Evolutionary Ecology Research* **3**:537-551.
- Labbé, M.-C. 2012. Jeu prédateur-proie entre le caribou forestier et le loup gris: un effet saute-mouton spatialement structuré. Université Laval.
- Latombe, G., D. Fortin, et L. Parrott. 2013. Spatio-temporal dynamics in the response of woodland caribou and moose to the passage of gray wolf. *Journal of Animal Ecology* DOI: 10.1111/1365-2656.12108
- Leblond, M., J. Frair, D. Fortin, C. Dussault, J.-P. Ouellet, et R. Courtois. 2011. Assessing the influence of resource covariates at multiple spatial scales: an application to forest-dwelling caribou faced with intensive human activity. *Landscape Ecology* **26**:1433-1446.
- Leblond, M., Dussault, C., and J.-P. Ouellet. 2013. Impacts of human disturbances on large prey species: do behavioral reactions translate to fitness consequences? *PLoS ONE* **8**: e73695.
- Leclerc, M. 2013. Sélection des sites de mise bas et survie des faons chez le caribou forestier : Impacts de différentes stratégies comportementales sur la performance individuelle. Université du Québec à Rimouski.
- Mabille, G., C. Dussault, J.-P. Ouellet, et C. Laurian. 2012. Linking trade-offs in habitat selection with the occurrence of functional responses for moose living in two nearby study areas. *Oecologia* **170**:965-977.
- Manly, B. F. J., L. L. McDonald, D. L. Thomas, T. L. McDonald, et W. P. Erickson. 2002. Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies. 2nd edn edition, Dordrecht, Netherlands.
- Matthiopoulos, J., M. Hebblewhite, G. Aarts, et J. Fieberg. 2011. Generalized functional responses for species distributions. *Ecology* **92**:583-589.
- Mauritzen, M., S. E. Belikov, A. N. Boltunov, A. E. Derocher, E. Hansen, R. A. Ims, Ø. Wiig, et N. Yoccoz. 2003. Functional responses in polar bear habitat selection. *Oikos* **100**:112-124.
- Mayor, S. J., J. A. Schaefer, D. C. Schneider, et S. P. Mahoney. 2009. The spatial structure of habitat selection: a caribou's-eye-view. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* **35**:253-260.
- McCreadie, J. W., P. H. Adler, et R. F. Larson. 2012. Variation in larval fitness of a black fly species (Diptera: Simuliidae) over heterogeneous habitats. *Aquatic Insects* **34**:143-150.
- McLoughlin, P. D., M. S. Boyce, T. Coulson, et T. Clutton-Brock. 2006. Lifetime reproductive success and density-dependent, multi-variable resource selection. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **273**:1449-1454.
- McLoughlin, P. D., J. M. Gaillard, M. S. Boyce, C. Bonenfant, F. Messier, P. Duncan, D. Delorme, B. Van Moorter, S. Said, et F. Klein. 2007. Lifetime reproductive success and composition of the home range in a large herbivore. *Ecology* **88**:3192-3201.
- McLoughlin, P. D., E. Vander Wal, S. J. Lowe, B. R. Patterson, et D. L. Murray. 2011. Seasonal shifts in habitat selection of a large herbivore and the influence of human activity. *Basic and Applied Ecology* **12**:654-663.

- Moreau, G., D. Fortin, S. Couturier, et T. Duchesne. 2012. Multi-level functional responses for wildlife conservation: the case of threatened caribou in managed boreal forests. *Journal of Applied Ecology* **49**:611-620.
- Morris, D. W. 2003a. Toward an ecological synthesis: a case for habitat selection. *Oecologia* **136**:1-13.
- Morris, D. W. 2003b. How can we apply theories of habitat selection to wildlife conservation and management? *Wildlife Research* **30**:303-319.
- MRNF. 2010. Liste des espèces fauniques menacées ou vulnérables au Québec.
- Mysterud, A. et R. A. Ims. 1998. Functional responses in habitat use: availability influences relative use in trade-off situations. *Ecology* **79**:1435-1441.
- Newton, I. 1985. Lifetime reproductive output of female sparrowhawks. *Journal of Animal Ecology* **54**:241-253.
- Nielsen, S. E., M. S. Boyce, G. B. Stenhouse, et R. H. M. Munro. 2002. Modeling grizzly bear habitats in the Yellowhead Ecosystem of Alberta: taking autocorrelation seriously. *Ursus* **13**:45-56.
- Nielsen, S. E., A. B. A. Shafer, M. S. Boyce, et G. B. Stenhouse. 2013. Does learning or instinct shape habitat selection? *PLoS ONE* **8**:e53721.
- Osko, T. J., M. N. Hiltz, R. J. Hudson, et S. M. Wasel. 2004. Moose habitat preferences in response to changing availability. *Journal of Wildlife Management* **68**:576-584.
- Peters, W., M. Hebblewhite, N. DeCesare, F. Cagnacci, et M. Musiani. 2013. Resource separation analysis with moose indicates threats to caribou in human altered landscapes. *Ecography* **36**:487-498.
- Potvin, F., L. Breton, et R. Courtois. 2005. Response of beaver, moose, and snowshoe hare to clear-cutting in a Quebec boreal forest: a reassessment 10 years after cut. *Revue canadienne de recherche forestière* **35**:151-160.
- Rempel, R. S., P. C. Elkie, A. R. Rodgers, et M. J. Gluck. 1997. Timber-management and natural-disturbance effects on moose habitat: Landscape evaluation. *Journal of Wildlife Management* **61**:517-524.
- Rettie, W. J. et F. Messier. 1998. Dynamics of woodland caribou populations at the southern limit of their range in Saskatchewan. *Canadian Revue Canadienne De Zoologie* **76**:251-259.
- Rettie, W. J. et F. Messier. 2000. Hierarchical habitat selection by woodland caribou: its relationship to limiting factors. *Ecography* **23**:466-478.
- Ritchie, E. G., J. K. Martin, C. N. Johnson, et B. J. Fox. 2009. Separating the influences of environment and species interactions on patterns of distribution and abundance : competition between large herbivores. *Journal of Animal Ecology* **78**: 724-731.
- Robertson, B. A. et R. L. Hutto. 2006. A framework for understanding ecological traps and an evaluation of existing evidence. *Ecology* **87**:1075-1085.
- Roever, C. L., R. J. van Aarde, et K. Leggett. 2012. Functional responses in the habitat selection of a generalist mega-herbivore, the African savannah elephant. *Ecography* **35**:972-982.
- Rominger, E. M., C. T. Robbins, et M. A. Evans. 1996. Winter foraging ecology of woodland caribou in Northeastern Washington. *The Journal of Wildlife Management* **60**:719-728.
- Rominger, E. M., C. T. Robbins, M. A. Evans, et D. J. Pierce. 2000. Autumn foraging dynamics of woodland caribou in experimentally manipulated habitats, northeastern Washington, USA. *Journal of Wildlife Management* **64**:160-167.

- Rudolph, T. D. et P. Drapeau. 2012. Using movement behaviour to define biological seasons for woodland caribou. *Rangifer* **32**:295-307.
- Rudolph, T. D., Drapeau, P., St-Laurent, M.-H., et Imbeau, L. 2012. Status of woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) in the James Bay region of Northern Quebec. Scientific report presented to the Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec and the Grand Council of the Crees (Eeyou Istchee). Montreal, QC. 72 pp.
- Russell, D. E., K. L. Gerhart, R. G. White, et D. Van De Wetering. 1998. Detection of early pregnancy in caribou: Evidence for embryonic mortality. *Journal of Wildlife Management* **62**:1066-1075.
- Schlaepfer, M. A., M. C. Runge, et P. W. Sherman. 2002. Ecological and evolutionary traps. *Trends in Ecology & Evolution* **17**:474-480.
- 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.
- Serrouya, R., B. N. McLellan, S. Boutin, D. R. Seip, et S. E. Nielsen. 2011. Developing a population target for an overabundant ungulate for ecosystem restoration. *Journal of Applied Ecology* **48**:935-942.
- Sih, A. 1980. Optimal behavior - can foragers balance two conflicting demands. *Science* **210**:1041-1043.
- Smith, K. G., E. J. Ficht, D. Hobson, T. C. Sorensen, et D. Hervieux. 2000. Winter distribution of woodland caribou in relation to clear-cut logging in west-central Alberta. *Canadian Journal of Zoology* **78**:1433-1440.
- Stuart-Smith, A. K., C. J. A. Bradshaw, S. Boutin, D. M. Hebert, et A. B. Rippin. 1997. Woodland caribou relative to landscape patterns in northeastern Alberta. *Journal of Wildlife Management* **61**:622-633.
- Thaker, M., A. T. Vanak, C. R. Owen, M. B. Odgen, S. M. Niemann, et R. Slotow. 2011. Minimizing predation risk in a landscape of multiple predators: effects on the spatial distribution of African ungulates. *Ecology* **92**: 393-407.
- van Beest, F. M., A. Mysterud, L. E. Loe, et J. M. Milner. 2010. Forage quantity, quality and depletion as scale-dependent mechanisms driving habitat selection of a large browsing herbivore. *Journal of Animal Ecology* **79**:910-922.
- Verdolin, J. L. 2006. Meta-analysis of foraging and predation risk trade-offs in terrestrial systems. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **60**:457-464.
- Visscher, D. R., E. H. Merrill, D. Fortin, et J. L. Frair. 2006. Estimating woody browse availability for ungulates at increasing snow depths. *Forest Ecology and Management* **222**:348-354.
- Walsh, N. E., B. Griffith, et T. R. McCabe. 1995. Evaluating growth of the Porcupine caribou herd using a stochastic model. *The Journal of Wildlife Management* **59**:262-272.
- Weldon, A. J. et N. M. Haddad. 2005. The effects of patch shape on indigo buntings: evidence for an ecological trap. *Ecology* **86**:1422-1431.
- Whittington, J., M. Hebblewhite, N. J. DeCesare, L. Neufeld, M. Bradley, J. Wilmshurst, et M. Musiani. 2011. Caribou encounters with wolves increase near roads and trails: a time-to-event approach. *Journal of Applied Ecology* **48**: 1535-1542.
- Wilson, A. J. et D. H. Nussey. 2010. What is individual quality? An evolutionary perspective. *Trends in Ecology & Evolution* **25**:207-214.

- Wittmer, H. U., B. N. McLellan, R. Serrouya, et C. D. Apps. 2007. Changes in landscape composition influence the decline of a threatened woodland caribou population. *Journal of Animal Ecology* **76**:568-579.
- Wittmer, H. U., A. R. E. Sinclair, et B. N. McLellan. 2005. The role of predation in the decline and extirpation of woodland caribou. *Oecologia* **144**:257-267.



## ANNEXE

**Table S1. Average availability (%) of habitat types in caribou's 100 % MCP and average utilisation (%) of each habitat types in the fall and winter period from 2004 to 2012 in Quebec's boreal forest, Canada.**

Habitat types	Description	Cover (%)	Utilisation (%)
Water	Lakes, reservoirs, rivers, streams, wetlands	14.54	12.59
Closed mature conifer	> 60 % crown closure; coniferous trees represents $\geq 75$ % of total basal area; $\geq 50$ years old	15.51	12.63
Open conifer with lichen	> 20 % ground cover or > 33 % of total vegetation is lichen; conifers represent $\geq 75$ % of total basal area; $\geq 50$ years old	7.78	13.82
Open mature conifer forest without lichen	26-60 % crown closure; conifers represent $\geq 75$ % of total basal area; $\geq 50$ years old	34.08	33.27
Mixed/deciduous forest	Coniferous trees occupy < 75 % of total basal area; $\geq 50$ years old	5.01	4.49
Recent cuts (0-5 yrs)	Cutblock $\leq 5$ years old	4.13	1.65
Regenerating cuts (6-20 yrs)	Cutblock 6 to 20 years old	7.73	7.50
Old cut (21-50 yrs)	Cutblock 21 to 50 years old	0.71	0.77
Fires (0-50 yrs)	Burned areas $\leq 50$ years old	5.36	8.26
Roads	Maintained and logged roads	1.73	1.26
Open area	Shrubs, lichen heath, rock outcrops, herbs, bare surfaces	3.30	3.76