



Université du Québec
à Rimouski

**DÉTERMINATION DES IMPACTS RESPECTIFS DE LA
PERTE ET DE LA FRAGMENTATION DE LA FORÊT
MATURE SUR L'ÉCOLOGIE SPATIALE DES GRANDS
MAMMIFÈRES**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de gestion de la faune et de ses habitats en vue de
l'obtention du grade de Maître (ès) en Science

PAR

© **ESMAELLA RAYMOND-BOURRET**

Juillet 2017

Composition du jury :

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

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

**Christian Dussault, codirecteur de recherche, Ministère des Forêts de la Faune et des
Parcs**

**Mathieu Leblond, examinateur externe, Environnement et Changement climatique
Canada**

Dépôt initial le 12 avril 2017

Dépôt final le 23 juillet 2017

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

Nous avons beaucoup à préserver pour continuer d'observer et découvrir les mystères qui se cachent dans les détails du vivant.

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier mon directeur de recherche, Martin-Hugues St-Laurent, dont l'aide lors de la réalisation de ce projet a été des plus précieuses. Malgré les imprévus, j'ai toujours reçu beaucoup de soutien. Merci d'avoir partagé ton temps, tes connaissances et ton expérience. Ton enthousiasme et ton implication remarquable ont su nourrir ma motivation et ta grande disponibilité m'a permis de progresser rapidement. Je tiens également à remercier Christian Dussault, mon codirecteur, qui a su me faire profiter de son expertise variée, autant en gestion de la faune, qu'en sélection d'habitats et en rédaction. Ta touche personnelle m'a permis de corriger le tir à de nombreuses reprises. Tes judicieux conseils ont été écoutés avec grande attention et ont été très appréciés. Merci pour le temps que tu as investi dans mon projet et pour ta disponibilité.

Un merci spécial à Alain Caron pour son rôle clé dans ma formation et son aide en programmation, en analyses statistiques et spatiales, mais surtout, pour toutes les « petites questions » de ces dernières années. Merci aux évaluateurs du devis (Luc Sirois et Marc-André Villard) et du mémoire (Luc Sirois et Mathieu Leblond) pour leurs commentaires constructifs, qui m'ont permis de tirer le meilleur de ce travail. Merci à Kimberly Malcom pour la révision linguistique de l'article. Je n'aurais pas pu réaliser cette étude sans financement. Je remercie donc le Fonds de recherche – Nature et technologies (FRQNT),

ainsi que la Fondation de l'Université du Québec à Rimouski (FUQAR) et le Conseil de recherches en sciences naturelles et génie du Canada (CRSNG) pour les bourses d'études.

Cette expérience n'aurait jamais été la même si elle n'avait pas été partagée avec les membres de mon laboratoire, avec qui il a toujours été possible de discuter et argumenter de nos projets respectifs. Vos compétences réunies et votre facilité à l'entraide m'ont servi à de nombreuses reprises. Merci pour vos commentaires et votre contribution à cette belle expérience que fut la maîtrise, mais surtout pour votre complicité et votre esprit de camaraderie. Alexandra Pierre, Alexandre Lafontaine, Frédéric Lesmerises, Jonathan Frenette, Marie-Audrey Nadeau-Fortin, Mathieu Boudreau, Pascal Pettigrew, Rémi Lesmerises, Virginie Christopherson, merci. Travailler à vos côtés fut un plaisir.

Lorsque j'ai accepté ce projet de maîtrise, j'étais loin de m'imaginer comment il se terminerait. Ce qui devait être une courte expérience de deux ans a dû faire un peu de place à l'agrandissement de notre belle famille. Les compromis entre ces deux belles aventures ont parfois été déchirants et je ne peux que souligner le soutien inconditionnel de mon allié le plus précieux, Marc-Denis. Chère Sophie, tes éclats de rire ont été les meilleures des motivations et ta joie de vivre a rempli chaque journée depuis les 13 derniers mois.

AVANT-PROPOS

Ce mémoire est présenté sous la forme d'un article destiné à être soumis à une revue scientifique. La version anglaise est ici présentée. Une revue de littérature et une conclusion générale ont été ajoutées au mémoire afin de préciser le contexte de l'étude et de fournir un supplément d'informations à l'article.

RÉSUMÉ

À l'échelle mondiale, la perte d'habitats et leur fragmentation représentent la plus grande menace à la biodiversité et sont responsables de nombreuses extinctions récentes. En forêt boréale, ces changements induisent une modification en cascade des relations trophiques du système liant le caribou forestier (*Rangifer tarandus caribou*) à ses prédateurs et aux proies alternatives, et résultent en une augmentation de la pression de prédation sur le caribou. Ce projet avait pour principal objectif de départager et quantifier les impacts respectifs de la perte et de la fragmentation de la forêt boréale mature sur l'écologie spatiale du caribou et des principales espèces avec lesquelles il interagit. Pour ce faire, nous avons caractérisé, à l'aide de données GPS, les patrons de sélection d'habitat du caribou forestier, de l'orignal (*Alces americanus*), du loup gris (*Canis lupus*) et de l'ours noir (*Ursus americanus*), dans le contexte de perturbations qu'offre la forêt boréale de Charlevoix. Cela nous a permis de cartographier la probabilité d'occurrence et de co-occurrence de ces espèces dans différents niveaux simulés de perte et de fragmentation de l'habitat. Basé sur des paysages réels, nous avons ainsi modélisés l'ajout progressif de peuplements forestiers mature. Nos résultats démontrent la grande influence de la fragmentation dans le comportement de sélection des ressources des différentes espèces, qui impactait négativement le caribou et favorisait le loup et l'ours. La perte de couvert forestier mature entraînait une diminution de la probabilité d'occurrence du caribou et une augmentation de celle du loup et de l'orignal durant certaines périodes biologiques. C'est d'ailleurs dans les coupes forestières de moins de 5 ans que l'on retrouvait la plus forte probabilité de co-occurrence entre le caribou et les trois autres espèces, alors que les habitats matures affichaient une probabilité réduite. Ces résultats suggèrent que les perturbations anthropiques, entraînant la perte et la fragmentation de forêt mature, modifient l'utilisation de l'espace des grands mammifères de la forêt boréale de manière à modifier les relations prédateur-proie-compétiteur, au détriment du caribou forestier.

Mots clés : Aménagement forestier, caribou forestier, co-occurrence, loup gris, orignal, ours noir, sélection d'habitat, simulation.

ABSTRACT

Worldwide, habitat loss and fragmentation represent the greatest threat to biodiversity and are responsible for many recent extinction events. In the boreal forest, these changes induce a modification in the trophic relationships of the system linking woodland caribou to its predators and alternative prey, resulting in an increased predation pressure on caribou. The main objective of this project was to identify and quantify the respective impacts of the loss and the fragmentation of mature boreal forest on spatial ecology of caribou and the main species with which it interacts. To do so, we characterized the habitat selection patterns of the forest caribou, moose (*Alces americanus*), grey wolf (*Canis lupus*) and black bear (*Ursus americanus*), in the context of disturbances found in the boreal forest of Charlevoix. This allowed us to map the relative probability of occurrence and co-occurrence of these species in simulated levels of habitat loss and fragmentation in landscapes representative of the regions where these prey and predators coexist. Based on real landscapes, we have modeled the progressive addition of mature forest stands. Our results demonstrate the great importance of fragmentation in the selection behavior of the different species. The loss of mature forest cover resulted in a decrease in the probability of caribou occurrence and in an increase in the probability of wolf and moose occurrence during certain biological periods. In addition, the highest probability of co-occurrence between caribou and the other three species was found in ≤ 5 year-old cutblocks, while a lower probability was found in mature habitats. These results suggest that anthropogenic disturbances, leading to the loss and fragmentation of mature forest, modify the spatial selection patterns of large mammals in the boreal forest, ultimately modifying predator-prey relationships in a way that is detrimental to caribou.

Keywords: Black bear, co-occurrence, forest management, grey wolf, habitat selection, moose, simulation woodland caribou.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	ix
AVANT-PROPOS.....	xi
RÉSUMÉ.....	xiii
ABSTRACT	xv
TABLE DES MATIÈRES.....	xvii
LISTE DES TABLEAUX	xix
LISTE DES FIGURES.....	xxi
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
PERTURBATION INDUISANT LA PERTE ET LA FRAGMENTATION DE L'HABITAT	4
RÉPONSE DE LA GRANDE FAUNE	6
OBJECTIFS, HYPOTHÈSES ET PRÉDICTIONS.....	10
CHAPITRE 1 IMPACTS DE LA PERTE DE FORÊT MATURE ET LA FRAGMENTATION SUR LA DISTRIBUTION SPATIALE DES PROIES ET PRÉDATEURS	14
1.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE	14
1.2 IMPACTS OF MATURE FOREST LOSS AND FRAGMENTATION ON THE SPATIAL DISTRIBUTION OF LARGE MAMMALS IN BOREAL FOREST	16
CONCLUSION GÉNÉRALE	68
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	75

LISTE DES TABLEAUX

Table 1. Ranking of the candidate models assessing the habitat selection for caribou, moose, bears and wolves in Charlevoix (Québec, Canada), using relative BIC. Models are details in supplementary material Table SI	58
Table 2. Mixed-effects resource selection models for caribou, moose, wolves and bears in Charlevoix (Québec, Canada), with their selection coefficients and r_s for the k -fold cross validation, based on 10 iterations	59
Table 3. Proportion of explained variance in relative probability of occurrence associated with mature forest loss (250m), fragmentation metrics and their intersection, for caribou, moose, bears and wolves in Charlevoix (Québec, Canada) based on adjusted- R^2	60
Table SI. Details of the candidate models assessing the resources selection for caribou, moose, wolves and bears in Charlevoix (Québec, Canada)....	64

LISTE DES FIGURES

- Figure 1:** Relationship between the mean relative probability of occurrence of caribou (a), moose (b), wolves (c) and bears (d) and the distance of the closest patch of mature forest to the next closest patch of mature forest during the three biological periods. Two nearby patches have a low isolation value whereas two remote patches have a higher isolation value. We calculated the slope and 95% confidence intervals using linear regression with landscape and level of mature forest loss as fixed effects. 61
- Figure 2:** Mean \pm SD relative probability of co-occurrence between a) caribou and moose, b) caribou and wolf c) caribou and bear in different habitat types during the three biological periods. Mature forest loss represent de combination of 0-5 years old cutblocks, 6-20 years old cutblocks 0-20 years old natural disturbance, roads and stand in regeneration habitat type..... 62
- Figure 3:** Mean (\pm SD) relative probability of occurrence of a) caribou, b) moose, c) wolves and d) bears during the three biological periods, according to increasing levels of mature forest loss (%) in the landscape..... 63
- Figure SI:** Map of the study area, delineated using 100% minimum convex polygons (MCP) of moose, wolves, bears and 15 km buffer around caribou MCP.. 65
- Figure SII:** Relationship between the mean relative probability of occurrence of a) caribou, b) moose and c) wolves and the mean size of the closest mature forest patch. We calculated the slope and 95% confidence intervals using linear regression with landscape and mature forest loss level in the landscape as fixed effects for each species and biological period..... 66
- Figure SIII:** Relationship between the mean relative probability of occurrence of a) caribou, b) moose, c) wolves and d) bears and the mean decay distance to edge. We calculated the slope and 95% confidence intervals using linear regression with landscape and mature forest loss level in the landscape as fixed effects for each species and biological period..... 67

INTRODUCTION GÉNÉRALE

À l'échelle mondiale, la perte et la fragmentation de l'habitat représentent la plus grande menace à la biodiversité (Meffe et al., 1997; Fahrig, 2001; Brooks et al., 2002; Bartlett et al., 2016). Ces deux facteurs sont responsables de nombreuses extinctions récentes en plus d'être les principales causes du déclin de plusieurs espèces (Reid et Miller, 1989; Baillie et al., 2004; Bonelli et al., 2011). La perte se définit comme étant la destruction d'un habitat résultant en une diminution de sa superficie initiale à l'échelle du paysage, conjointement à l'augmentation de la superficie d'un autre type d'habitat (St-Laurent et al., 2009). La fragmentation se définit comme étant la division d'une large superficie d'habitat continue en plusieurs parcelles de superficies inférieures, isolées les unes des autres par une matrice d'habitats différents de celle initialement présente, et résultant en une augmentation des bordures et une diminution de l'habitat d'intérieur (Wilcove et al., 1986; Haila, 1999; Franklin et al., 2002).

La fragmentation s'avère un concept plus difficile à quantifier que la perte d'habitat (McGarigal et al., 2002), en effet, il existe plus d'une quarantaine de mesures permettant de l'évaluer, dont entre autres la connectivité, le nombre, la taille et la forme des parcelles,

ainsi que l'apparition de bordures et leur densité (Fahrig, 2003; Wang et al., 2014). La prise en compte de plusieurs de ces facteurs est importante puisque par exemple, si certaines espèces sont sensibles au nombre de fragments (Fahrig, 2003), d'autres seront d'avantage affectées par la quantité de bordures (Chalfound et al., 2002). Une autre difficulté associée au concept de fragmentation consiste à en dissocier les effets de ceux engendrés par la perte, puisque ces deux processus surviennent simultanément et peuvent mener à des réponses distinctes par la faune (Fahrig, 2003; St-Laurent et al., 2009). En départageant bien les impacts respectifs de la perte et de la fragmentation d'habitat, il serait possible d'orienter les stratégies de conservation et d'aménagement de l'habitat vers les modalités permettant de réduire l'influence du facteur le plus dommageable pour une espèce ou un groupe d'espèces.

De nombreux auteurs ont rapporté une plus grande influence de la perte par rapport à la fragmentation d'habitat (Fahrig, 2003; St-Laurent et al., 2009; Mortelliti, et al., 2011). D'autres auteurs suggèrent que l'impact de la fragmentation est réduit à faibles niveaux de perte, mais qu'il s'accroît à l'approche d'un seuil de 30% d'habitat résiduel (Andrén, 1994; Villard et Metzger, 2014). Les effets de la fragmentation seraient alors additifs à ceux de la perte, mais négligeables lorsque la perte dépasse 95% (Mortellini et al., 2011). La perte d'habitat préférentiel pour une espèce est reconnue comme ayant un effet négatif sur le taux de croissance, le succès reproducteur et le succès de la quête alimentaire (Rode et al., 2014 chez l'ours polaire, *Ursus maritimus*), ainsi que la probabilité d'occurrence

(Mortellini et al., 2011 chez des rongeurs arboricoles) et l'abondance (St-Laurent et al., 2009 chez des oiseaux forestiers) de plusieurs espèces (voir la revue de littérature Fahrig 2003). La fragmentation, quant à elle, produit une large gamme d'effets à plusieurs échelles spatiales et niveaux d'organisation biologique, parmi lesquels on compte l'augmentation du taux de mortalité (Fahrig, 2003), la modification de la distribution (Mortellini et al., 2011 chez le loir muscardin, *Muscardinus avellanarius*; Fahrig, 2003), la diminution de la diversité génétique (Fahrig, 2003; Junge et al., 2014 chez des poissons), ainsi qu'un déséquilibre des réseaux trophiques favorisant les espèces généralistes aux dépens des spécialistes (Villard et Metzger, 2014; Martinson et Fagan, 2014).

Considérant que les caractéristiques du milieu nécessaires à la survie et la pérennité d'une espèce lui sont propres, chacune réagit différemment à la perte et à la fragmentation des habitats (Fahrig et Merriam, 1994; St-Laurent et al., 2009). En effet, ce qui représente une perte d'habitat pour une espèce ne l'est pas nécessairement pour une autre. De même, ce ne sont pas toutes les espèces qui réagissent négativement à la fragmentation (Haila, 1999; Mendes et al., 2017), soulignant l'importance de distinguer l'effet de ces deux processus pour une espèce donnée.

PERTURBATION INDUISANT LA PERTE ET LA FRAGMENTATION DE L'HABITAT

La perte et la fragmentation d'habitat touchent l'ensemble des écosystèmes planétaires, que ce soit au niveau marin (Rielly-Carroll & Freestone, 2017), dulcicole (Pavlova et al., 2016) ou terrestre (He et al., 2014). C'est sans doute dans les écosystèmes forestiers que ces facteurs sont les plus marquants avec la perte de 9,9% de la forêt d'intérieur mondiale en 12 ans (Riitters et al., 2016) et la moitié de la superficie forestière ancestrale (depuis 8000 ans), dont la grande majorité se retrouve maintenant en forêt boréale (Bryant et al., 1997).

De façon naturelle, la perte et la fragmentation en milieu forestier sont engendrées par des perturbations (p. ex. chablis, épidémies d'insectes, verglas, feux) qui induisent souvent une structure inéquienne des peuplements forestiers (Attiwill, 1994; Gromtsev, 2002; Kuuluvainen, 2009; Crausbay et Martin, 2016) à laquelle la faune est généralement adaptée (Hunter, 1993; Bengtsson et al., 2000; Sitters et al., 2016). Suite à l'industrialisation (p. ex. : agriculture, urbanisation, exploitation forestière, réseau routier), les perturbations anthropiques sont aujourd'hui les principales formes de perturbations qui façonnent les paysages forestiers (Haila, 1999; Burton et al., 2003; Leboeuf, 2012).

L'industrie forestière a joué un rôle de premier plan dans la modification du paysage boréal, qui porte les stigmates de plus d'un siècle d'exploitation intensive à l'échelle mondiale (Axelsson et Östlund, 2001; Boucher et al., 2009). Celle-ci demeure un moteur de

perturbation important, notamment au Canada, avec une augmentation de plus de 30% du volume de bois récolté entre 1991 et 2004 (Environnement Canada, 2014a). Suite à cette exploitation, seulement 20 à 25% des forêts canadiennes étaient vierges de tout développement anthropique au début des années 2000 (Burton et al., 2003). Parallèlement à ces coupes, on observe le développement d'un réseau complexe de chemins forestiers qui représente une importante source de fragmentation mais aussi une perte nette et fonctionnelle d'habitat (Bennett, 2017). La perte fonctionnelle d'habitat survient lorsque des habitats physiquement disponibles sont rendus inutilisables ou inintéressants pour la faune en raison de l'évitement d'une structure (p. ex. : les forêts en bordure de routes) (Polfus et al., 2011). Cette problématique est préoccupante puisque déjà en 2002 on construisait ~ 5000 km de nouvelles voies d'accès en forêt au Québec annuellement et ce, sans compter les chemins forestiers secondaires et tertiaires (Coulombe et al., 2004).

En résumé, toutes ces perturbations ont contribué au rajeunissement des forêts, entraîné une diminution de la représentation des peuplements de conifères et favorisé la conversion de peuplements inéquiens vers une structure équiienne ainsi que l'enfeuillement des parterres perturbés (Östlund et al., 1997; Jackson et al., 2000; Cyr et al., 2009; Venier et al., 2014). Ces profonds changements ont finalement résulté en une modification notable de la structure et de la composition des peuplements forestiers, impactant au passage les communautés animales (Lindenmayer et Franklin, 2003).

RÉPONSE DE LA GRANDE FAUNE

Plusieurs grands mammifères cohabitent en forêt boréale, dont plusieurs prédateurs tels que loup gris (*Canis lupus*) et l'ours noir (*Ursus americanus*) ainsi que des proies comme l'orignal (*Alces americanus*) et le caribou forestier (*Rangifer tarandus caribou*). Si certaines espèces sont moins sensibles aux perturbations, d'autres en sont fortement affectées. C'est le cas du caribou forestier, un écotype dont la conservation au Canada est précarisée par la perte, l'altération et la fragmentation de son habitat; cette espèce est d'ailleurs menacée en vertu de la Loi sur les espèces en péril (Environnement Canada, 2014b). Le caribou est intimement lié aux forêts matures (Basille et al., 2011), où l'on retrouve la plus grande disponibilité de sa principale ressource alimentaire hivernale, le lichen (Boudreault et al., 2009; Thompson et al., 2014). Plusieurs études ont d'ailleurs documenté l'évitement des coupes forestières et des peuplements en régénération par le caribou (Vors et al., 2007; Courtois et al., 2008) pour lequel ces milieux représentent une perte d'habitat préférentiel en plus d'augmenter le risque de prédation des adultes par le loup gris (Bergerud, 1974; Seip, 1992; Losier et al. 2015; Gagné et al., 2016) et des faons par l'ours noir (Courtois et al., 2007; Dussault et al. 2012; Leclerc et al. 2014; Leblond et al., 2016). Il existe d'ailleurs une relation positive entre la proportion perturbée de son domaine vital et le taux de mortalité chez le caribou (Courtois et al., 2007; Leclerc et al., 2014). Les changements qui surviennent dans l'habitat du caribou induisent une modification en cascade des relations trophiques le liant à ses prédateurs (loup-ours) et aux

proies alternatives du loup (principalement l'orignal). Ultiment, ces changements résultent en une augmentation de la pression de prédation sur le caribou (Festa-Bianchet et al., 2011). Cette situation s'explique principalement par le partage d'un prédateur commun, le loup gris, entre le caribou et l'orignal. Ce phénomène a été appelé « compétition apparente » (Holt, 1977).

Dans le système caribou – orignal – loup, les densités élevées d'originaux soutiennent des densités élevées de loups, ce qui résulte en l'augmentation de la prédation sur le caribou (Seip, 1992; Tremblay-Gendron, 2012). L'une des principales stratégies anti-prédatrices du caribou serait de se séparer spatialement de l'habitat de l'orignal et par le fait même de celui du loup (James & Stuart-Smith, 2000; James et al., 2004; Leblond et al., 2016). Pour ce faire, il évite les coupes récentes ainsi que les peuplements mixtes et décidus, et se réfugie dans les peuplements résineux matures (Courbin et al., 2009; Lesmerises et al., 2013a). Comme ces peuplements forestiers se raréfient dans les forêts aménagées, le caribou se voit confiné dans des habitats sub-optimaux (Beauchesne et al. 2014) où l'orignal est présent (Hins et al., 2009; Peters et al., 2013). Pour le caribou, le risque d'y rencontrer un prédateur est donc plus élevé (Fortin et al. 2015; Losier et al. 2015; Ehlers et al., 2016). De plus, la fragmentation du milieu augmente la fidélité du caribou au territoire, ce qui se répercute négativement sur sa survie, notamment en augmentant sa prédictibilité par le loup (Lafontaine et al., 2017).

L'orignal sélectionne les zones fragmentées pour l'établissement de son domaine vital (Courtois et al., 2002) et fréquente donc, en alternance, les jeunes peuplements pour s'alimenter et les îlots de forêts matures pour s'abriter (Bjørneraas et al., 2011). Il profite de la perte du couvert forestier mature puisqu'à moyen terme, la régénération qui s'installe suite à une coupe lui offre une source de nourriture importante, particulièrement en forêt boréale (Potvin et al., 2005; Gagné et al., 2016). Une augmentation de la densité d'originaux est généralement notée 10 à 15 ans après des feux et des coupes (Potvin et al., 2005), ce qui induit une réponse numérique chez le loup dont l'orignal est une des principales proies (Larivière et al., 2000; Derbridge 2012).

Le loup se nourrit essentiellement de grands ongulés (Mech et Boitani, 2003). Il fréquente la forêt de conifères matures et les forêts en régénération de 20 à 40 ans sur une base annuelle, et sélectionne les coupes de 6 à 20 ans, qui résultent de perturbations naturelles ou de coupes et ce, de l'été jusqu'au début de l'hiver (Hebblewhite et al., 2005; Lesmerises et al., 2012; Gagné et al., 2016). La co-occurrence entre le loup et orignal est très élevée durant toute l'année, alors que c'est surtout à l'hiver et au printemps que la co-occurrence augmente entre le caribou et le loup, particulièrement dans l'est du Canada (Courbin et al., 2009; Basille et al., 2013).

L'ours noir se retrouve presque partout en forêt boréale. Bien que la forêt boréale mature représente un habitat de faible qualité pour cette espèce, l'ours retrouve une quantité relativement élevée de nourriture dans les strates herbacées et arbustives des coupes et des

bords de routes (Brodeur et al., 2008; Bastille-Rousseau et al., 2011). Considérant son régime alimentaire omnivore fortement orienté vers l'ingestion de végétaux, l'ours noir préfère les peuplements feuillus et les parterres en régénération (Rogers, 1987; Brodeur et al., 2008; Latham et al., 2011) et est donc favorisé en forêt boréal par la perte du couvert forestier mature. L'ours s'avère toutefois être un chasseur opportuniste – quoiqu'important – de faons de caribous et d'originaux (Ballard, 1994; Bastille-Rousseau et al., 2011; Dussault et al., 2012). Conséquemment, les femelles caribous qui perdent leur faon par prédation en forêt boréale sont celles qui sélectionnent les secteurs favorables aux ours (Leblond et al., 2016).

Plusieurs études ont caractérisé l'utilisation des attributs du paysage de ces différentes espèces dans un contexte d'altération de la forêt boréale (p. ex. : James et al., 2004; Vors et al., 2007; Brodeur et al., 2008; Lesmerises et al., 2012; Ehlers et al., 2016), mettant en évidence la diversité et la complexité des réponses comportementales de chacune d'elles. Ces réponses spécifiques peuvent se traduire par une modification des relations interspécifiques et compromettre l'équilibre de ce réseau trophique (Holt 1977; Latham et al., 2011; Bastille-Rousseau et al., 2011; Gagné et al., 2016). En effet, en plus de réagir à la modification de son habitat, une espèce doit simultanément s'ajuster aux réponses des guildes de prédateurs et de compétiteurs avec lesquelles elle cohabite. Ceci démontre l'importance de considérer non seulement l'effet direct de l'altération du paysage sur la réponse d'une espèce, mais aussi l'effet indirect d'une modification des relations

prédateurs – proies – compétiteurs pour comprendre l'étendue des impacts de la perte et de la fragmentation d'habitat. Une première étape vers l'atteinte de cet objectif consiste à s'intéresser à la dynamique spatiale entre ces espèces.

Bien que certaines études aient utilisé des variables qui témoignent de la perte de couvert forestier (p. ex. : Courbin et al., 2009; Bowman et al., 2010; Latham et al., 2011; Losier et al., 2015) et que d'autres aient intégré des paramètres de fragmentation (p. ex. : Courtois et al., 2002; Hebblewhite et al., 2005; Courbin et al., 2014), aucune n'avait encore évalué la réponse fonctionnelle à la fois du caribou, de l'orignal, du loup et de l'ours à la perte et la fragmentation de la forêt mature à l'aide d'une même approche méthodologique.

OBJECTIFS, HYPOTHÈSES ET PRÉDICTIONS

Ce projet avait pour principal objectif de déterminer les impacts respectifs de la perte et de la fragmentation de la forêt boréale mature sur l'écologie spatiale du caribou et des principales espèces avec lesquelles il interagit dans l'est de son aire de répartition. Pour ce faire, nous avons caractérisé les patrons de sélection d'habitat du caribou forestier, de l'orignal, du loup gris et de l'ours noir, dans un paysage perturbé de la forêt boréale. Cela nous a permis de cartographier la probabilité d'occurrence de ces espèces dans des paysages représentatifs des régions où elles cohabitent et en simulant différents niveaux de perte et de fragmentation de l'habitat. Nous avons pu identifier les habitats dans lesquels la probabilité de co-occurrence entre le caribou et ses prédateurs était maximale en

considérant l'influence de l'aménagement du territoire sur la distribution spatiale des différentes espèces.

Nous avons émis l'hypothèse que les régimes de perturbation entraînant de la perte et de la fragmentation en forêt boréale influencent la qualité de l'habitat positivement pour les espèces favorisées par des peuplements de début de succession et négativement pour les espèces associées aux peuplements de fin de succession. Considérant que la forêt mature est une composante essentielle de l'habitat du caribou (Basille et al., 2011), et que cette espèce est réputée très sensible aux perturbations de son habitat, nous avons prédit que sa probabilité relative d'occurrence diminuerait avec la perte de forêt mature dans le paysage. Puisque l'orignal (Courtois et al., 2002), le loup (Lesmerises et al., 2013b) et l'ours (Bastille-Rousseau et al., 2011) se nourrissent principalement dans les jeunes forêts mais qu'ils utilisent aussi la forêt mature comme abri, nous avons prédit que la probabilité d'occurrence de ces espèces devrait augmenter avec la perte de forêt mature dans le paysage à faible niveau de perte, mais que lorsque l'habitat forestier mature résiduel sera insuffisant la probabilité relative d'occurrence diminuera. Nous avons également prédit que la fragmentation aurait un effet positif sur la probabilité relative d'occurrence de l'orignal, du loup et de l'ours, puisque l'entremêlement entre la nourriture et les abris sont reconnus pour leur favoriser l'accès aux ressources (Courtois et al., 2002; Lesmerises et al., 2013b). De plus, nous prédisions que la fragmentation devrait être évitée par le caribou, considérant qu'elle entraîne une diminution de la proportion d'habitat d'intérieur, éloigné des

perturbations.-Finalement, nous avons émis l'hypothèse que l'impact de la perte de forêt mature sur l'utilisation de l'habitat par les grands mammifères est plus important que celui de la fragmentation. Par conséquent, nous avons prédit que l'impact relatif de la fragmentation, mesurable par partitionnement de variance, sera inférieur à celui de la perte de couvert mature.

La présente étude a permis de démontrer que la perte de couvert forestier mature et la fragmentation associée à l'aménagement des forêts avaient un impact significatif, mais distinct, sur les patrons de sélection d'habitat ainsi que sur la probabilité relative d'occurrence et de co-occurrence du caribou, de l'orignal, du loup et de l'ours. Les activités humaines à la source de ces modifications d'habitat pourraient donc avoir une incidence sur les relations entre ces espèces. La perte de forêt mature et les variables de fragmentation mesurées influençaient négativement le caribou et favorisaient généralement son compétiteur apparent et ses prédateurs. L'impact relatif de la fragmentation comparativement à celui de la perte de forêt mature, mesuré par partitionnement de variance était plus important qu'attendu pour le caribou, mais aussi pour les autres espèces.

CHAPITRE 1

IMPACTS DE LA PERTE DE FORÊT MATURE ET LA FRAGMENTATION SUR LA DISTRIBUTION SPATIALE DES PROIES ET PRÉDATEURS

1.1 RÉSUMÉ EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE

La perte et la fragmentation de l'habitat associées aux activités humaines sont reconnues pour avoir de nombreux effets néfastes sur les communautés animales, en plus d'être la principale cause du déclin de nombreuses espèces. En influençant la distribution des individus, elles sont susceptibles de modifier les interactions entre les proies et leurs prédateurs, une situation problématique dans le contexte de la conservation du caribou forestier (*Rangifer tarandus caribou*). L'objectif de la présente étude était de départager et quantifier les impacts respectifs de la perte et de la fragmentation du couvert forestier mature sur la probabilité d'occurrence et de co-occurrence du caribou et des principales espèces avec lesquelles il interagit en forêt boréale. Différents suivis télémétriques GPS se sont échelonnés entre 2003 et 2012 à partir desquels nous avons caractérisé la sélection d'habitat du caribou, de l'orignal (*Alces americanus*), du loup (*Canis lupus*) et de l'ours noir (*Ursus americanus*) dans la région de Charlevoix (Québec, Canada). À l'aide de fonctions de sélection des ressources, nous avons modélisé la probabilité d'occurrence et de co-occurrence de ces espèces à six niveaux de perte et de fragmentation dans 10 paysages-types où ces espèces cohabitent. Le partitionnement de la variance a montré que la fragmentation expliquait davantage de variation dans les probabilités relatives d'occurrence des différentes espèces que la perte de forêt mature pour les niveaux de perturbations retrouvés dans notre aire d'étude. L'effet des variables de fragmentation (p. ex. : isolement, taille des peuplements matures, distance aux bordures) sur la sélection d'habitat variait entre les espèces et les saisons, mais défavorisait généralement les deux proies alors qu'elle favorisait leurs prédateurs. L'augmentation de la proportion de perte de forêt mature

entraînait une diminution de la probabilité relative d'occurrence du caribou, mais favorisait le loup (été, hiver) et l'orignal (hiver). C'est dans les coupes ≤ 5 ans que la co-occurrence entre le caribou et les autres espèces était la plus élevée. Nos résultats suggèrent que les perturbations anthropiques entraînant la perte de forêt mature et générant la fragmentation sont susceptibles de modifier les relations prédateurs – caribous – proies alternatives au détriment du caribou forestier. Notre étude met en évidence l'ampleur de la réponse comportementale de sélection d'habitat des grands mammifères boréaux liée à la fragmentation. Nous soulignons d'ailleurs l'importance de prendre en compte les effets de ce facteur pour identifier les modalités d'aménagement du territoire visant à promouvoir la conservation du caribou.

Cet article intitulé "*Impacts of mature forest loss and fragmentation on spatial distribution of predators and prey*" a été écrit en étroite collaboration avec mon directeur Martin-Hugues St-Laurent, professeur en écologie animale à l'Université du Québec à Rimouski, et mon codirecteur, Christian Dussault, chercheur sur la grande faune au ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec. En tant que première auteure, j'ai réalisé l'ensemble des analyses géomatiques et statistiques ainsi que la rédaction de l'article. Les co-auteurs ont participé à toutes les étapes de l'élaboration de l'article, de l'idée originale au financement en passant par l'établissement des objectifs et hypothèses et à la mise en place des suivis télémétriques en plus de contribuer à la rédaction.

1.2 IMPACTS OF MATURE FOREST LOSS AND FRAGMENTATION ON THE SPATIAL DISTRIBUTION OF LARGE MAMMALS IN BOREAL FOREST

Abstract

The loss and fragmentation of natural habitats caused by human activities have negative impacts on animal communities, and are the main cause of decline for many species. By influencing the distribution of individuals, they modify predator-prey interactions and threaten the conservation of boreal populations of species at risk, such as woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*). The main objective of this study was to identify and quantify the respective impacts of the loss and fragmentation of mature forest on the probability of occurrence and co-occurrence of caribou and other large mammals with which it interacts in the boreal forest. We used GPS telemetry surveys conducted between 2003 and 2012 to characterize the habitat selection patterns of caribou, moose (*Alces americanus*), gray wolves (*Canis lupus*) and black bears (*Ursus americanus*) in Charlevoix (Québec, Canada). Using resource selection functions, we modeled the probability of occurrence and co-occurrence of these species at six levels of forest loss and fragmentation in 10 typical landscapes where these species co-occur. Variance partitioning showed that within the disturbance range cover in our study area, fragmentation explained more variation in the relative probabilities of occurrence of the different species than mature forest loss. The effect of fragmentation metrics (e.g. isolation, size of mature patch and distance to an edge) on habitat selection varied between species and seasons, but generally disadvantaged preys while favouring predators. The increase in the proportion of mature forest loss resulted in a decrease in the probability of caribou occurrence but favoured wolves (summer/autumn, winter) and moose (winter). The co-occurrence between caribou and the other studied species was higher in ≤ 5 year-old cutblocks. Our results suggest that anthropogenic disturbances resulting in mature forest loss and fragmentation are likely to alter predator – caribou – moose relationships to the detriment of woodland

caribou. We highlight the importance of considering the effects of fragmentation in land-use planning to benefit woodland caribou conservation.

Introduction

During the last decades, habitat loss and fragmentation have received considerable attention from the scientific community. These human-related habitat changes are now recognized as the greatest threats to biodiversity worldwide (Meffe et al., 1997; Brook et al., 2002; Fahrig, 2003; Bartlett et al., 2016). Indeed, habitat loss and fragmentation are identified as major drivers of extinction or decline for various animal species (Reid and Miller, 1989; Baillie et al., 2004) and are responsible for shifts in wildlife distribution (Fahrig, 2003: literature review; Schaefer, 2003: northern ungulate; Mortellini et al., 2011: arboreal rodents). Most studies have highlighted a greater influence of habitat loss on animal responses compared to fragmentation (Fahrig, 2003; St-Laurent et al., 2009; Mortelliti et al., 2011), but the impact of fragmentation was also shown to increase synergistically with loss when approaching a threshold of 30% of residual habitat at the landscape scale (Andr n, 1994; Villard and Metzger, 2014).

Habitat loss and fragmentation are likely to influence predator – prey relationships by modifying habitat selection patterns of species. Following habitat alterations, a prey and its predator could, for example, be confined into residual patches of suitable habitat. This

could be the case for the boreal ecotype of woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*, hereafter referred to as caribou), which is threatened in Canada under the Species at Risk Act (Environment Canada, 2014). Its preferential habitat is jeopardized by intensive logging activities leading to the loss, alteration, and fragmentation of mature forests and other natural landscape features (e.g. bogs, fens, lichen woodlands) (Festa-Bianchet et al. 2011; COSEWIC 2014). Logging activities, in addition to deeply modifying the landscape structure, has also required the creation of a complex road network (Burton et al., 2003; Vernier et al., 2014). Changes to the landscape composition and structure trigger a cascade of trophic interactions between caribou and its predators via apparent competition (*sensu* Holt 1977) mainly with moose (*Alces americanus*), but also potentially with white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) (Seip 1992; Peters et al. 2013), possibly resulting in an increased predation pressure on caribou (Wittmer et al. 2005, Courtois et al., 2007).

Caribou are closely associated with mature coniferous forests (Basille et al., 2011). Many studies have documented its avoidance for cutblocks and regenerating stands (Vors et al., 2007; Courtois et al., 2008; Losier et al., 2015), which therefore represent a significant loss of preferential habitat. These early-seral forest trigger a numerical response of moose and wolves (*Canis lupus*) (Messier 1994), increasing the risk of predation on adult caribou by wolves (Bergerud, 1974; Seip, 1992). They also provide abundant food for black bears (*Ursus americanus*) possibly leading to a higher bear predation rate on calves (Gustine et al. 2006; Pinard et al. 2012; Leclerc et al. 2014). In the typical caribou – moose – wolf

system, the main anti-predator strategy for caribou consist to segregate spatially from wolf (James & Stuart-Smith, 2000) by avoiding suitable moose habitats, such as recent cutovers and mixed and deciduous stands, and to occur mostly in mature coniferous stands (Courbin et al., 2009; Hins et al., 2009; Lesmerises et al., 2013a). As these mature stands become scarce in intensively managed forest landscapes, caribou are confined to suboptimal habitats (Beauchesne et al. 2014) that are also used by moose (Peters et al., 2013) and where the risk of encountering a predator is consequently higher (Fortin et al. 2015; Ehlers et al., 2016). Moreover, trying to avoid wolves may result in female caribou selecting high-quality habitats for black bears (Leblond et al., 2016), thus making behavioral choices complex and costly from a fitness perspective (Lafontaine et al., 2017).

Developing effective habitat management and conservation strategies requires dissociating the effects of loss and fragmentation of natural habitats, and hopefully identifying which of the two is most detrimental to caribou. Indeed, recommendations for limiting the effects of habitat loss and fragmentation may not be the same as a species may react positively to fragmentation but negatively to mature forest loss (and vice versa). An important first step to achieve this objective is to evaluate the reactions of each species to various levels of habitat loss and fragmentation to determine if certain conditions favor the co-occurrence of caribou with its predators.

Here we assessed the habitat selection patterns of caribou, moose, wolves, and bears monitored using GPS-collars in the same area. We evaluated the changes in relative

probability of occurrence and co-occurrence of these four species under different simulated scenarios of mature forest loss and fragmentation in realistic landscapes where these prey and predators coexist. We hypothesized that disturbance regimes leading to habitat loss and fragmentation in the boreal forest should influence habitat quality positively for species favored by early successional stands and negatively for species associated with mature stands. Considering that mature forest is an essential component of caribou habitat (Basille et al., 2011), and because caribou is highly sensitive to habitat disturbances, we predicted that the relative probability of occurrence of caribou would decrease with the loss of mature forest in the landscape. Because moose (Courtois et al., 2002), wolves (Lesmerises et al., 2013b) and bears (Bastille-Rousseau et al., 2011) mainly feed in young forests, we expected the relative probability of occurrence of these species to increase with the loss of mature forest in the landscape, but if residual mature forest patches would become insufficient, relative probability of occurrence of these species could decrease. We also predicted that fragmentation would have a positive effect on the relative probability of occurrence of moose, wolves and bears, since it is known to favor access to food and cover resources (Courtois et al., 2002, Lesmerises et al., 2013b). In addition, we predicted that fragmentation should be avoided by caribou, considering that it leads to a decrease in the proportion of core habitat. Finally we predicted that mature forest loss would have a stronger influence than fragmentation on spatial distribution selection of the species studied.

Methods

Study area

We collected data for this study in the region of Charlevoix (Québec, Canada; 49°46 N; 72°69 W) (Figure SI) where study area covered 16 635 km². Elevation ranges from 500 to 1100 m, mean annual precipitation is 1580 mm of which 620 mm fall as snow for the last 30 years. These abundant precipitations resulted in mean snow depth of 60.8 cm from December to April (Environment Canada, 2017). Mean daily temperatures range between -15.9 (January) and 14.6°C (July), for a mean annual temperature of 0.5°C (Environment Canada, 2017).

Vegetation was representative of the southern part of the boreal biome, dominated by balsam fir (*Abies balsamea*), black spruce (*Picea mariana*), and paper birch (*Betula papyrifera*) with the presence of trembling aspen (*Populus tremuloides*), yellow birch (*Betula alleghaniensis*), and maples (*Acer sp.*) at lower elevations. Despite the presence of three protected areas (Jacques-Cartier National Park [670 km²], Grands-Jardins National Park [310 km²], Hautes-Gorges-de-la-Rivière-Malbaie National Park [225 km²]) and the Laurentides Wildlife Reserve (7861 km²), the region was highly heterogeneous with a mosaic of mature forests interspersed with regenerating stands, recent cutblocks, and roads resulting from intensive logging activity. Forest harvesting in the region began at the end of the 19th century and logging activities increased from the early 1940s until the 1970s. Since then, the annual timber yield was maximized in the area (St-Laurent & Dussault, 2012).

Natural disturbances also modified the forested landscape with four major fires (1977, 1991, 1996, and 1999) and two severe spruce budworm (*Choristoneura fumiferana* Clem.) outbreaks (1976–1977, 1981–1985) (Jasinski, 2004). As a result, over 80% of the region was under the influence of anthropogenic or natural disturbances (Environment Canada, 2012). It is considered as one of the most heavily impacted regions frequented by caribou in Québec (Faille et al., 2010).

The community of large mammals was composed of wolves (0.4/100 km²; Jolicoeur 1998), bears (2.2/10 km²; Lamontagne et al. 2006), moose (4.1/10 km²; MRNF 2009) and caribou (ca. 75-80 individuals). This reintroduced caribou population is isolated from those occupying the continuous range in Québec and was estimated at 84 individuals in 2008 (1.4/100 km²) (St-Laurent and Dussault 2012).

GPS telemetry program

We captured moose, wolves and caribou by darting or net gunning from a helicopter, and bears using padded foot snares. We fitted all animals with a Global Positioning System (GPS) telemetry collar (for more information on capture and collars, see Laurian et al., 2008; Leblond et al., 2010; 2013; Bastille-Rousseau et al., 2011; Lesmerises et al., 2013b). In total, we collared and monitored 59 caribou (2004-2011), 12 bears (2005-2006), 47 moose (2003-2006) and 22 wolves (2005-2010). We recorded GPS locations every 1 to 7 hours depending on collar programming and species. All

manipulations were approved by the Animal Welfare Committees of the Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec (hereafter MFFP; certificates no. CPA-97-05, CPA-05-00-01, CPA-09-00-02 and CPA-07-00-02) and the Université du Québec à Rimouski (certificate no. CPA-27-07-53-R2).

We discarded locations with dilution of precision > 10 from the analyses (Dussault et al. 2001). We also discarded individuals for which we obtained telemetry locations for $< 50\%$ of the duration of a biological season (calculated in weeks with a minimum of 7 localisations per week) (Girard et al. 2002). Using this methodology, 50 caribou, 51 moose, 25 wolves and 2 bears were withdrawn for one biological season. We defined biological periods based on scientific literature to find a compromise that suited the 4 species, seeking for key changes in habitat selection patterns and habitat requirements (Courbin et al., 2009; Basille et al., 2013; Beauchesne et al., 2013; Lesmerises et al., 2013b; 2015). We also considered the period of vulnerability of caribou calves (Leclerc et al., 2014). We ended up with three biological periods, namely spring (April 16th to June 29th), summer/autumn (June 30th to November 14th) and winter (November 15th to April 14th).

Habitat categories

Based on the 1: 20,000 digital ecoforest maps and road shapefile published by the Ministère des Forêts de la Faune et des Parcs, we classified the landscape into the following 7 landcover categories using landcover type and forest stand age: ≤ 5 year-old cutblocks,

6-20 year-old cutblocks, ≤ 20 year-old natural disturbances, 21-50 year-old regenerating stands, mature forests (≥ 50 year-old stands including bog, fen and open woodland), water bodies and roads. We updated maps annually to integrate new cutblocks, roads and natural disturbances. Minimum mapping unit size was 4 ha for forested polygons and 2 ha for non-forested areas (e.g., water bodies). We assessed elevation using a 30 x 30 m digital elevation model based on topographic isopleths. We created a buffer around each road using the average width of the different road categories to consider roads as a surface disturbance resulting in both habitat loss and fragmentation rather than as a linear disturbance resulting only in habitat fragmentation. Based on construction charts and *in situ* measurements, we used the following average total widths for different road types: winter roads (15 m), forest road accessible to ATVs only (20 m), secondary forest road with a speed limit of 50 km/h (25 m), secondary forest road with a speed limit of 60 km/h (30 m), main forest road with a speed limit of 70 km/h (35 m), and Highway (90 m).

Statistical analyses

We assessed habitat selection patterns using resource selection functions (hereafter RSF; Manly et al. 2002; Boyce et al. 2002), which compared landscape features at GPS locations of collared individuals (use) with an equal number of random points (availability) distributed in an area considered to be available to those individuals. We used the 100% minimum convex polygon (MCP) of each individual and biological period to generate

random points for moose and caribou, whereas we used 95% MCP for bear and wolf to exclude extraterritorial excursions which could bias habitat availability (McLoughlin et al., 2004; Milakovic et al., 2012; Lesmerises et al., 2013b). We performed geospatial analyses using ArcGIS 10.3.

We assessed habitat selection at two different spatial scales, i.e. local and landscape scales. The local scale represents the landcover category found at each location using mature forests as reference category. We contextualized habitat surrounding of each location at the landscape scale using a buffer around GPS locations. To identify the most relevant buffer radius, we calculated the proportion of mature forest in six different buffer radii (i.e. 100, 250, 500, 1000, 1500, and 2000 m) covering the range of movement rates displayed by the four species during the study. We identified the most relevant buffer radius using 1000 points randomly distributed in the study area. We finally selected the 250-m radius, as it provided the maximal variance (Standard Deviation, SD) in habitat description while not simply identifying the habitat type in which the location was recorded.

We estimated RSF parameters using mixed-effect logistic regression models (`lmer` library, R Development Core Team 2015). We used a random intercept for the individual x year to account for the non-independence of locations collected on the same individuals and for the unbalanced sampling designs (Gillies et al., 2006; Hebblewhite and Merrill, 2008). We used the same set of independent variables for all of them to build 17 candidate RSF

models to facilitate comparison between species (Table 1). The first model accounted for natural landscape attributes, the second model for natural attributes and mature forest loss, and all the other models included model 2 and all combinations of fragmentation variables. Strong correlation (> 0.70) between the distance to the closest edge and the distance to the closest cutblock prevented us from using both in the same model for most species. Multicollinearity from candidate RSFs was tolerable as their variance inflation factor was ≤ 3.9 (Graham 2003) and the condition index was ≤ 18.2 . We ranked candidate models using the Bayesian Information Criterion (BIC). We selected the most parsimonious model for each biological period and species and did not conduct model averaging. We used K-fold cross-validation to evaluate the robustness of the top-ranking RSFs (Boyce et al., 2002) and reported the averaged r_s , resulting from 10 iterations.

Habitat loss and fragmentation metrics

We estimated mature forest loss as the proportion of disturbed habitat in the 250-m buffer around GPS locations and random points, i.e. as the reciprocal of the percentage covered by mature forest and water:

$$\textit{Habitat loss} = +\% \textit{ naturals disturbances} + \% \textit{ regeneration}$$

We evaluated fragmentation using 4 different variables. We calculated the first two, i.e. distance to the closest 0-20 year-old cutblock and distance to the closest edge, using the

shortest distance between each location (and random point) and the selected attribute. Distance to the closest cutblock was 0 if the location was already in a cutblock. We defined edges as a contrasted transition between forest stands with relatively tall trees (i.e. regenerating stands or mature forest stands) and stands with relatively short trees or shrubs or bare habitat types (i.e. roads, cutblocks and natural disturbances). We transformed distance variables using the exponential form $e^{-\alpha/d}$ (Nielsen et al., 2009), where d was the distance to the feature and α was set at -300. This way, the effect of local landscape attributes quickly faded and was considered very low and almost constant above 900 m. Following Leblond et al. (2011), who studied caribou behaviour in relation with roads in the same area, we identified the most appropriate truncated distance through preliminary analyses using the Bayesian information criteria (BIC) to compare the fitting of different models testing a range of values.

The third fragmentation metric was the area of the nearest patch of “functional” mature forest, i.e. a patch of sufficient size to play a role as functional habitat for the studied species. Using the same methodology as Lesmerises et al. (2013a), we discarded mature forest remnants of < 1ha, considered to be too narrow to be used by wildlife (Potvin & Bertrand, 2004). By doing so, we disconnected the forest fragments linked by narrow strips that do not improve connectivity between larger patches.

The last fragmentation metric was the isolation of the nearest patch of functional mature forest, calculated as the distance of that patch to the next closest patch of functional

mature forest. Therefore, two nearby patches had a low isolation value whereas two remote patches had a higher isolation value. To properly interpret this metric, it is necessary to also account for the distance between the location and the closest patch of mature forest, which explains why all models including this metric also included the proportion of mature forest estimated in a 250-m buffer.

Simulated landscapes

We used ecoforest maps representative of the conditions prevailing in 2014 to simulate the impacts of different levels of mature forest loss and fragmentation on the four studied species. We randomly selected 10 landscapes of 150 km² without overlap (i.e. the size of an average caribou home range in our study area), in an area delineated using a 100% MCP encompassing the locations of all caribou plus a 15-km buffer to avoid artificial edge effects (Figure SI). By respecting the proportions of cutblocks (0-5 and 6-20 years old) and regeneration currently found in the study area, we gradually replaced the existing polygons to obtain 6 scenarios of mature forest loss (90%, 80%, 70%, 60%, 50%, and 40% of landscape). Replacements were made to group disturbances in clusters to simulate the opening of several cutting sites. Natural disturbances, water bodies and roads were left untouched. We based the maximum (90%) and minimum (40%) proportions of mature forest loss simulated on the range of values observed in a 150-km² moving window that we used to sample our study area. For each biological period and species, we calculated the

relative probability of occurrence of each species by applying the corresponding RSF to each of the 10 simulated landscapes and 6 scenarios, for a total of 60 simulations. In accordance with Courbin et al. (2009), we scaled the relative probability of occurrence between 0 and 1, and we obtained the relative probability of co-occurrence of two species by multiplying their relative probability of occurrence. A linear mixed regression was conducted to estimate the relative probability of occurrence in function of loss level, with the simulated landscapes as fixed effect to overcome the variation nested in the landscapes (Gillies et al., 2006).

Variance partitioning

The 10 landscape replicates differed in terms of landscape configuration (e.g. contour of forest stands, waterbodies, roads, landcover), allowing, on the one hand, to capture the variability of abiotic landscape attributes present in the study area (St-Laurent et al. 2009), but more importantly, to obtain different levels of fragmentation. We performed variance partitioning, using adjusted- R^2 , to identify the variance associated with habitat loss levels, fragmentation (all variables as a group) and their intersection according to the method described by Legendre & Legendre (2012). We standardized explained variance estimates to facilitate the comparison between habitat loss and fragmentation, and to consider the differences in model fit between species.

Results

We used a total of 448 061 GPS locations for caribou ($n = 170$ ID-year), 177 331 for moose ($n = 71$ ID-year), 31 904 for wolves ($n = 31$ ID-year) and 6 152 for bears ($n = 12$ ID-year) in the RSF analyses. The most parsimonious models for all species included habitat loss and two or three metrics of fragmentation except for bears in spring, which were only influenced by habitat types and topography (Table 1). Models were robust to cross validation (r_s ranging between 0.82 and 1.00, see Table 2), except for bear in spring ($r_s = 0.44$), which was consequently dismissed from subsequent analyses.

Habitat selection

In spring, caribou selected for cutblocks and roads and avoided natural disturbances and ≤ 20 year-old regenerating stands (Table 2). They avoided sectors (250 m) with less proportion of mature forest and stayed far from edges of recently disturbed areas; the nearest mature forest patch was larger, on average, than those near random localisations. In summer/autumn, caribou displayed a similar habitat selection pattern, except that the nearest mature forest patch was smaller than those available and the closest patches were further to another patch of mature forest (Figure 1a: see also Figures SII and SIII). In winter, caribou selected for cutblocks and to a lesser degree, for regenerating stands, and avoided roads and natural disturbances. They avoided sectors with less proportion of

mature forest, stayed far from edges and selected areas where the nearest mature forest stand was larger and less isolated compared to random locations.

In spring and in summer/autumn, moose selected all types of cutblocks, natural disturbances, high elevations and areas where the closest stand of mature forest was less isolated than randomly expected (Figure 1b; Table 2). In summer/autumn, the nearest mature forest stand was larger than those found in the vicinity of random points, and areas with a high proportion of mature forest loss were selected, as opposed to spring, a period during which such areas were avoided. In winter, moose avoided all habitat types except regeneration. Similarly to caribou, they also avoided sector with more mature forest loss and selected areas where the nearest patch of mature forest was larger and less isolated. (Figure SII). The highest co-occurrence of caribou and moose was found in ≤ 5 year-old cutblocks while the lowest was observed in mature forest for spring and summer/autumn (Figure 2a)

Wolf selected 6-20 year-old cutblocks, low elevations and stayed closer to edges during all periods (Table 2). In summer/autumn and winter, they avoided younger (≤ 5 year-old) cutblocks and selected areas with higher proportions of mature forest loss, while, like caribou, they selected for proximity to stands of less isolated mature forest in summer/autumn and avoided it in winter (Table 2). Co-occurrence of caribou and wolves was highest in ≤ 5 year-old cutblocks for all biological periods ($37.1 \pm 4.8\%$ (SD) in spring)

and the lowest probability of co-occurrence was in mature forest ($19.7 \pm 4.1\%$ (SD) in spring) (Figure 2b).

In summer/autumn, bears selected cutblocks (≤ 5 and 6-20 year-old), roads and natural disturbances but avoided regeneration (Table 2). Contrary to caribou, they stayed at lower elevations, closer to edges and in areas where mature forest stands were more aggregated (Figure 1d; Table 2). Mature forest loss did not show significant impact on bear habitat selection. The relative probability of co-occurrence between caribou and bears was highest in ≤ 5 year-old cutblocks ($30.0 \pm 6.5\%$ (SD)) compared to $3.7 \pm 0.7\%$ (SD) in mature habitats (Figure 2c).

Simulated landscapes

The average level of current mature forest loss observed in the 10 random landscapes was $82.0 \pm 4.3\%$ (SD). For all periods, the mean relative probability of occurrence of caribou in the simulated landscapes was negatively related to mature forest loss, with stronger effects observed during spring (difference in mean relative probability of occurrence between the 40% and 90% habitat loss landscapes = -2.7%) and winter (-4.3%) (Figure 3a). Moose were also negatively impacted by mature forest loss in spring (-5.3%) and winter (-11.5%), but not in summer/autumn (Figure 3b). Wolf relative probability of occurrence was not significantly influenced by mature forest loss in winter, but it decreased in spring (-0.5%) and increased in summer/autumn (2.0%) (Figure 3c). Finally, the mean

relative probability of occurrence of bears decreased (-2.5%) with an increase in proportion of mature forest loss in summer/autumn (Figure 3d).

Variance partitioning

Variance partitioning showed that mature forest loss and fragmentation explained 33.0 to 72.7% of the total variance in relative probability of occurrence for all species (Table 3). For caribou, fragmentation explained most of the standardized variance in spring (80.8%) and in summer/autumn (79.9%), while it was mostly explained by mature forest loss (30.1%) and its intersection with fragmentation in winter (58.7%; Table 3). Fragmentation also influenced moose in spring (40.5%), whereas mature forest loss and its intersection with fragmentation explained most of the standardized variation in summer/autumn and winter (80.3 and 104.1%, respectively; Table 3). The negative portion of variance associated with fragmentation for moose in winter should be interpreted as being null (according to Legendre & Legendre 2012), suggesting that fragmentation explained less variance than would a random variable. Fragmentation explained most of the variance in all biological periods for wolves (ranging from 49.8 to 104.4%), while the contribution of mature forest loss was low ($\leq 11.6\%$; Table 3). The intersection of explained variance between loss and fragmentation yielded negative values in spring and winter, and contrary to negative values for a single variable, suggest that the combination of the two variables explained more variation in the relative probability of occurrence of

wolves than would the sum of their individual effect (according to Legendre & Legendre 2012). Finally, for bears, most of the variance was associated to mature forest loss (52.9%) in summer/autumn, while fragmentation accounted for a smaller part (24.1 %; Table 3).

Discussion

In this study, we aimed at highlighting the respective impacts of loss and fragmentation of mature forests on the behaviour of boreal caribou and the three large mammal species with which it interacts. We demonstrated that mature forest loss and fragmentation associated with forest management have a significant and distinct influence on the habitat selection patterns of caribou, moose, wolves and bears. These results provide new insights into the likely impacts of forest management on the relationships among these species.

Respective influence of mature forest loss and fragmentation

We successfully quantified the respective impacts of mature forest loss and fragmentation, which significantly influenced the relative probability of occurrence of the four species. The intersection between the two factors also played an important role, revealing that for some case, loss and fragmentation explained more variance together than would the sum of their individual effects. This is not surprising considering that the two

processes occur simultaneously (Fahrig, 2003) and are sometimes considered synergistic (St-Laurent et al., 2009). The relative importance of fragmentation and mature forest loss varied across biological seasons and species. In contrast to several previous studies (Fahrig, 2003; Radford et al., 2005; St-Laurent et al., 2009; Mortelliti et al., 2011) and our predictions, fragmentation globally explained a higher proportion of standardized variance than mature forest loss did. This could be partly explained by the size of the range of loss and fragmentation levels we covered in our study, and by the fact that we considered more fragmentation variables than loss variables. However, when comparing number of metric in models, we realized that the addition of one fragmentation variable decreased the total explained variation for wolves and moose while the proportion of variance explained by pure fragmentation stayed the same or decreased for caribou. This suggests that the importance of fragmentation compared to mature forest loss cannot be explained only by the disparity in the number of variables and that habitat configuration indeed plays an important role in determining the habitat selection patterns of large mammals.

The caribou has been shown to be negatively impacted by both mature forest loss (Courbin et al., 2009; Hins et al., 2009; Rudolph et al., 2017) and fragmentation (Leblond et al., 2013; Beauchesne et al., 2014), but the relative influence of each process was never quantified before. The combination of those two factors explained up to 67.2% of the total variation observe in relative probability of occurrence of caribou and is known to affect this species at behavioral and demographic levels. For example, they were shown to influence

fitness and seasonal fidelity patterns (Lafontaine et al., 2017), induce changes in home range size (Beauchesne et al., 2014) and increase mortality risk (Courtois et al., 2007; Dussault et al., 2012; Leclerc et al., 2014). Most of those studies focused on habitat loss through the study of disturbances and few have addressed the importance of fragmentation, other than by considering road networks. Moreover, it has been shown that effects of fragmentation are increasingly important when the amount of habitat available to a species falls below 30% (Andr n, 1994; Pardini et al., 2010; Martensen et al., 2012). Because mature forest was not abundant (17.5%) and was highly fragmented in our study area, we could highlight the importance of fragmentation more easily.

Species-specific impacts of habitat fragmentation

Our models have shown that fragmentation greatly modulates habitat selection of the four species, which were sensitive to edges and to the size and isolation of the nearest stand of mature forest. This result emphasizes the importance of not only determining the amount of mature forest that can be harvested, but also how cutblocks, residual forest patches and roads should be organized. First, edges were avoided by caribou and moose, but strongly selected by the two predators, a behavior well documented for bears (H bert et al., 2001; Tigner et al., 2014) and wolves in search of prey (DeCesare, 2012). Previous studies have shown that cutblock edges are associated with a greater predation risk (Chalfoun et al., 2002; Crooks, 2002). In our study however, we included both cutblock and

forest road edges in our fragmentation metrics, considering the importance of roads as drivers of increased predation pressure on caribou (James et Stuart-Smith, 2000; Whittington et al., 2011; McKenzie et al., 2012; Leblond et al., 2013) and the fact that roads represent an important source of fragmentation (Andrews, 1990). This issue should be considered since several thousand kilometers of new roads are built each year to support forest management (Coulombe et al., 2004).

Secondly, the two prey species generally selected areas where the closest stand of mature forest was large and in proximity to other mature forest stands. However, predator selection of the size and the isolation of the closest block of mature forest varied depending on biological periods. Large stands are more likely to provide a greater amount of core habitat subtracted to edge influence (Wang et al., 2014), a potentially important habitat feature for prey species. It has been suggested that residual blocks of mature forest should be $>270 \text{ km}^2$ to ensure its use by caribou, with blocks $>1350 \text{ km}^2$ being more appropriate (Lesmerises et al., 2013a). The use of mature stands, which provide both lateral and vertical shelter, help maintain a greater connectivity by favouring movement and diminishing the time spent in high-risk matrix (Fahrig, 2007), an advantage for caribou that was shown to avoid moving in high-risk habitat types such as clear-cuts and regeneration (Beauchesne et al., 2013). Higher connectivity was selected by caribou in winter, as caribou were found closer to mature forest patches that were closer to another mature forest stand. In contrast, caribou were closer to mature forest patches that are more isolated in summer/autumn, a

behaviour that may prove detrimental to caribou as wolves also selected isolated mature stands which may act as an ecological trap (Lesmerises et al., 2013a).

Species-specific impacts of mature forest loss

The large-scale responses of bears, wolves and moose to increased disturbances resulted in reduced relative probability of occurrence for some biological periods, indicating, as predicted, that above a certain disturbance level landscapes may not be selected by these species. The importance of mature forest for moose, bears and wolves was already reported (Courtois et al., 2002; Bastille-Rousseau et al., 2011; Lesmerises et al., 2013b). For example, the abundance of forage in older mixed and deciduous stand as well as the shelter against deep snow cover provided by coniferous stands (Dussault et al., 2005) could explain the decrease in moose probability of occurrence associated with loss of mature forest in winter and spring. The importance of mature forest to caribou was already demonstrated for predator avoidance (Seip, 1992) or for feeding, especially in winter (Thompson et al., 2014), the period during which mature forest loss most impacted caribou selection patterns at the local scale in our results.

As expected, simulated landscapes and RSF also showed that mature forest loss negatively impacted caribou and positively impacted wolves and moose for some seasons. These results are in agreement with the previous studies which reports that the transformations of the boreal landscapes are favoring moose and wolves in a context of

apparent competition to the detriment of the caribou (Seip, 1992; Courtois et al., 2007; Bowman et al., 2010; Leblond et al., 2016). Our results demonstrate that forest management is likely to increase the relative probability of co-occurrence between caribou and wolf, a situation that could translate into a higher predation rate (Hebblewhite et al., 2005; Fortin et al., 2015). Effectively, we found that the co-occurrence between these species and caribou remained relatively high in ≤ 20 year-old cutblocks no matter the level of mature forest loss. This suggests that the presence of cutblocks may influence interactions between caribou and other species even when the landscape quality is generally low for the predator or the alternative prey.

Local impact of mature forest loss on predator-prey relationships

Among the landcover type grouped into the “mature forest loss” category, caribou highly avoided natural disturbances while this landcover type was highly selected by moose, wolves and bears. Similar results have been reported for caribou (Gustine & Parker, 2008), wolves (Robinson et al., 2012), bears (Latham et al., 2011) and moose (Rempel et al., 1997) throughout Canada, demonstrating that caribou are well adapted to evaluate the risks associated with natural disturbances. Caribou also avoided regenerating stands, a potentially critical conservation issue since this stands covered ~60% of our study area, drastically reducing habitat availability.

Caribou did not avoid all the landcover types that were grouped in the “mature forest loss” category. For example, they frequently selected young cutovers, probably for foraging opportunities as they typically support grasses and forbs (Leblond et al. 2016). Our results showed that caribou selected cutovers, high elevation areas and parts of their range where mature forest was abundant all year round, which supports the antipredator strategy hypothesis described by Rettie and Messier (2000). Indeed, these young cutovers were not selected by moose (see also Bastille-Rousseau et al., 2011) and are usually not considered a suitable habitat due to the lack of lateral cover (Courtois et al., 1998; Potvin & Courtois 2004; Gagné et al., 2016). They were also avoided by wolves (see also Houle et al., 2010; Lesmerises et al., 2012) and were not shown to have a negative impact on caribou fawn survival (Dussault et al., 2012). The selection of some recently cut areas by caribou could seem to be a temporarily good opportunity, but we showed that the highest probability of co-occurrence between caribou and the three other species was in ≤ 5 year-old cutblocks. Leblond et al. (2013) has also demonstrated that the probability that adult caribou die from predation increased with the proportion of recent disturbances in their annual home range. Moreover, as shown in this study, caribou keeps using cutblocks as they aged towards regeneration (Hins et al., 2009; Leblond et al., 2016) and become more intensively selected by moose (Courtois et al., 1998, Potvin et al., 2005), wolves (Lesmerises et al., 2012) and bears (Brodeur et al., 2008). This behaviour likely explains

the increased mortality rate that threatens caribou in such environments (Dussault et al., 2012; Leclerc et al. 2014; Losier et al. 2015).

Implications for conservation

Our methodological approach successfully allowed us to dissociate and quantify the respective impact of mature forest loss and fragmentation on large boreal mammals in an intensively managed forested landscape. Our results revealed the strong influence of fragmentation on the habitat selection patterns of the four species we investigated, and its potential effect on their interactions. Our study provides managers with an important tool that could be exploited to limit the impacts of anthropogenic disturbances on vulnerable caribou populations. To promote the persistence of caribou populations in boreal forest landscapes, we emphasize the importance of protecting large blocks of mature forest stands, especially for the winter period when available forage is concentrated in these old forests and selection of those attributes were strongest. This would increase the total amount of mature forest habitat in addition to reducing fragmentation.

Considering the negative impact of edges on caribou and their benefits for predators and their apparent competitor, this feature should be limited by conserving large blocks of mature forest. The abundance of contrasted edges like roads and cutblocks should be reduced around residual mature forest patches, especially in areas dedicated to caribou conservation. We suggest the use of road removal and native habitat restoration to limit the

period of time during which roads will have a negative impact on caribou occurrence. The impacts of habitat fragmentation should be taken into account during the elaboration of the future management plans in boreal forests in order to integrate wildlife responses to these features for the conservation of vulnerable species.

Acknowledgments

We thank B. Baillargeon, L. Breton, J.-L. Brisebois, P. Dubois, J.-G. Frenette, D. Grenier, R. Lemieux, R. McNicol, R. Patenaude and S. St-Onge for their help with animal captures and telemetry, as well as A. Caron for assistance with statistical analyses and geomatics, and K. Malcolm, L. Sirois and M. Leblond for their useful comments on earlier versions of this manuscript. Funding for the telemetry surveys was provided by the Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec, Ministère des Transports du Québec, Université du Québec à Rimouski, Fondation de la Faune du Québec, and the World Wildlife Fund. This specific study was supported by the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (Discovery grants to MHSL). E. Raymond-Bourret was supported by scholarships from Fonds Québécois de Recherche – Nature et Technologies and UQAR.

References

- Andr n, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71: 355-366.
- Andrews, A. 1990. Fragmentation of habitat by roads and utility corridors: a review. *Australian Zoologist* 26: 130-141.
- Baillie, J.E.M., Hilton-Taylor, C. & Stuart, S.N. 2004. 2004 IUCN Red List of Threatened Species: A Global Species Assessment, IUCN, Cambridge, 191 p.
- Bartlett, L. J., Newbold, T., Purves, D. W., Tittensor, D. P., & Harfoot, M. B. 2016. Synergistic impacts of habitat loss and fragmentation on model ecosystems. *Proceedings of the Royal Society B* 283: 20161027.
- Basille, M., Courtois, R., Basille-Rousseau, G., Courbin, N., Faille, G., Dussault, C., Ouellet, J.-P., & Fortin, D. 2011. Effets directs et indirects de l'am nagement de la for t bor ale sur le caribou forestier au Qu bec, *Naturaliste Canadien* 135 : 46-52.
- Basille, M., Fortin, D., Dussault, C., Ouellet, J-P., & Courtois, R. 2013. Ecologically based definition of seasons clarifies predator-prey interactions. *Ecography* 36: 220-229.
- Bastille-Rousseau, G., Fortin, D., Dussault, C., Courtois, R., & Ouellet, J-P. 2011. Foraging strategies by omnivores: are black bears actively searching for ungulate neonates or are they simply opportunistic predators?. *Ecography* 34: 588-596.

- Beauchesne, D., Jaeger, J.A., & St-Laurent, M.-H. 2013. Disentangling woodland caribou movements in response to clearcuts and roads across temporal scales. *PLoS One* 8: e77514
- Beauchesne, D., Jaeger, J. A., & St-Laurent, M. H. 2014. Thresholds in the capacity of boreal caribou to cope with cumulative disturbances: Evidence from space use patterns. *Biological Conservation*, 172, 190-199.
- Bergerud, A.T. 1974. Decline of caribou in North America following settlement. *The Journal of Wildlife Management* 38: 757-770.
- Bowman, J., Ray, J. C., Magoun, A. J., Johnson, D. S., & Dawson, F. N. 2010. Roads, logging, and the large-mammal community of an eastern Canadian boreal forest. *Canadian Journal of Zoology* 88: 454-467.
- Boyce, M. S., Vernier, P. R., Nielsen, S. E., & Schmiegelow, F. K. 2002. Evaluating resource selection functions. *Ecological Modelling* 157: 281-300.
- Brodeur, V., Ouellet, J-P., Courtois, R., & Fortin, D. 2008. Habitat selection by black bears in an intensively logged boreal forest. *Canadian Journal of Zoology* 86: 1307-1316.
- Brooks, T. M., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Da Fonseca, G.A., Rylands, A.B., Konstant, W.R., Fonseca, G., Konstant, W., Flick, P., Pilgrim, J., Oldfield, S., Magin, G., & Hilton-Taylor, C. 2002. Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. *Conservation Biology* 16: 909-923.

- Burton, P. J., Messier, C., Weetman, G. F., Prepas, E. E., Adamowicz, W. L., & Tittler, R. 2003. The current state of boreal forestry and the drive for change. Ch. 1, pp. 1-40 in: Towards Sustainable Management of the Boreal Forest. Burton, P. J., Messier, C., Smith, D. W., & W. L. Adamowicz (Eds.). Ottawa: NRC Research Press.
- Chalfoun, A. D., Thompson, F. R., & Ratnaswamy, M. J. 2002. Nest predators and fragmentation: a review and meta-analysis. *Conservation Biology* 16: 306-318.
- COSEWIC. 2014. COSEWIC assessment and status report on the Caribou *Rangifer tarandus* in Canada. Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada. Ottawa, ON. xxii + 113pp.
- Coulombe, G., Huot, J., Arsenault, J., Bauce, E., Bernard, J. T., Bouchard, A., Liboiron, M.A. & Szaraz, G. 2004. Commission d'étude sur la gestion de la forêt publique québécoise. Bibliothèque nationale du Québec. 314 p.
- Courbin, N., Fortin, D., Dussault, C., & Courtois, R. 2009. Landscape management for woodland caribou: the protection of forest blocks influences wolf-caribou co-occurrence. *Landscape Ecology* 24: 1375-1388.
- Courtois, R., Ouellet, J-P., & Gagné, B. 1998. Characteristics of cutovers used by moose (*Alces alces*) in early winter. *Alces* 34: 201-211.
- Courtois, R., Dussault, C., Potvin, F., & Daigle, G. 2002. Habitat selection by moose (*Alces alces*) in clear-cut landscapes. *Alces* 38 : 177-192.

- Courtois, R., Ouellet, J-P., Breton, L., Gingras, A., & Dussault, C. 2007. Effects of forest disturbance on density, space use, and mortality of woodland caribou. *Écoscience* 14: 491-498.
- Courtois, R., Gingras, A., Fortin, D., Sebbane, A., Rochette, B., & Breton, L. 2008. Demographic and behavioural response of woodland caribou to forest harvesting. *Canadian Journal of Forest Research* 38: 2837-2849.
- Crooks, K. R. 2002. Relative sensitivities of mammalian carnivores to habitat fragmentation. *Conservation Biology* 16: 488-502.
- DeCesare, N. J. 2012. Separating spatial search and efficiency rates as components of predation risk. *Proceedings of the Royal Society B* 279: 4626-4633.
- Dussault, C., Courtois, R., Ouellet, J.-P., & Huot, J. 2001. Influence of satellite geometry and differential correction on GPS location accuracy. *Wildlife Society Bulletin* 29: 171-179.
- Dussault, C., Ouellet, J. P., Courtois, R., Huot, J., Breton, L., & Jolicoeur, H. 2005. Linking moose habitat selection to limiting factors. *Ecography* 28 : 619-628.
- Dussault, C., Pinard, V., Ouellet, J-P., Courtois, R., & Fortin, D. 2012. Avoidance of roads and selection for recent cutovers by threatened caribou: fitness-rewarding or maladaptive behaviour?. *Proceedings of the Royal Society B* 279: 4481-4488.

- Ehlers, L. P., Johnson, C. J., & Seip, D. R. 2016. Evaluating the influence of anthropogenic landscape change on wolf distribution: implications for woodland caribou. *Ecosphere* 7: e01600.
- Environment Canada. 2012. Recovery Strategy for the Woodland Caribou (*Rangifer tarandus caribou*), Boreal population, in Canada. Species at Risk Act Recovery Strategy Series. Environment Canada, Ottawa. xi+ 138pp.
- Environment Canada, 2014. Species at Risk Public Registry: Caribou Boreal Population, [Online], page viewed on septembre 25th 2014, URL: http://www.registrelep.gc.ca/species/speciesDetails_f.cfm?sid=636.
- Environment Canada. 2017. Canadian Climate Normals 1981-2010 Station Data: Foret Montmonrency, Quebec, [Online], page consulted on septembre 25th 2014, URL: http://climate.weather.gc.ca/climate_normals/results_1981_2010_e.html
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 34: 487-515.
- Fahrig, L. 2007. Non-optimal animal movement in human-altered landscapes. *Functional Ecology* 21: 1003-1015.
- Faille, G., Dussault, C., Ouellet, J.-P., Fortin, D., Courtois, R., St-Laurent, M.-H., & Dussault, C. 2010. Range fidelity: the missing link between caribou decline and habitat alteration?. *Biological Conservation* 143: 2840-2850.

- Festa-Bianchet, M., Ray, J. C., Boutin, S., Côté, S. D., & Gunn, A. 2011. Conservation of caribou (*Rangifer tarandus*) in Canada: an uncertain future. *Canadian Journal of Zoology* 89: 419-434.
- Fortin, D., Buono, P. L., Schmitz, O. J., Courbin, N., Losier, C., St-Laurent, M.-H., Drapeau, P., Heppell, S., Dussault, C., Brodeur, V., & Mainguy, J. 2015. A spatial theory for characterizing predator–multiprey interactions in heterogeneous landscapes. *Proceedings of the Royal Society B* 282: 20150973.
- Hebblewhite, M., Merrill, E. H., & McDonald, T. L. 2005. Spatial decomposition of predation risk using resource selection functions: an example in a wolf–elk predator–prey system. *Oikos* 111: 101-111.
- Hebblewhite, M., & Merrill, E. 2008. Modelling wildlife–human relationships for social species with mixed-effects resource selection models. *Journal of Applied Ecology* 45: 834-844.
- Hébert, R., Samson, C., & Huot, J. 2001. Validation d'un modèle d'indice de qualité de l'habitat pour l'ours noir. Rapport de recherche. Département de biologie, Université Laval. 83 p.
- Hins, C., Ouellet, J.-P., Dussault, C., & St-Laurent, M.-H. 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.

- Holt, R.D. 1977. Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology* 12:197-229.
- Houle, M., Fortin, D., Dussault, C., Courtois, R., & Ouellet, J.-P. 2010. Cumulative effects of forestry on habitat use by gray wolf (*Canis lupus*) in the boreal forest. *Landscape Ecology* 25: 419-433.
- Gagné, C., Mainguy, J., & Fortin, D. 2016. The impact of forest harvesting on caribou–moose–wolf interactions decreases along a latitudinal gradient. *Biological Conservation*, 197: 215-222.
- Gillies, C. S., Hebblewhite, M., Nielsen, S. E., Krawchuk, M. A., Aldridge, C. L., Frair, J. L., Saher, D. J., Stevens, C. E., & Jerde, C. L. 2006. Application of random effects to the study of resource selection by animals. *Journal of Animal Ecology* 75: 887-898.
- Girard, I., Ouellet, J.-P., Courtois, R., Dussault, C., & Breton, L. 2002. Effects of sampling effort based on GPS telemetry on home-range size estimations. *Journal of Wildlife Management* 66: 1290-1300.
- Gustine, D. D., Parker, K. L., Lay, R. J., Gillingham, M. P., & Heard, D. C. 2006. Calf survival of woodland caribou in a multi-predator ecosystem. *Wildlife monographs* 165: 1-32.
- Gustine, D. D., & Parker, K. L. 2008. Variation in the seasonal selection of resources by woodland caribou in northern British Columbia. *Canadian Journal of Zoology* 86: 812-825.

- Graham, M. H. 2003. Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology* 84: 2809-2815.
- James, A. R., & Stuart-Smith, A. K. 2000. Distribution of caribou and wolves in relation to linear corridors. *Journal of Wildlife Management* 64: 154-159.
- Jasinski, P. 2004. Origin and ecology of the spruce lichen woodlands in the Parc des Grands-Jardins, Québec—an alternative stable state to the surrounding spruce moss forest. PhD Dissertation, Université Laval, Québec. 66p.
- Jolicoeur, H. 1998. Le loup du massif du lac Jacques-Cartier. Ministère de l'environnement et de la faune du Québec, QC.
- Lafontaine, A., Drapeau, P., Fortin, D., & St-Laurent, M.-H. 2017. Many places called home: the adaptive value of seasonal adjustments in range fidelity. *Journal of Animal Ecology* 86: 624-633.
- Lamontagne, G., H. Jolicoeur & Lefort, S. 2006. Plan de gestion de l'ours noir, 2006-2013. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec. 487 p.
- Latham, A. D. M., Latham, M. C., & Boyce, M. S. 2011. Habitat selection and spatial relationships of black bears (*Ursus americanus*) with woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) in northeastern Alberta. *Canadian Journal of Zoology* 89: 267-277.
- Laurian, C., Dussault, C., Ouellet, J., Courtois, R., Poulin, M., & Breton, L. 2008. Behavioral adaptations of moose to roadside salt pools. *Journal of Wildlife Management* 72: 1094-1100.

- Leblond, M., Dussault, C. & Ouellet, J-P. 2010. What drives fine-scale movements of large herbivores? A case study using moose. *Ecography* 33: 1102-1112.
- Leblond, M., Frair, J., Fortin, D., Dussault, C., Ouellet, J-P., & Courtois, R. 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., & Ouellet, J-P. 2013. Impacts of human disturbance on large prey species: do behavioral reactions translate to fitness consequences? *PLoS One* 8: e73695.
- Leblond, M., Dussault, C., Ouellet, J. P., & St-Laurent, M.-H. 2016. Caribou avoiding wolves face increased predation by bears—Caught between Scylla and Charybdis. *Journal of Applied Ecology* 53: 1078-1087.
- Leclerc, M., Dussault, C., & St-Laurent, M.-H. 2014. Behavioural strategies towards human disturbances explain individual performance in woodland caribou. *Oecologia* 176: 297-306.
- Legendre, P., & Legendre, L. F. 2012. *Numerical ecology* (Vol. 24). Elsevier.
- Lesmerises, F., Dussault, C., & St-Laurent, M.-H. 2012. Wolf habitat selection is shaped by human activities in a highly managed boreal forest. *Forest Ecology and Management* 276: 125-131.

- Lesmerises, R., Ouellet, J.-P., Dussault, C., & St-Laurent, M.-H. 2013a. The influence of landscape matrix on isolated patch use by wide-ranging animals: conservation lessons for woodland caribou. *Ecology and Evolution* 3: 2880-2891.
- Lesmerises, F., Dussault, C., & St-Laurent, M.-H. 2013b. Major roadwork impacts the space use behaviour of gray wolf. *Landscape and Urban Planning* 112: 18-25.
- Lesmerises, R., Rebouillat, L., Dussault, C., & St-Laurent, M.-H. 2015. Linking GPS telemetry surveys and scat analyses helps explain variability in black bear foraging strategies. *PloS one* 10: e0129857.
- Losier, C. L., Couturier, S., St-Laurent, M. H., Drapeau, P., Dussault, C., Rudolph, T., Brodeur, V., Merkle, J.A., & Fortin, D. 2015. Adjustments in habitat selection to changing availability induce fitness costs for a threatened ungulate. *Journal of Applied Ecology*, 52: 496-504.
- Manly, B. F. L., McDonald, L., Thomas, D., McDonald, T. L., & Erickson, W. P. 2002. *Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies*, 2nd edition. Kluwer Academic Publishers. 213 p.
- Martensen, A. C., Ribeiro, M. C., Banks-Leite, C., Prado, P. I., & Metzger, J. P. 2012. Associations of forest cover, fragment area, and connectivity with neotropical understory bird species richness and abundance. *Conservation Biology* 26: 1100-1111.

- McKenzie, H. W., Merrill, E. H., Spiteri, R. J., & Lewis, M. A. 2012..How linear features alter predator movement and the functional response. *Interface Focus* 2:205-216.
- McLoughlin, P. D., Walton, L. R., Cluff, H. D., Paquet, P. C., & Ramsay, M. A. 2004. Hierarchical habitat selection by tundra wolves. *Journal of Mammalogy* 85: 576-580.
- Meffe, G.K., et Carroll, C.R., 1997. *Principles of conservation biology*, 2ème édition, Sinauer, État-Unis, 729p.
- Messier, F. 1994. Ungulate population models with predation: a case study with the North American moose. *Ecology* 75: 478-488.
- Milakovic, B., Parker, K. L., Gustine, D. D., Lay, R. J., Walker, A. B., & Gillingham, M. P. 2012. Seasonal habitat use and selection by grizzly bears in northern British Columbia. *Journal of Wildlife Management* 76: 170-180.
- Mortelliti, A., Amori, G., Capizzi, D., Cervone, C., Fagiani, S., Pollini, B., & Boitani, L. 2011. Independent effects of habitat loss, habitat fragmentation and structural connectivity on the distribution of two arboreal rodents. *Journal of Applied Ecology* 48: 153-162.
- Nielsen, S. E., Cranston, J., & Stenhouse, G. B. 2009. Identification of priority areas for grizzly bear conservation and recovery in Alberta, Canada. *Journal of Conservation Planning* 5: 38-60.

- Pardini, R., de Arruda Bueno, A., Gardner, T. A., Prado, P. I., & Metzger, J. P. 2010. Beyond the fragmentation threshold hypothesis: regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. *PLoS One* 5: e13666.
- Peters, W., Hebblewhite, M., DeCesare, N., Cagnacci, F., & Musiani, M. 2013. Resource separation analysis with moose indicates threats to caribou in human altered landscapes. *Ecography* 36: 487-498.
- Potvin, F., & Bertrand, N. 2004. Leaving forest strips in large clearcut landscapes of boreal forest: A management scenario suitable for wildlife?. *The Forestry Chronicle* 80: 44-53.
- Potvin, F., & Courtois, R. 2004. Winter presence of moose in clear-cut black spruce landscapes: related to spatial pattern or to vegetation?. *Alces* 40: 61-71.
- Potvin, F., Breton, L., & Courtois, R. 2005. Response of beaver, moose, and snowshoe hare to clear-cutting in a Quebec boreal forest: a reassessment 10 years after cut. *Canadian Journal of Forest Research* 35: 151-160.
- Pinard, V., Dussault, C., Ouellet, J.-P., Fortin, D., & Courtois, R. 2012. Calving rate, calf survival rate, and habitat selection of forest-dwelling caribou in a highly managed landscape. *Journal of Wildlife Management* 76: 189-199.
- Radford, J. Q., Bennett, A. F., & Cheers, G. J. 2005. Landscape-level thresholds of habitat cover for woodland-dependent birds. *Biological Conservation* 124: 317-337.

- R Core Team., 2014. A language and environment for statistical computing. The R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rempel, R. S., Elkie, P. C., Rodgers, A. R., & Gluck, M. J. 1997. Timber-management and natural-disturbance effects on moose habitat: landscape evaluation. *Journal of Wildlife Management* 61: 517-524.
- Rettie, W. J., & Messier, F. 2000. Hierarchical habitat selection by woodland caribou: its relationship to limiting factors. *Ecography* 23: 466-478.
- Reid, W., & Miller, K. 1989. Keeping options alive: the scientific basis for conservation Biology. World Resources Institute, Washington, D.C. 136 p.
- Robinson, H. S., Hebblewhite, M., DeCesare, N. J., Whittington, J., Neufeld, L., Bradley, M., & Musiani, M. 2012. The effect of fire on spatial separation between wolves and caribou. *Rangifer* 32 : 277-294.
- Rudolph, T. D., Drapeau, P., Imbeau, L., Brodeur, V., Légaré, S., & St-Laurent, M.-H. 2017. Demographic responses of boreal caribou to cumulative disturbances highlight elasticity of range-specific tolerance thresholds. *Biodiversity and Conservation* 26: 1179-1198.
- Schaefer, J. A. 2003. Long-term range recession and the persistence of caribou in the Taiga. *Conservation Biology* 17: 1435-1439.

- Seip, D. R. 1992. Factors limiting woodland caribou populations and their interrelationships with wolves and moose in southeastern British Columbia. *Canadian Journal of Zoology* 70: 1494-1503.
- St-Laurent, M.-H., Dussault, C., Ferron, J., & Gagnon, R. 2009. Dissecting habitat loss and fragmentation effects following logging in boreal forest: Conservation perspectives from landscape simulations. *Biological Conservation* 142: 2240-2249.
- St-Laurent, M.-H., & Dussault, C. 2012. The reintroduction of boreal caribou as a conservation strategy: A long-term assessment at the southern range limit. *Rangifer* 32: 127-138.
- Tigner, J., Bayne, E. M., & Boutin, S. 2014. Black bear use of seismic lines in northern Canada. *Journal of Wildlife Management* 78: 282-292.
- Thompson, I. D., Wiebe, P. A., Mallon, E., Rodgers, A. R., Fryxell, J. M., Baker, J. A., & Reid, D. 2014. Factors influencing the seasonal diet selection by woodland caribou (*Rangifer tarandus tarandus*) in boreal forests in Ontario. *Canadian Journal of Zoology* 93: 87-98.
- Venier, L. A., Thompson, I. D., Fleming, R., Malcolm, J., Aubin, I., Trofymow, J. A., D. Langor, R. Sturrock, C. Patry, R.O. Outerbridge, S.B. Holmes, S. Haeussler, L. De Grandpré, H.Y.H. Chen, E. Bayne, Arsenault, A. & Brandt, J.P. 2014. Effects of natural resource development on the terrestrial biodiversity of Canadian boreal forests. *Environmental Reviews* 22: 457-490.

- Villard, M-A., & Metzger, J. P. 2014. Beyond the fragmentation debate: A conceptual model to predict when habitat configuration really matters. *Journal of Applied Ecology* 51: 309-318.
- Vors, L. S., Schaefer, J. A., Pond, B. A., Rodgers, A. R., & Patterson, B. R. 2007. Woodland caribou extirpation and anthropogenic landscape disturbance in Ontario. *Journal of Wildlife Management* 71: 1249-1256.
- Wang, X., Blanchet, F. G., & Koper, N. 2014. Measuring habitat fragmentation: an evaluation of landscape pattern metrics. *Methods in Ecology and Evolution* 5: 634-646.
- Whittington, J., Hebblewhite, M., DeCesare, N. J., Neufeld, L., Bradley, M., Wilmshurst, J., & Musiani, M. 2011. Caribou encounters with wolves increase near roads and trails: a time-to-event approach. *Journal of Applied Ecology* 48: 1535-1542.
- Wittmer, H. U., Sinclair, A. R., & McLellan, B. N. 2005. The role of predation in the decline and extirpation of woodland caribou. *Oecologia* 144 : 257-267.

Table 1. Ranking of the candidate models assessing the habitat selection for caribou, moose, bears and wolves in Charlevoix (Québec, Canada), using relative BIC. Models are details in supplementary material Table SI.

#	Caribou			Moose			Wolf			Bear	
	Spring	Summer/autumn	Winter	Spring	Summer/autumn	Winter	Spring	Summer/autumn	Winter	Spring	Summer/autumn
1	2166	8557	20432	382	1694	1369	177	292	113	0	48
2	1071	5970	12019	309	1677	1248	185	232	116	8	55
3	18	149	11127	184	1260	386	103	106	83	14	28
4	640	3782	11795	320	1646	158	191	237	125	15	53
5	920	5932	704	308	224	1101	181	242	52	15	64
6	1075	5914	10926	141	1604	1119	191	134	100	16	28
7							1			14	37
8	0	76	264	196	39	342	101	113	11	21	32
9	24	51	10030	0	1187	303	107	0	64	21	0
10	645	3698	10692	149	1566	31	197	134	109	22	25
11	581	3790	326	319	229	113	187	247	62	22	62
12	917	5858	453	142	187	997	188	142	44	22	37
13	2	0	0	40	0	268	131	4	0	28	6
14	582	3710	76	153	189	0	107	142	54	29	34
15							5			20	9
16							0			21	41
17							5			28	14

Table 2. Mixed-effects resource selection models for caribou, moose, wolves and bears in Charlevoix (Québec, Canada), with their selection coefficients and r_s for the k -fold cross validation, based on 10 iterations.

Description	Caribou			Moose			Wolf			Bear	
	Spring	Summer/ autumn	Winter	Spring	Summer/ autumn	Winter	Spring	Summer/ autumn	Winter	Spring	Summer/ autumn
Habitat type^a											
≤ 5 year old cut	1.294	2.13	1.833	0.474	0.25	-0.428	-0.092	-0.245	-0.23	0.157	0.625
6-20 year old cut	0.674	0.852	0.407	0.437	0.42	-0.227	0.163	0.25	0.275	0.009	0.397
Water bodies	-1.435	-1.277	-0.467	-0.087	-1.176	-2.38	-0.387	-0.133	0.005	-1.448	-0.767
Roads	0.257	0.761	-0.264	0.082	-0.098	-0.332	-0.146	0.178	-0.177	-0.068	0.801
≤20 year old natural disturbance	-0.484	-0.652	-1.142	0.98	1.936	-1.373	0.028	-0.098	1.285	0.358	1.773
Regeneration	-0.263	-0.218	0.115	0.161	-0.2	0.148	0.013	-0.07	0.211	0.023	-0.202
Topography											
Slope	-0.049	-0.227	0.016	0.017	-0.153	0.044	-0.294	-0.496	-0.031	0.023	-0.118
Elevation	3.467	0.433	1.571	0.213	4.408	2.143	-3.006	-1.065	-3.769	-1.965	-0.534
Disturbance											
Proportion of mature forest loss (250m)	-0.499	-0.545	-0.855	-0.148	0.488	-0.19	0.011	0.223	0.359		-0.094
Distance to edge	0.748	1.392	0.384	0.342	0.454		-1.605	-0.77	-0.56		-0.853
Distance to 0-20 year old cut						1.1	0.969				
Mature forest area	0.047	-0.042	0.471		0.502	0.076	-0.009		0.02		
Mature forest isolation		0.202	-0.438	-0.518	-0.278	-0.59		0.686	-0.347		-0.915
k -fold (\bar{r}_s)	1.00±0.0	0.97±0.02	0.96±<0.01	0.97±0.02	0.92±0.02	0.82±0.3	0.86±0.02	0.99±0.01	0.91±0.06	0.44±0.11	0.91±0.06

^a Reference category was mature forest

Bold: $P < 0.05$

Table 3. Proportion of explained variance in relative probability of occurrence associated with mature forest loss (250m), fragmentation metrics and their intersection, for caribou, moose, bears and wolves in Charlevoix (Québec, Canada) based on adjusted-R².

	Caribou			Moose			Bear	Wolf		
	Spring	Summer/ autumn	Winter	Spring	Summer/ autumn	Winter	Summer/ autumn	Spring	Summer/ autumn	Winter
Mature forest loss (250m)	16.2	16.0	30.1	1.7	52.4	22.9	52.9	11.6	2.1	8.5
Intersection	3.0	4.1	58.7	57.8	27.9	81.2	23.0	-16.0	48.1	-13.0
Forest fragmentation	80.8	79.9	11.2	40.5	19.7	-4.1	24.1	104.4	49.8	104.5
Total explained variance	33.0	61.8	67.2	72.7	47.7	37.1	50.5	33.2	63.1	35.9

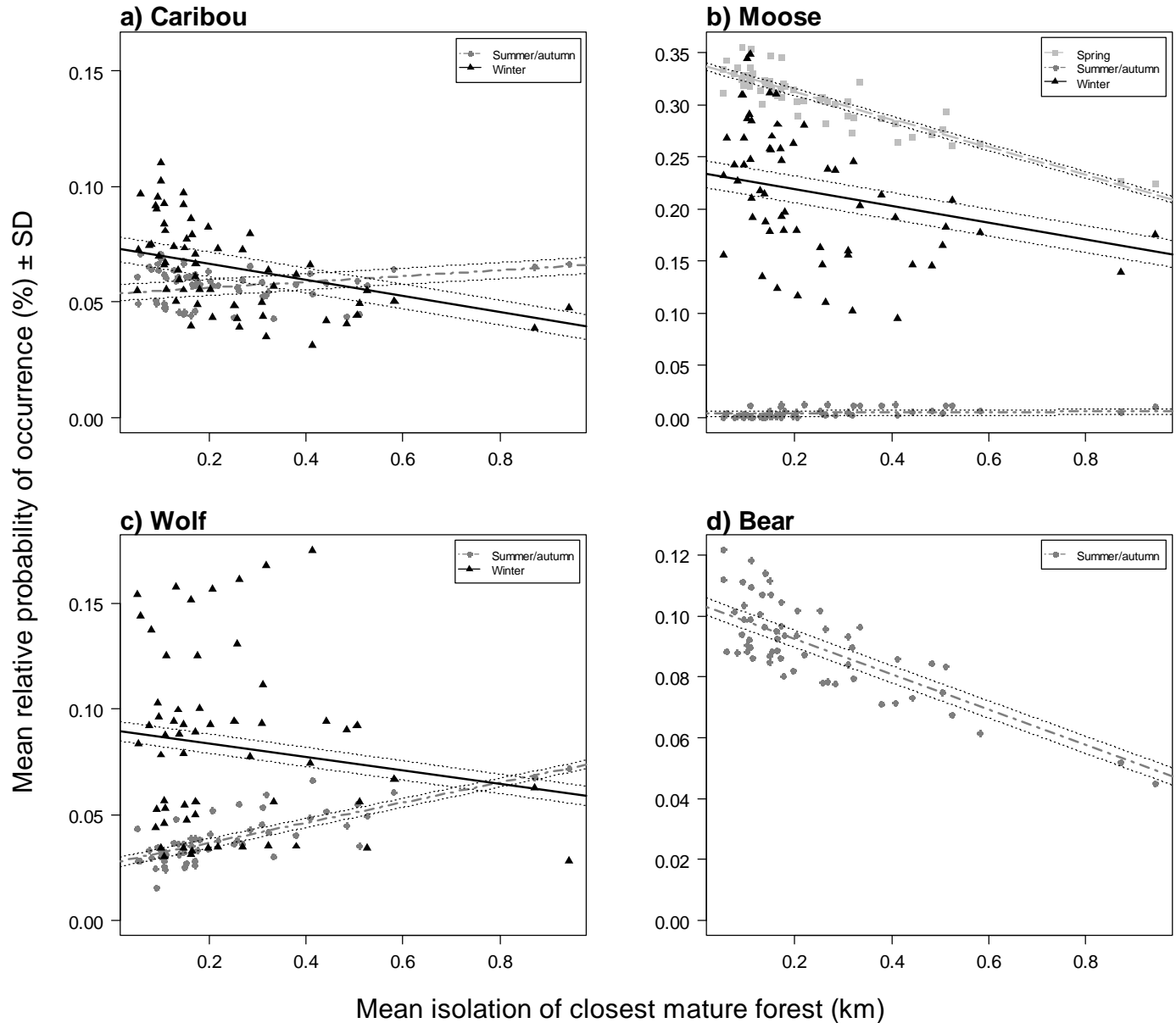


Figure 1. Relationship between the mean relative probability of occurrence of caribou (a), moose (b), wolves (c) and bears (d) and the distance of the closest patch of mature forest to the next closest patch of mature forest during the three biological periods. Two nearby patches have a low isolation value whereas two remote patches have a higher isolation value. We calculated the slope and 95% confidence intervals using linear regression with landscape and level of mature forest loss as fixed effects.

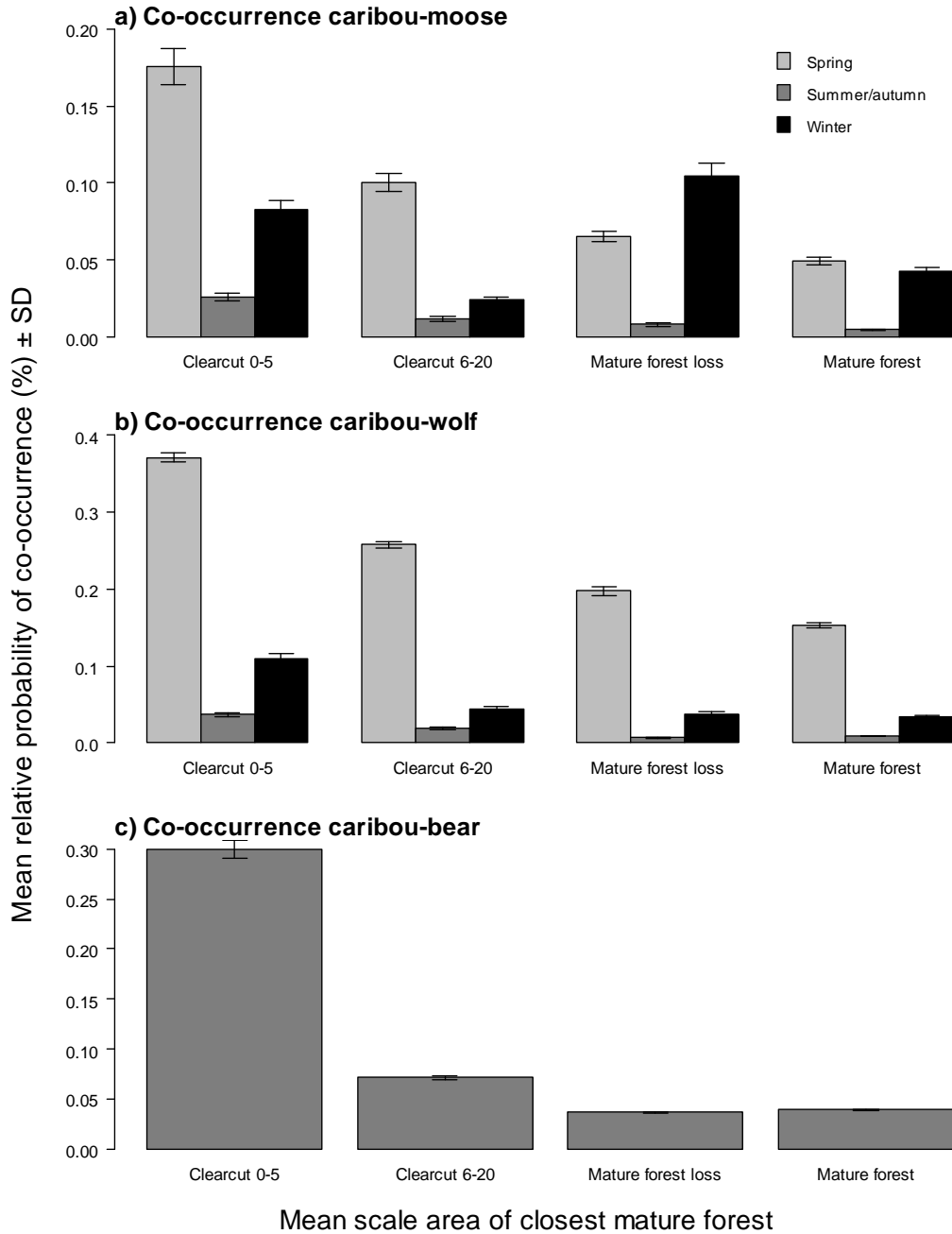


Figure 2. Mean \pm SD relative probability of co-occurrence between a) caribou and moose, b) caribou and wolf c) caribou and bear in different habitat types during the three biological periods. Mature forest loss represent de combination of 0-5 years old cutblocks, 6-20 years old cutblocks 0-20 years old natural disturbance, roads and stand in regeneration habitat type.

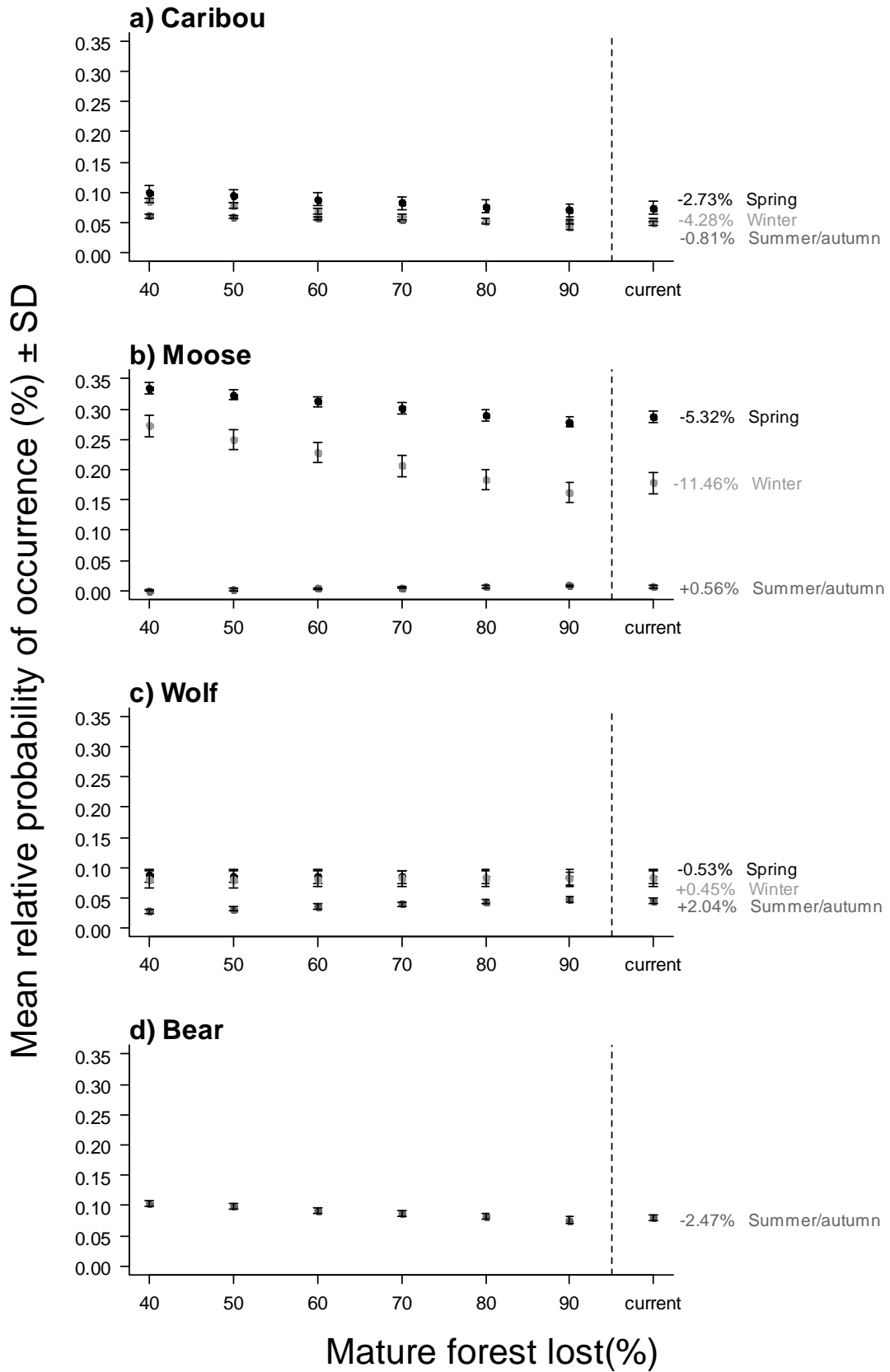


Figure 3. Mean (\pm SD) relative probability of occurrence of a) caribou, b) moose, c) wolves and d) bears during the three biological periods, according to increasing levels of mature forest loss (%) in the landscape.

Table SI. Details of the candidate models assessing the resources selection for caribou, moose, bears and wolves in Charlevoix (Québec, Canada).

#	Description
1	Habitat type ^a + Topography ^b
2	Habitat type ^a + Topography ^b + Mature Forest Loss % ^c
3	Habitat type ^a + Topography ^b + Mature Forest Loss % ^c + Distance to edge
4	Habitat type ^a + Topography ^b + Mature Forest Loss % ^c + Distance to cutblock
5	Habitat type ^a + Topography ^b + Mature Forest Loss % ^c + Mature forest area
6	Habitat type ^a + Topography ^b + Mature Forest Loss % ^c + Mature forest isolation
7	Habitat type ^a + Topography ^b + Mature Forest Loss % ^c + Distance to edge + Distance to cutblock
8	Habitat type ^a + Topography ^b + Mature Forest Loss % ^c + Distance to edge + Mature forest area
9	Habitat type ^a + Topography ^b + Mature Forest Loss % ^c + Distance to edge + Mature forest isolation
10	Habitat type ^a + Topography ^b + Mature Forest Loss % ^c + Distance to cutblock + Mature forest isolation
11	Habitat type ^a + Topography ^b + Mature Forest Loss % ^c + Distance to cutblock + Mature forest area
12	Habitat type ^a + Topography ^b + Mature Forest Loss % ^c + Mature forest area + Mature forest isolation
13	Habitat type ^a + Topography ^b + Mature Forest Loss % ^c + Mature forest area + Mature forest isolation + Distance to edge
14	Habitat type ^a + Topography ^b + Mature Forest Loss % ^c + Mature forest area + Mature forest isolation + Distance to cutblock
15	Habitat type ^a + Topography ^b + Mature Forest Loss % ^c + Distance to edge + Mature forest isolation + Distance to cutblock
16	Habitat type ^a + Topography ^b + Mature Forest Loss % ^c + Distance to edge + Mature forest area + Distance to cutblock
17	Habitat type ^a + Topography ^b + Mature Forest Loss % ^c + Distance to edge + Mature forest area + Distance to cutblock + Mature forest isolation

^a Habitat type: roads, 0-5 years old cutblocks, 6-20 years old cutblocks, 0-20 years old naturals disturbances, 20-50 years old regeneration stands and >50 years old mature forest (reference category)

^b Topography: elevation and slope

^c Calculated in a 250 meters buffer

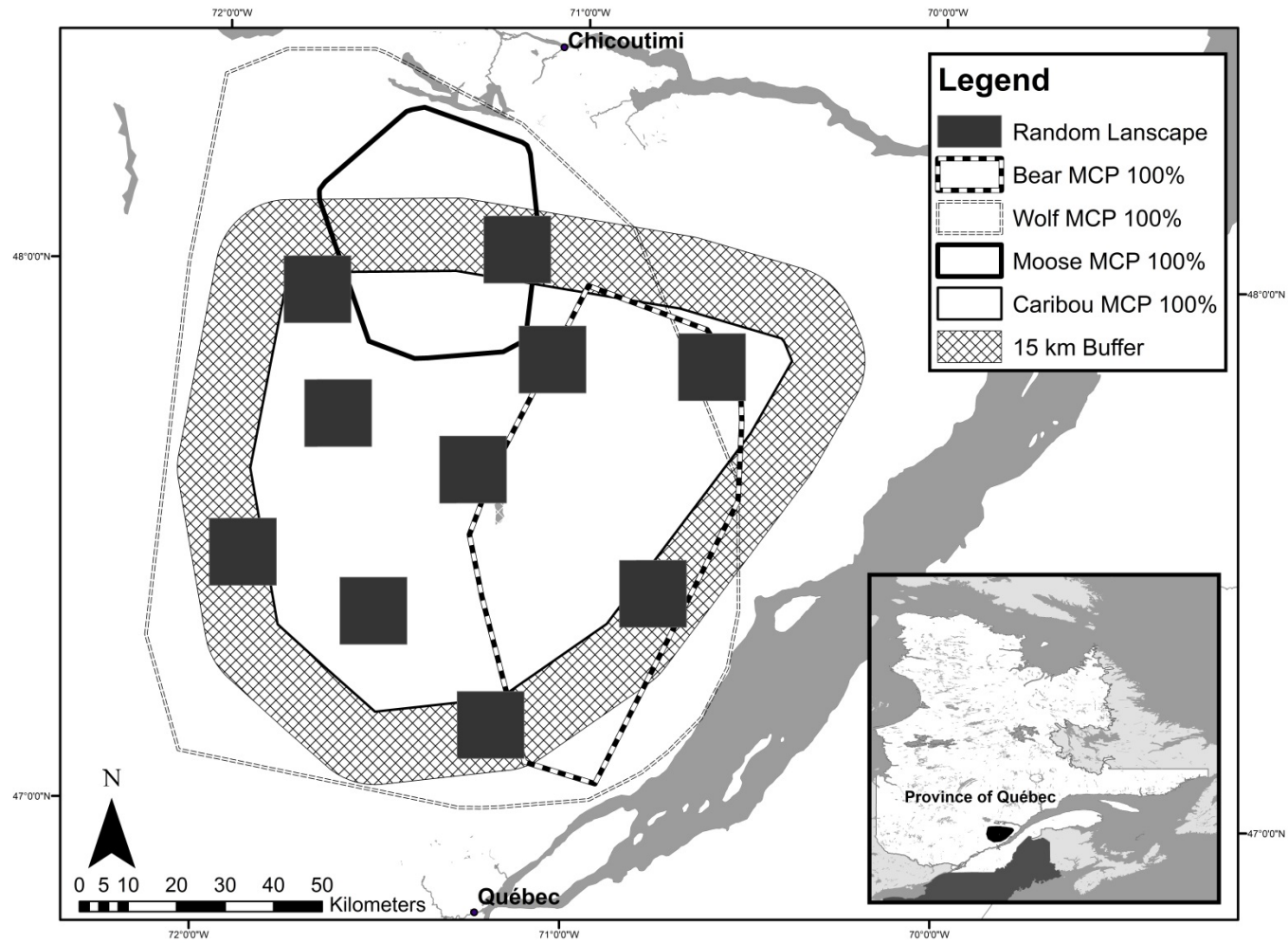


Figure SI. Map of the study area, delineated using 100% minimum convex polygons (MCP) of moose, wolves, bears and 15 km buffer around caribou MCP.

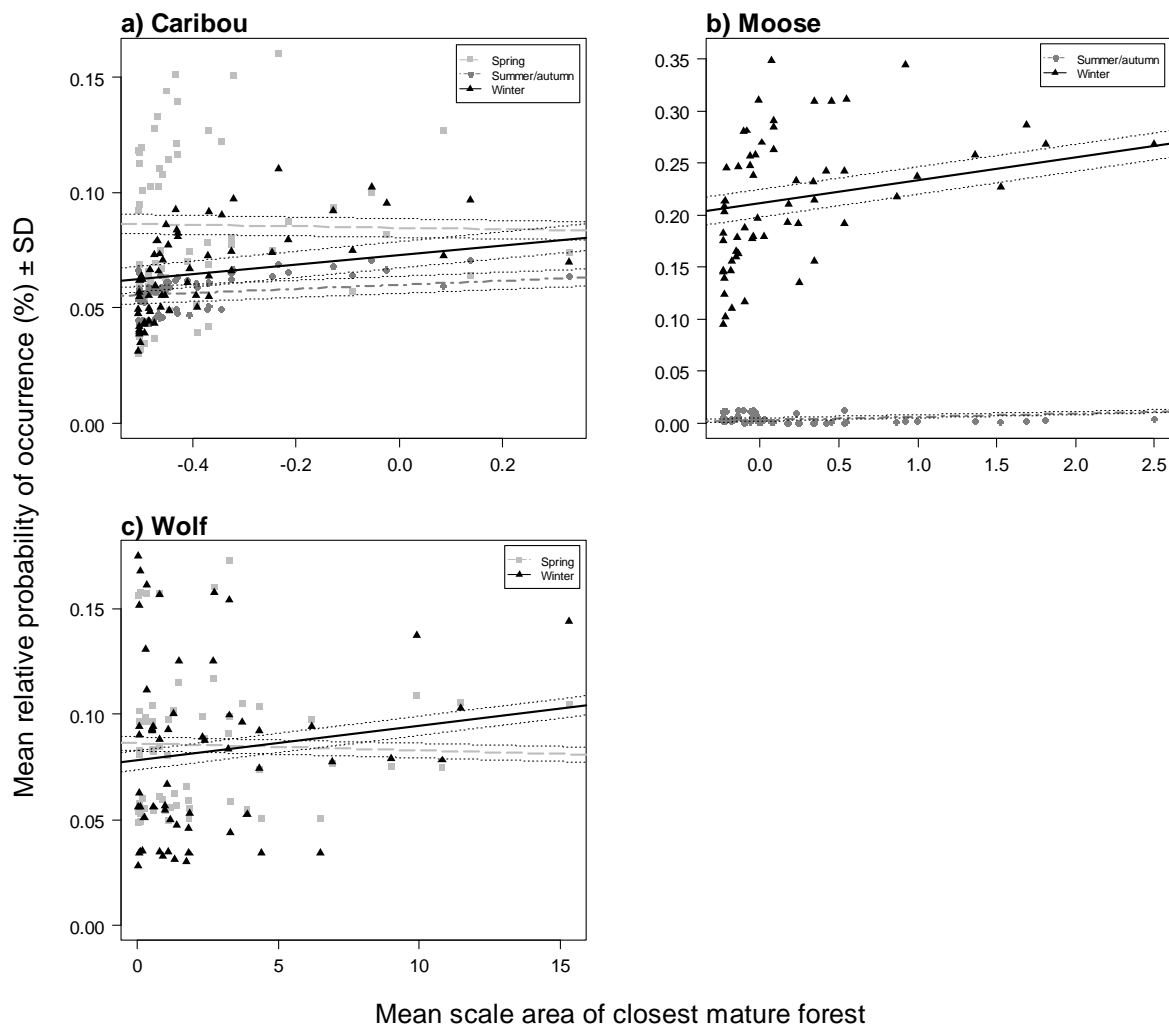


Figure SII. Relationship between the mean relative probability of occurrence of a) caribou, b) moose and c) wolves and the mean size of the closest mature forest patch. We calculated the slope and 95% confidence intervals using linear regression with landscape and mature forest loss level in the landscape as fixed effects for each species and biological period.

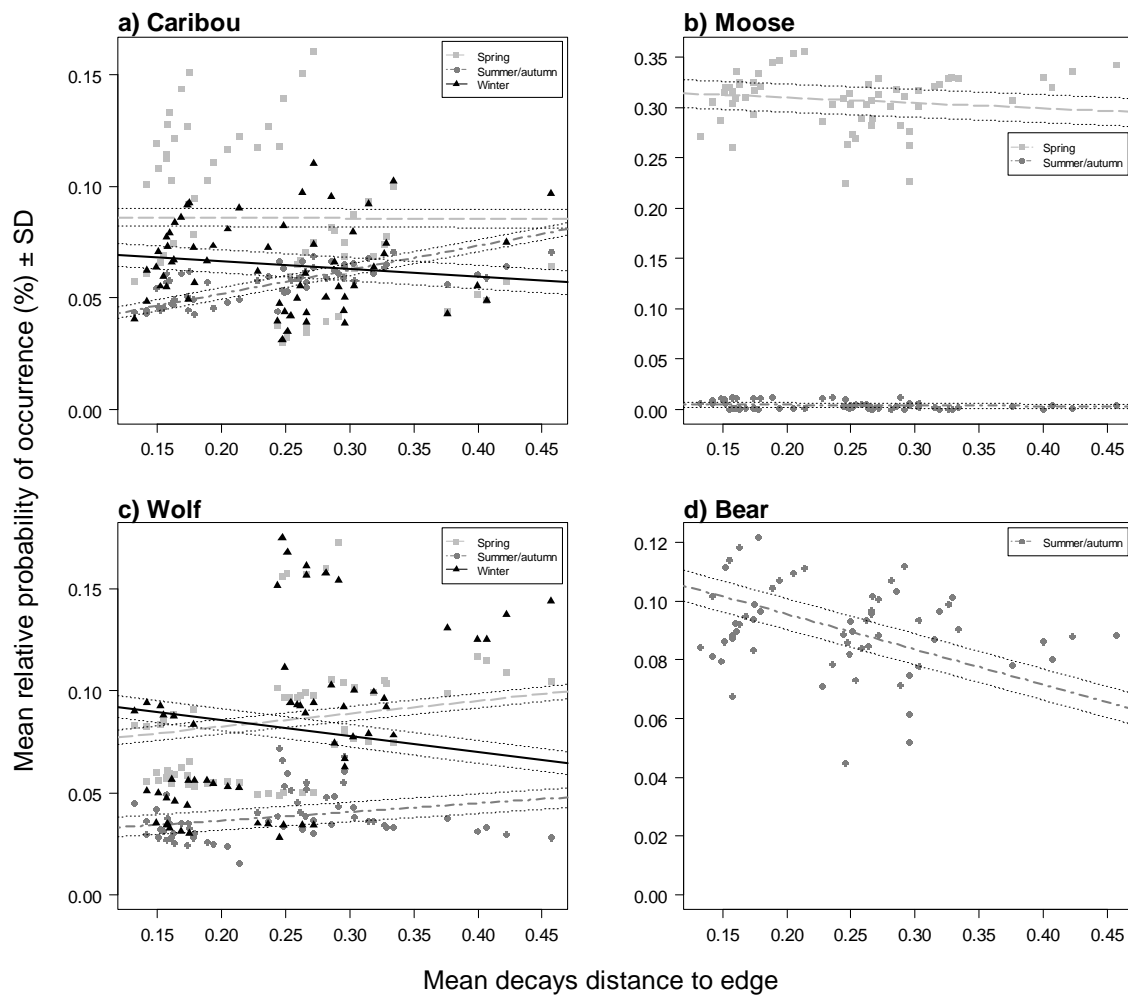


Figure SIII. Relationship between the mean relative probability of occurrence of a) caribou, b) moose, c) wolves and d) bears and the mean decay distance to edge. We calculated the slope and 95% confidence intervals using linear regression with landscape and mature forest loss level in the landscape as fixed effects for each species and biological period.

CONCLUSION GÉNÉRALE

À l'échelle planétaire, l'étalement des activités humaines entraîne la réduction et le morcellement des habitats naturels disponibles pour la faune. Certaines espèces ont profité de ces transformations du paysage, mais pour la grande majorité d'entre elles, la perte et la fragmentation de l'habitat entraînent des effets négatifs importants. Ces processus sont reconnus comme étant parmi les principales causes de perte de biodiversité (Brooks et al., 2002; Bartlett et al., 2016). Au Canada, comme ailleurs en forêt boréale, la perte et la fragmentation d'habitat s'opèrent principalement par l'aménagement des territoires forestiers (Boucher et al., 2009; Hansen et al., 2010) et impactent particulièrement les espèces associées aux forêts matures et à l'habitat d'intérieur (Basille et al., 2011; Cheveau et al., 2013; Matthews et al., 2014).

Nous avons réussi à départager les impacts respectifs de la perte et de la fragmentation de la forêt boréale mature sur l'écologie spatiale d'un grand mammifère menacé, le caribou forestier, et des principales espèces avec lesquelles il interagit. Plus précisément, nous avons caractérisé les patrons de sélection d'habitat de l'ours noir, du loup gris, de l'orignal et du caribou forestier, dans le contexte de perturbations du paysage forestier à l'aide de données GPS recueillies dans la région de Charlevoix. Cela nous a permis d'estimer la probabilité d'occurrence de ces espèces à différents niveaux de perte et de fragmentation de l'habitat, dans des systèmes-types où ces proies et prédateurs cohabitent.

La principale contribution de ce mémoire est d'avoir réussi à départager les effets de la perte de forêt mature de ceux associés à la fragmentation, mais surtout, de les avoir quantifiés pour une espèce cible ainsi que pour les principales espèces avec lesquelles elle interagit. Plusieurs études ont évalué les effets de l'un ou l'autre de ces paramètres sur une ou deux des espèces focales (p. ex. Courbin et al., 2009; Lesmerises et al., 2012; Courbin et al., 2014; Losier et al., 2015), mais aucune n'avait encore évalué leurs effets sur la réponse du caribou, de l'orignal, du loup et de l'ours en utilisant une méthodologie standardisée. Une des principales contributions de cette étude a donc été de démontrer que les impacts de la fragmentation de la forêt mature sur l'utilisation de l'habitat par les grands mammifères boréaux sont plus importants que ce qui était attendu, en comparaison aux impacts de la perte de forêt mature. La proportion de perte de forêt mature dans le paysage expliquait moins de variation dans la probabilité relative d'occurrence des différentes espèces que les paramètres de fragmentation (p. ex. : la densité de bordures, la taille des parcelles). Ce résultat diffère de ce qui est généralement rapporté dans la littérature (Fahrig, 2003; Radford et al., 2005; St-Laurent et al., 2009; Mortelliti et al., 2011), où les impacts de la perte d'habitat surpassent habituellement ceux associés à la fragmentation du paysage.

Plusieurs auteurs ont mis en évidence l'importance accrue de la fragmentation lorsque la quantité d'habitat disponible pour une espèce diminuait sous le seuil de 30% (Andrén, 1994; Pardini et al., 2010; Martensen et al., 2012). La forêt mature ne couvrait que 17,5% de la superficie totale utilisée par les caribous et celle-ci était hautement

fragmentée, ce qui explique possiblement pourquoi l'effet de la fragmentation était si important dans cette étude. La fragmentation joue un rôle écologique notoire en plus d'être susceptible de modifier les interactions prédateurs-proies. Les résultats obtenus montrent que certains paramètres de fragmentation (p. ex. les bordures) étaient sélectionnées par le loup et l'ours, mais évitées par le caribou et l'orignal. Le morcellement du territoire semble donc favoriser davantage la guildes des prédateurs qui profite notamment des bordures et des routes pour parcourir de plus grandes distances et accéder aux zones fréquentées par les proies, en accord avec les résultats de James et Stuart-Smith (2000). Pour le caribou, la fragmentation réduisait la disponibilité de l'habitat fonctionnel (Polfus et al., 2011), puisque la forêt mature était évitée à proximité des bordures. De plus, l'isolement des peuplements forestiers matures oblige le caribou à parcourir de grandes distances dans une matrice d'habitats composée de coupes et de parterre en régénération, qui sont associés à un plus grand risque de mortalité du caribou par prédation (Courtois et al., 2007; Dussault et al., 2012). Nos résultats ont d'ailleurs démontré que c'était dans les coupes ≤ 5 ans que la probabilité de co-occurrence entre le caribou et les trois autres espèces était la plus élevée et elle l'était beaucoup plus que dans les habitats matures.

La seconde contribution de la présente étude est d'avoir évalué l'impact de la perte de couvert forestier de différentes intensités dans des paysages représentatifs de la forêt aménagée. L'approche préconisée avait pour avantage de tenir compte des attributs réels du paysage tels que l'altitude, la pente et l'hydrologie, suivant l'approche utilisée par St-

Laurent et al. (2009), attributs rarement inclus dans les simulations de perte et de fragmentation (Fahrig, 2001; Pardini et al., 2011; Rocha et al., 2017). Nous avons ainsi pu montrer que les régimes de perturbations entraînant de la perte de forêt boréale mature influencent négativement la qualité de l'habitat pour le caribou, mais positivement pour le loup (été et hiver) et l'orignal (été). Malgré que la stratégie anti-prédatrice du caribou soit bien adaptée pour éviter le loup, la co-occurrence entre ces deux espèces était positivement influencée par la proportion de perte de forêt mature dans le paysage durant l'été. Il s'agit d'une situation problématique pour le caribou considérant qu'il a été démontré qu'un taux de rencontre plus élevé entre un prédateur et une proie résultait en une augmentation de la mortalité de la proie (Hebblewhite et al., 2005; Fortin et al., 2015).

Les résultats de la présente étude démontrent aussi que la réaction des espèces variait entre les périodes biologiques et que même celles favorisées par des peuplements de début de succession pouvaient être négativement affectées par l'augmentation du niveau de perte de forêts matures dans le paysage. Les peuplements matures en forêt boréale jouent un rôle écologique pour l'orignal (Courtois et al., 2002) et l'ours noir (Bastille-Rousseau et al., 2011) et mes résultats suggèrent qu'à grande échelle, une diminution trop importante de cet attribut entraîne une diminution de la probabilité relative d'occurrence des espèces étudiées. Par contre, même dans un paysage fortement perturbé, la co-occurrence entre le caribou et les autres espèces restait élevée dans les coupes de ≤ 20 ans. Ainsi, dans un paysage où la qualité de l'habitat est réduite par une perte élevée d'habitat, les probabilités

d'occurrence des quatre espèces peuvent demeurer tout de même élevées dans les milieux perturbés, ce qui démontre l'importance de tels milieux pour les interactions entre ces espèces.

La présente étude a de plus mis en évidence la grande influence de la fragmentation sur les modèles de sélection d'habitats des quatre espèces considérées et sur leurs interactions potentielles. En termes de conservation, cette information est importante et pourrait être exploitée pour limiter les impacts des perturbations anthropiques sur les populations de caribous. En effet, mes résultats supportent l'importance de conserver de grands peuplements matures distribués à proximité les uns des autres afin de favoriser le maintien de la population de caribous dans le paysage forestier boréal. Cela permettrait d'augmenter la quantité totale d'habitat forestier mature, d'une part et de limiter la fragmentation, d'autre part. Une étude compagne a identifié une cible de superficie minimale de 270 km² pour les peuplements à conserver afin d'atteindre une probabilité d'utilisation d'au minimum 75% par le caribou, voire de >1350 km² pour une probabilité de >95% d'utilisation (Lesmerises et al., 2013a). Compte tenu de l'impact négatif des bordures sur la sélection d'habitat des caribous et de leurs impacts positifs pour les prédateurs et le principal compétiteur apparent, la densité de bordures devrait être limitée en favorisant la conservation de peuplements forestiers ayant un faible rapport périmètre/surface (Hins et al., 2009). La création de bordures contrastées engendrées par les routes et les coupes devrait aussi être minimisée à proximité des peuplements résiduels de forêt mature, en

particulier dans les zones destinées à la conservation du caribou forestier. De manière à limiter la durée de l'impact négatif des routes sur l'occurrence du caribou, la présente étude recommande la fermeture et la renaturalisation des corridors routiers afin de restaurer une qualité d'habitat favorable au caribou. Une telle stratégie a été utilisée avec succès en Norvège pour le renne (*R. t. tarandus*; Nellemann et al., 2010). Finalement, l'impact de la fragmentation devrait être pris en compte lors de l'élaboration des prochains plans de gestion de la forêt boréale. Cette étude a démontré l'importance d'intégrer la réponse de la faune à la fragmentation d'habitat afin de développer des mesures efficaces pour la conservation d'une espèce vulnérable comme le caribou.

Dans la recherche de solutions aux problèmes liés à la conservation du caribou, des études précédentes avaient permis d'identifier certains des mécanismes reliant les perturbations de l'habitat aux modifications des interactions prédateur-proie (p. ex. Bastille-Rousseau et al., 2011; Latham et al., 2011; Gagné et al., 2016 ; Lafontaine et al. 2017). L'étude actuelle apporte de nouveaux éléments en quantifiant l'impact relatif de la perte et de la fragmentation d'habitat mature pour chacune des principales espèces impliquées. Même s'ils ont des effets propres, la perte et la fragmentation peuvent aussi avoir des impacts synergiques (St-Laurent et al. 2009). De futurs travaux de recherche visant à identifier les effets de l'interaction entre ces deux facteurs sur le caribou pourraient ultimement permettre d'établir une grille de décision pour orienter les modalités d'exploitation et de restauration de l'habitat. Ainsi, il pourrait être possible, pour un niveau

de perte et de fragmentation donné, d'identifier sur lequel de ces deux facteurs il serait le plus judicieux de travailler dans une optique de coûts-bénéfices. Cette approche novatrice représenterait un outil important pour guider les gestionnaires du territoire dans le choix des stratégies de conservation.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Andrén, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71: 355-366.
- Attiwill, P. M. 1994. The disturbance of forest ecosystems: the ecological basis for conservative management. *Forest Ecology and Management* 63: 247-300.
- Axelsson, A. L. & Östlund, L. 2001. Retrospective gap analysis in Swedish boreal forest landscape using historical data. *Forest Ecology and Management* 147: 109-122.
- Ballard, W. B. 1994. Effects of black bear predation on caribou - a review. *Alces* 30: 25-35.
- Baillie, J. E. M., Hilton-Taylor, C., & Stuart, S.N. 2004. 2004 IUCN Red List of Threatened Species: A Global Species Assessment, IUCN, Cambridge, 191 p.
- Basille, M., Courtois, R., Bastille-Rousseau, G., Courbin, N., Faille, G., Dussault, C., Ouellet, J., & Fortin, D. 2011. Effets directs et indirects de l'aménagement de la forêt boréale sur le caribou forestier au Québec. *Naturaliste Canadien* 135: 46-52.
- Basille, M., Fortin, D., Dussault, C., Ouellet, J-P., & Courtois, R. 2013. Ecologically based definition of seasons clarifies predator-prey interactions. *Ecography* 36: 220-229.
- Bastille-Rousseau, G., Fortin, D., Dussault, C., Courtois, R., & Ouellet, J-P. 2011. Foraging strategies by omnivores: are black bears actively searching for ungulate neonates or are they simply opportunistic predators? *Ecography* 34: 588-596.

- Bartlett, L. J., Newbold, T., Purves, D. W., Tittensor, D. P., & Harfoot, M. B. 2016. Synergistic impacts of habitat loss and fragmentation on model ecosystems. *Proceedings of the Royal Society B* 283: 20161027.
- Beauchesne, D., Jaeger, J. A., & St-Laurent, M.-H. 2014. Thresholds in the capacity of boreal caribou to cope with cumulative disturbances: Evidence from space use patterns. *Biological Conservation* 172: 190-199.
- Bengtsson, J., Nilsson, S. G., Franc, A., & Menozzi, P. 2000. Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of European forests. *Forest Ecology and Management* 132: 39-50.
- Bennett, V. J. 2017. Effects of Road Density and Pattern on the Conservation of Species and Biodiversity. *Current Landscape Ecology Reports* 2: 1-11.
- Bergerud, A.T. 1974. Decline of caribou in North America following settlement. *The Journal of Wildlife Management* 38: 757-770.
- Bjørneraas, K., Solberg, E. J., Herfindal, I., Van Moorter, B., Rolandsen, C. M., Tremblay, J.-P., Skarpe, C., Saether, B. E., Eriksen, R. & Astrup, R. 2011. Moose *Alces alces* habitat use at multiple temporal scales in human-altered landscape. *Wildlife Biology* 17: 44-54.
- Bonelli, S., Cerrato, C., Loglisci, N., & Balletto, E. 2011. Population extinctions in the Italian diurnal Lepidoptera: an analysis of possible causes. *Journal of Insect Conservation* 15: 879-890.

- Boucher, Y., Arseneault, D., Sirois, L., & Blais, L. 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.
- Boudreault, C., Bergeron, Y., & Coxson, D. 2009. Factors controlling epiphytic lichen biomass during postfire succession in black spruce boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research* 39: 2168-2179.
- Bowman, J., Ray, J. C., Magoun, A. J., Johnson, D. S., & Dawson, F. N. 2010. Roads, logging, and the large-mammal community of an eastern Canadian boreal forest. *Canadian Journal of Zoology* 88: 454-467.
- Brodeur, V., Ouellet, J.-P., Courtois, R., & Fortin, D. 2008. Habitat selection by black bears in an intensively logged boreal forest. *Canadian Journal of Zoology* 86: 1307-1316.
- Brooks, T. M., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Da Fonseca, G.A., Rylands, A.B., Konstant, W.R., Fonseca, G., Konstant, W., Flick, P., Pilgrim, J., Oldfield, S., Magin, G., & Hilton-Taylor, C. 2002. Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. *Conservation biology* 16: 909-923.
- Bryant, D., Nielsen, D., Tangle, L., Sizer, N., Miranda, M., Brown, P., Johnson, N., Malk, A., & Miller, K. 1997. The last frontier forests: ecosystems and economies on the edge; What is the status of the worlds remaining large natural forest ecosystems?, 49p.

- Burton, P. J., Messier, C., Weetman, G. F., Prepas, E. E., Adamowicz, W. L., & Tittler, R. 2003. The current state of boreal forestry and the drive for change. Ch. 1, pp. 1-40 *in*: Towards Sustainable Management of the Boreal Forest. Burton, P. J., Messier, C., Smith, D. W., & W. L. Adamowicz (Eds.). Ottawa: NRC Research Press.
- Chalfoun, A. D., Thompson, F. R., & Ratnaswamy, M. J. 2002. Nest predators and fragmentation: a review and meta-analysis. *Conservation Biology* 16: 306-318.
- Cheveau, M., Imbeau, L., Drapeau, P., & Belanger, L. 2013. Marten space use and habitat selection in managed coniferous boreal forests of eastern Canada. *The Journal of Wildlife Management* 77: 749-760.
- Coulombe, G., Huot, J., Arsenault, J., Bauce, E., Bernard, J. T., Bouchard, A., Liboiron, M.A. & Szaraz, G. 2004. Commission d'étude sur la gestion de la forêt publique québécoise. Bibliothèque nationale du Québec. 314 p.
- Courbin, N., Fortin, D., Dussault, C., & Courtois, R. 2009. Landscape management for woodland caribou: the protection of forest blocks influences wolf-caribou co-occurrence. *Landscape Ecology* 24: 1375-1388.
- Courbin, N., Fortin, D., Dussault, C., & Courtois, R. 2014. Logging-induced changes in habitat network connectivity shape behavioral interactions in the wolf-caribou-moose system. *Ecological Monographs* 84: 265-285.
- Courtois, R., Dussault, C., Potvin, F., & Daigle, G. 2002. Habitat selection by moose (*Alces alces*) in clear-cut landscapes. *Alces* 38: 177-192.

- Courtois, R., Ouellet, J- P., Breton, L., Gingras, A., & Dussault, C. 2007. Effects of forest disturbance on density, space use, and mortality of woodland caribou. *Ecoscience* 14: 491-498.
- Courtois, R., Gingras, A., Fortin, D., Sebbane, A., Rochette, B., & Breton, L. 2008. Demographic and behavioural response of woodland caribou to forest harvesting. *Canadian Journal of Forest Research*, 38: 2837-2849.
- Crausbay, S. D., & Martin, P. H. 2016. Natural disturbance, vegetation patterns and ecological dynamics in tropical montane forests. *Journal of Tropical Ecology* 32: 1-20.
- Cyr, D., Gauthier S, Bergeron Y & Carcaillet C. 2009. Forest management is driving the eastern North American boreal forest outside its natural range of variability. *Front Ecology and the Environment* 7: 519-524
- Derbridge, J. J., Krausman, P. R., & Darimont, C. T. 2012. Using bayesian stable isotope mixing models to estimate wolf diet in a multi-prey ecosystem. *Journal of Wildlife Management* 76: 1277-1289.
- Dussault, C., Pinard, V., Ouellet, J.-P., Courtois, R., & Fortin, D. 2012. Avoidance of roads and selection for recent cutovers by threatened caribou: fitness-rewarding or maladaptive behaviour? *Proceedings of the Royal Society B* 279: 4481-4488.

- Ehlers, L. P., Johnson, C. J., & Seip, D. R. 2016. Evaluating the influence of anthropogenic landscape change on wolf distribution: implications for woodland caribou. *Ecosphere* 7.
- Environment Canada, 2014a. Données sur la durabilité de la récolte de bois d'œuvre, [En ligne], page consultée le 28 août 2014, URL; <https://www.ec.gc.ca/indicateurs-indicators/default.asp?lang=Fr&n=6647C128-1>.
- Environment Canada, 2014b. Registre public des espèces en péril: Caribou des bois Population Boréale, [En ligne], page consultée le 25 septembre 2014, URL: http://www.registrelep.gc.ca/species/speciesDetails_f.cfm?sid=636.
- Fahrig, L., & Merriam, G. 1994. Conservation of fragmented populations. *Conservation Biology* 8: 50- 59.
- Fahrig, L. 2001. How much habitat is enough?. *Biological Conservation* 100: 65-74.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 487-515.
- Festa-Bianchet, M., Ray, J. C., Boutin, S., Côté, S. D., & Gunn, A. 2011. Conservation of caribou (*Rangifer tarandus*) in Canada: an uncertain future. *Canadian Journal of Zoology* 89: 419-434.
- Fortin, D., Buono, P. L., Schmitz, O. J., Courbin, N., Losier, C., St-Laurent, M.-H., Drapeau, P., Heppell, S., Dussault, C., Brodeur, V., & Mainguy, J. 2015. A spatial

- theory for characterizing predator–multiprey interactions in heterogeneous landscapes. *Proceedings of the Royal Society B* 282: 20150973.
- Franklin, A. B., Noon, B. R., & George, T. L. 2002. What is habitat fragmentation? *Studies in Avian Biology* 25: 20-29.
- Gagné, C., Mainguy, J., & Fortin, D. 2016. The impact of forest harvesting on caribou–moose–wolf interactions decreases along a latitudinal gradient. *Biological Conservation*, 197 : 215-222.
- Gromtsev, A. 2002. Natural disturbance dynamics in the boreal forests of European Russia: a review. *Silva Fennica* 36: 41-55.
- Haila, Y. 1999. Islands and fragments, *In* *Maintaining biodiversity in forest ecosystems*, Edited by M.L., Hunter, Cambridge university press, United Kingdom. p.234-264.
- Hansen, M. C., Stehman, S. V., & Potapov, P. V. 2010. Quantification of global gross forest cover loss. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107: 8650-8655.
- He, C., Liu, Z., Tian, J., & Ma, Q. 2014. Urban expansion dynamics and natural habitat loss in China: a multiscale landscape perspective. *Global Change Biology*, 20:2886-2902.
- Hebblewhite, M., Merrill, E. H., & McDonald, T. L. 2005. Spatial decomposition of predation risk using resource selection functions: an example in a wolf-elk predator-prey system. *Oikos* 111: 101-111.

- Hins, C., Ouellet, J.-P., Dussault, C., & St-Laurent, M.-H. 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.
- Holt, R.D. 1977. Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology* 12:197-229.
- Hunter, M. L. 1993. Natural fire regimes as spatial models for managing boreal forests. *Biological Conservation* 65: 115-120.
- Jackson, S. M., Pinto, F., Malcolm, J. R., & Wilson, E. R. 2000. A comparison of pre-European settlement (1857) and current (1981-1995) forest composition in central Ontario. *Canadian Journal of Forest Research* 30: 605-612.
- James, A. R., & Stuart-Smith, A. K. 2000. Distribution of caribou and wolves in relation to linear corridors. *The Journal of Wildlife Management* 64: 154-159.
- James, A. R., Boutin, S., Hebert, D. M., & Ripplin, A. B. 2004. Spatial separation of caribou from moose and its relation to predation by wolves. *Journal of Wildlife Management* 68: 799-809.
- Junge, C., Museth, J., Hindar, K., Kraabøl, M., & Vøllestad, L. A. 2014. Assessing the consequences of habitat fragmentation for two migratory salmonid fishes. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 24: 297-311.

- Kuuluvainen, T. 2009. Forest management and biodiversity conservation based on natural ecosystem dynamics in Northern Europe: The complexity challenge. *Ambio* 38: 309-315.
- Lafontaine, A., Drapeau, P., Fortin, D., & St-Laurent, M.H. 2017. Many places called home: the adaptive value of seasonal adjustments in range fidelity. *Journal of Animal Ecology* 86: 624-633.
- Larivière, S., Jolicoeur, H., & Crête, M. 2000. Status and conservation of the gray wolf (*Canis lupus*) in wildlife reserves of Québec. *Biological Conservation* 94: 143-151.
- Latham, A. D. M., Latham, M. C., & Boyce, M. S. 2011. Habitat selection and spatial relationships of black bears (*Ursus americanus*) with woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) in northeastern Alberta. *Canadian Journal of Zoology* 89: 267-277.
- Leblond, M., Dussault, C., Ouellet, J-P., & St-Laurent, M- H. 2016. Caribou avoiding wolves face increased predation by bears-Caught between Scylla and Charybdis. *Journal of Applied Ecology* 53: 1078-1087.
- Leboeuf, M., 2012. Le Québec en miettes: notre nature morcelée à l'heure du Plan Nord, Orinha, Québec. 207p.
- Leclerc, M., Dussault, C., & St-Laurent, M. H. 2014. Behavioural strategies towards human disturbances explain individual performance in woodland caribou. *Oecologia* 176: 297-306.

- Lesmerises, F., Dussault, C., & St-Laurent, M. H. 2012. Wolf habitat selection is shaped by human activities in a highly managed boreal forest. *Forest Ecology and Management* 276: 125-131.
- Lesmerises, R., Ouellet, J.-P., Dussault, C., & St-Laurent, M.-H. 2013a. The influence of landscape matrix on isolated patch use by wide-ranging animals: conservation lessons for woodland caribou. *Ecology and Evolution* 3: 2880-2891.
- Lesmerises, F., Dussault, C., & St-Laurent, M.-H. 2013b. Major roadwork impacts the space use behaviour of gray wolf. *Landscape and Urban Planning* 112: 18-25.
- Lindenmayer, D., & Franklin, J. 2003. *Towards forest sustainability*. Island Press, Washington. 231p
- Losier, C. L., Couturier, S., St-Laurent, M. H., Drapeau, P., Dussault, C., Rudolph, T., Brodeur, V., Merkle, J.A., & Fortin, D. 2015. Adjustments in habitat selection to changing availability induce fitness costs for a threatened ungulate. *Journal of Applied Ecology* 52: 496-504.
- Matthews, T. J., Cottee-Jones, H. E., & Whittaker, R. J. 2014. Habitat fragmentation and the species–area relationship: a focus on total species richness obscures the impact of habitat loss on habitat specialists. *Diversity and Distributions* 20: 1136-1146.
- Martensen, A. C., Ribeiro, M. C., Banks-Leite, C., Prado, P. I., & Metzger, J. P. 2012. Associations of forest cover, fragment area, and connectivity with neotropical

understory bird species richness and abundance. *Conservation Biology* 26: 1100-1111.

Martinson, H. M., & Fagan, W. F. 2014. Trophic disruption: a meta-analysis of how habitat fragmentation affects resource consumption in terrestrial arthropod systems. *Ecology Letters* 17: 1178-1189.

McGarigal, K., & Cushman, S. A. 2002. Comparative evaluation of experimental approaches to the study of habitat fragmentation effects. *Ecological Applications* 12: 335-345.

Mech, L. D., & Boitani, L. 2010. *Wolves: behavior, ecology, and conservation*. University of Chicago Press. United States. 472p.

Meffe, G.K., et Carroll, C.R., 1997. *Principles of conservation biology*, 2ème édition, Sinauer, États-Unis. 729 p.

Mendes, E. S., Fonseca, C., Marques, S. F., Maia, D., & Pereira, M. J. R. 2017. Bat richness and activity in heterogeneous landscapes: guild-specific and scale-dependent? *Landscape Ecology* 32: 1-17.

Mortelliti, A., Amori, G., Capizzi, D., Cervone, C., Fagiani, S., Pollini, B., & Boitani, L. 2011. Independent effects of habitat loss, habitat fragmentation and structural connectivity on the distribution of two arboreal rodents. *Journal of Applied Ecology* 48: 153-162.

- Nellemann, C., Vistnes, I., Jordhøy, P., Støen, O. G., Kaltenborn, B. P., Hanssen, F., & Helgesen, R. 2010. Effects of recreational cabins, trails and their removal for restoration of reindeer winter ranges. *Restoration Ecology*, 18: 873-881.
- Östlund, L., Zackrisson, O., & Axelsson, A. L. 1997. The history and transformation of a Scandinavian boreal forest landscape since the 19th century. *Canadian Journal of Forest Research* 27: 1198-1206.
- Pardini, R., de Arruda Bueno, A., Gardner, T. A., Prado, P. I., & Metzger, J. P. 2010. Beyond the fragmentation threshold hypothesis: regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. *PLoS One* 5: e13666.
- Pavlova, A., Beheregaray, L. B., Coleman, R., Gilligan, D., Harrison, K. A., Ingram, B. A., Kearns, J., Lamb, A.M., Lintermans, M., Lyon, J., Nguyen, T.T., Sasaki, M., Tonkin, Z., Yen, J.D.L., & Sunnucks, P. 2016. Severe consequences of habitat fragmentation on genetic diversity of an endangered Australian freshwater fish: a call for assisted gene flow. *Evolutionary Applications* 10:531-550.
- Peters, W., Hebblewhite, M., DeCesare, N., Cagnacci, F., & Musiani, M. 2013. Resource separation analysis with moose indicates threats to caribou in human altered landscapes. *Ecography* 36: 487-498.
- Polfus, J. L., Hebblewhite, M., & Heinemeyer, K. 2011. Identifying indirect habitat loss and avoidance of human infrastructure by northern mountain woodland caribou. *Biological Conservation* 144: 2637-2646.

- Potvin, F., Breton, L., & Courtois, R. 2005. Response of beaver, moose, and snowshoe hare to clear-cutting in a Quebec boreal forest: a reassessment 10 years after cut. *Canadian Journal of Forest Research* 35: 151-160.
- Radford, J. Q., Bennett, A. F., & Cheers, G. J. 2005. Landscape-level thresholds of habitat cover for woodland-dependent birds. *Biological Conservation* 124: 317-337.
- Reid, W., & Miller, K. 1989. Keeping options alive: the scientific basis for conservation Biology. World Resources Institute, Washington, D.C. 136p.
- Rielly-Carroll, E., & Freestone, A. L. 2017. Habitat fragmentation differentially affects trophic levels and alters behavior in a multi-trophic marine system. *Oecologia* 183: 899-908.
- Riitters, K., Wickham, J., Costanza, J. K., & Vogt, P. 2016. A global evaluation of forest interior area dynamics using tree cover data from 2000 to 2012. *Landscape Ecology*, 31: 137-148.
- Rocha, R., López-Baucells, A., Farneda, F., Groenenberg, M., Bobrowiec, P. E., D., Cabeza, M., Palmeirim, J. M., & Meyer, C. F. J. 2017. Consequences of a large-scale fragmentation experiment for neotropical bats: Disentangling the relative importance of local and landscape-scale effects. *Landscape Ecology* 32: 31-45.
- Rode, K. D., Regehr, E. V., Douglas, D. C., Durner, G., Derocher, A. E., Thiemann, G. W., & Budge, S. M. 2014. Variation in the response of an Arctic top predator

- experiencing habitat loss: feeding and reproductive ecology of two polar bear populations. *Global Change Biology* 20: 76-88.
- Rogers, L. L. 1987. Effects of food supply and kinship on social behavior, movements, and population growth of black bears in northeastern Minnesota. *Wildlife Monographs* 51: 3-72.
- 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.
- Sitters, H., Di Stefano, J., Christie, F., Swan, M., & York, A. 2016. Bird functional diversity decreases with time since disturbance: Does patchy prescribed fire enhance ecosystem function? *Ecological Applications* 26: 115-127.
- St-Laurent, M.-H., Dussault, C., Ferron, J., & Gagnon, R. 2009. Dissecting habitat loss and fragmentation effects following logging in boreal forest: Conservation perspectives from landscape simulations. *Biological Conservation* 142: 2240-2249.
- Tremblay-Gendron, S. 2012. Influence des proies sur le déplacement d'un prédateur: Étude du système loup-orignal-caribou. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Rimouski, 86 p.
- Thompson, I. D., Wiebe, P. A., Mallon, E., Rodgers, A. R., Fryxell, J. M., Baker, J. A., & Reid, D. 2014. Factors influencing the seasonal diet selection by woodland caribou

- (*Rangifer tarandus tarandus*) in boreal forests in Ontario. *Canadian Journal of Zoology* 93: 87-98.
- Venier, L. A., Thompson, I. D., Fleming, R., Malcolm, J., Aubin, I., Trofymow, J. A., D. Langor, R. Sturrock, C. Patry, R.O. Outerbridge, S.B. Holmes, S. Haeussler, L. De Grandpré, H.Y.H. Chen, E. Bayne, Arsenault, A. & Brandt, J.P. 2014. Effects of natural resource development on the terrestrial biodiversity of Canadian boreal forests. *Environmental Reviews* 22: 457-490.
- Villard, M-A., & Metzger, J. P. 2014. Beyond the fragmentation debate: A conceptual model to predict when habitat configuration really matters. *Journal of Applied Ecology* 51: 309-318.
- Vors, L. S., Schaefer, J. A., Pond, B. A., Rodgers, A. R., & Patterson, B. R. 2007. Woodland caribou extirpation and anthropogenic landscape disturbance in Ontario. *Journal of Wildlife Management* 71: 1249-1256.
- Wang, X., Blanchet, F. G., & Koper, N. 2014. Measuring habitat fragmentation: an evaluation of landscape pattern metrics. *Methods in Ecology and Evolution* 5: 634-646.
- Wilcove, D. S., McLellan, C. H., & Dobson, A. P. 1986. Habitat fragmentation in the temperate zone. *Conservation Biology* 6: 237-256.