

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

**Impacts de l'aménagement forestier et des infrastructures
humaines sur les niveaux de stress du caribou forestier**

Mémoire présenté

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

PAR

© **Limoilou-Amélie Renaud**

Février 2012

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

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

Composition du jury :

Joël Bêty, président du jury, Université du Québec à Rimouski

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

François Vézina, codirecteur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Marco Festa-Bianchet, examinateur externe, Université de Sherbrooke

Dépôt initial le 30 novembre 2011

Dépôt final le 29 février 2012

REMERCIEMENTS

En premier lieu, mes plus sincères remerciements vont à mon directeur de maîtrise, Martin-Hugues St-Laurent. Martin-Hugues, je te remercie de m'avoir fait confiance du début à la fin. Il va sans dire que mon apprentissage sous ta tutelle a dépassé les notions d'écologie insufflées par le projet lui-même. Je suis extrêmement fière de ce que j'ai pu accomplir pendant ces deux années et je te dois beaucoup ; la discipline et la rigueur scientifique que j'ai développées n'en sont que deux exemples. Je ne crois pas t'avoir assez remercié de m'avoir fait profiter d'opportunités mémorables, de ton expérience et de tes conseils de grand chercheur, l'orgueil et la timidité m'ayant parfois empêchée de te remercier ouvertement. Si la gestion d'une équipe d'étudiants à la tête forte n'est pas de tout repos, elle porte pourtant fruit ! Merci.

En second lieu, deux personnes ont énormément contribué à ce projet, tant par leurs idées spontanées, leurs commentaires constructifs et leur écoute attentive. J'aimerais d'abord remercier François Vézina, mon codirecteur de recherche, d'avoir posé son regard d'écophysiologiste sur la problématique de cet animal étrange et complexe qu'est le caribou. François, tu es passionné et contagieux. Nos discussions m'ont à tout coup permis de faire un pas de plus en avant, et je te remercie pour ces solides et éloquentes séances de remue-méninges. Ensuite, je tiens à remercier chaleureusement Fanie Pelletier, jeune et très dynamique chercheuse, qui m'a prise sous son aile au même titre que ses propres étudiants. Fanie, ta générosité a été sans borne à mon égard du début à la fin du projet et tu as été une des personnes les plus inspirantes que j'ai rencontrées jusqu'à maintenant. Merci pour ton encadrement et tes innombrables conseils, toujours teintés d'un humour bien à toi.

Je tiens aussi à remercier Christian Dussault, chercheur au ministère des Ressources naturelles et de la Faune, qui m'a permis de bénéficier de ses commentaires plus que

constructifs lors de la rédaction du manuscrit. De plus, Christian a été un acteur important dans le partage de données. J'aimerais adresser un remerciement tout spécial à Alain Caron, monument de connaissances en écologie ainsi qu'en analyses statistiques et spatiales. Alain, en plus d'être d'une patience infinie, tu es un pédagogue hors-pair et ta contribution a été primordiale dans l'avancement de mes travaux. J'aimerais aussi remercier Hélène Presseault-Gauvin, qui a été elle aussi un personnage de premier plan dans la réalisation de mes analyses en laboratoire. Hélène, merci de comprendre des écologistes qui ont du mal à manipuler une pipette ! Merci à Josée Tremblay, du Zoo de St- Félicien, pour nos nombreuses discussions et son ouverture à mes idées.

Il va sans dire que pendant ces deux années, j'ai pu côtoyer une équipe de collègues de laboratoire et d'amis formidables: Solène, Martin, Rémi, Fred, Will, et David. À chacun d'entre vous, merci de m'avoir fait profiter de vos forces pour mon propre projet; vos conseils et votre aide m'ont parfois épargné bien des découragements. Merci pour les moments agréables passés en votre compagnie, spécialement lorsque nous étions entassés dans une camionnette, un avion ou une tente...

Sur une note plus personnelle, je tiens à exprimer ma profonde reconnaissance envers mes proches, qui m'ont énormément épaulée pour que j'en arrive ici. Papa, maman, Odile, peu de gens peuvent se vanter d'avoir une famille comme la nôtre. Merci pour vos encouragements inconditionnels, merci de croire en ce que je fais, même si je sais que la distance entre nous a rarement été aussi grande. Antoine, ta présence compense presque à elle seule l'éloignement de ma famille. Merci d'absorber mon stress, de me redonner confiance, d'être à mes côtés et de partager tant de rêves avec moi.

Le support logistique, la capture des caribous et la collecte de données ont été chapeautés par le MRNF, et ce projet n'aurait pas été possible sans la contribution importante des personnes suivantes : Bruno Baillargeon, Laurier Breton, Alain Chabot, Serge Couturier, Paul Dubois, Serge Gravel, Dominic Grenier, Jean-Guy Frenette, Raymond McNicol, Marius Poulin, Bruno Rochette et Sylvain St-Onge. Je remercie par le fait même Claude Dussault, aussi au MRNF, pour ses commentaires sur le devis de

recherche. Merci à Alexandre Beauchemin de nous avoir permis l'accès aux données d'Hydro-Québec. À tous, merci pour votre expertise.

Ce projet a été réalisé grâce au soutien financier des organismes suivants : AbitibiBowater Inc., Développement Économique Canada, Conseil de l'industrie forestière du Québec, Fondation de la faune du Québec, Fonds québécois de la recherche sur la nature et les technologies, Fonds de recherche forestière du Saguenay–Lac-St-Jean, Hydro-Québec, MRNF, ministère des transports du Québec, Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG), Université du Québec à Rimouski, et le Fonds mondial pour la nature. Nous remercions aussi la communauté des Innus d'Essipit pour l'accès à leur base de données télémétriques, par l'entremise du Fonds autochtone pour les espèces en péril (Environnement Canada).

AVANT-PROPOS

Le présent mémoire de maîtrise est présenté sous la forme d'article scientifique. Il comporte une introduction et une conclusion générales de même qu'un article scientifique rédigé en anglais et intitulé « *Stress-inducing landscape disturbances: Linking habitat selection and physiology in woodland caribou* ». Il est cosigné par mon directeur de recherche Martin-Hugues St-Laurent et mon codirecteur François Vézina, ainsi que par Fanie Pelletier, Christian Dussault et Alexandre Beauchemin. L'essentiel du travail relatif au mémoire, soit la rédaction du devis de recherche, l'élaboration de la méthodologie, la manipulation et l'analyse des données, les analyses statistiques ainsi que la rédaction de l'article, a été réalisé par l'étudiante, Limoilou-Amélie Renaud.

L'introduction présente une revue de littérature sur l'anthropisation et ses impacts sur la réponse au stress animal, un thème qui commence tout juste à être étudié chez les grands mammifères sauvages. L'utilité du projet de recherche y est aussi présentée, projet dont l'objectif était d'explorer la relation entre les concentrations de cortisol contenu dans les poils, indicateur de stress à long terme, et le degré de perturbations anthropiques dans l'habitat du caribou forestier. En couplant les concentrations hormonales à la composition des domaines vitaux des caribous étudiés, nous avons pu mettre en lumière certaines conséquences physiologiques associées à la fréquentation de milieux aménagés et perturbés qui contribuent à augmenter les niveaux de cortisol exprimés par les caribous forestiers à l'échelle individuelle. Par le fait même, nous avons pu confirmer l'importance d'habitats considérés favorables pour le caribou, à la fois par le biais du couvert de protection et des ressources alimentaires qu'ils confèrent ; ces habitats contribuent en effet à diminuer les concentrations de cortisol. En conclusion du mémoire, nous énonçons les implications et la

portée des résultats de ce projet de recherche, qui affinent notre compréhension des mécanismes par lesquels l'aménagement forestier contribue au déclin des populations de caribou dans les paysages anthropisés du Québec. De plus, nous présentons les limites rencontrées dans ce projet ainsi que les nouvelles perspectives envisagées à la suite du présent travail. Les outils développés dans ce projet pourront sans aucun doute servir à une gamme plus large d'espèces et de problématiques de conservation en plus de leurs applications pour le caribou forestier.

RÉSUMÉ

Les réponses physiologiques de la faune envers l'anthropisation sont reconnues comme des mécanismes de déclin des populations. Les hormones du stress, telles que le cortisol, ont été utilisées à titre d'indicateur de stress chez plusieurs espèces de mammifères. Cependant, peu d'études font le pont entre les concentrations de cortisol, les perturbations et les patrons de sélection d'habitat en milieu naturel. Nous supposons que l'exposition à divers degrés d'aménagement forestier et d'infrastructures humaines génère une réponse au stress quantifiable chez un mammifère sauvage, par l'augmentation de cortisol contenue dans ses poils. Cette étude comprend donc deux volets : un premier – à l'échelle populationnelle – vise à comparer les niveaux de cortisol moyens de quatre populations de caribous forestiers évoluant dans des habitats différemment perturbés, et un deuxième – à l'échelle individuelle – vise à relier les concentrations individuelles de cortisol aux caractéristiques des domaines vitaux. Pour ce faire, nous avons accédé aux données provenant de quatre aires d'études au Québec qui s'échelonnent le long d'un gradient de perturbations anthropiques. Nous avons dosé les concentrations de cortisol dans les poils de 142 caribous forestiers capturés entre 2004 et 2010, en utilisant la technique immuno-enzymatique ELISA. Nous avons ensuite exploré les impacts des attributs des domaines vitaux sur les concentrations de cortisol des individus fréquentant différents degrés de perturbations, le tout à l'aide des cartes écoforestières et des données télémétriques GPS récoltées pendant la capture des caribous. Nous avons d'abord remarqué que les concentrations moyennes de cortisol étaient très variables à l'intérieur d'une même population. À l'échelle individuelle, nos résultats montrent que les domaines vitaux dominés par des habitats perturbés (*i.e.* présentant une forte proportion de forêts décidues-mixtes de 50-120 ans, de milieux ouverts sans régénération, de coupes de ≤ 5 ans ainsi qu'une forte densité de chalets) étaient corrélés à des concentrations de cortisol élevées. À l'opposé, une forte proportion d'habitats peu perturbés, tels que les dénudés secs (ou pessières ouvertes à lichens), était associée à de faibles concentrations de cortisol. Nos résultats supportent notre hypothèse stipulant que les habitats perturbés contribuent à accroître le niveau de stress physiologique. La présence d'individus chroniquement stressés pourrait expliquer le déclin du caribou par le biais de conséquences potentielles sur la condition individuelle, l'investissement en reproduction, la probabilité de survie des individus stressés et ultimement l'abondance des populations. Afin d'assurer la conservation à long terme du caribou, les stratégies d'aménagement minimisant la fréquentation par le caribou de perturbations humaines devraient être favorisées.

Mots clés : aménagement forestier; anthropisation; cortisol des poils; *Rangifer tarandus caribou*; réponse au stress

ABSTRACT

Physiological responses of wildlife to anthropization are now recognized as potential mechanisms of population decline. Stress hormones, such as cortisol, have been used as indicators of chronic stress in several mammal species, although few studies have correlated cortisol level, disturbed habitats and patterns of habitat selection in wild mammals. We hypothesized that being exposed to varying degree of forest management and human infrastructures would trigger a quantifiable stress response in a wild mammal through increased hair cortisol concentrations. This study is thus conducted at two scales: the first – at the population scale – aims at comparing average cortisol levels among four populations of caribou inhabiting territories with contrasted disturbance intensities, while the second – at the individual scale – aims to correlate individual cortisol concentrations to home-range attributes. For that purpose, we had access to caribou data from four study sites in Québec, distributed along a gradient of anthropogenic footprint. Using an enzyme-linked immunoassay (ELISA) approach, we measured hair cortisol concentrations from 142 free-living woodland caribou captured from 2004 to 2010. At the individual level, caribou were fitted with GPS collars so that we could characterize their home ranges based on telemetry locations and ecoforest maps. We thus explored the impacts of home-range attributes on hair cortisol levels in caribou affording varying degrees of forest management and human infrastructures. We first noticed that the average hair cortisol concentrations among populations were very variable. At the individual scale, we found that home ranges dominated by habitats characterized by high human activities (*i.e.* showing high proportions of 50-120 year-old deciduous-mixed forests, open stands without regeneration, ≤ 5 year-old clearcuts and a high cabin density) were associated with elevated cortisol concentrations. In contrast, a high proportion of habitats unaffected by humans, such as open lichen woodlands, were associated with low cortisol concentrations. Our results support our initial hypothesis stating that disturbed habitats contribute to increase physiological stress levels. The occurrence of chronically stressed individuals may partially explain woodland caribou decline through consequences on individual condition, reproductive investments, survival of stressed individuals and ultimately population abundance. To ensure long-term persistence of woodland caribou, forest management strategies that minimize caribou use of human-induced disturbance should be favoured.

Keywords: anthropization; forest management; hair cortisol; *Rangifer tarandus caribou*; stress response

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	VII
AVANT-PROPOS.....	XI
RÉSUMÉ.....	XIII
ABSTRACT	XV
TABLE DES MATIÈRES	XVII
LISTE DES TABLEAUX.....	XIX
LISTE DES FIGURES	XXI
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
CHAPITRE 1 IMPACTS DE L'AMÉNAGEMENT FORESTIER ET DES INFRASTRUCTURES HUMAINES SUR LES NIVEAUX DE STRESS DU CARIBOU FORESTIER	13
1.1 RÉSUMÉ.....	13
1.2 STRESS-INDUCING LANDSCAPE DISTURBANCES: LINKING HABITAT SELECTION AND PHYSIOLOGY IN WOODLAND CARIBOU	17
CHAPITRE 2 CONCLUSION	53
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	65

LISTE DES TABLEAUX

Table 1. Habitat characteristics within Charlevoix, Portneuf, Piraube, and La Romaine, Québec, Canada.....	46
Table 2. Description of candidate models used to assess the impacts of anthropogenic and natural variables on caribou hair cortisol concentrations, Québec, Canada.....	48
Table 3. Estimates and 95% confidence intervals (95% CI) of the explanatory variables from the most parsimonious model explaining cortisol variations in caribou hairs, Québec, Canada.....	49
Table 4. Variance partitioning of the multiple regression relating hair cortisol concentrations to the three groups of explanatory variables (Natural habitat; Forest management; Human infrastructures)..	50

LISTE DES FIGURES

- Figure 1. Average cortisol concentration ($\text{pg}\cdot\text{mg}^{-1}$) in caribou hairs among four free-ranging populations inhabiting contrasted study sites, Québec, Canada, 2004-2010 52
- Figure 2. Augmentation du cortisol ($\text{pg}\cdot\text{mg}^{-1}$) en fonction de la proportion cumulée des perturbations au sein des domaines vitaux (en %). 58

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Les réponses de la faune envers l'anthropisation du paysage

D'un point de vue géographique, l'empreinte humaine englobe désormais la majeure partie des écosystèmes terrestres (Sanderson *et al.* 2002) et marins (Halpern *et al.* 2008). Il appert toutefois que les perturbations anthropiques découlant de cette empreinte surviennent actuellement à des échelles de temps plus courtes que celles auxquelles s'adaptent les espèces animales (Hughes *et al.* 2003; Vors *et al.* 2007). À l'échelle mondiale, la biodiversité faunique a été radicalement touchée par l'anthropisation des paysages naturels, notamment en voyant se contracter la distribution de plusieurs espèces au point où de nombreux taxons ont complètement disparu en quelques siècles (Laliberte & Ripple 2004). En plus de leurs impacts à des échelles populationnelles, les perturbations d'origine humaine ont des impacts souvent observés à l'échelle comportementale (*e.g.* évitement, vigilance ou fuite) (Dyer *et al.* 2001; Stankowich 2008). Or, les réponses physiologiques de la faune exposée à divers degrés d'anthropisation sont maintenant reconnues comme des mécanismes potentiels de déclin de populations animales (Charbonnel *et al.* 2008; Chown & Gaston 2008).

Le lien entre le stress et le dérangement humain

Le lien entre les perturbations anthropiques, le stress physiologique et le déclin de populations animales a d'abord été suggéré par Walther (1969), puis élaboré par Frid & Dill (2002) par le biais de l'hypothèse du risque de prédation relié au dérangement. D'un point de vue énergétique et physiologique, les stimuli du dérangement humain (*e.g.* nouveaux bruits, objets ou présences) et le risque de prédation (Lima & Dill 1990; Lima 1998) visent les mêmes compromis pour un animal (Frid & Dill 2002). Au même titre que le dérangement, la prédation, qu'elle soit perçue ou réelle, nécessite la mise en branle de

stratégies antiprédatrices, physiologiques ou comportementales, énergétiquement coûteuses (*e.g.* la vigilance, l'évitement ou la fuite) (Frid & Dill 2002; Sheriff, Krebs & Boonstra 2009). En interférant avec d'autres activités cruciales (*e.g.* l'alimentation) ces stratégies peuvent susciter ultimement un déséquilibre énergétique, aussi appelé stress (Frid & Dill 2002; Busch & Hayward 2009). La prédation a donc ses impacts indirects sur les proies (Creel & Christianson 2008; Creel, Winnie & Christianson 2009). À grande échelle, ces impacts indirects pourraient même surpasser les impacts directs de la prédation en terme d'initiateurs de déclin de populations fauniques (Creel & Christianson 2008; Preisser & Bolnick 2008; Preisser 2009).

Si les stimuli menaçants (*e.g.* prédateur réel ou perturbations humaines) deviennent trop importants au sein des habitats qu'il fréquente, un animal pourra changer d'habitat ou l'éviter, au détriment de l'accès aux ressources qu'il contient (Dyer *et al.* 2001; Frid & Dill 2002). Faute d'habitats alternatifs, un individu pourrait toutefois être forcé d'utiliser des habitats sous-optimaux (Gill, Norris & Sutherland 2001) malgré les impacts négatifs sur sa survie et sa reproduction (*e.g.* les coûts énergétiques augmentent avec la nécessité de se déplacer davantage pour trouver de la nourriture) (Gill, Norris & Sutherland 2001; Frid & Dill 2002). En rétroaction, ces habitats sous-optimaux deviennent alors encore plus stressants d'un point de vue énergétique et physiologique (Frid & Dill 2002).

À long terme, les impacts cumulatifs des perturbations sur la faune, analogues au risque de prédation, peuvent causer des dysfonctionnements physiologiques à l'échelle de l'individu (Wasser *et al.* 1997; Creel *et al.* 2002; Hayward *et al.* 2011), mais avoir des répercussions à des échelles plus grandes, en touchant par exemple la reproduction de plusieurs individus (Gill, Norris & Sutherland 2001; Wingfield & Sapolsky 2003; Vors & Boyce 2009). Ainsi, les perturbations à larges échelles spatio-temporelles peuvent ultimement influencer sur la dynamique de toute une population faunique (Frid & Dill 2002; Johnson & St-Laurent 2011). Le stress physiologique pourrait donc être l'un des mécanismes prépondérants reliant les perturbations anthropiques du paysage à des populations fauniques en mauvaise santé physiologique (Wikelski & Cooke 2006; Macbeth *et al.* 2010).

La foresterie et le déclin du caribou

À l'échelle circumpolaire, les perturbations grandissantes d'ordres climatique et anthropique causeraient le déclin de la majorité des troupeaux de caribou et de renne (*Rangifer tarandus*) (Vors & Boyce 2009; Festa-Bianchet *et al.* 2011). Au Canada, les effets de l'anthropisation se font sentir jusqu'en forêt boréale, la limite méridionale des forêts aménagées ne cessant de progresser vers le nord (Schaefer 2003; Brown *et al.* 2007). À l'intérieur de ce biome, l'homme et les espèces en péril s'opposent dans un enjeu de taille, les deux parties tirant profit de la forêt mature (Cumming *et al.* 1994; Burton *et al.* 2003). L'exploitation forestière intensifie la fragmentation de la forêt et mène à l'extinction massive d'espèces fauniques et végétales (Schmiegelow & Monkkonen 2002; Fahrig 2003; Boudreault *et al.* 2008). En plus de causer la perte d'habitat pour la faune, l'exploitation forestière augmente indirectement le contact avec des infrastructures humaines, telles les routes et les structures pérennes (Polfus, Hebblewhite & Heinemeyer 2011). L'écotype forestier du caribou des bois (*R. t. caribou*) se montre particulièrement sensible à l'aménagement forestier et voit ses populations décliner tant au Québec (Courtois *et al.* 2003) qu'au Canada (Environnement Canada 2011). Habituellement associé aux forêts matures intactes, le caribou voit notamment son accès à des aires d'alimentation et d'hivernage (Stevenson 1991; Cumming & Beange 1993; Briand *et al.* 2009) ou de mise bas (Schaefer & Mahoney 2007; Hins *et al.* 2009) entravé par l'industrie forestière et la configuration spatiale des coupes (Hins *et al.* 2009; Faille *et al.* 2010).

Impacts des perturbations sur le caribou et sélection d'habitat

Les impacts des pratiques forestières et des perturbations associées (*e.g.* routes, infrastructures) sur le caribou ont été documentés à la fois à l'échelle individuelle (*e.g.* sélection d'habitat, utilisation des ressources) (Briand *et al.* 2009; Hins *et al.* 2009) et populationnelle (*e.g.* survie, fécondité, recrutement, abondance) (Vors *et al.* 2007; Wittmer *et al.* 2007). Des liens entre les paramètres démographiques, la mortalité et les patrons de sélection d'habitat du caribou ont déjà été établis auparavant (McLoughlin, Dunford & Boutin 2005; Pinard *et al.* 2012) tandis que les taux de croissance des populations de

caribou ont été corrélés avec l'altération des habitats (Wittmer *et al.* 2007; Sorensen *et al.* 2008; Environnement Canada 2011).

Des études effectuées au Canada et en Norvège ont aussi permis de constater que le caribou et le renne évitent les perturbations liées directement ou indirectement à l'industrie forestière : les coupes récentes (Smith *et al.* 2000; Schaefer & Mahoney 2007), les parterres en régénération (Hins *et al.* 2009), les sites touristiques et de villégiature (Nellemann *et al.* 2000; Vistnes & Nellemann 2001), les lignes de transport hydroélectrique (Nellemann *et al.* 2001; Vistnes & Nellemann 2001) et les routes (Dyer *et al.* 2001, Vistnes & Nellen 2001, Leblond *et al.* 2011). En plus de morceler le paysage, ces infrastructures entraînent avec elles un certain niveau d'activité humaine en leur périphérie (Nellemann *et al.* 2000), sans compter les nombreuses autres sources de dérangement que l'accès au territoire peut engendrer et faciliter (*e.g.* mines, sites d'exploitation pétrolière).

En revanche, les connaissances acquises jusqu'à maintenant ont permis de comprendre la principale stratégie antiprédatrice du caribou, soit la ségrégation spatiale d'avec ses prédateurs et leurs proies alternatives (Seip 1991; Courtois *et al.* 2007). Pour ce faire, le caribou utilise l'habitat de façon différente des autres cervidés, en évitant par exemple les parterres en régénération, pour esquiver à la fois ces proies alternatives que sont les autres espèces de cervidés et leurs prédateurs potentiels, dont le loup gris (*Canis lupus*) (Seip 1992). Pendant les périodes cruciales de son cycle vital (*e.g.* la mise bas) le caribou se déplace continuellement afin de s'éloigner de ces autres espèces (Seip 1991, Ferguson et Elkie 2004). Ainsi, le caribou des bois est associé à de grandes parcelles contigües de forêts résineuses matures (Hins *et al.* 2009) et de tourbières (Bradshaw *et al.* 1995), qui facilitent ses déplacements entre ses domaines vitaux saisonniers (Ferguson & Elkie 2004) et au sein desquels il sélectionne les dénudés secs (Briand *et al.* 2009). Les forêts résineuses matures, les dénudés secs et les tourbières sont sélectionnés à large échelle (Hins *et al.* 2009; Charbonneau 2011), à la fois pour leur faible densité de prédateurs (Rettie & Messier 2000; McLoughlin, Dunford & Boutin 2005) et pour leur haut potentiel alimentaire en terme de lichens terricoles et arboricoles (Courtois *et al.* 2007; Wittmer *et al.*

2007; Briand *et al.* 2009). Pendant la période du rut, les caribous optent pour les habitats forestiers ouverts (*e.g.* dénudés secs, tourbières) cette fois-ci dans le but de repérer facilement un partenaire (Courtois 2003). À l'hiver, ils se regroupent dans des pessières à fort couvert lichénique et à faible profondeur de neige (Rettie, Sheard & Messier 1997; Briand *et al.* 2009). Le lichen est une ressource peu utilisée par les autres ongulés, mais peut devenir limitant à fine échelle, tout comme les conditions de neige en hiver (Briand *et al.* 2009).

La compétition apparente

La compétition apparente (Holt 1977) serait un des mécanismes impliqués dans le déclin du caribou en Amérique du Nord, conséquent à la récolte forestière (James *et al.* 2004; Wittmer, Sinclair & McLellan 2005; Wittmer *et al.* 2007). Les coupes forestières contribuent à la création de nouveaux habitats tels que les forêts feuillues et mixtes en régénération, riches en brout favorable aux herbivores (Dussault *et al.* 2005b) et sélectionnées par le loup gris (Courbin *et al.* 2009). Les loups sélectionnent aussi les routes, qui leur permettent de se déplacer et de chasser plus efficacement (James & Stuart-Smith 2000; Courbin *et al.* 2009), expliquant le comportement d'évitement à long terme de ces structures par le caribou (James et Stuart-Smith 2000). De plus, les peuplements en régénération fournissent une plus grande densité et biomasse de baies comparativement aux autres types de couverts forestiers (Brodeur *et al.* 2008). Ces peuplements sont conséquemment fortement sélectionnés par l'ours noir (*Ursus americanus*) (Brodeur *et al.* 2008), un prédateur potentiel des faons de caribou (Pinard *et al.* 2012).

En modifiant la structure et la composition du paysage, la conversion des forêts matures en parterres de coupes favorise l'établissement en plus grande densité de l'orignal (*Alces alces*) et de son principal prédateur, le loup gris, ce qui engendre indirectement une pression de prédation accrue à la fois sur les caribous et les orignaux (Bergerud 1974; Seip 1991). Parmi les conséquences indirectes de la perte de couvert forestier mature sur la survie du caribou, l'augmentation de la pression de prédation par le loup gris sur les caribous adultes et par l'ours noir sur les faons serait la principale résultante extrinsèque de

l'aménagement forestier et la cause principale du déclin des populations de caribous (Courtois *et al.* 2007; Wittmer *et al.* 2007; Pinard *et al.* 2012).

Les conséquences physiologiques de la sélection d'habitat en paysages aménagés

La sélection d'habitat du caribou est un comportement complexe et hiérarchique (Rettie & Messier 2000 ; Leblond *et al.* 2011). Ce comportement devrait d'abord viser à réduire l'impact du facteur limitant le plus important (*i.e.* la prédation) à l'échelle spatiale et/ou temporelle la plus grande (*i.e.* à l'échelle du paysage) (Rettie & Messier 2000). À fine échelle, la sélection d'habitat devrait toutefois permettre au caribou de surmonter des facteurs limitants d'ampleur plus locale, et d'ajuster ses stratégies élaborées à grande échelle. Nécessitant d'être étudiée à plusieurs échelles spatiales (Rettie & Messier 2000 ; Leblond *et al.* 2011), la sélection d'habitat du caribou a pourtant rarement été reliée directement à sa survie et à son potentiel reproducteur (mais voir McLoughlin, Dunfort & Boutin 2005) et encore moins à sa réponse au stress (mais voir Wasser *et al.* 2011), qui devrait refléter l'impact de perturbations ressenties à fine échelle spatio-temporelle (Johnson & St-Laurent 2011).

Néanmoins, deux perspectives intéressantes ont été récemment proposées par Faille *et al.* (2010) et Wasser *et al.* (2011), pour tenter d'éclaircir le lien causal entre les perturbations anthropiques et le déclin du caribou. Les premiers auteurs ont démontré que les femelles caribou expriment une fidélité à leurs domaines vitaux, et ce, même en paysages fortement aménagés (Faille *et al.* 2010). Ce comportement pourrait représenter un piège écologique (Schlaepfer, Runge & Sherman 2002) puisque les bénéfices associés à la fidélité au domaine vital, tels que la familiarité avec les ressources et le risque de prédation (Greenwood 1980), pourraient être surpassés par les coûts associés au risque de prédation croissant dans ces paysages aménagés. La fidélité au domaine vital pourrait ainsi comporter des coûts qui se traduisent en des niveaux de stress élevés chez les individus fortement touchés par la perturbation de leurs habitats, amenant un processus additionnel liant le déclin du caribou à sa sélection d'habitat.

De ce fait, Wasser *et al.* (2011) avancent que les niveaux de stress physiologique et nutritionnel du caribou sont influencés à la fois par sa sélection d'habitat et par le degré d'activité humaine dans le paysage. En autres, ils ont observé que les stress physiologique et nutritionnel diminuaient (concentrations de glucocorticoïdes en baisse, concentrations d'une hormone thyroïdienne, la triiodothyronine, en hausse) avec la distance aux routes principales; en contraste, ces stress augmentaient (glucocorticoïdes en hausse, triiodothyronine en baisse) lorsque l'activité humaine était plus importante dans le paysage. Cette étude nous a fait franchir un pas important dans la compréhension des relations entre le stress et l'habitat fréquenté. Tout en préparant le terrain pour nos travaux, cette étude se distingue cependant de la nôtre en plusieurs points : 1) l'étude de Wasser *et al.* (2011) prend place dans un contexte d'exploitation pétrolière, dans la région des sables bitumineux de l'Alberta, 2) l'échelle temporelle de l'étude ne capture pas les impacts à long terme du dérangement occasionné par l'exploitation pétrolière, les glucocorticoïdes fécaux étant indicateurs de stress à court terme, et 3) l'estimation des impacts du dérangement par l'étude des glucocorticoïdes fécaux se restreint à l'échelle populationnelle. Grâce à l'utilisation des poils et à leur couplage aux suivis télémétriques individuels, notre étude nous permet de capter la réponse au stress du caribou forestier sur une fenêtre temporelle plus longue que celle de Wasser *et al.* (2011), en plus d'exploiter les différences interindividuelles permises par le marquage des échantillons de poils, contrairement à ce que permettent les fèces. Nous insérons ainsi nos travaux dans le cadre d'une panoplie d'études multidisciplinaires visant à améliorer la conservation et la préservation des habitats fréquentés par cet écotype du caribou des bois, que l'on sait peu compatible avec les perturbations anthropiques qui se tiennent dans les habitats qu'il fréquente.

La réponse au stress et ses outils de mesure

Le stress est défini comme un état de déséquilibre homéostatique, pouvant être causé par des contraintes écologiques diverses (Reeder & Kramer 2005; Moyes & Schulte 2008). Pour rétablir l'homéostasie, une cascade de réponses endocriniennes et comportementales, aussi appelée réponse au stress, s'amorce dans le cerveau et entraîne une réponse conjointe

des systèmes nerveux sympathique, musculaire et endocrinien (Sapolsky, Krey & McEwen 1986; Reeder & Kramer 2005). Les glucocorticoïdes forment le groupe d'hormones qui servent d'intermédiaires entre ces réactions comportementales et physiologiques (Sapolsky, Krey & McEwen 1986; Reeder & Kramer 2005). Un des glucocorticoïdes les plus communs chez les vertébrés est le cortisol, une substance qui s'est révélée l'indicateur le plus direct du stress chez les mammifères (Koren *et al.* 2002; Davenport *et al.* 2006) et les humains (Raul *et al.* 2004; Kalra *et al.* 2007). Étant une composante-clé de la réponse au stress, le cortisol est responsable de monopoliser l'énergie nécessaire pour échapper à la source de stress et initier une réponse de type « fuite ou défense » (Moyes & Schulte 2008). À mesure que les conditions environnementales se détériorent, les efforts exprimés par l'animal pour maintenir son équilibre physique et chimique se traduisent typiquement en une augmentation de sécrétions de cortisol (Romero 2004).

Contrairement au stress à court terme, qui a une incidence directe sur la survie (Reeder & Kramer 2005), un stress maintenu à long terme peut être néfaste au point de causer le déclin de populations animales (Reeder & Kramer 2005; Charbonnel *et al.* 2008). Non seulement un stress représente-t-il un déséquilibre d'ordre physiologique, mais implique-t-il aussi des compromis au niveau de l'alimentation (Bradshaw, Boutin & Hebert 1998; Duchesne, Côté & Barrette 2000), de la reproduction (Wingfield & Sapolsky 2003; Ellenberg *et al.* 2007), de l'immunité (Charbonnel *et al.* 2008) et de l'aptitude phénotypique (*i.e.* valeur sélective, en anglais *fitness*) (Preisser & Bolnick 2008; Preisser 2009), ce qui a le potentiel d'influencer ultimement la dynamique de toute une population (Sapolsky, Krey & McEwen 1986; Sapolsky, Romero & Munck 2000; Romero 2004). L'exposition à un stress chronique peut aussi entraîner une défaillance à sécréter normalement des glucocorticoïdes, l'absence du marqueur de stress pouvant être mal interprétée dans un contexte de conservation (Millspaugh *et al.* 2001; Reeder & Kramer 2005; Busch & Hayward 2009). L'étude de la réponse au stress chronique a ainsi augmenté en importance suite à l'intensification des perturbations anthropiques qui menacent la faune (Wikelski & Cooke 2006).

Les mesures de cortisol comme indicateur de stress sont de plus en plus intégrées dans le suivi des populations de vertébrés sauvages comme indices de condition physique et de santé (Millspaugh & Washburn 2004; Wikelski & Cooke 2006). Par exemple, les niveaux de cortisol et de corticostérone ont été étudiés en lien avec le dérangement humain chez les manchots à œil jaune (*Megadyptes antipodes*) (Ellenberg *et al.* 2007), la Chouette tachetée du Nord (*Strix occidentalis caurina*) (Wasser *et al.* 1997), les loups et les wapitis (*Cervus elaphus*) (Creel *et al.* 2002). Les poils sont les biomarqueurs idéaux du stress à long terme des mammifères en milieu naturel, en plus d'être plus faciles à transporter et à conserver que les autres types d'échantillons (*e.g.* fèces, urine et plasma) (Koren *et al.* 2002, Davenport *et al.* 2006). Les poils ont ainsi permis de mesurer des concentrations de cortisol chez une variété d'espèces de mammifères incluant l'homme (*Homo sapiens*) (Raul *et al.* 2004; Kalra *et al.* 2007), les damans du cap (*Procavia capensis*) (Koren *et al.* 2002; 2008) et le tamia rayé (*Tamias striatus*) (Martin & Réale 2008). L'analyse des niveaux de cortisol dans les poils de caribous et de rennes a déjà été effectuée dans le but de vérifier l'activité des glandes corticosurrénales (Ashley *et al.* 2011), comme c'est le cas aussi pour le macaque (*Macaca mulatta*) (Davenport *et al.* 2006), le grizzly (*U. arctos*) (Macbeth *et al.* 2010) et l'ours polaire (*U. maritimus*) (Bechshøft *et al.* 2011). Par contre, même les plus récentes de ces études n'analysent pas la réponse au stress à long terme en lien avec les habitats perturbés et l'utilisation de l'espace, bien que cette voie d'avenir ait déjà été évoquée (Ashley *et al.* 2011).

Par leur structure kératinisée et vascularisée, les poils (ou cheveux) permettent de capter et d'accumuler dans leur tige les hormones circulant dans le sang qui diffusent des capillaires aux cellules du follicule pileux (Harkey 1993; Cone 1996; Pragst & Balikova 2006). Les hormones telles que le cortisol s'incrustent ainsi dans les poils pendant que ces derniers entrent en phase de croissance active (Harkey 1993). Lorsque les cellules de kératine meurent, les hormones sont entreposées dans les poils pendant une période prolongée (semaines ou mois) (Harkey 1993; Cone 1996; Pragst & Balikova 2006). Ainsi, l'accumulation de cortisol dans les poils s'avère être une conséquence « archivée » de la circulation de l'hormone dans le sang (Harkey 1993). Or, les poils ont des cycles de vie et

sont renouvelés partiellement ou complètement selon des patrons de mues saisonnières précis (Ling 1970; Harkey 1993). L'analyse des poils sur leur longueur totale permet ainsi de mesurer l'accumulation moyenne de cortisol sur une fenêtre temporelle correspondant à la phase de croissance active du poil (Buchanan & Goldsmith 2004). Le signal de stress accumulé dans les poils n'intégrant pas des variations ponctuelles de cortisol (Ashley *et al.* 2011), nous avons considéré le poil comme la structure idéale pour estimer les concentrations de cortisol du caribou sur une période de plusieurs mois, s'harmonisant ainsi avec les patrons de sélection d'habitat exprimés durant la même période de temps.

Objectifs et hypothèses de recherche

L'objectif général de ce projet est de déterminer quelles sont les relations entre les concentrations de cortisol et la sélection d'habitat du caribou, d'abord en examinant la réponse à l'échelle populationnelle puis à l'échelle individuelle. Les caribous proviennent de quatre sites d'études (La Romaine, Piraube, Portneuf, Charlevoix) ; ces sites présentent un gradient de perturbation anthropique qui s'intensifie du nord (La Romaine, peu perturbé) au sud (Charlevoix, très perturbé), notamment en ce qui a trait aux degrés d'aménagement forestier et à la présence d'infrastructures humaines. Notre hypothèse générale stipule que la fréquentation d'habitats anthropisés génère une réponse au stress quantifiable chez un mammifère sauvage, par l'augmentation de cortisol contenue dans ses poils. À l'échelle populationnelle, nous prédisons que les concentrations moyennes de cortisol seront plus élevées dans les sites d'étude fortement perturbés, comparativement aux sites peu perturbés. À l'échelle individuelle, nous prédisons que les concentrations de cortisol seront plus élevées chez les individus dont la composition des domaines vitaux est dominée par de fortes proportions d'habitats perturbés (*e.g.* coupes forestières, routes et chalets), alors que les concentrations de cortisol seront plus faibles chez les individus dont les domaines vitaux incluent de fortes proportions d'habitats préférentiels (*e.g.* des peuplements résineux de 90-120 ans et des dénudés secs).

Pour doser le cortisol des caribous, nous avons utilisé des échantillons de poils récoltés lors de la pose de colliers télémétriques et de la recapture des individus, cette

dernière opération permettant d'enlever le collier ou d'en changer la batterie. Ces suivis ont débuté en 2004-2005 sauf pour le site de La Romaine, où le suivi a débuté en 2009. En parallèle, les domaines vitaux ont été caractérisés à l'aide de cartes écoforestières catégorisées selon nos connaissances du comportement de sélection d'habitat du caribou, à savoir en habitats habituellement sélectionnés (*e.g.* peuplements résineux riches en lichen et dénudés) ou évités (*e.g.* coupes récentes et peuplements en régénération). Une attention particulière a donc été portée aux perturbations anthropiques suivant l'hypothèse que l'exposition à divers degrés d'aménagement forestier au sein des domaines vitaux augmente le niveau de stress exprimé par les caribous.

Nos principaux résultats suggèrent que la relation entre le stress populationnel et l'habitat est mal intégrée. Par contre, la réponse à l'échelle individuelle semblait la plus appropriée pour quantifier le coût que représente la fréquentation d'habitats perturbés puisque la composition des domaines vitaux influençait les niveaux de cortisol exprimés par le caribou forestier. En effet, les dénudés secs contribuaient fortement à tempérer les niveaux de stress alors que les habitats perturbés contribuaient à augmenter les niveaux de cortisol accumulé dans les poils, supportant l'hypothèse principale.

CHAPITRE 1
IMPACTS DE L'AMÉNAGEMENT FORESTIER ET DES
INFRASTRUCTURES HUMAINES SUR LES NIVEAUX DE STRESS DU
CARIBOU FORESTIER

1.1 RÉSUMÉ

Le caribou des bois est particulièrement sensible à l'anthropisation de ses habitats en paysage boréal, et se montre incompatible avec l'aménagement forestier. Les menaces à sa survie ainsi que ses interactions écologiques avec les autres ongulés et prédateurs boréaux sont de mieux en mieux connues des biologistes. Pourtant, plusieurs incertitudes demeurent quant aux processus sous-jacents à son déclin. En contrepartie, nous savons que les réponses physiologiques de la faune envers l'anthropisation sont reconnues comme des mécanismes pouvant expliquer le déclin de bon nombre de populations animales. Les hormones du stress, tel que le cortisol, ont été utilisées à titre d'indicateur de stress physiologique chez plusieurs espèces, et plusieurs de ces études démontrent qu'un stress peut avoir des conséquences écologiques importantes au niveau d'une population. Pourtant, peu d'études ont fait le pont entre les niveaux de stress physiologique et les patrons de sélection d'habitat chez les grands mammifères confrontés aux perturbations de leurs habitats naturels. Dans cette étude, nous supposons que la fréquentation d'habitats anthropisés génère une réponse au stress quantifiable chez un mammifère sauvage, par l'augmentation de cortisol contenue dans ses poils. Dans un premier volet – à l'échelle populationnelle – nous avons voulu comparer les concentrations moyennes de cortisol de quatre populations de caribous forestiers évoluant dans des territoires différemment perturbés. Dans un deuxième temps – un volet à l'échelle individuelle – nous avons voulu relier les concentrations individuelles de cortisol aux caractéristiques d'habitat rencontrées

par les caribous au sein de leurs domaines vitaux. Pour ce faire, nous avons dosé les concentrations de cortisol dans les poils de 142 caribous forestiers capturés entre 2004 et 2010, en utilisant une approche immuno-enzymatique (ELISA). Nous avons ensuite exploré les impacts de la présence d'habitats perturbés au sein des domaines vitaux sur les concentrations de cortisol des individus, le tout à l'aide des cartes écoforestières et des données télémétriques GPS récoltées sur les caribous capturés. Nous avons d'abord remarqué que les concentrations moyennes de cortisol étaient très variables à l'intérieur d'une même harde. À l'échelle individuelle, nos résultats montrent que les domaines vitaux dominés par une forte proportion de forêts décidues mixtes de 50-120 ans, de milieux ouverts sans régénération, de coupes de ≤ 5 ans ainsi qu'une forte densité de chalets étaient corrélés à des concentrations de cortisol élevées. À l'opposé, une forte proportion de dénudés secs, aussi appelés pessières ouvertes à lichens, était associée à de faibles concentrations de cortisol. Nos résultats supportent notre hypothèse stipulant qu'une forte proportion d'habitats perturbés contribue à accroître le niveau de stress accumulé dans les poils de caribou. Nous concluons que la présence d'individus stressés au sein des populations de caribou pourrait expliquer le déclin de la sous-espèce par le biais de conséquences potentielles sur la condition individuelle, l'investissement en reproduction, la probabilité de survie des individus stressés et ultimement la dynamique et l'abondance des populations. Les résultats de cette étude suggèrent de favoriser des stratégies d'aménagement qui minimisent la fréquentation par le caribou de perturbations humaines.

L'article, intitulé « *Stress-inducing landscape disturbances: Linking habitat selection and physiology in woodland caribou* », fut corédigé par moi-même ainsi que par Martin-Hugues St-Laurent, François Vézina, Fanie Pelletier, Christian Dussault et Alexandre Beauchemin. L'article sera soumis sous peu pour publication à la revue *Journal of Animal Ecology*. Martin-Hugues St-Laurent a fourni l'idée originale, le financement et supervisé la majeure partie du travail à titre de directeur de maîtrise. François Vézina, codirecteur, a fait profiter de son expertise en écophysiologie tandis que Christian Dussault a agi à titre de référence au ministère des Ressources naturelles et de la Faune (MRNF) pour la capture et la récolte de la majeure partie des données. Alexandre Beauchemin a quant à lui donné

accès aux échantillons récoltés conjointement par Hydro-Québec et le MRNF pour le site de La Romaine. Fanie Pelletier, évaluatrice externe du devis de recherche, a mis à la disposition de l'étudiante l'équipement et le personnel de son laboratoire de recherche et supervisé la plus grande partie du travail d'extraction et de dosage hormonaux, en plus de guider l'étudiante tout au long de la rédaction de l'article. En tant que première auteure, l'essentiel de ma contribution à ce travail fut l'optimisation et la validation du protocole de recherche, la manipulation, l'extraction et l'analyse des données, l'ensemble des analyses statistiques, la rédaction de l'article ainsi que l'intégration des commentaires des différents auteurs.

1.2 STRESS-INDUCING LANDSCAPE DISTURBANCES: LINKING HABITAT SELECTION AND PHYSIOLOGY IN WOODLAND CARIBOU

Running Title: Linking habitat selection and chronic stress

Limoilou-Amélie Renaud ¹, François Vézina ¹, Fanie Pelletier ², Christian Dussault ³, Alexandre Beauchemin ⁴ & Martin-Hugues St-Laurent ^{1*}

¹ Département de Chimie, Biologie et Géographie, Groupe de recherche BORÉAS & Centre d'Études Nordiques, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, QC, Canada, G5L 3A1. Email: limoilou.renaud@uqar.ca; francois_vezina@uqar.ca; martin-hugues_st-laurent@uqar.ca

² Canada Research Chair in Evolutionary Demography and Conservation, Département de Biologie, Université de Sherbrooke, Sherbrooke, QC, Canada, J1K 2R1. Email: fanie.pelletier@usherbrooke.ca

³ Direction de l'expertise sur la faune et ses habitats, Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec, Québec, QC, Canada, G1S 2L4. Email: christian.dussault@mrnf.gouv.qc.ca

* Corresponding author: Martin-Hugues St-Laurent, Département de Chimie, Biologie et Géographie, Groupe de recherche BORÉAS & Centre d'Études Nordiques, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, QC, Canada, G5L 3A1. Phone: 1-418-723-1986 # 1538 ; Fax : 1-418-724-1849 ; Email : martin-hugues_st-laurent@uqar.ca

⁴ Hydro-Québec, Équipement et services partagés, Montréal, QC, Canada, H2L 4P5.

Email : Beauchemin.Alexandre@hydro.qc.ca

Word count: 6,693; 4 tables, 1 figure, 55 references

Summary

1. Physiological responses of wildlife to anthropization are recognized as potential mechanisms of population decline. Stress hormones, such as cortisol, have been used as indicators of physiological stress in several species, although few studies have correlated cortisol concentrations, disturbed habitats and patterns of habitat selection in wild animals.
2. We measured cortisol concentrations in hairs of 142 free-living woodland caribou captured from 2004 to 2010. We compared cortisol concentrations among four populations exposed to varying degrees of forest management and human infrastructures. Thirty-four individuals were also fitted with a GPS telemetry collar, allowing us to assess the impacts of home-range attributes on cortisol concentrations in caribou.
3. Hair cortisol concentrations among the four caribou populations were variable. Home ranges dominated by human and forestry activities were associated with elevated cortisol concentrations. In contrast, home ranges unaffected by humans and offering habitats usually selected by caribou, such as open lichen woodlands, were associated with lower cortisol concentrations.
4. The occurrence of stressed individuals may partially explain woodland caribou decline through reduced reproduction, survival and ultimately abundance. Our approach focuses on the finest biological scale of response and has potential for broader applications in conservation.

Keywords: Anthropization; cortisol; forest management; physiological stress; *Rangifer tarandus caribou*.

Introduction

Animal species have traditionally evolved under natural disturbance regimes but human-driven disturbances are now widespread and confront organisms with novel challenges (Chown & Gaston 2008). The accelerating rate of human-induced changes is of major concern and their different properties (e.g. shape, intensity, coverage) could exceed the evolutionary capacity to adapt (Schlaepfer, Runge & Sherman 2002). Easily observable impacts of human footprint are generally studied through local behavioural changes (e.g. avoidance, vigilance, fleeing) (Duchesne, Côté & Barrette 2000; Dyer *et al.* 2001) but physiological responses of wildlife to landscape anthropization are recognized as potential mechanisms of population decline (Charbonnel *et al.* 2008). Frid and Dill (2002) suggested that stimuli resulting from human disturbances involve the same economic tradeoffs as those associated with predation risk. Therefore avoiding disturbance or predation risk may involve substantial costs as it may reduce feeding, parental care and even mating as a consequence of negative energy budgets and increased stress level (Frid & Dill 2002). Over the long term, cumulative impacts of human disturbance, analogous to predation risk, could cause physiological impairment in individuals and cascades of biological responses at larger ecological scales. Large-scale disturbance can result in decreased reproductive potential which can subsequently affect population dynamics (Frid & Dill 2002; Johnson & St-Laurent 2011). Long-term physiological stress in animals may thus be a predominant

mechanism linking human-driven landscape changes with impaired wildlife population health (Macbeth *et al.* 2010).

Timber harvesting intensifies forest fragmentation and results in accelerated plant and animal extinctions (Schmiegelow & Mönkkönen 2002). In addition to wildlife habitat alteration, forest harvesting indirectly increases contacts between animals and human infrastructures such as roads and cabins (Polfus, Hebblewhite & Heinemeyer 2011). In boreal forests, management and anthropization of natural ecosystems imperil several species relying on undisturbed landscapes such as woodland caribou *Rangifer tarandus caribou* (Gmelin, 1788; hereafter referred as caribou), designated as a threatened species (COSEWIC 2002).

The growing anthropogenic footprint throughout the southern fringe of the caribou's distribution range appears to have initiated a trophic cascade unsuitable for the species (Vors *et al.* 2007; Vors & Boyce 2009). Indeed, the '*apparent competition hypothesis*' (Holt 1977) is widely accepted as a mechanism involved in the North American caribou decline subsequent to timber harvest (James *et al.* 2004; Wittmer, Sinclair & McLellan 2005). Impacts of forestry practices and human infrastructures on caribou (e.g. roads, cabins, seismic lines and mines) have both been largely documented at the individual (i.e. habitat selection, habitat use) and population (i.e. survival, fecundity, recruitment, abundance) levels in the past decade (Vors *et al.* 2007; Sorensen *et al.* 2008; Hins *et al.* 2009). However, the physiological response of caribou exposed to varying degrees of forest management and human infrastructures, which could be the underlying mechanism linking anthropization and population declines, has received comparatively little attention (but see

Wasser *et al.* 2011). Indeed, although stress physiology has been well studied in laboratory and in free-ranging small animals (Davenport *et al.* 2006; Bortolotti *et al.* 2008), logistical constraints have limited our ability to obtain detailed information on physiological parameters in large mammals and to link these parameters with habitat selection patterns.

Corticosteroid hormones mediate behavioural and physiological reactions (also known as the stress response, *sensu* Reeder & Kramer 2005) to ecological constraints that challenge homeostasis (Sapolsky, Krey & McEwen 1986). As environmental conditions deteriorate, the animal's effort to maintain homeostasis typically translates into increased cortisol secretions (Romero 2004). Although beneficial for survival over the short-term, chronically elevated cortisol concentrations can negatively affect individuals (Sapolsky, Krey & McEwen 1986; Romero 2004). Since cortisol is deposited in hair over weeks to months (Pragst & Balikova 2006), hair provides an integrative assessment of an animal's stress level over a relatively long time period. Hairs have thus recently proven to be good biomarkers for measuring cortisol concentrations in a variety of mammals, including human *Homo sapiens* (Kalra *et al.* 2007), grizzly bear *Ursus arctos* (Macbeth *et al.* 2010), captive rhesus macaque *Macaca mulatta* (Davenport *et al.* 2006), polar bear *U. maritimus* (Bechshøft *et al.* 2011) and Eastern chipmunk *Tamias striatus* (Martin & Réale 2008). Furthermore, the stress signals accumulated in hairs are not affected by short-term variations in cortisol (Ashley *et al.* 2011). We thus foresaw hair as a suitable structure for long-term cortisol assessment in caribou.

The purpose of this study was to investigate relationships between hair cortisol concentrations (hereafter referred as HCC), disturbed habitats and patterns of habitat use in

free-ranging caribou in managed landscapes. We hypothesized that exposition to disturbed habitats (i.e. with varying degrees of forest management and human infrastructures) would trigger a stress response in caribou quantifiable through increased HCC. At the population scale, we predicted that cortisol concentrations would be higher on average in heavily impacted sites than in undisturbed habitats. At the individual scale, we predicted that HCC would be higher in individuals whose home ranges are dominated by disturbed habitats (e.g. clearcuts, road and cabin densities) as compared to those whose home ranges are composed primarily of undisturbed habitats (e.g. 90-120 yr-old conifer forests and open lichen woodlands).

Material and methods

STUDY SITES

Four study sites with various levels of anthropization were surveyed: La Romaine, Charlevoix, Piraube and Portneuf (Québec, Canada). Up to the completion of this study, no forest harvesting has affected the habitat frequented by caribou in La Romaine (50°59'N, 63°18'W) although the construction of a hydroelectric complex started in 2009. More than 81 % of this study site was composed of caribou habitat, while disturbed habitats (e.g. roads and cabins) counted for less than 5 % (Table 1). Hence, caribou inhabiting La Romaine were considered as a 'control population' where we expected cortisol to be maintained at its lowest level relative to anthropogenic footprint and the associated increase in predation pressure. Piraube (50°43'N, 71°48'W) and Portneuf (49°04'N, 70°30'W) study sites were both located in the Saguenay-Lac-Saint-Jean region but were distinct in terms of

forest cover dominance. In 2009, the extent of forest harvesting in Piraube was about half (19.3 %) that of Portneuf (42.5 %) (Table 1). The Charlevoix study site (47°37'N, 71°10'W) covered a large part of the Laurentides Wildlife Reserve and was heavily impacted by logging and anthropogenic structures. It also encompassed three conservation parks (Grands-Jardins, Jacques-Cartier and Hautes-Gorges-de-la-Rivière-Malbaie). The caribou population inhabiting the Charlevoix study site was reintroduced during the late 1960s (St-Laurent & Dussault 2012) and is still isolated from the three other populations which are all part of the continuous species' range in Québec.

The four sites therefore differed according to forest-harvesting history and exhibited a gradient of human footprint, intensifying from La Romaine to Charlevoix. The most noticeable differences between the four regions were age and proportion of harvested stands, overall extent of anthropogenic footprint, density of road networks and proportions of 90-120 year-old coniferous forests (Table 1).

DATA SAMPLING

Study populations from La Romaine, Piraube, Portneuf and Charlevoix have been monitored using GPS telemetry collars (Lotek 2200L, 3300L or Telonics TGW 4680) since 2009, 2006, 2005, and 2004, respectively, as part of independent research projects. Captures were conducted by the ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec (MRNF) from January to March each year, using net-gunning from a helicopter. Females were fitted with a GPS collar and recaptured annually to download data and change the battery pack. At this moment, hairs were collected by manual plucking or by

shaving the animal behind the neck, at skin surface, with an electric clipper. Captures and manipulations were approved by Animal Welfare Committees delivered to the different organizations invested in caribou surveys (UQAR: CPA-36-08-67; MRNF: CPA-07-00-02; Hydro-Québec: CPA-FAUNE 2009-07, 2010-07).

CORTISOL EXTRACTION AND DOSAGE

Hair samples were washed with isopropanol prior to cortisol extraction to remove contamination and cortisol from external sources (e.g. blood, saliva, feces, urine and lipid) (Davenport *et al.* 2006; Macbeth *et al.* 2010; Bechshøft *et al.* 2011). We investigated the washing influence on cortisol found within the hair shaft by comparing unwashed hair to hair undergoing one, two, three and four washes. Four washes were sufficient in effectively removing most (if not all) cortisol on the surface of hairs while leaving internal HCC intact (two-way ANOVA, $F_{[4,16]} = 2.0$, $P = 0.2$; data were log-transformed to meet test assumptions). Hairs were then dried overnight at 70°C. A methanol-based extraction technique was used to extract cortisol from hairs (Koren *et al.* 2002). Dried samples were cut into 3-4 mm pieces. Then, ~50 mg of hairs were weighted and mixed with 5 mL of methanol ACS grade (99.9%). Samples were sonicated for 30 min at room temperature and incubated at 50.0°C overnight in a shaking water bath. Samples were filtered with a 45 µM non-sterile filter fixed to a 10 mL syringe. Hair remnants, sample vial and filtration material were then rinsed twice with 2.5mL of methanol, adding 5 mL of methanol to the extract. Samples were thereafter dried at room temperature under a stream of compressed air. The dried residues were then reconstituted in 500 µL of assay buffer (solution of

Na_2HPO_4 0.2 M, NaH_2PO_4 0.2 M and NaCl 0.15 M; pH 7.0) with 10% methanol, briefly vortexed and sonicated for 30 min to remove hormones from the tube wall. The extracts were then centrifuged for 15 min at 13,000 rpm to remove fine particles and supernatants were frozen at -20°C until cortisol measurements.

Samples were assayed in triplicates. Fifty μL aliquots of extract were assayed with an enzyme-linked immunosorbent assay (ELISA) kit, using 96-well microtiter plates (Nunc-Immuno, Maxisorp Surface; Fisher Scientific, Pittsburgh, PA, USA). The cortisol ELISA was done using a polyclonal cortisol antibody (R4866, C. J. Munro, University of California, Davis, CA, USA) complexed to a horseradish peroxidase ligand and was previously diluted 1:10,000 in a commercial bicarbonate coating buffer (pH 9.6; ImmunoChemistry Technologies, Bloomington, MN, USA). Diluted cortisol standards were assayed in duplicates, giving a standard range of 78.13 to 10,000.00 $\text{pg}\cdot\text{mL}^{-1}$. One hundred μL of freshly prepared ABTS solution 40 mM (pH 4.0) were added to all wells and color determined the amount of cortisol-HRP conjugate bound to the solid-phase antibody. Plates were incubated for 45 min on a MicroPlate Shaker (VWR International, Mississauga, ON, CA), absorbance was measured at 405 nm with a Multiskan GO microplate spectrophotometer (Thermo Fisher Scientific Inc., Waltham, MA, USA) and data were transferred to an interfaced computer for analysis (SkanIt Software for PC control; Thermo Fisher Scientific Inc., Waltham, MA, USA). Absorbance was inversely proportional to the concentration of hormone; from the linear curve, sample cortisol concentrations were calculated and expressed as a function of dry hair mass ($\text{pg}\cdot\text{mg}^{-1}$). The assay was repeated for any sample in which the triplicates differed by 20 % or greater (see below).

VALIDATION OF ELISA FOR CARIBOU

Validation of methods measuring the endocrine status of animals using hormone extracted from hair (or other organic substrate) should be conducted for each new species (Buchanan & Goldsmith 2004). Adrenocorticotrophic hormone (ACTH) challenges have been realized in several ungulate species to measure adrenal activity (Konjevic *et al.* 2010) including captive Alaskan caribou (*R. t. granti*) and reindeer (*R. t. tarandus*) (Ashley *et al.* 2011) through changes in fecal glucocorticoids. As an ACTH validation was already carried out for these subspecies, we were confident in the validity of our assays but nevertheless followed standard recommendations (see Journal of Endocrinology 1988, Direction to contributors, page 2) (Buchanan & Goldsmith 2004).

Sensitivity was determined as the lowest detectable cortisol concentration. Sensitivity was 0.3 pg per well or 99.0 pg·mL⁻¹ (Munro & Lasley 1988). Mean intra and inter assay coefficients of variation were 13.2 % ± 10.8 % and 11.5 % ± 4.2 % respectively. Three samples were serially diluted 1:2, 1:4 and 1:8 to test for parallelism with the standard curve. Results from serially diluted extracts were parallel with results from the serially diluted cortisol standards. Quantitative accuracy was 57.9 % ± 31.5 % based on four determinations of recovery from a low (234.4 pg·mL⁻¹), a moderate (937.0 pg·mL⁻¹) and a high (3750.0 pg·mL⁻¹) spike of a standard cortisol solution. Extraction efficiency was calculated by estimating the proportion of total cortisol recovered by the first of a series of extractions. Extraction efficiency was 89.9 % ± 10.4 % and two consecutive extractions were efficient in removing all hair cortisol. According to the method proposed by Munro and Lasley (1988), cross-reactivity of the antibody was as follows: cortisol (100.0 %),

prednisolone (9.9 %), prednisone (6.3 %), compound S (6.2 %), cortisone (5.0 %), corticosterone (0.7 %), desoxycorticosterone (0.3 %), 21-deoxycortisone (0.5 %), 11-desoxycortisol (0.2 %), 17-hydroxyprogesterone and progesterone (0.2 %). All other hormones and intermediates exhibited cross-reactivity of ≤ 0.1 %.

Using hair cortisol as a stress biomarker has several advantages but also has drawbacks. The most important is that hair samples integrate hormone concentrations over an unknown period (Buchanan & Goldsmith 2004). In reindeer, annual renewal of the fur begins around the calving period (May-June) and continues until early winter, with hollow guard hair growing mainly in September-October (Timisjarvi, Nieminen & Sippola 1984). As forest management occurs continuously, we analysed full hair samples to provide a cumulative measure of cortisol over the previous period of hair growth, which we assumed to be from June to October (Timisjarvi, Nieminen & Sippola 1984; Pragst & Balikova 2006).

CHARACTERIZATION OF CARIBOU HOME RANGES

Telemetry locations with a precision dilution value (PDOP) <10 were conserved for analyses providing a location accuracy of more than 20 m (Dussault *et al.* 2001). We delineated study sites and individual caribou home ranges using 100 % minimum convex polygons. This method was preferred over the kernel method to integrate all the movements of an individual during the period matching our hair cortisol measurements, as opposed to core of used areas. We classified the habitat into 10 categories (see Table 1) using ecoforest maps (updated each year between 2001 and 2007) for Charlevoix, Piraube and Portneuf,

and Landsat Thematic Mapper image (25-m resolution) for La Romaine study site. Habitat categories that represented a small proportion of the studied sites such as natural disturbances and water bodies were all grouped into the category 'Others'. We quantified proportions of each habitat categories and densities of anthropogenic infrastructures within study sites and home ranges. Instead of partitioning caribou annual home ranges into specific biological periods (e.g. calving, rut, winter) we delineated home ranges using telemetry locations from June to October. This temporal window allowed us to capture the habitat characteristics encountered during the period of winter hair growth that could potentially influence HCC. All GIS analyses were conducted in ArcGIS 9.3.1 (ESRI Redlands, California, USA).

STATISTICAL ANALYSES

From 2004 to 2010, cortisol was detected in hair samples from 142 individuals (124 females and 18 males; Charlevoix = 58; Portneuf = 31; Piraube = 31; La Romaine = 22). At the population scale, we tested if HCC differed between study sites using a two-way ANOVA with 'sex' included as a categorical factor followed by a post-hoc Tukey's Studentized Range test (significance level of 0.05). Data were log-transformed to meet test assumptions. Analyses at the home-range scale were undertaken on a subsample of each population made of those individuals fitted with radio collars, totalling 28 female and 6 male home ranges to be analysed between 2005 and 2010. Telemetry data corresponded to the period of hair growth, from June to October of the same year. We used generalized linear mixed models to assess relationships between HCC and home-range composition

(Table 1). Study sites were considered as random factors at the individual scale to account for site variability while testing for individual variability. Preliminary analysis allowed us to determine that year did not influence HCC by study site (ANOVA; $F_{[1,159]} = 1.0$, $P = 0.3$) and we therefore decided not to consider that variable in subsequent analyses. A multicollinearity diagnostic amongst explanatory variables revealed that proportions of 50-70 year-old conifer forests and densities of tertiary and quaternary roads were correlated with several variables (condition index >30) and were consequently excluded from the analyses.

We used competing hypotheses schematized into candidate models to explain variations in cortisol HCC (Table 2) and selected the most parsimonious model using Bayesian Information Criterion (BIC), an index sensitive to overparameterized models (Burnham & Anderson 2001). Variance inflation factor remained < 10 , indicating no significant over-dispersion. HCC were ln-transformed to meet test assumptions. We performed a variance partitioning analysis to assess the respective contribution of each group of explanatory variables on HCC (Legendre & Legendre 1998). All statistical analyses were conducted in R 2.10.1 statistical software using CAR and LME4 libraries (R Development Core Team, 2009).

Results

Average HCC (\pm SD) was $8.1 \pm 5.8 \text{ pg}\cdot\text{mg}^{-1}$ (range 1.4-31.6 $\text{pg}\cdot\text{mg}^{-1}$) and coefficient of variation was 11.2 %. At the population scale, HCC varied across study areas (two-way

ANOVA; $F_{[3,158]} = 4.8$, $P < 0.05$) but not between sexes (females and males = 7.9 and 9.5 $\text{pg}\cdot\text{mg}^{-1}$, respectively; two-way ANOVA: $F_{[1,158]} = 1.5$, $P = 0.2$). On average, the lowest HCC were found in Portneuf ($5.3 \pm 3.4 \text{ pg}\cdot\text{mg}^{-1}$; range 1.4-16.8 $\text{pg}\cdot\text{mg}^{-1}$) while the highest were found in Piraube ($9.0 \pm 5.7 \text{ pg}\cdot\text{mg}^{-1}$; range 1.8-25.2 $\text{pg}\cdot\text{mg}^{-1}$) and Charlevoix ($9.2 \pm 6.1 \text{ pg}\cdot\text{mg}^{-1}$; range 2.0-26.0 $\text{pg}\cdot\text{mg}^{-1}$), with intermediate concentrations in La Romaine ($8.1 \pm 6.5 \text{ pg}\cdot\text{mg}^{-1}$; range 2.0-31.6 $\text{pg}\cdot\text{mg}^{-1}$) (Fig. 1). Significant differences in HCC were found between Portneuf and Charlevoix and between Portneuf and Piraube (Tukey's test; $P < 0.05$; Fig. 1).

At the individual scale, variations in HCC were best explained by our complete model integrating variables referring to natural habitat types, forest management and human infrastructures (Table 2). Proportions of 50-120 year-old deciduous-mixed forests, < 5 year-old cuts, open stands without regeneration and cabin density within individual home ranges increased HCC in caribou hairs (Table 3). Proportions of open lichen woodlands and primary and secondary road densities within home ranges were negatively related with HCC (Table 3). Variance partitioning highlighted that natural habitat variables explained most (44.2 %) of the variability in cortisol concentration at the individual scale, followed by human infrastructures (34.3 %) and finally by forest management variables (28.8 %; Table 4). Negative values revealed that explanatory variables have strong but opposite effects on HCC, and should be interpreted as null values, meaning that the concerned explanatory variables are explaining less variation than would do random normal variables (Legendre & Legendre 1998).

Discussion

HABITAT DISTURBANCES AND ENDOCRINE CORRELATES: A STEP FURTHER

We demonstrated that hair cortisol, coupled with telemetry, could be used as an immediate and proactive management tool, enabling the monitoring of long-term efficiency of conservation and management practices in the context of growing anthropogenic footprint. Endocrine correlates of habitat disturbances on woodland caribou populations have recently been investigated in the Alberta oil sands of western Canada (Wasser *et al.* 2011). However, since the study was based on fecal samples, conclusions were limited to short term responses to disturbances at the population level. Here, using hair samples from individually marked caribou exposed to varying degrees of forest management and human infrastructures, our study provides a link between human footprint, habitat selection patterns and physiological responses at both the population and the individual scales.

VARIATIONS IN CORTISOL CONCENTRATIONS BETWEEN POPULATIONS

Average HCC differed between populations but not as expected according to the gradient of human footprint. However, the important intra-population variability suggests that individuals of a given study site exhibited various degrees of stress. Such variability indicates that all individuals are not equally efficient to cope with human-induced disturbances in a highly managed landscape, which can be partially observed through different habitat selection patterns found in our study areas (see Leblond *et al.* 2011 and Pinard *et al.* 2012). Moreover, data on predation risk were not available for our analyses. The lack of a strong relationship between average HCC levels and human footprint at the

population scale may be partially related to the coexistence with predators in the four study sites, forcing caribou to deal with a minimal predation risk even in undisturbed habitats. In addition, several other factors could influence HCC among individuals of a given population. Endocrine stress response is complex, and factors such as timing of stressful events relative to critical life-history stages, reproductive status, presence of a calf and even behavioural differences among individuals could influence circulating cortisol levels (Wingfield & Sapolsky 2003; Ashley *et al.* 2011). Clearly, further research is required to disentangle these effects, especially studies conducted at fine ecological scales.

IMPACTS OF FOREST MANAGEMENT AND HUMAN INFRASTRUCTURES ON CORTISOL CONCENTRATIONS AT THE INDIVIDUAL SCALE

Analyses at the individual level revealed that home-range composition, a measure of habitat selection, influenced HCC concentrations. Moreover, variations in HCC were best explained by our complete model gathering natural habitat, forest management and human infrastructure variables. The proportion of open lichen woodlands, a highly selected habitat type in our study areas (see Hins *et al.* 2009 and Leblond *et al.* 2011), was associated with reduced HCC. This result supports our initial prediction that inclusion of undisturbed habitats within home ranges would lower stress levels, considering that caribou are known to use such habitats to forage (Hins *et al.* 2009) and to isolate themselves from predators and alternative preys (James *et al.* 2004; Brodeur *et al.* 2008). Wasser *et al.* (2011) suggested that caribou would select highly valuable open habitats (in this case wetlands) more for their safety than for foraging opportunities, stating that such habitats would

improve caribou capacity to detect predators but could become nutritionally and physiologically stressful when human activity is intense. Although Wasser *et al.*'s (2011) findings are consistent with tradeoffs between broad-scale predation risk and local food accessibility (Rettie & Messier 2000), we did not observe such an expected increase in stress in open lichen woodlands. Our results rather suggest that including open lichen woodlands within caribou home ranges seems a judicious choice in terms of energetic benefits and long-term physiological equilibrium.

Leblond *et al.* (2011) and Pinard *et al.* (2012) reported that calving female caribou select 50-120 year-old deciduous-mixed stands in Charlevoix. These findings are counter-intuitive, considering that such stands provide low lateral cover and are selected by moose *Alces alces* (Dussault *et al.* 2005), black bears *U. americanus* (Brodeur *et al.* 2008) and gray wolves *Canis lupus* (Courbin *et al.* 2009). However, our results suggest that selecting these habitats comes with a physiological cost. Indeed, we found higher HCC when home ranges contained larger amounts of 50-120 year-old deciduous-mixed stands, suggesting that a higher predation risk in such habitats is likely translated into long-term physiological stress. We also found elevated HCC in association with high proportions of < 5 year-old clearcuts and open stands without regeneration in the caribou home ranges. Accordingly, clearcuts are generally avoided by caribou at the home-range scale (Hins *et al.* 2009) and such habitats reduce range fidelity (Faille *et al.* 2010).

In accordance with the avoidance behaviour observed in reindeer toward anthropogenic infrastructures (Nellemann *et al.* 2001; Vistnes & Nellemann 2001), we showed that high cabin densities within home ranges increased HCC. Because cabins

involve human activity within their surroundings, their presence could lead to higher chronic stress through avoidance or increased vigilance (Duchesne, Côté & Barrette 2000). However, in our study area, complete avoidance of cabins within home ranges may be impossible because of their uniform spatial distribution and high densities, underlining their important influence on HCC.

Unexpectedly, HCC were lower when home ranges included higher densities of primary and secondary roads. This counterintuitive result contrasts with previous studies on caribou reporting a negative impact of roads on fecal glucocorticoids (Wasser *et al.* 2011) and habitat selection (Dyer *et al.* 2001; Leblond *et al.* 2011), as roads are known to be used by predators, especially roads with lower traffic volume (James & Stuart-Smith 2000; Whittington *et al.* 2011). In our study sites, primary and secondary roads support the highest traffic volume but are far less abundant than forest roads which are spatially associated with clearcuts. Forest roads were consequently removed of the analyses following the multicollinearity diagnostic. We hypothesize that major roadside corridors may be used to buffer against traffic-averse predators, with human presence being used as an antipredatory shield (Berger 2007). According to provincial forest harvesting legislation (Québec Government 2011), 60-m buffers of mature forests are left around primary and secondary roads. Because of their spatial proximity with major roads, these forest bands could provide short-term suitable habitats to caribou (Hins *et al.* 2009).

REFINING OUR UNDERSTANDING OF THE GLOBAL CARIBOU DECLINE

Caribou and reindeer populations are declining across their circumpolar range in association with major ecological pressures such as global climate changes and growing anthropogenic footprint (Vors & Boyce 2009). Links between demography and habitat selection patterns have been established (McLoughlin, Dunford & Boutin 2005) and rates of population changes correlate with anthropogenic footprint (Sorensen *et al.* 2008; Environment Canada 2008). However, it remains uncertain as to exactly why caribou decline in some Canadian provinces (Festa-Bianchet *et al.* 2011). Our study identifies physiological stress as a potentially underestimated mechanism leading to caribou decline. Moreover, it offers a mechanistic approach to establish a physiological bridge between anthropogenic footprint, landscape composition and individual habitat selection patterns. This approach completes past researches where caribou declines were mostly attributed to habitat alterations through an increase in predation pressure resulting in low recruitment rate and sometimes high adult mortality. By doing so, we complement recent findings by Faillie *et al.* (2010) who demonstrated that female caribou maintained their range fidelity behaviour even in a drastically modified landscape, consequently highlighting a mechanism linking habitat alteration and caribou decline. The costs of staying in risky, early-succession forests suitable to predators outweigh the benefits of range fidelity such as familiarity with resources. Additionally, we believe that range fidelity could translate into increased occurrence of chronically stressed individuals which could ultimately experience problems with reproduction, body condition, and survival.

Acknowledgements

We are grateful to A. Caron, H. Presseault-Gauvin and J. Tremblay for their constructive comments and analytical support, and to the ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec (MRNF) for collaring caribou, especially to B. Baillargeon, L. Breton, A. Chabot, S. Couturier, P. Dubois, S. Gravel, D. Grenier, J.-G. Frenette, R. McNicol, M. Poulin, B. Rochette and S. St-Onge. This project was funded by the following partners: AbitibiBowater Inc., Canada Economic Development, Conseil de l'industrie forestière du Québec, Fondation de la faune du Québec, Fonds québécois de la recherche sur la nature et les technologies, Fonds de recherche forestière du Saguenay-Lac-St-Jean, Hydro-Québec, MRNF, Ministère des Transports du Québec, Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC), Université du Québec à Rimouski, and World Wildlife Fund for Nature. We also thank the Essipit First Nation for providing access to their caribou telemetry data, through the Aboriginal Funds for Species at Risk (Environment Canada).

References

- Ashley, N.T., Barboza, P.S., Macbeth, B.J., Janz, D.M., Cattet, M.R.L., Booth, R.K. & Wasser, S.K. (2011) Glucocorticosteroid concentrations in feces and hair of captive caribou and reindeer following adrenocorticotrophic hormone challenge. *General and Comparative Endocrinology*, **172**, 382-391.
- Bechshøft, T.Ø., Sonne, C., Dietz, R., Born, E.W., Novak, M.A., Henchey, E. & Meyer, J.S. (2011) Cortisol levels in hair of East Greenland polar bears. *Science of The Total Environment*, **409**, 831-834.

- Berger, J. (2007) Fear, human shields and the redistribution of prey and predators in protected areas. *Biology Letters*, **3**, 620-623.
- Bortolotti, G.R., Marchant, T.A., Blas, J. & German, T. (2008) Corticosterone in feathers is a long-term, integrated measure of avian stress physiology. *Functional Ecology*, **22**, 494-500.
- 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.
- Buchanan, K.L. & Goldsmith, A.R. (2004) Noninvasive endocrine data for behavioural studies: the importance of validation. *Animal Behaviour*, **67**, 183-185.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2001) Kullback-Leibler information as a basis for strong inference in ecological studies. *Wildlife Research*, **28**, 111-119.
- Charbonnel, N., Chaval, Y., Berthier, K., Deter, J., Morand, S., Palme, R. & Cosson, J.-F. (2008) Stress and demographic decline: A potential effect mediated by impairment of reproduction and immune function in cyclic vole populations. *Physiological and Biochemical Zoology*, **81**, 63-73.
- Chown, S.L. & Gaston, K.J. (2008) Macrophysiology for a changing world. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **275**, 1469-1478.
- COSEWIC (2002) *COSEWIC Assessment and Update Status Report on the Woodland Caribou Rangifer tarandus caribou in Canada*. pp. xi + 98. Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada, Ottawa.

- 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.
- Davenport, M.D., Tiefenbacher, S., Lutz, C.K., Novak, M.A. & Meyer, J.S. (2006) Analysis of endogenous cortisol concentrations in the hair of rhesus macaques. *General and Comparative Endocrinology*, **147**, 255-261.
- Duchesne, M., Côté, S.D. & Barrette, C. (2000) Responses of woodland caribou to winter ecotourism in the Charlevoix Biosphere Reserve, Canada. *Biological Conservation*, **96**, 311-317.
- Dussault, C., Courtois, R., Huot, J. & Ouellet, J.P. (2001) The use of forest maps for the description of wildlife habitats: limits and recommendations. *Canadian Journal of Forest Research*, **31**, 1227-1234.
- 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.
- Dyer, S.J., O'Neill, J.P., Wasel, S.M. & Boutin, S. (2001) Avoidance of industrial development by woodland caribou. *Journal of Wildlife Management*, **65**, 531-542.
- Environment Canada (2008) *Scientific Review for the Identification of Critical Habitat for Woodland Caribou (Rangifer tarandus caribou), Boreal Population, in Canada*. pp 72 + 180 appendices. Environment Canada, Ottawa.
- Faille, G., Dussault, C., Ouellet, J.P., Fortin, D., Courtois, R. & St-Laurent, M.H. (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.
- Frid, A. & Dill, L. (2002) Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservation Ecology*, **6**, article 11.
- 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.
- James, A.R.C., Boutin, S., Hebert, D.M., Rippin, A.B. & White, Jr. (2004) Spatial separation of caribou from moose and its relation to predation by wolves. *Journal of Wildlife Management*, **68**, 799-809.
- James, A.R.C. & Stuart-Smith, A.K. (2000) Distribution of caribou and wolves in relation to linear corridors. *Journal of Wildlife Management*, **64**, 154-159.
- Johnson, C.J. & St-Laurent, M.-H. (2011) Unifying framework for understanding impacts of human developments on wildlife. *Energy Development & Wildlife Conservation in Western North America* (ed. D.E. Naugle), pp. 23-54. Island Press, Washington.
- Kalra, S., Einarson, A., Karaskov, T., Van Uum, S. & Koren, G. (2007) The relationship between stress and hair cortisol in healthy pregnant women. *Clinical and Investigative Medicine*, **30**, E103-E107.

- Konjevic, D., Janicki, Z., Slavica, A., Severin, K., Krapinec, K., Bozic, F. & Palme, R. (2010) Non-invasive monitoring of adrenocortical activity in free-ranging fallow deer (*Dama dama* L.). *European Journal of Wildlife Research*, **57**, 77-81.
- Koren, L., Mokady, O., Karaskov, T., Klein, J., Koren, G. & Geffen, E. (2002) A novel method using hair for determining hormonal levels in wildlife. *Animal Behaviour*, **63**, 403-406.
- 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.
- Legendre, P. & Legendre, L. (1998) *Numerical Ecology*, 2nd English edn. Elsevier Science, Amsterdam.
- Macbeth, B.J., Cattet, M.R.L., Stenhouse, G.B., Gibeau, M.L. & Janz, D.M. (2010) Cortisol concentration as a noninvasive measure of long-term stress in free-ranging grizzly bears (*Ursus arctos*): considerations with implications for other wildlife. *Canadian Journal of Zoology*, **88**, 935-949.
- Martin, J.G.A. & Réale, D. (2008) Animal temperament and human disturbance: Implications for the response of wildlife to tourism. *Behavioural Processes*, **77**, 66-72.
- McLoughlin, P.D., Dunford, J.S. & Boutin, S. (2005) Relating predation mortality to broad-scale habitat selection. *Journal of Animal Ecology*, **74**, 701-707.

- Munro, C.J. & Lasley, B.L. (1988) Non-radiometric methods for immunoassay of steroid hormones. *Progress in clinical and biological research*, **285**, 289-329.
- Nellemann, C., Vistnes, I., Jordhoy, P. & Strand, O. (2001) Winter distribution of wild reindeer in relation to power lines, roads and resorts. *Biological Conservation*, **101**, 351-360.
- 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.
- 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.
- Pragst, F. & Balikova, M.A. (2006) State of the art in hair analysis for detection of drug and alcohol abuse. *Clinica Chimica Acta*, **370**, 17-49.
- Québec Government (2011) *Regulation Respecting Standards of Forest Management for Forests in the Public Domain* (art. 47). Ministry of Natural Resources, Québec.
- Reeder, D.M. & Kramer, K.M. (2005) Stress in free-ranging mammals: Integrating physiology, ecology, and natural history. *Journal of Mammalogy*, **86**, 225-235.
- Rettie, W.J. & Messier, F. (2000) Hierarchical habitat selection by woodland caribou: its relationship to limiting factors. *Ecography*, **23**, 466-478.
- Romero, L.M. (2004) Physiological stress in ecology: lessons from biomedical research. *Trends in Ecology & Evolution*, **19**, 249-255.

- Sapolsky, R.M., Krey, L.C. & McEwen, B.S. (1986) The endocrinology of stress and aging – The glucocorticoid cascade hypothesis. *Endocrine Reviews*, **7**, 284-301.
- Schlaepfer, M.A., Runge, M.C. & Sherman, P.W. (2002) Ecological and evolutionary traps. *Trends in Ecology & Evolution*, **17**, 474-480.
- Schmiegelow, F.K.A. & Mönkkönen, M. (2002) Habitat loss and fragmentation in dynamic landscapes: Avian perspectives from the boreal forest. *Ecological Applications*, **12**, 375-389.
- Sorensen, T., McLoughlin, P.D., Hervieux, D., Dzus, E., Nolan, J., Wynes, B. & Boutin, S. (2008) Determining sustainable levels of cumulative effects for boreal caribou. *Journal of Wildlife Management*, **72**, 900-905.
- 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 Special Issue*, **20**, 33-44.
- Timisjarvi, J., Nieminen, M. & Sippola, A.L. (1984) The structure and insulation properties of the reindeer fur. *Comparative Biochemistry and Physiology a-Physiology*, **79**, 601-609.
- Vistnes, I. & Nellemann, C. (2001) Avoidance of cabins, roads, and power lines by reindeer during calving. *Journal of Wildlife Management*, **65**, 915-925.
- Vors, L.S. & Boyce, M.S. (2009) Global declines of caribou and reindeer. *Global Change Biology*, **15**, 2626-2633.

- 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.
- Wasser, S.K., Keim, J.L., Taper, M.L. & Lele, S.R. (2011) The influences of wolf predation, habitat loss, and human activity on caribou and moose in the Alberta oil sands. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **9**, 546-551.
- 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
- Wingfield, J.C. & Sapolsky, R.M. (2003) Reproduction and resistance to stress: when and how. *Journal of Neuroendocrinology*, **15**, 711-724.
- Wittmer, H., Sinclair, A. & McLellan, B. (2005) The role of predation in the decline and extirpation of woodland caribou. *Oecologia*, **144**, 257-267.

Table 1. Habitat characteristics within Charlevoix, Portneuf, Piraube, and La Romaine, Québec, Canada.

Variable	Description	Charlevoix	Portneuf	Piraube	La Romaine*
Natural habitat (%)		48.07	38.20	58.11	81.02
50-120 yr-old deciduous-mixed forests	Deciduous and coniferous trees with dominant tree strata >50 years old	11.04	6.56	1.97	9.53
90-120 yr-old coniferous forest	Conifer trees with dominant tree strata 90-120 years old	10.00	16.18	35.55	64.5
Wetlands	Peatlands, flooded areas, alder stands	2.25	2.16	6.87	4.47
Open lichen woodlands	Non-productive dry forests	1.09	0.97	7.35	2.49
50-70 yr-old coniferous forests	Conifer trees with dominant tree strata 50-70 years old	23.69	12.33	6.38	-
Forest management (%)		41.66	42.49	19.31	3.47

* No detailed information was available on human infrastructures but these were sparse.

<5 yr-old clearcuts	Cuts ≤ 5 years old	5.05	4.07	5.28	0.00
6-20 yr-old clearcuts	Cuts >5 years old and ≤ 20 years old	7.46	13.35	6.23	-
20-50 yr-old forests	Stands with dominant tree strata 20-40 years old	25.07	24.50	7.52	3.47
Open stands without regeneration	Disturbed or open stands with no specific age class	4.08	0.57	0.28	-
Human infrastructures		-	-	-	< 1.0
Cabin density (nb·km ⁻²)		0.14	0.37	0.03	-
Density of primary and secondary roads (km·km ⁻²)		0.05	0.04	0.05	-
Density of tertiary and quaternary roads (km·km ⁻²)		1.06	1.11	0.28	-
Others (%) [†]		10.27	19.30	22.58	15.51

[†] Variables grouped into the category 'Others' were not included in the candidate models.

Table 2. Description of candidate models used to assess the impacts of anthropogenic and natural variables on caribou hair cortisol concentrations, Québec, Canada. The best model was selected using Bayesian Information Criterion (BIC). General model performance was assessed using R^2 . The complete model explained 44.8% (adj- R^2) of the variance. Explanatory variables are described in table 1.

Model ID	Model name	Model structure	Δ BIC	R^2	Adjusted R^2
1	Natural habitat	Proportion of natural habitat	17.04	0.18	0.07
2	Forest management	Model 1 + Proportion of forest management variables	12.47	0.32	0.11
3	Human infrastructures	Model 1 + Density of human infrastructures	13.90	0.31	0.16
4	Complete model	Models 1, 2, and 3	0.00	0.62	0.45

Table 3. Estimates and 95% confidence intervals (95% CI) of the explanatory variables from the most parsimonious model explaining cortisol variations in caribou hairs, Québec, Canada. Coefficients for which the 95% CI did not overlap zero are marked with an asterisk (*) and considered as significant.

Variable	Estimate	95% CI		
		Lower	Upper	
Intercept	0.98	-0.13	2.10	
Open lichen woodlands	-27.92	-41.76	-14.08	*
90-120 yr-old coniferous forest	-0.03	-2.93	2.86	
Wetlands	8.09	-10.19	26.37	
50-120 yr-old deciduous-mixed forest	2.80	0.81	4.80	*
<5 yr-old clearcuts	8.15	3.91	12.40	*
6-20 yr-old clearcuts	1.71	-0.29	3.71	
Open stands without regeneration	15.51	4.64	26.39	*
20-50 yr-old forests	-0.78	-4.09	2.53	
Cabin density	1.49	0.30	2.68	*
Density of primary and secondary roads	-10.84	-18.93	-2.76	*

Table 4. Variance partitioning of the multiple regression relating hair cortisol concentrations to the three groups of explanatory variables (Natural habitat; Forest management; Human infrastructures). The explained variance refers to the proportion of the adjusted R^2 encompassed by a group of variable or intersections between groups.

Partition	Groups of variables	% of explained variance (adjusted R^2)
Simple	Natural habitat	44.2
	Forest management	28.8
	Human infrastructures	34.3
Double	Natural habitat + Forest management	-26.8
	Forest management + Human infrastructures	-25.1
	Natural habitat + Human infrastructures	-24.0
Triple	Natural habitat + Forest management + Human infrastructures	13.5
Total explained variation		44.8

Figure legends

Figure 1. Average cortisol concentration ($\text{pg}\cdot\text{mg}^{-1}$) in caribou hairs among four free-ranging populations inhabiting contrasted study sites, Québec, Canada, 2004-2010. Study sites that share the same letter are not significantly different from each other.

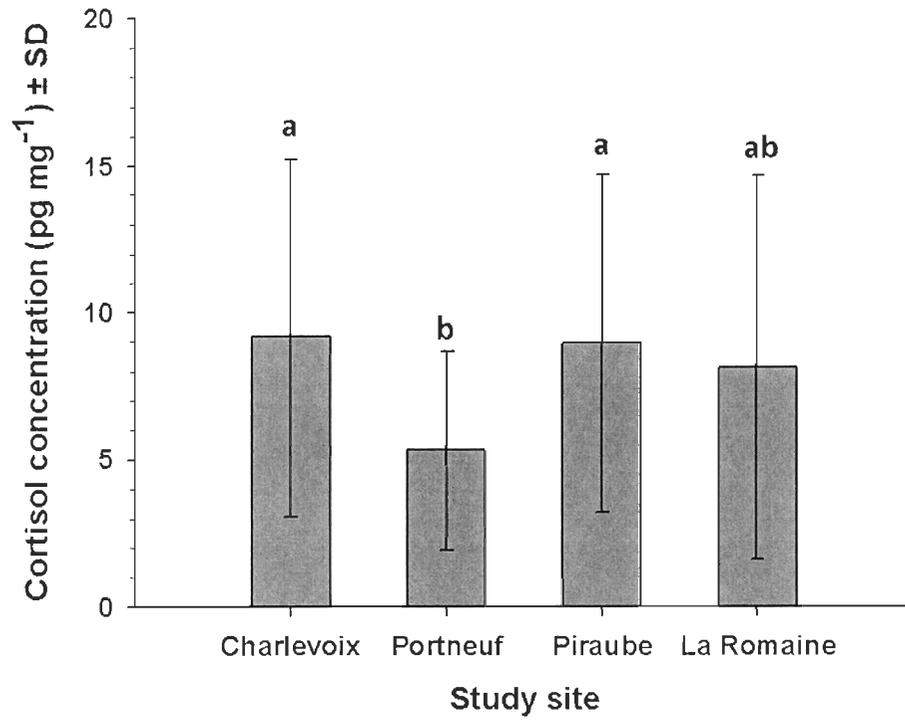


Figure 1.

CHAPITRE 2

CONCLUSION

Importance et implication des résultats

La réponse au stress relativement aux perturbations de l'habitat était, encore à ce jour, un mécanisme de réponse mal connu chez le caribou (mais voir Wasser *et al.* 2011). Depuis quelques années, les nombreux impacts des perturbations anthropiques sur le caribou des bois (*Rangifer tarandus caribou*) avaient été démontrés tant à l'échelle populationnelle (*e.g.* survie, recrutement, fécondité, abondance) (Vors *et al.* 2007; Wittmer *et al.* 2007; Pinard *et al.* 2012), qu'à l'échelle individuelle (*e.g.* sélection d'habitat, utilisation des ressources, fidélité au domaine vital) (Briand *et al.* 2009; Hins *et al.* 2009; Faille *et al.* 2010). Or, les choix faits à l'échelle fine de l'individu (*e.g.* sa sélection d'habitat) permettent au caribou de mieux s'ajuster aux changements induits par l'homme à l'échelle du paysage (Rettie & Messier 2000 ; Leblond *et al.* 2011 ; Pinard *et al.* 2012), avec des répercussions envisagées sur le stress individuel. Pourtant, l'échelle physiologique de réponse, complémentaire à l'échelle comportementale, est occultée des études précédentes, malgré qu'il soit reconnu qu'un stress physiologique soutenu à long terme puisse avoir des conséquences importantes pour la faune tant au niveau de sa reproduction (Charbonnel *et al.* 2008; Sheriff, Krebs & Boonstra 2009) que de son aptitude phénotypique (Boonstra *et al.* 1998; Preisser 2009).

L'objectif global de cette étude était de déterminer l'influence de l'utilisation d'habitats perturbés sur le stress physiologique du caribou, en tant que mécanisme potentiel et sous-jacent de son déclin. En effet, certains choix faits par le caribou, s'ils ne sont pas totalement inévitables, sont pourtant la conséquence de la configuration du paysage (Hins *et al.* 2009) et peuvent conduire à des pièges écologiques (Schlaepfer, Runge & Sherman

2002), par exemple lorsque les caribous expriment un délai de réponse quant aux récentes perturbations (Vors *et al.* 2007; Faille *et al.* 2010). Nous avons tenté de mesurer le stress physiologique que ces choix pourraient engendrer. Spécifiquement, nous avons voulu explorer les relations entre les niveaux de stress accumulés dans les poils et le degré de perturbations rencontrées par le caribou en forêt boréale, à la fois à l'échelle de la population et à l'échelle du domaine vital.

Pour tenter d'élucider ce mécanisme, la présente étude a emprunté à l'endocrinologie une méthode d'analyse qui n'avait encore jamais été appliquée au caribou forestier dans un contexte d'aménagement du paysage boréal. Nous avons ainsi pu déterminer les concentrations de cortisol contenues dans les échantillons de poils de caribou marqués individuellement. De plus, nous avons mis à profit la télémétrie GPS dans la détermination de la composition des domaines vitaux d'une partie des caribous suivis. En couplant les concentrations de cortisol à des attributs des domaines vitaux, sur une échelle temporelle de plusieurs mois, nous avons pu repousser la limite de notre compréhension des impacts physiologiques des perturbations anthropiques sur le caribou. En nous permettant d'interpréter nos résultats à la fois à l'échelle populationnelle et individuelle, notre démarche a un caractère unique et à la fois complémentaire aux échelles d'étude employées par le passé pour étudier les impacts du dérangement sur le caribou.

Réponse au stress entre les populations de caribou forestier

Nos résultats démontrent qu'au sein d'une même population de caribous forestiers, la réponse au stress, telle que mesurée par des concentrations de cortisol dans les poils, diffère d'un individu à l'autre, et ne concorde pas avec le gradient de perturbations d'origine humaine caractérisant les sites d'étude. Ainsi, nos résultats suggèrent que la plupart des individus d'une population sont aptes à affronter les perturbations présentes dans leur milieu, ce qui nous rend incapables de distinguer l'influence des perturbations anthropiques sur les populations sur la base des concentrations moyennes de cortisol. Or, une proportion d'individus stressés peut toutefois souffrir de conséquences importantes découlant du niveau de stress induit par les perturbations, d'où l'importance d'élucider les causes reliées

à leur sélection d'habitat qui peuvent influencer leur niveau de stress à une échelle spatio-temporelle plus fine. De plus, la réponse au stress, surtout lorsqu'évaluée à l'échelle d'une population, peut se montrer variable et imprévisible, ajoutant à la complexité de ce phénomène (voir la section « *Limites de l'étude* » pour plus de détails).

Influence des habitats sur la réponse au stress des individus

Proportions de dénudés secs

En restreignant nos analyses à l'échelle individuelle, il s'est avéré que la composition des domaines vitaux influençait la concentration de cortisol exprimé par les caribous. Nos résultats ont ainsi démontré que la forte représentation des dénudés secs dans les domaines vitaux contribuait à diminuer les concentrations de cortisol des poils. Ces habitats sont habituellement recherchés par le caribou dans nos aires d'étude, tant pour leur potentiel alimentaire que pour leur quiétude, ces milieux improductifs représentant peu d'intérêt commercial et étant peu fréquentés par les proies alternatives et prédateurs (Briand *et al.* 2009; Hins *et al.* 2009; Charbonneau 2011). Cette stratégie d'utilisation de l'espace permettrait au caribou de s'isoler spatialement des proies alternatives et des prédateurs potentiels, et ainsi limiter le risque de prédation (McLoughlin, Dunford & Boutin 2005). Suggérant que ces habitats sont utilisés comme stratégie antiprédatrice et non seulement pour s'alimenter, il a été démontré que seules les femelles accompagnées de leur faon utilisaient les pessières ouvertes à lichen pendant l'été et le rut, alors que d'autres ressources alimentaires sont disponibles à ce moment pour le caribou (Charbonneau 2011).

En contraste, il a aussi été suggéré que les habitats fortement sélectionnés par le caribou seraient les plus stressants des points de vue de la physiologie et de la nutrition, étant donné que ces sites seraient d'abord choisis pour leur sécurité et non pour leur apport nutritionnel (Wasser *et al.* 2011). Or, fréquenter ces habitats requiert une vigilance constante afin d'en exploiter les ressources tout en détectant efficacement les prédateurs. Malgré plusieurs différences entre les travaux de Wasser *et al.* (2011) et les nôtres, les résultats de Wasser *et al.* (2011) s'accordent avec le concept de compromis entre

l'évitement des prédateurs et la recherche de nourriture, compromis que le caribou rencontre dans sa sélection d'habitat (Briand *et al.* 2009; Charbonneau 2011). Par contre, cette stratégie entraînerait des répercussions physiologiques incertaines à long terme, si bien que l'anthropisation du paysage boréal pourrait tout de même créer un obstacle à l'efficacité des stratégies antiprédatrices du caribou. Tel que nous l'avions prédit, il semble toutefois que la sélection de dénudés secs par le caribou soit un choix judicieux à long terme, tant sur les plans physiologique, énergétique et sécuritaire.

Proportions de milieux ouverts et décidus

Les perturbations forestières, naturelles ou anthropiques, conduisent à la formation de milieux ouverts (Attiwill 1994), et il s'est avéré que ces derniers sont utilisés par les femelles caribou (Charbonneau 2011). Notre étude a démontré que les individus dont la composition du domaine vital était dominée par une forte proportion de milieux ouverts sans régénération exprimaient des niveaux de stress physiologique élevés. Il en est de même pour les caribous utilisant les forêts mixtes décidues de 50-120 ans (habituellement sélectionnées, voir Leblond *et al.* 2011; Pinard *et al.* 2012) et les jeunes coupes de ≤ 5 ans (normalement évitées, voir Hins *et al.* 2009), ces dernières influençant négativement la fidélité au domaine vital (Faille *et al.* 2010). Toutefois, les jeunes coupes peuvent aussi être sélectionnées pendant certaines saisons précises (*e.g.* la mise bas et période estivale) à la fois pour la recherche de la nourriture ou une meilleure détection des prédateurs (Charbonneau 2011; Pinard *et al.* 2012). Des données récentes semblent même indiquer que les faons auraient une meilleure probabilité de survie lorsque leur mère sélectionne les jeunes coupes et les forêts mixtes décidues de 50-120 ans (Dussault, *données non publiées*). Nous avons donc envisagé que ces habitats, bien qu'utilisés à certaines périodes de l'année, demeurent propices aux prédateurs et à d'autres cervidés, suggérant qu'une vigilance constante est requise pour y demeurer en sécurité. La vigilance, ayant ses conséquences possibles sur l'équilibre énergétique (Bradshaw, Boutin & Hebert 1998; Duchesne, Côté & Barrette 2000; Frid & Dill 2002), pourrait conduire à un stress physiologique élevé chez les caribous utilisant des habitats ouverts ou à faible couvert d'obstruction visuelle latérale.

Que le stress soit directement lié à la présence de prédateurs ou à l'augmentation du dérangement humain, analogue au risque de prédation (Frid & Dill 2002), la sélection d'habitats ouverts et perturbés permettrait toutefois au caribou de limiter le risque de prédation (Charbonneau 2011). Ainsi, certains individus verraient des bénéfices immédiats à l'utilisation de milieux ouverts pendant certaines périodes de l'année (*e.g.* survie des faons).

Infrastructures humaines

La présence de chalets contribuait à induire des niveaux de stress élevés. Les chalets sont habituellement évités par le caribou et le renne (Vistnes & Nellemann 2001; Polfus, Hebblewhite & Heinemeyer 2011), et ce, même lorsqu'utilisés faiblement par l'homme (Vistnes *et al.* 2008). En effet, les chalets sont habituellement associés à des niveaux d'activité humaine en leur périphérie (Nellemann *et al.* 2001). Dans nos sites d'étude, les chalets étaient répartis uniformément, si bien que leur forte présence les rendait inévitables par les caribous et accentuait le niveau d'activité qui leur était associé, augmentant en retour le stress physiologique des caribous.

Contre toute attente, les routes primaires et secondaires avaient une influence positive sur les niveaux de stress. Beaucoup d'études rapportent l'évitement des routes par le caribou (James & Stuart-Smith 2000; Dyer *et al.* 2001; Leblond *et al.* 2011), tant parce que ces structures sont utilisées par les prédateurs (James & Stuart-Smith 2000; Courbin *et al.* 2009) ou parce qu'elles sont fréquentées par l'homme (Wasser *et al.* 2011). Bien que contre-intuitifs, nos résultats peuvent être clarifiés par les explications suivantes. D'abord, la législation au Québec veut que les routes principales, analysées dans notre étude, soient entourées de forêt mature à l'intérieur d'une zone tampon de 60 mètres (Gouvernement du Québec 2011). Cette hypothèse mérite davantage d'efforts de recherche, mais l'association spatiale entre ces habitats préférentiels et les routes primaires et secondaires pourrait être à l'origine de l'effet positif des routes sur les niveaux de stress observés dans notre étude. De plus, à la lumière d'études portant sur l'orignal et le wapiti, il est possible que les routes soient bénéfiques aux ongulés, à la fois parce qu'elles offrent des ressources alimentaires

(Anderson *et al.* 2005; Dodd *et al.* 2007), des sels minéraux (Laurian *et al.* 2008) ou un refuge contre des prédateurs sensibles aux dérangement et trafic humains (Thurber *et al.* 1994; Berger 2007).

Seuils de perturbations et limites physiologiques des individus

Une analyse de régression linéaire segmentée (en anglais *piecewise linear regression*) menée *a posteriori* a permis de mettre en évidence la présence d'un seuil en deçà duquel l'augmentation de cortisol observée avec une augmentation de la proportion de perturbations totales dans le domaine vital est radicale, et au-delà duquel la pente diminue (Fig. 2). Ce seuil, situé à ~36,5 % de perturbations, suggère qu'une limite physiologique existerait dans la réponse du caribou aux perturbations, et qu'au-delà de cette limite, les caribous devraient compenser les perturbations en faisant appel à d'autres mécanismes référant à d'autres échelles biologiques de réponses (*sensu* Johnson & St-Laurent 2011).

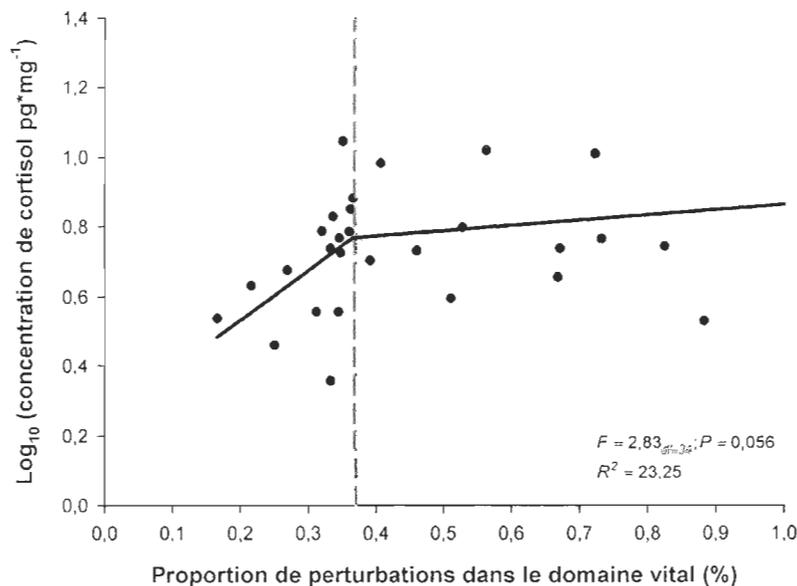


Figure 2. Augmentation du cortisol (pg·mg⁻¹) en fonction de la proportion cumulée des perturbations au sein des domaines vitaux (en %).

Détail intéressant, le seuil mis en évidence ici correspond presque exactement au seuil de 35 % de perturbations de l'aire de répartition d'une harde au-delà duquel le recrutement est insuffisant pour maintenir un taux de croissance stable ou positif, où la harde risque de décliner et où la probabilité de persistance (ou d'autosuffisance) de la harde passe de « probable » à « incertaine » (Environnement Canada 2011). Dans notre analyse, 55,5 % des individus suivis se situaient au-delà de ce seuil, soit une proportion importante de notre échantillon.

Globalement, les résultats présentés dans ce mémoire supportent les études qui démontrent les impacts directs et indirects de l'anthropisation sur le caribou forestier (Vors *et al.* 2007; Wittmer *et al.* 2007; Faille *et al.* 2010). Nos résultats suggèrent que les habitats anthropisés peuvent mener à un déséquilibre physiologique des caribous, c'est-à-dire une augmentation de cortisol contenu dans leurs poils. Ce déséquilibre pourrait être la conséquence de la fidélité au domaine vital maintenue en paysages perturbés, perspective suggérée par Faille *et al.* (2010) pour lier les modifications du paysage au déclin du caribou. En effet, Faille *et al.* (2010) ont démontré que les femelles caribou tendaient à demeurer fidèles à leur domaine vital malgré la modification radicale du paysage, probablement en s'appuyant sur le succès d'une expérience précédente (*i.e.* reproduction ou survie). Par contre, un tel comportement pourrait constituer un piège écologique en raison du décalage entre l'augmentation graduelle du risque de prédation, résultante de la modification du paysage, et la réponse comportementale du caribou. Plutôt que de bénéficier de l'habituelle familiarité avec les ressources (*e.g.* distribution de nourriture et couvert de protection), les femelles fidèles à leur domaine vital pourraient plutôt en subir les conséquences en raison de l'accroissement de leur niveau de stress physiologique. L'importance de ces résultats réside donc dans le fait que des niveaux de stress élevés à long terme peuvent être coûteux et avoir des conséquences physiologiques encore plus importantes, par exemple au niveau de la reproduction et de la survie. Ces résultats sont d'autant plus sérieux pour les espèces fauniques dont le déclin est connu comme le caribou. Nous avons donc pu apporter une approche mécanistique et complémentaire à celle de Faille *et al.* (2010) en permettant d'établir les liens entre les perturbations anthropiques, la

sélection d'habitat du caribou, et les conséquences de ces décisions grâce à l'utilisation d'un marqueur de stress, le cortisol.

Limites techniques et théoriques de l'étude

L'endocrinologie est un phénomène complexe. Cette discipline reflète à quel point la physiologie en soi est une science presque étrangère aux écologistes, qui s'y intéressent parfois maladroitement (Bortolotti 2010). Lorsqu'appliquée à la conservation, cette science permet néanmoins de mieux comprendre les mécanismes causant les déclinés de populations animales, grâce notamment à l'avènement de méthodes innovatrices et de nouveaux indicateurs physiologiques (Wikelski & Cooke 2006). Pour prévenir l'utilisation potentiellement inadéquate de l'endocrinologie, nous avons procédé à une multitude de validations en laboratoire, exception faite pour la validation du fonctionnement de l'axe hypothalamo-hypophysio-surrénalien; or, cette validation avait été faite précédemment (Ashley *et al.* 2011). De plus, les recommandations propres à la méthode et au substrat utilisés chez cette nouvelle espèce ont été respectées (Buchanan & Goldsmith 2004).

Sources de variabilité de la réponse au stress

La sécrétion de cortisol peut être influencée par une multitude de facteurs biologiques, tels que la chronologie des événements stressants et la période du cycle vital (Romero 2002), l'âge et le statut reproducteur (Wingfield & Sapolsky 2003), le rang social (Creel, Creel & Monfort 1996; Creel 2001), et même les différences comportementales autres que la sélection d'habitat (Ashley *et al.* 2011). Il a même été suggéré que la sécrétion de glucocorticoïdes ne change pas toujours de façon conséquente, linéaire ou prévisible avec les conditions adverses (Romero 2004; Busch & Hayward 2009; Creel, Winnie & Christianson 2009). Or, tous ces facteurs n'ont pu être testés ou contrôlés dans cette étude parce que les données récoltées dans les différentes aires d'étude ne le permettaient pas. Une compréhension plus approfondie de ces sources de variabilité expliquerait possiblement la réponse inattendue ou l'hyposensibilité observée au sein des quatre populations de caribou.

Nous mettons de l'avant le besoin de peaufiner les données qui peuvent être couplées avec les indicateurs de stress. Non seulement aurait-il été intéressant de partitionner les sources possibles de variabilité entourant l'accumulation de cortisol dans les poils, mais les conséquences physiologiques d'un stress soutenu pourraient aussi être examinées de plus près, par exemple un déséquilibre énergétique, l'immunité, la reproduction, ou directement la survie et des paramètres de l'aptitude phénotypique. Supposant qu'un caribou en milieu perturbé se déplace davantage qu'un caribou en milieu peu perturbé afin d'accéder à ses ressources de manière optimale, une expérience intéressante serait d'étudier les corrélations entre le déplacement total (en kilomètres) du caribou, ses concentrations de cortisol, son budget énergétique et le degré de perturbations dans le paysage. Ainsi, les déplacements pourraient être quantifiés en termes énergétiques (*e.g.* kJ km^{-1}) et les caribous se déplaçant davantage exprimeraient normalement un déséquilibre dans leur budget énergétique. Les relations avec le stress pourraient être étudiées à l'échelle individuelle à l'aide des données télémétriques.

Compte tenu de l'hypothèse de Frid & Dill (2002), il aurait été certes intéressant d'estimer directement, plutôt qu'indirectement, le risque de prédation dans les aires d'étude étudiées, tant par le loup, l'ours et même par l'homme. Par contre, des travaux actuellement en cours mettent en lumière l'influence de la disponibilité des proies (*i.e.* orignal et caribou) sur le déplacement et le comportement de prédation du loup dans Charlevoix (Tremblay-Gendron 2012). Une étude récente, menée également dans Charlevoix, montre que la plupart des mortalités de faons de caribou sont occasionnées par l'ours noir (Pinard *et al.* 2012), possiblement parce que l'ours profite de nouvelles ressources alimentaires abondantes en forêt aménagée (Brodeur *et al.* 2008). D'autres travaux en cours cherchent justement à comprendre l'écologie alimentaire et la densité numérique de ce prédateur opportuniste en forêt boréale dans le but de quantifier ses impacts sur le caribou (R. Lesmerises, étudiant au doctorat). L'intégration d'un indice de risque prédation sur les différentes populations de caribou permettrait possiblement d'élucider une partie de la variabilité observée dans les niveaux moyens de cortisol contenu dans les poils.

Échelle temporelle de l'étude

La sélection d'habitat d'un individu est un processus spatio-temporel de nature hiérarchique qui devrait être étudié en regard des principaux facteurs limitants (*e.g.* prédation et quête alimentaire) (Rettie & Messier 2000 ; Leblond *et al.* 2011). De plus, comme la hiérarchie des besoins du caribou et sa vulnérabilité varient annuellement, son utilisation des ressources est généralement considérée selon des périodes biologiques conformes à son cycle vital (*e.g.* rut, mise bas). Notre étude comporte une limite quant à la période temporelle utilisée à la fois pour nos analyses spatiales et endocriniennes. En effet, nous avons mesuré les concentrations moyennes de cortisol, que nous avons supposées correspondre à la phase de croissance active des poils de caribou, soit plusieurs mois (Harkey 1993; Pragst & Balikova 2006). Or, bien que définie par la littérature disponible sur la croissance des poils chez le renne et le caribou en captivité (Timisjarvi, Nieminen & Sippola 1984; Ashley *et al.* 2011), cette période où le cortisol s'accumule dans les poils n'a jamais pu être validée sur le caribou forestier pour des raisons logistiques évidentes. Les concentrations moyennes de cortisol réparties sur plusieurs mois ont possiblement « dilué » le signal endocrinien au sein même de nos analyses, en écartant notamment des facteurs limitants qui auraient pu être décisifs dans le cycle vital du caribou et sur son niveau de stress. Des validations expérimentales sur des animaux en captivité seraient toutefois souhaitables afin d'éclaircir l'influence de ce facteur temporel, à l'image des validations effectuées par Ashley *et al.* (2011) sur des rennes et caribou captifs.

Le déclin du caribou : perspectives de gestion et de conservation

Le caribou et le renne sont en déclin à travers tout le cercle circumpolaire (Vors & Boyce 2009). Ce déclin se produit en parallèle avec des changements à l'échelle globale, tant climatiques qu'anthropiques (Vors & Boyce 2009). Chez le caribou des bois, les liens entre les paramètres démographiques, la mortalité et les patrons de sélection d'habitat ont été démontrés (McLoughlin, Dunford & Boutin 2005; Pinard *et al.* 2012) et les fluctuations de population observées seraient liées à l'anthropisation (Wittmer *et al.* 2007; Sorensen *et al.* 2008; Sleep & Loehle 2010). À titre d'exemple, une étude pancanadienne a récemment

démontré que 17 des 57 populations de caribous à l'étude étaient en déclin au Canada, en plus d'établir une relation étroite avec l'ensemble des perturbations présentes dans leur habitat (*i.e.* incluant les feux et les perturbations humaines) (Environnement Canada 2011). Toutefois, les causes du déclin observé dans certaines provinces demeurent encore incertaines et nos connaissances de la dynamique des populations de caribou face aux altérations de l'habitat demeurent inadéquates (Festa-Bianchet *et al.* 2011). Notre étude complète nos connaissances sur les tendances démographiques des espèces du genre *Rangifer*, dont les diminutions notées sont hypothétiquement attribuées à des altérations dans la fécondité et la mortalité à la suite de changements climatiques et de l'intensification de l'activité industrielle (Vors & Boyce 2009).

Nos résultats suggèrent que la conservation du caribou passe par la préservation d'habitats qui minimisent l'exposition du caribou aux perturbations d'origine humaine. L'homme peut entraîner un bouleversement important au niveau de la dynamique prédateur-proie en forêt boréale ou peut lui-même être perçu comme un risque de prédation. Ainsi, la préservation d'habitats préférentiels au sein de la matrice forestière (*i.e.* les dénudés secs et les tourbières) offrirait au caribou la quiétude et les ressources dont il a besoin toute l'année (Charbonneau 2011). Ces habitats devraient être épargnés de la coupe forestière et du dérangement surtout lorsqu'une perturbation est inévitable dans l'aire fréquentée par le caribou afin de préserver une certaine connectivité entre les habitats sélectionnés par l'espèce (Courtois *et al.* 2004). Considérant les efforts de conservation investis à modifier les approches de récolte sylvicole et les stratégies de configuration des forêts résiduelles depuis quelques années, afin de prendre en compte les besoins du caribou forestier, il apparaît d'autant plus important de favoriser des pratiques forestières qui génèrent moins de stress et qui réduisent, par exemple, la conversion de forêt mature en milieux favorables aux prédateurs et leurs proies alternatives comme l'orignal (Dussault *et al.* 2005a).

Un outil proactif pour la conservation d'espèces animales

L'analyse du cortisol contenu dans les poils, couplée à la télémétrie, devrait être utilisée comme outil de gestion immédiat et proactif, permettant d'agir comme précurseur de l'efficacité à long terme de la planification forestière sur la conservation d'espèces animales. L'étude du stress grâce aux poils de mammifères sauvages fait l'objet de plus en plus d'études récentes, spécialement auprès d'espèces à statut préoccupant (Macbeth *et al.* 2010; Ashley *et al.* 2011). Si ces études ne visent pas directement à expliquer les niveaux de stress physiologique par des facteurs environnementaux, elles en font toutefois mention. En plus du caribou, une multitude d'espèces pourraient bénéficier d'une telle approche, surtout si elle est couplée à des données sur leur potentiel reproducteur, leur valeur adaptative et leur réponse populationnelle. Pour conclure, notre approche se concentre sur l'échelle biologique la plus fine qui soit et démontre un grand potentiel pour des applications plus larges en matière de conservation.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Anderson, D.P., Turner, M.G., Forester, J.D., Zhu, J., Boyce, M.S., Beyer, H. & Stowell, L. (2005) Scale-dependent summer resource selection by reintroduced elk in Wisconsin, USA. *Journal of Wildlife Management*, **69**, 298-310.
- Ashley, N.T., Barboza, P.S., Macbeth, B.J., Janz, D.M., Cattet, M.R.L., Booth, R.K. & Wasser, S.K. (2011) Glucocorticosteroid concentrations in feces and hair of captive caribou and reindeer following adrenocorticotrophic hormone challenge. *General and Comparative Endocrinology*, **172**, 382-391.
- Attiwill, P.M. (1994) The disturbance of forest ecosystems-The ecological basis for conservative management *Forest Ecology and Management*, **63**, 247-300.
- Bechshøft, T.Ø., Sonne, C., Dietz, R., Born, E.W., Novak, M.A., Henschel, E. & Meyer, J.S. (2011) Cortisol levels in hair of East Greenland polar bears. *Science of The Total Environment*, **409**, 831-834.
- Berger, J. (2007) Fear, human shields and the redistribution of prey and predators in protected areas. *Biology Letters*, **3**, 620-623.
- Bergerud, A.T. (1974) Decline of Caribou in North America Following Settlement. *The Journal of Wildlife Management*, **38**, 757-770.
- Boonstra, R., Hik, D., Singleton, G.R. & Tinnikov, A. (1998) The impact of predator-induced stress on the snowshoe hare cycle. *Ecological Monographs*, **68**, 371-394.
- Bortolotti, G.R. (2010) Flaws and pitfalls in the chemical analysis of feathers: bad news-good news for avian chemoecology and toxicology. *Ecological Applications*, **20**, 1766-1774.
- Boudreault, C., Bergeron, Y., Drapeau, P. & Loopez, L.M. (2008) Edge effects on epiphytic lichens in remnant stands of managed landscapes in the eastern boreal forest of Canada. *Forest Ecology and Management*, **255**, 1461-1471.
- Bradshaw, C.J.A., Boutin, S. & Hebert, D.M. (1998) Energetic implications of disturbance caused by petroleum exploration to woodland caribou. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, **76**, 1319-1324.
- Bradshaw, C.J.A., Boutin, S., Hebert, D.M. & Rippin, A.B. (1995) Winter peatland habitat selection by woodland caribou in northeastern Alberta. *Canadian Journal of Zoology*, **73**, 1567-1574.

- Briand, Y., Ouellet, J.P., Dussault, C. & St-Laurent, M.H. (2009) Fine-scale habitat selection by female forest-dwelling caribou in managed boreal forest: Empirical evidence of a seasonal shift between foraging opportunities and antipredator strategies. *Ecoscience*, **16**, 330-340.
- 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-Revue Canadienne De Zoologie*, **86**, 1307-1316.
- Brown, G.S., Rettie, W.J., Brooks, R.J. & Mallory, F.F. (2007) Predicting the impacts of forest management on woodland caribou habitat suitability in black spruce boreal forest. *Forest Ecology and Management*, **245**, 137-147.
- Buchanan, K.L. & Goldsmith, A.R. (2004) Noninvasive endocrine data for behavioural studies: the importance of validation. *Animal Behaviour*, **67**, 183-185.
- Burton, P.J., Adamowicz, W.L., Weetman, G.W., Messier, C. & Tittler, R. (2003) The current state of boreal forestry and the drive for change. *Towards sustainable management of the boreal forest* (eds C.M. P.J. Burton, D.W. Smith, et W.L. Adamowicz), pp. 1-40. NRC-CNRC Research Press, Ottawa.
- Busch, D.S. & Hayward, L.S. (2009) Stress in a conservation context: A discussion of glucocorticoid actions and how levels change with conservation-relevant variables. *Biological Conservation*, **142**, 2844-2853.
- Charbonneau, J.-A. (2011) Sélection des milieux ouverts par le caribou forestier de Charlevoix, Québec: Compromis entre risque de prédation et ressources alimentaires. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Rimouski.
- Charbonnel, N., Chaval, Y., Berthier, K., Deter, J., Morand, S., Palme, R. & Cosson, J.-F. (2008) Stress and demographic decline: A potential effect mediated by impairment of reproduction and immune function in cyclic vole populations. *Physiological and Biochemical Zoology*, **81**, 63-73.
- Chown, S.L. & Gaston, K.J. (2008) Macrophysiology for a changing world. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **275**, 1469-1478.
- Cone, E.J. (1996) Mechanisms of drug incorporation into hair. *Therapeutic Drug Monitoring*, **18**, 438-443.
- 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. (2003) La conservation du caribou forestier dans un contexte de perte d'habitat et de fragmentation du milieu. Thèse de doctorat, Université du Québec à Rimouski.
- 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., Ouellet, J.P., Dussault, C. & Gingras, A. (2004) Forest management guidelines for forest-dwelling caribou in Quebec. *Forestry Chronicle*, **80**, 598-607.
- Courtois, R., Ouellet, J.P., Gingras, A., Dussault, C., Breton, L. & Maltais, J. (2003) Historical changes and current distribution of Caribou, *Rangifer tarandus*, in Québec. *Canadian Field-Naturalist*, **117**, 399-414.
- Creel, S. (2001) Social dominance and stress hormones. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 491-497.
- Creel, S. & Christianson, D. (2008) Relationships between direct predation and risk effects. *Trends in Ecology & Evolution*, **23**, 194-201.
- Creel, S., Creel, N.M. & Monfort, S.L. (1996) Social stress and dominance. *Nature*, **379**, 212-212.
- Creel, S., Fox, J.E., Hardy, A., Sands, J., Garrott, B. & Peterson, R.O. (2002) Snowmobile Activity and Glucocorticoid Stress Responses in Wolves and Elk. *Conservation Biology*, **16**, 809-814.
- Creel, S., Winnie, J.A. & Christianson, D. (2009) Glucocorticoid stress hormones and the effect of predation risk on elk reproduction. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**, 12388-12393.
- Cumming, H.G. & Beange, D.B. (1993) Survival of woodland caribou in commercial forests of northern Ontario. *Forestry Chronicle*, **69**, 579-588.
- Cumming, S.G., Burton, P.J., Prahacs, S. & Garland, M.R. (1994) Potential conflicts between timber supply and habitat protection in the boreal mixedwood of Alberta, Canada - A simulation study. *Forest Ecology and Management*, **68**, 281-302.
- Davenport, M.D., Tiefenbacher, S., Lutz, C.K., Novak, M.A. & Meyer, J.S. (2006) Analysis of endogenous cortisol concentrations in the hair of rhesus macaques. *General and Comparative Endocrinology*, **147**, 255-261.
- Dodd, N.L., Gagnon, J.W., Boe, S. & Schweinsburg, R.E. (2007) Assessment of Elk Highway Permeability by Using Global Positioning System Telemetry. *The Journal of Wildlife Management*, **71**, 1107-1117.
- Duchesne, M., Côté, S.D. & Barrette, C. (2000) Responses of woodland caribou to winter ecotourism in the Charlevoix Biosphere Reserve, Canada. *Biological Conservation*, **96**, 311-317.
- Dussault, C., Courtois, R., Ouellet, J.P. & Girard, I. (2005a) Space use of moose in relation to food availability. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, **83**, 1431-1437.
- Dussault, C., Ouellet, J.P., Courtois, R., Huot, J., Breton, L. & Jolicoeur, H. (2005b) Linking moose habitat selection to limiting factors. *Ecography*, **28**, 619-628.

- Dyer, S.J., O'Neill, J.P., Wasel, S.M. & Boutin, S. (2001) Avoidance of industrial development by woodland caribou. *Journal of Wildlife Management*, **65**, 531-542.
- Ellenberg, U., Setiawan, A.N., Cree, A., Houston, D.M. & Seddon, P.J. (2007) Elevated hormonal stress response and reduced reproductive output in Yellow-eyed penguins exposed to unregulated tourism. *General and Comparative Endocrinology*, **152**, 54-63.
- Environnement Canada (2011) *Examen scientifique aux fins de la désignation de l'habitat essentiel de la population boréale du caribou des bois (Rangifer tarandus caribou) au Canada*. Mise à jour 2011, 116 p. et annexes. Environnement Canada, Ottawa.
- Fahrig, L. (2003) Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, **34**, 487-515.
- Faille, G., Dussault, C., Ouellet, J.P., Fortin, D., Courtois, R. & St-Laurent, M.H. (2010) Range fidelity: The missing link between caribou decline and habitat alteration? *Biological Conservation*, **143**, 2840-2850.
- Ferguson, S.H. & Elkie, P.C. (2004) Habitat requirements of boreal forest caribou during the travel seasons. *Basic and Applied Ecology*, **5**, 465-474.
- 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.
- Frid, A. & Dill, L. (2002) Human-caused disturbance stimuli as a form of predation risk. *Conservation Ecology*, **6**, Article 11.
- Gill, J.A., Norris, K. & Sutherland, W.J. (2001) Why behavioural responses may not reflect the population consequences of human disturbance. *Biological Conservation*, **97**, 265-268.
- Gouvernement du Québec (2011) *Règlement sur les normes d'intervention dans les forêts du domaine de l'État (article 47; Loi sur les forêts)*. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Québec.
- Greenwood, P.J. (1980) Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*, **28**, 1140-1162.
- Halpern, B.S., Walbridge, S., Selkoe, K.A., Kappel, C.V., Micheli, F., D'Agrosa, C., Bruno, J.F., Casey, K.S., Ebert, C., Fox, H.E., Fujita, R., Heinemann, D., Lenihan, H.S., Madin, E.M.P., Perry, M.T., Selig, E.R., Spalding, M., Steneck, R. & Watson, R. (2008) A global map of human impact on marine ecosystems. *Science*, **319**, 948-952.
- Harkey, M.R. (1993) Anatomy and physiology of hair. *Forensic Science International*, **63**, 9-18.

- Hayward, L.S., Bowles, A.E., Ha, J.C. & Wasser, S.K. (2011) Impacts of acute and long-term vehicle exposure on physiology and reproductive success of the northern spotted owl. *Ecosphere*, **2**, art65.
- 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.
- Hughes, T.P., Baird, A.H., Bellwood, D.R., Card, M., Connolly, S.R., Folke, C., Grosberg, R., Hoegh-Guldberg, O., Jackson, J.B.C., Kleypas, J., Lough, J.M., Marshall, P., Nystrom, M., Palumbi, S.R., Pandolfi, J.M., Rosen, B. & Roughgarden, J. (2003) Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science*, **301**, 929-933.
- James, A.R.C., Boutin, S., Hebert, D.M., Rippin, A.B. & White, Jr. (2004) Spatial separation of caribou from moose and its relation to predation by wolves *Journal of Wildlife Management*, **68**, 799-809.
- James, A.R.C. & Stuart-Smith, A.K. (2000) Distribution of caribou and wolves in relation to linear corridors. *Journal of Wildlife Management*, **64**, 154-159.
- Johnson, C.J. & St-Laurent, M.-H. (2011) Unifying framework for understanding impacts of human developments on wildlife. *Energy Development & Wildlife Conservation in Western North America* (ed. D.E. Naugle), pp. 23-54. Island Press, Washington.
- Kalra, S., Einarson, A., Karaskov, T., Van Uum, S. & Koren, G. (2007) The relationship between stress and hair cortisol in healthy pregnant women. *Clinical and Investigative Medicine*, **30**, E103-E107.
- Koren, L., Mokady, O. & Geffen, E. (2008) Social status and cortisol levels in singing rock hyraxes. *Hormones and Behavior*, **54**, 212-216.
- Koren, L., Mokady, O., Karaskov, T., Klein, J., Koren, G. & Geffen, E. (2002) A novel method using hair for determining hormonal levels in wildlife. *Animal Behaviour*, **63**, 403-406.
- Laliberte, A.S. & Ripple, W.J. (2004) Range contractions of North American carnivores and ungulates. *Bioscience*, **54**, 123-138.
- Laurian, C., Dussault, C., Ouellet, J.-P., Courtois, R., Poulin, M. & Breton, L. (2008) Behavior of Moose Relative to a Road Network. *The Journal of Wildlife Management*, **72**, 1550-1557.
- 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.

- Lima, S.L. (1998) Stress and decision making under the risk of predation: Recent developments from behavioral, reproductive, and ecological perspectives. *Stress and Behavior*, **27**, 215-290.
- Lima, S.L. & Dill, L.M. (1990) Behavioural decisions made under the risk of predation - A review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, **68**, 619-640.
- Ling, J.K. (1970) Pelage and molting in wild mammals with special reference to aquatic forms. *Quarterly Review of Biology*, **45**, 16-54.
- Macbeth, B.J., Cattet, M.R.L., Stenhouse, G.B., Gibeau, M.L. & Janz, D.M. (2010) Hair cortisol concentration as a noninvasive measure of long-term stress in free-ranging grizzly bears (*Ursus arctos*): considerations with implications for other wildlife. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, **88**, 935-949.
- Martin, J.G.A. & Réale, D. (2008) Animal temperament and human disturbance: Implications for the response of wildlife to tourism. *Behavioural Processes*, **77**, 66-72.
- McLoughlin, P.D., Dunford, J.S. & Boutin, S. (2005) Relating predation mortality to broad-scale habitat selection. *Journal of Animal Ecology*, **74**, 701-707.
- Millspaugh, J.J. & Washburn, B.E. (2004) Use of fecal glucocorticoid metabolite measures in conservation biology research: considerations for application and interpretation. *General and Comparative Endocrinology*, **138**, 189-199.
- Millspaugh, J.J., Woods, R.J., Hunt, K.E., Raedeke, K.J., Brundige, G.C., Washburn, B.E. & Wasser, S.K. (2001) Fecal glucocorticoid assays and the physiological stress response in elk. *Wildlife Society Bulletin*, **29**, 899-907.
- Moyes, C.D. & Schulte, P.M. (2008) *Principles of Animal Physiology*, 2ième édition. Benjamin Cummings, San Francisco.
- Nellemann, C., Jordhoy, P., Stoen, O.G. & Strand, O. (2000) Cumulative impacts of tourist resorts on wild reindeer (*Rangifer tarandus tarandus*) during winter. *Arctic*, **53**, 9-17.
- Nellemann, C., Vistnes, I., Jordhoy, P. & Strand, O. (2001) Winter distribution of wild reindeer in relation to power lines, roads and resorts. *Biological Conservation*, **101**, 351-360.
- 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.
- 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.

- Pragst, F. & Balikova, M.A. (2006) State of the art in hair analysis for detection of drug and alcohol abuse. *Clinica Chimica Acta*, **370**, 17-49.
- Preisser, E.L. (2009) The physiology of predator stress in free-ranging prey. *Journal of Animal Ecology*, **78**, 1103-1105.
- Preisser, E.L. & Bolnick, D.I. (2008) The Many Faces of Fear: Comparing the Pathways and Impacts of Nonconsumptive Predator Effects on Prey Populations. *Plos One*, **3**, 8.
- Raul, J.S., Cirimele, V., Ludes, B. & Kintz, P. (2004) Detection of physiological concentrations of cortisol and cortisone in human hair. *Clinical Biochemistry*, **37**, 1105-1111.
- Reeder, D.M. & Kramer, K.M. (2005) Stress in free-ranging mammals: Integrating physiology, ecology, and natural history. *Journal of Mammalogy*, **86**, 225-235.
- Rettie, W.J. & Messier, F. (2000) Hierarchical habitat selection by woodland caribou: its relationship to limiting factors. *Ecography*, **23**, 466-478.
- Rettie, W.J., Sheard, J.W. & Messier, F. (1997) Identification and description of forested vegetation communities available to woodland caribou: Relating wildlife habitat to forest cover data. *Forest Ecology and Management*, **93**, 245-260.
- Romero, L.M. (2002) Seasonal changes in plasma glucocorticoid concentrations in free-living vertebrates. *General and Comparative Endocrinology*, **128**, 1-24.
- Romero, L.M. (2004) Physiological stress in ecology: lessons from biomedical research. *Trends in Ecology & Evolution*, **19**, 249-255.
- Sanderson, E.W., Jaiteh, M., Levy, M.A., Redford, K.H., Wannebo, A.V. & Woolmer, G. (2002) The human footprint and the last of the wild. *Bioscience*, **52**, 891-904.
- Sapolsky, R.M., Krey, L.C. & McEwen, B.S. (1986) The endocrinology of stress and aging -The glucocorticoid cascade hypothesis. *Endocrine Reviews*, **7**, 284-301.
- Sapolsky, R.M., Romero, L.M. & Munck, A.U. (2000) How Do Glucocorticoids Influence Stress Responses? Integrating Permissive, Suppressive, Stimulatory, and Preparative Actions. *Endocrine Reviews*, **21**, 55-89.
- Schaefer, J.A. (2003) Long-term range recession and the persistence of caribou in the taiga. *Conservation Biology*, **17**, 1435-1439.
- Schaefer, J.A. & Mahoney, S.P. (2007) Effects of progressive clearcut logging on Newfoundland Caribou. *Journal of Wildlife Management*, **71**, 1753-1757.
- Schlaepfer, M.A., Runge, M.C. & Sherman, P.W. (2002) Ecological and evolutionary traps. *Trends in Ecology & Evolution*, **17**, 474-480.
- Schmiegelow, F.K.A. & Monkkonen, M. (2002) Habitat loss and fragmentation in dynamic landscapes: Avian perspectives from the boreal forest. *Ecological Applications*, **12**, 375-389.

- Seip, D.R. (1991) Predation and caribou populations. *Rangifer, Special Issue*, **7**, 46-52.
- Seip, D.R. (1992) Factors limiting woodland caribou populations and their interrelationships with wolves and moose in southeastern British-Columbia. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, **70**, 1494-1503.
- Sheriff, M.J., Krebs, C.J. & Boonstra, R. (2009) The sensitive hare: sublethal effects of predator stress on reproduction in snowshoe hares. *Journal of Animal Ecology*, **78**, 1249-1258.
- Sleep, D.J.H. & Loehle, C. (2010) Validation of a Demographic Model for Woodland Caribou. *Journal of Wildlife Management*, **74**, 1508-1512.
- Smith, K.G., Ficht, E.J., Hobson, D., Sorensen, T.C. & Hervieux, D. (2000) Winter distribution of woodland caribou in relation to clear-cut logging in west-central Alberta. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, **78**, 1433-1440.
- Sorensen, T., McLoughlin, P.D., Hervieux, D., Dzus, E., Nolan, J., Wynes, B. & Boutin, S. (2008) Determining sustainable levels of cumulative effects for boreal caribou. *Journal of Wildlife Management*, **72**, 900-905.
- Stankowich, T. (2008) Ungulate flight responses to human disturbance: A review and meta-analysis. *Biological Conservation*, **141**, 2159-2173.
- Stevenson, S.K. (1991) Forestry and caribou in British Columbia. *Rangifer Special Issue*, **7**, 124-129.
- Thurber, J.M., Peterson, R.O., Drummer, T.D. & Thomasma, S.A. (1994) Gray wolf response to refuge boundaries and roads in Alaska *Wildlife Society Bulletin*, **22**, 61-68.
- Timisjarvi, J., Nieminen, M. & Sippola, A.L. (1984) The structure and insulation properties of the reindeer fur. *Comparative Biochemistry and Physiology a-Physiology*, **79**, 601-609.
- Vistnes, I. & Nellemann, C. (2001) Avoidance of cabins, roads, and power lines by reindeer during calving. *Journal of Wildlife Management*, **65**, 915-925.
- Vistnes, I., Nellemann, C., Jordhøy, P. & Støen, O.-G. (2008) Summer distribution of wild reindeer in relation to human activity and insect stress. *Polar Biology*, **31**, 1307-1317.
- Vors, L.S. & Boyce, M.S. (2009) Global declines of caribou and reindeer. *Global Change Biology*, **15**, 2626-2633.
- 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.

- Walther, F.R. (1969) Flight Behaviour and Avoidance of Predators in Thomson's Gazelle (*Gazella Thomsoni* Guenther 1884). *Behaviour*, **34**, 184-221.
- Wasser, S.K., Bevis, K., King, G. & Hanson, E. (1997) Noninvasive physiological measures of disturbance in the Northern Spotted Owl. *Conservation Biology*, **11**, 1019-1022.
- Wasser, S.K., Keim, J.L., Taper, M.L. & Lele, S.R. (2011) The influences of wolf predation, habitat loss, and human activity on caribou and moose in the Alberta oil sands. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **9**, 546-551.
- Wikelski, M. & Cooke, S.J. (2006) Conservation physiology. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**, 38-46.
- Wingfield, J.C. & Sapolsky, R.M. (2003) Reproduction and Resistance to Stress: When and How. *Journal of Neuroendocrinology*, **15**, 711-724.
- Wittmer, H., Sinclair, A. & McLellan, B. (2005) The role of predation in the decline and extirpation of woodland caribou. *Oecologia*, **144**, 257-267.
- Wittmer, H.U., McLellan, B.N., Serrouya, R. & Apps, C.D. (2007) Changes in landscape composition influence the decline of a threatened woodland caribou population. *Journal of Animal Ecology*, **76**, 568-579.

