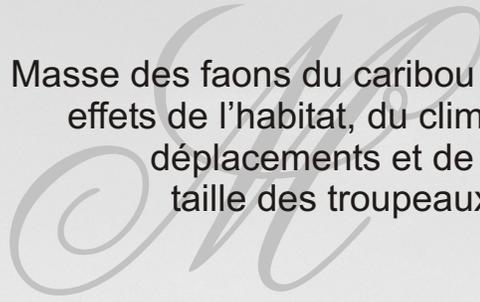


Masse des faons du caribou migrateur:
effets de l'habitat, du climat, des
déplacements et de la
taille des troupes



**Masse des faons du caribou migrateur:
effets de l'habitat, du climat, des déplacements
et de la taille des troupeaux**

DIRECTION DE LA RECHERCHE SUR LA FAUNE et
DIRECTION DE L'AMÉNAGEMENT DE LA FAUNE DU NORD-DU-QUÉBEC

par

Serge Couturier ^{1,2}

Steeve D. Côté ²

Robert Otto ³

Robert B. Weladji ²

et

Jean Huot ²

¹ Direction de la recherche sur la faune, Min. des Ressources naturelles et de la Faune

² Département de biologie et Centre d'études nordiques, Université Laval

³ *Department of Environment and Conservation, Newfoundland & Labrador Government*

Référence à citer :

COUTURIER, S., S. D. CÔTÉ, R. OTTO, R. B. WELADJI et J. HUOT. 2006. Masse des faons du caribou migrateur: effets de l'habitat, du climat, des déplacements et de la taille des troupeaux. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de la recherche sur la faune et Direction de l'aménagement de la faune du Nord-du-Québec. Québec. 31 p.

Dépôt légal – Bibliothèque et Archives nationales du Québec, 2006

ISBN : 2-550-47238-1

RÉSUMÉ

Les différences individuelles en masse corporelle exercent une influence importante sur plusieurs traits de l'histoire de vie des animaux. En utilisant des données recueillies entre 1978 et 2003, nous avons étudié les facteurs influençant les variations de la masse corporelle des caribous migrants (*Rangifer tarandus*) à la naissance (juin) et à l'automne (octobre) dans le troupeau de la Rivière-aux-Feuilles (Feuilles) et celui de la Rivière-George (George). Pour les deux troupeaux, la masse à la naissance a diminué durant la croissance de la population. La masse à la naissance n'a pas différencié entre les troupeaux, probablement à cause du chevauchement partiel des aires hivernales. Cependant, les faons du Feuilles étaient plus petits à l'automne que ceux du George, reflétant les différences entre les aires estivales. La masse des faons était positivement influencée par la qualité de l'habitat en juin mesurée par le *Normalized Difference Vegetation Index* et par le *North Atlantic Oscillation* pendant l'hiver précédent, et négativement influencée par les chutes de neige de l'hiver précédent, la température en juillet de l'été précédent et le taux quotidien des déplacements du troupeau. Le taux élevé de déplacement pendant la croissance du troupeau du George a probablement augmenté les dépenses énergétiques et pourrait être un facteur de régulation lié à la densité par son effet sur la baisse de la masse corporelle des faons, et par conséquent sur le recrutement puisque la masse corporelle était positivement reliée au recrutement. La masse des faons variait aussi selon l'année de naissance, probablement dû à l'action simultanée de facteurs intrinsèques et extrinsèques. Étant donné ces variations annuelles de la masse et la corrélation entre la masse et le recrutement, nous proposons que la masse corporelle des faons pourrait être utilisée comme outil de suivi pour la gestion. La masse à la naissance est aussi corrélée avec le recrutement trois et quatre ans plus tard, ce qui correspond au début de la reproduction des femelles. Nous suggérons qu'un mécanisme d'effet retardé de la qualité des faons pourrait avoir été impliqué dans les diminutions récentes du recrutement et des effectifs du George et il se peut que cela agisse bientôt dans la démographie du Feuilles.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ	iii
TABLE DES MATIÈRES.....	v
LISTE DES TABLEAUX.....	vi
LISTE DES FIGURES	vii
1. INTRODUCTION	1
2. MATÉRIEL ET MÉTHODES	4
2.1 Données sur les caribous	4
2.2 Données sur l'habitat et le climat	4
2.3 Déplacements	5
2.4 Analyses statistiques	6
3. RÉSULTATS.....	8
3.1 Effets du sexe, du troupeau et de l'année	8
3.2 Variations temporelles du climat, de l'habitat et des déplacements	10
3.3 Effets de l'habitat, des déplacements et du climat.....	11
3.4 Masse des faons et recrutement.....	16
4. DISCUSSION	18
4.1 Effets du sexe, du troupeau et de l'année	18
4.2 Effets densité-dépendants	19
4.3 Effets de l'habitat estival et des déplacements	20
4.4 Effets du climat	21
4.5 Masse des faons et recrutement.....	22
5. CONCLUSION.....	24
REMERCIEMENTS	25
LISTE DES RÉFÉRENCES.....	26

LISTE DES TABLEAUX

- Tableau 1. Masse corporelle (kg; moyenne, erreur-type (e.-t.), n) à la naissance et à l'automne des faons du caribou migrateur par cohorte et par troupeau : troupeau de la Rivière-George et troupeau de la Rivière-aux-Feuilles, péninsule du Québec/Labrador. Les masses automnales sont ajustées au 23 octobre à l'aide de régressions linéaires..... 9
- Tableau 2. Modèle général linéaire sur la masse des faons (kg) à la naissance et à l'automne (ajustée au 23 oct.) du caribou migrateur du troupeau de la Rivière-George et du troupeau de la Rivière-aux-Feuilles, péninsule du Québec-Labrador. Les facteurs Sexe, Troupeau et Année ont été testés et les Femelles, le Feuilles et l'année 2002 sont les valeurs de référence..... 10
- Tableau 3. Estimations des paramètres issus de modèles linéaires mixtes à multi-niveaux sur la masse (kg) des faons du caribou à la naissance et à l'automne pour A : Troupeau de la Rivière-George et B : Troupeau de la Rivière-aux-Feuilles, péninsule du Québec/Labrador. Les effets des covariables ont été analysés individuellement dans un modèle avec le sexe et les covariables comme facteur fixe et l'année comme facteur aléatoire. Chaque interaction de la covariable avec le sexe a été testée puis enlevée par la suite car elle n'était pas significative..... 14

LISTE DES FIGURES

- Figure 1. Total mensuel des degrés-jours au-dessus de 0° C à Kuujjuaq, Québec, Canada (58° N 68° W) de 1973 à 2003. La droite de régression est tracée seulement lorsque significative ($P \leq 0,05$). 12
- Figure 2. Qualité de la végétation de 1981 à 2002 estimée par le Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) qui varie de 0 (sol nu) à 1 (végétation luxuriante). Les moyennes mensuelles des aires estivales des troupeaux de caribous migrateurs de la Rivière-George (George) et de la Rivière-aux-Feuilles (Feuilles) de la péninsule du Québec/Labrador sont présentées. La droite de régression est tracée seulement lorsque significative ($P \leq 0,05$). 13
- Figure 3. Effets significatifs des covariables obtenus lors d'analyses en modèles mixtes (voir tableau 3) sur la masse des faons du troupeau de caribous migrateurs de la Rivière-George (A à F, triangles) et de la Rivière-aux-Feuilles (G et H, carrés) de la péninsule du Québec/Labrador A : Qualité de l'habitat en juin estimée par le *Normalized Difference Vegetation Index* (NDVI) sur la masse à la naissance; B : Degrés-jours (°C) en juillet à t-1 sur la masse à la naissance; C : Chutes de neige (cm, Déc.- Mars) lors de l'hiver précédent (t-1) sur la masse à la naissance; D : Chutes de neige à t-1 sur la masse automnale (ajustée au 23 octobre); E : NDVI en juin sur la masse automnale; F : *North Atlantic Oscillation* (NAO) lors de l'hiver précédent (Déc.-Mars) sur la masse automnale; G : NDVI en juin sur la masse automnale; H : Déplacements par les femelles adultes (km/jour) sur la masse automnale. 15
- Figure 4. Recrutement du troupeau de caribous migrateurs de la Rivière-George de la péninsule du Québec/Labrador A : Régression entre le recrutement automnal (faons/100 femelles) estimé lors de classifications au sol durant la saison de reproduction (octobre) et la masse à la naissance (pour e.-t., voir au tableau 1) au mois de juin précédent ($r = 0,701$, $P = 0,001$, $n = 18$ années), B : Recrutement annuel entre 1973 et 2003 (aucune donnée en 1999). 17

1. INTRODUCTION

Les différences individuelles de la taille corporelle exercent une influence importante sur plusieurs traits de l'histoire de vie des animaux (Calder 1996). Les plus grands individus chez les ongulés peuvent avoir un taux de survie plus élevé (Festa-Bianchet *et al.* 1997), une longévité plus élevée (Bérubé *et al.* 1999) et par conséquent, un meilleur succès reproducteur (Sand 1996; Festa-Bianchet *et al.* 1998). Par contre, les juvéniles de taille réduite atteignent leur maturité sexuelle de façon tardive (Sand 1996; Adams et Dale 1998) et peuvent ainsi donner naissance à des faons plus petits (Steinheim *et al.* 2002) avec des implications négatives sur la survie et la reproduction pouvant perdurer jusqu'à l'âge adulte (Festa-Bianchet *et al.* 2000; Steinheim *et al.* 2002). En effet, il a été démontré que la condition en bas âge peut avoir des conséquences à long terme sur les traits de l'histoire de vie de la cohorte (Gaillard *et al.* 2003; Solberg *et al.* 2004). Il est donc important de comprendre les patrons et les causes de la variation de la masse corporelle des juvéniles.

Le climat peut avoir un effet direct sur la masse corporelle des herbivores en modifiant les dépenses énergétiques provoquées par la thermorégulation (Gotaas *et al.* 2000), le harcèlement par les insectes (Helle et Kojola 1994; Weladji *et al.* 2003), les déplacements (Gotaas *et al.* 2000) ou encore l'alimentation (Fancy et White 1985a). Indirectement, le climat peut également agir sur l'abondance de la nourriture (Boelman *et al.* 2005), sur la qualité (Jonasson *et al.* 1986) ou même sur la disponibilité de la végétation (Barrette et Vandal 1986). En plus des effets climatiques locaux (Putman *et al.* 1996; Weladji *et al.* 2002), des effets écologiques des patrons climatiques à grande échelle comme le *North Atlantic Oscillation* (NAO; Hurrell 1995) ont été récemment décrits (Weladji *et al.* 2002; Forchhammer et Post 2004). Par exemple, Weladji et Holand (2003) ont démontré que l'augmentation de l'indice NAO avait un effet négatif sur la masse corporelle des faons du renne (*Rangifer tarandus*) et que l'augmentation de la densité accentuait cet effet du NAO.

Dans la péninsule du Québec-Labrador, les données historiques (Low 1896; Elton 1942) et dendro-chronologiques (Boudreau *et al.* 2003; Payette *et al.* 2004) suggèrent que les troupeaux migrateurs de caribou (*Rangifer tarandus*) auraient enregistré depuis 1770 trois sommets de population vers la fin de chaque siècle. Le caribou migrateur du Québec-Labrador a presque disparu au début du vingtième siècle (Elton 1942). En 1956, le caribou était toujours extrêmement rare quand Banfield et Tener (1958) ont estimé le troupeau de

la Rivière-George (ci-après George) à 5000 individus approximativement. Cette population a commencé à augmenter dans les années 1970 et était probablement le plus grand troupeau dans le monde avec environ 600 000 caribous vers la fin des années 1980 et environ 775 000 individus en 1993 (Couturier *et al.* 1996). Ce troupeau a plus tard diminué jusqu'à environ 385 000 individus en 2001 (Couturier *et al.* 2004). En 1975, Le Hénaff (1976) a indiqué l'existence d'un deuxième troupeau migrateur dans le Québec nordique, soit le troupeau de la Rivière-aux-Feuilles (ci-après Feuilles) qui a augmenté de 56 000 caribous en 1975 à 276 000 en 1991 (Couturier *et al.* 2004). De mauvaises conditions météorologiques et des problèmes techniques ont nui à la réalisation de l'inventaire du troupeau Feuilles en 2001, ce qui explique l'intervalle de confiance de 46 % de l'estimation et la recommandation subséquente de Couturier *et al.* (2004) de retenir la limite inférieure de 628 000 caribous comme niveau de base pour la gestion. Ces deux troupeaux migrants ont éprouvé des phases extrêmes de rareté et d'abondance et sont de nos jours gérés en tant que populations distinctes, bien que similaires génétiquement entre elles dû à l'émigration (Boulet *et al.* 2005).

Ces grandes variations démographiques ont mené à des changements majeurs dans l'utilisation de l'espace par les deux troupeaux et les aires occupées se sont étendues au rythme de la croissance des effectifs (Schmelzer et Otto 2003). Messier *et al.* (1988) ont émis l'hypothèse que la limitation de la nourriture ainsi que les dépenses énergétiques accrues par les migrations durant l'expansion de l'aire annuelle pourraient régulariser la population du George. L'habitat estival du George a été dégradé pendant les années 1980 par les grands nombres de caribous (Couturier *et al.* 1990; Crête et Huot 1993; Manseau *et al.* 1996). Des études récentes ont confirmé la dégradation passée, mais elles ont aussi révélé des signes de rétablissement de la végétation, suggérant que l'habitat d'été du George s'améliorerait actuellement (Boudreau *et al.* 2003; Boudreau et Payette 2004; Théau et Duguay 2004).

L'histoire de vie et la dynamique de population des ongulés sont influencées par les effets combinés des facteurs intrinsèques et extrinsèques (Coulson *et al.* 2001; Gaillard *et al.* 2003). Dans ce rapport, nous avons utilisé des données récoltées pendant 25 ans sur deux troupeaux de caribous migrants du Québec-Labrador afin d'étudier les variations de la masse corporelle chez les faons. Étant donné que les inventaires de population sont espacés dans le temps, nous ne pouvons utiliser la taille des effectifs des populations afin d'étudier les effets densité-dépendants sur la masse corporelle des faons. Nous avons

plutôt utilisé des indices tels que la qualité de l'habitat estival et le taux journalier de déplacement des troupeaux car ils sont vraisemblablement reliés à la taille de la population. En se basant sur les résultats d'inventaires (Couturier *et al.* 1996, 2004) et sur les analyses démographiques (Crête *et al.* 1996) et dendrochronologiques (Boudreau *et al.* 2003), nous avons assumé que le troupeau Feuilles aurait augmenté pendant la totalité de notre période d'étude tandis que le troupeau George aurait augmenté jusqu'en 1989 environ, puis aurait diminué par la suite. Notre étude a évalué les effets du troupeau, de la qualité de l'habitat estival, du climat et du taux de déplacement journalier des individus sur la masse corporelle des faons. Étant donné que la masse corporelle des juvéniles peut affecter la survie et la reproduction, nous avons exploré plus profondément la relation entre la masse corporelle des faons et le recrutement de la population. Nous avons prédit que la masse corporelle des faons (1) différerait entre les troupeaux; (2) serait positivement influencée par la qualité de l'habitat estival tel que suggéré par Crête et Huot (1993); (3) diminuerait avec l'augmentation de la sévérité des conditions climatiques locales et continentales; (4) serait négativement influencée par le taux de déplacement journalier du troupeau et (5) serait directement corrélée avec le recrutement du troupeau.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nous avons étudié deux troupeaux migrateurs de caribou dans la péninsule du Québec-Labrador au nord du 52° N. Le George et le Feuilles se chevauchent partiellement entre octobre et avril, mais utilisent des secteurs distincts pendant le reste de l'année (S. Couturier, données non publiées). Les deux troupeaux passent l'hiver dans la forêt boréale et migrent vers le nord au printemps afin de séjourner dans la toundra pour la majeure partie de la saison sans neige.

2.1 Données sur les caribous

La masse des faons a été mesurée peu après la naissance en juin (ci-après « masse à la naissance ») et en octobre (ci-après « masse d'automne »). Les nouveau-nés ont été localisés durant des vols en hélicoptère au-dessus des aires de vèlage. Une fois au sol, les faons ont été capturés après de brèves poursuites (Skogland 1984; Valkenburg *et al.* 2003; Adams 2005). Le sexe a été déterminé et la masse à la naissance a été enregistrée à 0,1 kg près en utilisant une balance Pesola™ à ressort de 10 kg. La condition des sabots, de la fourrure et du cordon ombilical a été examinée afin de confirmer l'âge du nouveau-né. La durée de la manipulation était habituellement de moins d'une minute et la mère retrouvait rapidement son faon par la suite.

Nous avons également pesé des faons à l'automne lors d'autopsies ou de captures vivantes. Les données automnales ont été recueillies entre le 1^{er} septembre et le 11 décembre, mais la plupart (77 %) ont été obtenues entre le 9 octobre et le 9 novembre. Les masses ont été ajustées au 23 octobre en utilisant une régression linéaire (ex. : Weladji et Holand 2003). À tous les ans depuis 1973 (excepté en 1999) pendant la saison de reproduction, des milliers de caribous ont été classifiés par sexe et par âge afin d'estimer le taux de recrutement annuel (Couturier *et al.* 2004).

2.2 Données sur l'habitat et le climat

Nous avons étudié la végétation en utilisant le *Normalized Difference Vegetation Index* (NDVI) afin de mesurer la qualité de l'habitat estival. Cet indice de télédétection a été employé pour décrire la végétation arctique (Mynemi *et al.* 1997; Tømmervik *et al.* 2004) et est corrélé avec la biomasse des plantes (Boelman *et al.* 2005). Des bases de données NDVI calibrées ont été récemment utilisées afin d'évaluer l'influence de l'habitat sur les

traits de l'histoire de vie des ongulés (Pettorelli *et al.* 2005a et b, 2006). Nous avons utilisé des moyennes mensuelles NDVI calibrées (Juin à Septembre, 1981 à 2002) aux quarts de degrés de latitude et de longitude pour chaque année et chaque troupeau (http://islscp2.sesda.com/ISLSCP2_1/html_pages/islscp2_home.html) (Tucker *et al.* 2005). Les valeurs NDVI moyennes ont été estimées pour les aires estivales du George et du Feuilles. Ces secteurs incluaient les aires de mise bas et ont été délimités d'après les données de suivi par satellite (S. Couturier, données non publiées).

Nous avons utilisé des données du Service météorologique du Canada de la station de Kuujuaq (58° 6' N; 68° 25' W) de 1973 à 2003 afin de calculer les variables annuelles suivantes : la température minimale moyenne (°C) pendant l'hiver (déc.-mars), les chutes de neige (cm) en hiver (déc.-mars) et la somme de degrés-jours au-dessus de 0 °C pour la température maximale quotidienne de chaque mois entre mai et septembre. Nous avons utilisé l'indice en hiver (déc.-mars) du *North Atlantic Oscillation* (NAO, Hurrell 1995; www.cgd.ucar.edu/cas/jhurrell/nao.stat.winter.html) afin de décrire le climat continental. Le NAO est une fluctuation à grande échelle dans les masses atmosphériques entre les régions subtropicales (centrées sur les Açores) et subpolaires (centrées sur l'Islande) de l'Atlantique Nord.

2.3 Déplacements

Les femelles adultes ($\geq 1,5$ ans) ont été capturées à partir d'un hélicoptère avec un lance-filet ou en bateau pendant les traversées des cours d'eau. Les captures ont été dispersées dans l'aire annuelle de chacun des troupeaux. Des femelles ont été équipées de colliers satellites (Argos inc. États-Unis) et localisées tous les 4-5 jours jusqu'à leur mort. Les individus ont été suivis pendant 2,5 années en moyenne (étendue 1 à 10 ans). Pour le troupeau George, le nombre moyen de femelles suivies par an entre 1986 et 2003 était de 23 (étendue 5 à 30), alors que pour le Feuilles 12 femelles (étendue 7 à 14) étaient suivies en moyenne annuellement de 1993 à 2003. La validation et la sélection des données satellites ont été effectuées comme dans Boudreau *et al.* (2003) et Boulet *et al.* (2005). Le taux quotidien des déplacements (km/jour) a été calculé à partir des localisations successives pour chaque femelle sous suivi Argos ([Distance en km entre deux localisations successives/temps en heures entre ces localisations] * 24). Nous avons utilisé la moyenne annuelle par troupeau du taux quotidien des déplacements des

femelles munies d'un collier satellitaire comme indice des dépenses énergétiques reliées aux déplacements du troupeau (ci-après « déplacements »).

2.4 Analyses statistiques

Toutes les analyses ont été exécutées avec la version 11 de SPSS pour Macintosh OS X en utilisant le seuil de signification de $P \leq 0,05$. Les moyennes ont été présentées avec leur erreur-type (e.-t.). Aucune mesure n'a été répétée sur le même faon.

Un modèle linéaire général (MLG) a été ajusté sur la masse corporelle avec les facteurs Sexe, Troupeau et Année ainsi qu'avec leurs interactions. Les interactions ont été enlevées plus tard car aucune n'était significative.

Pour chaque troupeau séparément, des covariables décrivant le climat, l'habitat et les déplacements ont été introduites dans un modèle mixte linéaire à plusieurs niveaux tel que décrit par Singer (1998). Les covariables suivantes ont été examinées : NDVI en juin (NDVI_Juin) par troupeau, déplacements par troupeau pendant l'année de naissance (Déplacements) et l'année précédente (Déplacements_{t-1}), NAO de l'hiver précédent (NAO_{t-1}), chutes de neige de l'hiver précédent (Neige_{t-1}) et moyenne des températures minimales de l'hiver précédent (Temp._Hiver_{t-1}), degrés-jours en juillet de l'année de la naissance (Deg.-jours_Juillet) et de l'année précédente (Deg.-jours_Juillet_{t-1}). La variable degrés-jours en juillet a été choisie car elle est positivement reliée au harcèlement par les insectes (Weladji *et al.* 2003; Couturier *et al.* 2004). Le sexe, les covariables et leurs interactions ont été définis en tant que facteurs fixes et l'année comme facteur aléatoire dans les modèles mixtes. Chaque interaction a plus tard été enlevée car aucune n'était significative. Chaque covariable a été examinée une à une à l'instar de Reimers *et al.* (2005) afin d'éviter des problèmes liés à la sur-paramétrisation. La base de données est demeurée identique pour une même analyse ce qui a fourni l'opportunité de comparer les modèles entre eux en utilisant le *Akaike Information Criteria* (AIC). Nous avons employé la méthode du Maximum de vraisemblance telle que suggérée par Singer (1998) en comparant des modèles avec différents effets fixes. Le modèle avec l'AIC le plus bas présentait le meilleur ajustement aux données et identifiait les covariables décrivant le mieux les variations de masse corporelle.

Les effets retardés de la qualité ont été examinés par la corrélation entre la masse moyenne annuelle des faons et le taux de recrutement de la population décalé de 1 à 7 ans.

3. RÉSULTATS

La masse corporelle à la naissance des faons du George était de $6,77 \pm 0,08$ kg ($n= 201$) de 1978 à 1989 pendant la période de croissance démographique (tableau 1). Elle diminuait à $5,81 \pm 0,06$ kg ($n= 377$) entre 1990 et 2003 lors du déclin de la population. La masse corporelle des nouveau-nés du Feuilles semble aussi avoir diminué entre 1991 et 2003 pendant une période de croissance démographique ($r= -0,560$, $P= 0,058$). Les séries chronologiques des masses à la naissance des deux troupeaux étaient corrélées ($r= 0,733$, $P= 0,010$). La masse à l'automne des faons du George a augmenté entre 1985 et 2002 ($r= 0,670$, $P= 0,017$), pendant qu'aucune tendance dans le temps n'a été observée pour le Feuilles entre 1995 et 2002 ($r= -0,202$, $P= 0,663$). La corrélation entre les deux séries chronologiques d'automne était élevée et s'approchait du seuil de signification ($r= 0,671$, $P= 0,099$).

3.1 Effets du sexe, du troupeau et de l'année

Dans l'analyse du MLG, la masse corporelle différait entre les sexes, les mâles étant plus lourds que les femelles de $0,35 \pm 0,09$ kg en moyenne à la naissance et de $1,83 \pm 0,75$ kg à l'automne (tableau 2). La différence entre les troupeaux n'a été significative qu'à l'automne, où les faons du George étaient $2,50 \pm 0,75$ kg plus lourds que ceux du Feuilles. Un fort effet de cohorte a pu être observé car la masse corporelle a varié de manière significative entre les années autant à la naissance ($F= 10,85$, $P< 0,001$) qu'à l'automne ($F= 9,62$, $P< 0,001$). La masse des faons en 1996, 2000 et 2002 était particulièrement basse. Quoique ces données ne soient pas incluses dans l'analyse du MLG (tableau 2), la masse corporelle des faons du George était aussi très basse en 1992 après un printemps tardif. Pendant une période de mauvaise température (neige, verglas, vents forts) en juin 1992, des dizaines de faons morts (mortalités non reliées à la prédation) ont été retrouvés sur l'aire de mise bas du George. Leur masse était de $4,08 \pm 0,18$ kg ($n= 27$), soit 20 % plus légers que les faons vivants ($t= 5,14$, $P< 0,001$). La longueur du pied des faons vivants était de $31,57 \pm 0,26$ cm ($n= 49$), tandis qu'elle était de $30,15 \pm 0,40$ cm ($n= 27$) pour les faons morts, une différence également significative ($t= 3,10$, $P= 0,003$).

Tableau 1. Masse corporelle (kg; moyenne, erreur-type (e.-t.), n) à la naissance et à l'automne des faons du caribou migrateur par cohorte et par troupeau : troupeau de la Rivière-George et troupeau de la Rivière-aux-Feuilles, péninsule du Québec/Labrador. Les masses automnales sont ajustées au 23 octobre à l'aide de régressions linéaires.

Cohorte	Troupeau Rivière-George						Troupeau Rivière-aux-Feuilles					
	Naissance			Automne			Naissance			Automne		
	Moy.	e.-t.	n	Moy.	e.-t.	n	Moy.	e.-t.	n	Moy.	e.-t.	n
1978	7,56	0,25	24 ^a									
1979	7,43	0,74	3 ^a									
1981	6,44	0,28	16 ^b									
1985	6,76	0,10	102 ^b	33,31	2,01	4						
1986	6,64	0,20	24	41,67	1,63	21						
1987	6,64	0,27	14									
1988	6,25	0,25	18									
1991							6,29	0,19	19			
1992	5,08	0,10	49	45,03	1,01	25						
1993	6,86	0,17	44	45,15	1,93	16	6,80		1			
1994	5,76	0,18	49	46,17	0,87	19	6,56	0,57	7			
1995	5,86	0,18	36	46,26	1,71	24	6,01	0,15	31	43,94	1,15	7
1996	5,05	0,16	35	39,59	1,08	27	5,34	0,16	35	39,10	0,90	23
1997	6,14	0,13	63	44,89	1,22	23	5,46	0,41	9	43,26	1,28	21
1998	5,99	0,19	28	46,42	1,22	20	6,05	0,23	10	47,36	1,03	22
1999	6,05		1				6,37	0,22	17			
2000	5,40	0,31	20	44,30	1,58	27	5,15	0,17	12	37,52	1,01	24
2001	5,94	0,17	21	48,47	1,44	18	5,98	0,23	23	46,34	1,46	9
2002	5,29	0,23	16	44,97	1,46	13	5,31	0,17	27	38,33	1,46	16
2003	6,02	0,15	15				5,77	0,26	17			
Mâles	6,26	0,07	308	44,88	0,67	120	5,97	0,09	116	43,74	0,85	48
Femelles	6,00	0,07	270	43,94	0,59	117	5,57	0,10	92	40,39	0,70	74
Tous	6,14	0,05	578	44,42	0,45	237	5,79	0,07	208	41,70	0,56	122

^a Bergerud, A.T., données non publiées

^b Luttich, S.N., données non publiées

Tableau 2. Modèle général linéaire sur la masse des faons (kg) à la naissance et à l'automne (ajustée au 23 oct.) du caribou migrateur du troupeau de la Rivière-George et du troupeau de la Rivière-aux-Feuilles, péninsule du Québec-Labrador. Les facteurs Sexe, Troupeau et Année ont été testés et les Femelles, le Feuilles et l'année 2002 sont les valeurs de référence.

Facteurs ^c	Masse à la naissance ^a			Masse à l'automne ^b		
	Estimations	e.-t.	<i>P</i> ^d	Estimations	e.-t.	<i>P</i>
• Sexe	0,35	0,09	0,000	1,83	0,75	0,015
• Troupeau	-0,05	0,11	0,664	2,50	0,75	0,001
• Année			0,000			0,000
1993	1,56	0,23	0,000			
1994	0,55	0,21	0,011			
1995	0,66	0,20	0,001	3,37	1,58	0,034
1996	-0,12	0,20	0,536	-2,08	1,41	0,142
1997	0,80	0,20	0,000	2,81	1,45	0,053
1998	0,71	0,23	0,002	5,44	1,46	0,000
1999	1,02	0,29	0,001			
2000	0,04	0,24	0,862	-0,30	1,41	0,833
2001	0,63	0,22	0,004	5,57	1,63	0,001
2002	0			0		

^a Naissance: Période 1993-2002, années de suivi= 10, n= 485 faons, $r^2= 0.197$

^b Automne : Période 1995-2002, années de suivi = 7, n= 274 faons, $r^2= 0.244$

^c Les interactions étaient non significatives et ont été enlevées du modèle final.

^d Les valeurs en caractères gras sont significatives à $P \leq 0,05$.

3.2 Variations temporelles du climat, de l'habitat et des déplacements

Entre 1973 et 2003, les chutes de neige, la température minimale pendant l'hiver ou le NAO n'ont montré aucune tendance linéaire significative (tous les $r \leq 0,225$, tous les $P \geq 0,223$). Nous avons noté une tendance significative au réchauffement (figure 1) en mai ($r= 0,381$, $P= 0,034$), en juillet ($r= 0,372$, $P= 0,039$) et en septembre ($r= 0,568$, $P= 0,001$), mais certains printemps sont demeurés particulièrement frais (ex. : 1992, 1996 et 2002). Le NDVI a augmenté dans le temps (figure 2) pour le Feuilles en juin ($r= 0,457$, $P= 0,037$), en juillet ($r= 0,512$, $P= 0,015$) et en août ($r= 0,528$, $P= 0,012$). Aucune tendance significative n'a été observée pour le NDVI en septembre, ni pour le George durant tous les mois (tous les $r \leq 0,262$, tous les $P \geq 0,239$). Les NDVI des deux troupeaux pour chaque mois entre juin et août sont corrélés avec les degrés-jours enregistrés pour le même mois (tous les $r \geq 0,434$, tous les $P \leq 0,044$, excepté George en juillet). Les degrés-jours en mai sont aussi corrélés avec NDVI en juin pour les deux troupeaux (tous les r

$\geq 0,652$, tous les $P \leq 0,001$). Le taux de déplacement a diminué pour le George entre 1986 et 2002 ($r = -0,720$, $P = 0,001$). Il était maximal à $10,02 \pm 0,19$ km/jour à la toute fin de la période de croissance démographique de 1986 à 1989, mais a diminué par la suite à $8,86 \pm 0,12$ en 1990-1992, puis à $7,81 \pm 0,08$ en 1993-1997 et finalement à $7,66 \pm 0,09$ km/jour en 1998-2002 durant le déclin de la population. Des comparaisons multiples (test de Tukey) ont révélé que les trois premières périodes ci-dessus étaient toutes significativement différentes entre elles (tous les $P \leq 0,001$). Durant une période de croissance démographique entre 1993 et 2002, le taux de déplacement du Feuilles n'a pas montré de tendance significative dans le temps ($r = 0,290$, $P = 0,417$). Toutefois, les déplacements du Feuilles ($8,74 \pm 0,10$ km/jour) étaient significativement supérieurs à ceux du George ($7,74 \pm 0,06$ km/jour) entre 1993 et 2002 ($t = -8,73$, $P < 0,001$).

3.3 Effets de l'habitat, des déplacements et du climat

Pour le troupeau George, le meilleur modèle afin d'expliquer les variations dans la masse à la naissance incluait l'effet de NDVI_Juin, suivi par Deg.-jours_Juillet_{t-1}, et Neige_{t-1}, tandis que les variations de masse à l'automne étaient reliées à Neige_{t-1} ainsi qu'à NDVI_Juin et NAO_{t-1} (tableau 3a, figure 3). Pour chaque augmentation de 0,1 de l'indice NDVI_Juin, les faons du George ont gagné 0,53 kg à la naissance et 1,67 kg à l'automne. Quand Neige_{t-1} augmentait de 10 cm, les faons étaient 0,07 kg plus légers à la naissance et 0,30 kg plus légers à l'automne. La masse à la naissance diminuait de 0,09 kg pour chaque augmentation de 10 degrés de Deg.-jours_Juillet_{t-1} et la masse automnale augmentait de 0,48 kg pour chaque hausse de 1 unité de l'indice NAO.

Pour la masse à la naissance des faons du Feuilles, NDVI_Juin était le meilleur modèle suivi par NAO_{t-1} et par Déplacements_{t-1}, mais seule la variable NDVI_Juin s'approchait du seuil de signification ($P = 0,064$, tableau 3b). À l'automne, NDVI_Juin avait le plus bas AIC avec une augmentation de 6,14 kg dans la masse des faons pour chaque augmentation de 0,1 de l'indice NDVI. Les déplacements ont aussi affecté significativement la masse automnale, les faons perdaient 0,55 kg pour chaque augmentation de 0,1 km/jour de la moyenne du taux de déplacement. Temp._Hiver_{t-1} n'a pas été retenu dans aucun modèle pour les deux troupeaux.

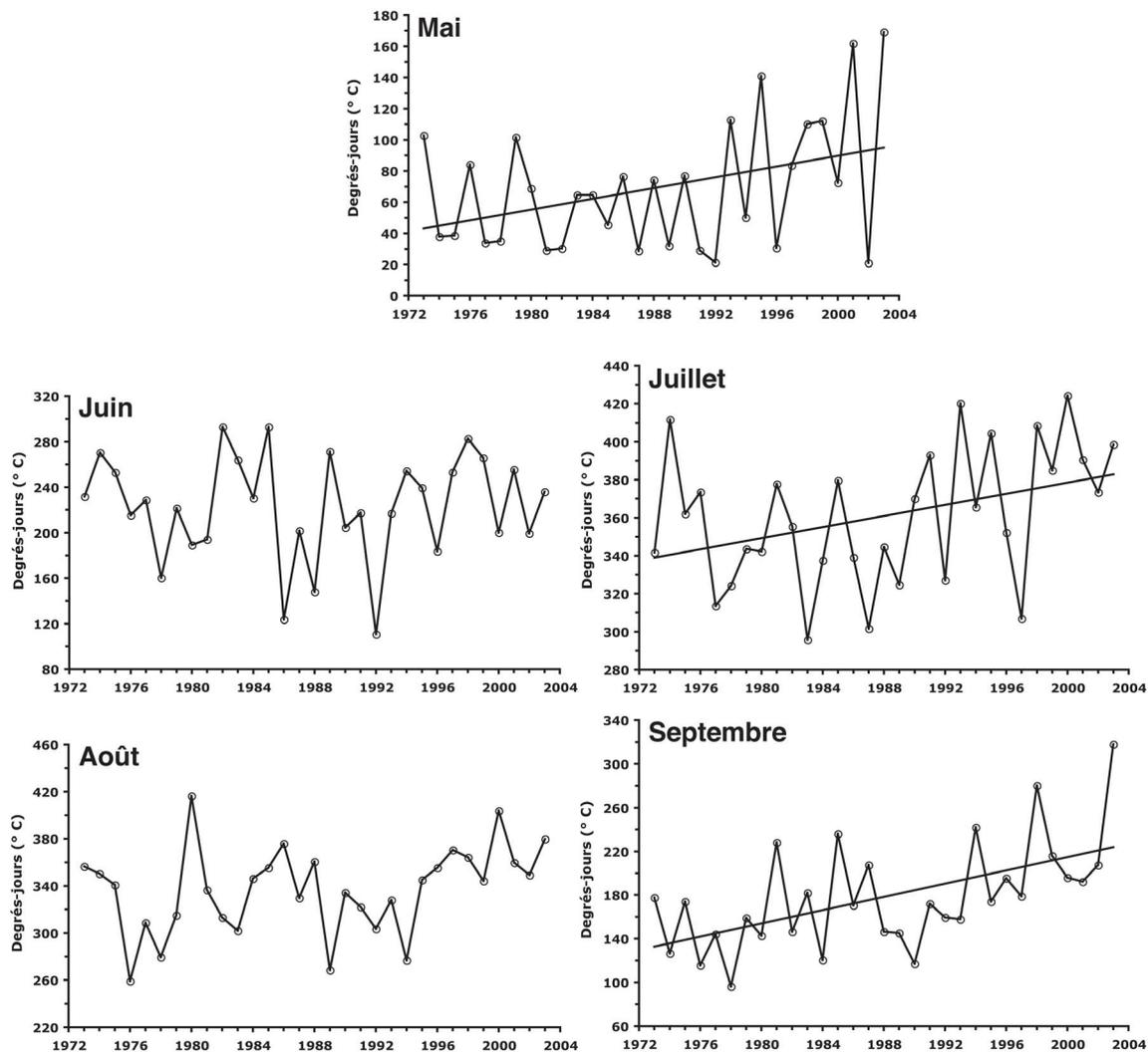


Figure 1. Total mensuel des degrés-jours au-dessus de 0° C à Kuujuaq, Québec, Canada (58° N 68° W) de 1973 à 2003. La droite de régression est tracée seulement lorsque significative ($P \leq 0,05$).

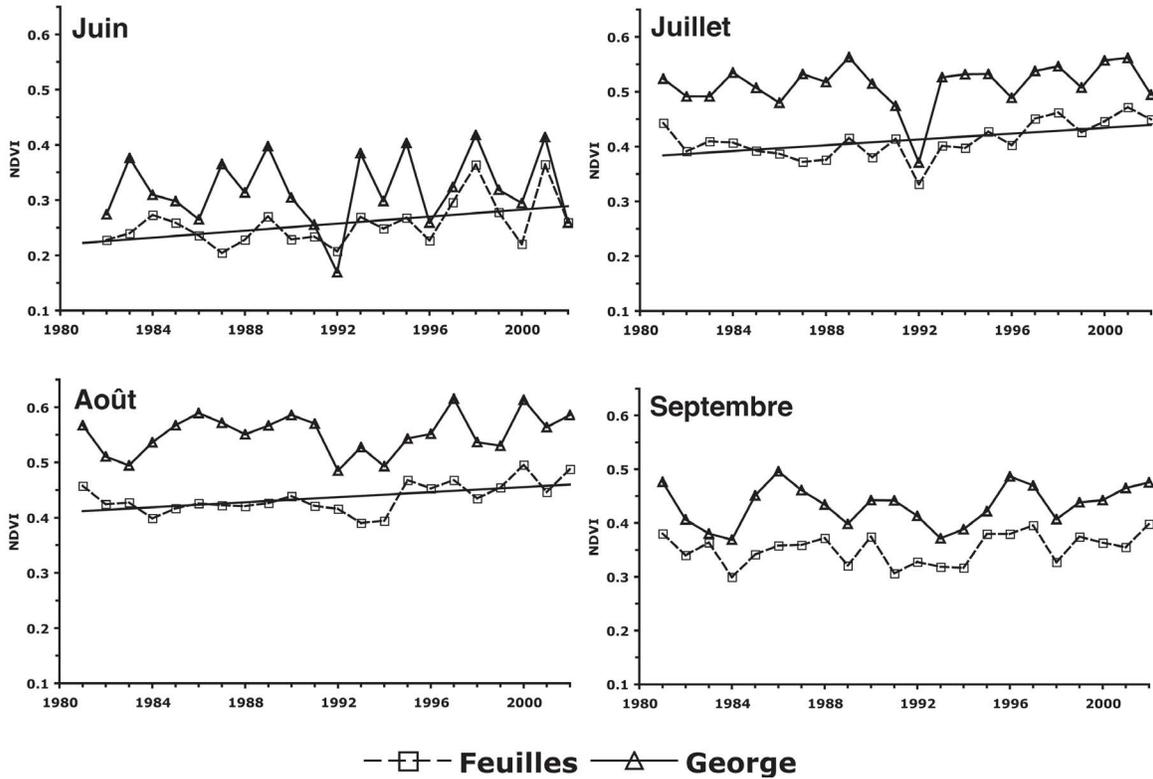


Figure 2. Qualité de la végétation de 1981 à 2002 estimée par le Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) qui varie de 0 (sol nu) à 1 (végétation luxuriante). Les moyennes mensuelles des aires estivales des troupeaux de caribous migrateurs de la Rivière-George (George) et de la Rivière-aux-Feuilles (Feuilles) de la péninsule du Québec/Labrador sont présentées. La droite de régression est tracée seulement lorsque significative ($P \leq 0,05$).

Tableau 3. Estimations des paramètres issus de modèles linéaires mixtes à multi-niveaux sur la masse (kg) des faons du caribou à la naissance et à l'automne pour A : Troupeau de la Rivière-George et B : Troupeau de la Rivière-aux-Feuilles, péninsule du Québec/Labrador. Les effets des covariables ont été analysés individuellement dans un modèle avec le sexe et les covariables comme facteur fixe et l'année comme facteur aléatoire. Chaque interaction de la covariable avec le sexe a été testée puis enlevée par la suite car elle n'était pas significative.

Troup./Covariable ^a	Masse à la naissance				Masse à l'automne			
	Estimations	<i>P</i> ^b	AIC ^c	ΔAIC	Estimations	<i>P</i>	AIC	ΔAIC
A : George^d								
NDVI_Juin	5,31	0,000	1177,2	0	16,65	0,020	1551,1	2,6
Déplacements					-0,74	0,481	1556,4	7,9
Déplacements _{t-1}	-0,16	0,276	1190,6	13,4				
NAO _{t-1}	0,02	0,723	1191,7	14,5	0,48	0,038	1552,5	4,0
Neige _{t-1}	-6,5E-03	0,014	1185,6	8,4	-0,03	0,005	1548,5	0
Temp._Hiver _{t-1}	-0,06	0,339	1190,9	13,7	-0,21	0,498	1556,4	7,9
Deg.-jours_Juillet					0,02	0,166	1554,9	6,4
Deg.-jours_Juillet _{t-1}	-9,0E-03	0,001	1180,5	3,3				
B : Feuilles^e								
NDVI_Juin	4,70	0,064	471,8	0	61,38	0,000	740,9	0
Déplacements					-5,47	0,001	749,4	8,5
Déplacements _{t-1}	-0,19	0,417	474,8	3,0				
NAO _{t-1}	0,06	0,215	473,9	2,1	-0,04	0,925	763,2	22,3
Neige _{t-1}	-6,7E-04	0,815	475,4	3,6	-0,02	0,452	762,7	21,8
Temp._Hiver _{t-1}	-9,8E-03	0,884	475,4	3,6	-0,53	0,475	762,7	21,8
Deg.-jours_Juillet					1,3E-03	0,963	763,2	22,3
Deg.-jours_Juillet _{t-1}	1,9E-04	0,962	475,4	3,6				

^a _{t-1} en indice veut dire Temps – 1 ou l'année précédente

^b Valeurs en gras sont significatives à $P \leq 0,05$.

^c AIC= *Akaike Information Criteria*.

^d Naissance : période= 1987-2002, n= 394 faons; Automne : période= 1986-2002, n= 233 faons

^e Naissance : période= 1994-2002, n= 171 faons; Automne : période= 1995-2002, n= 122 faons

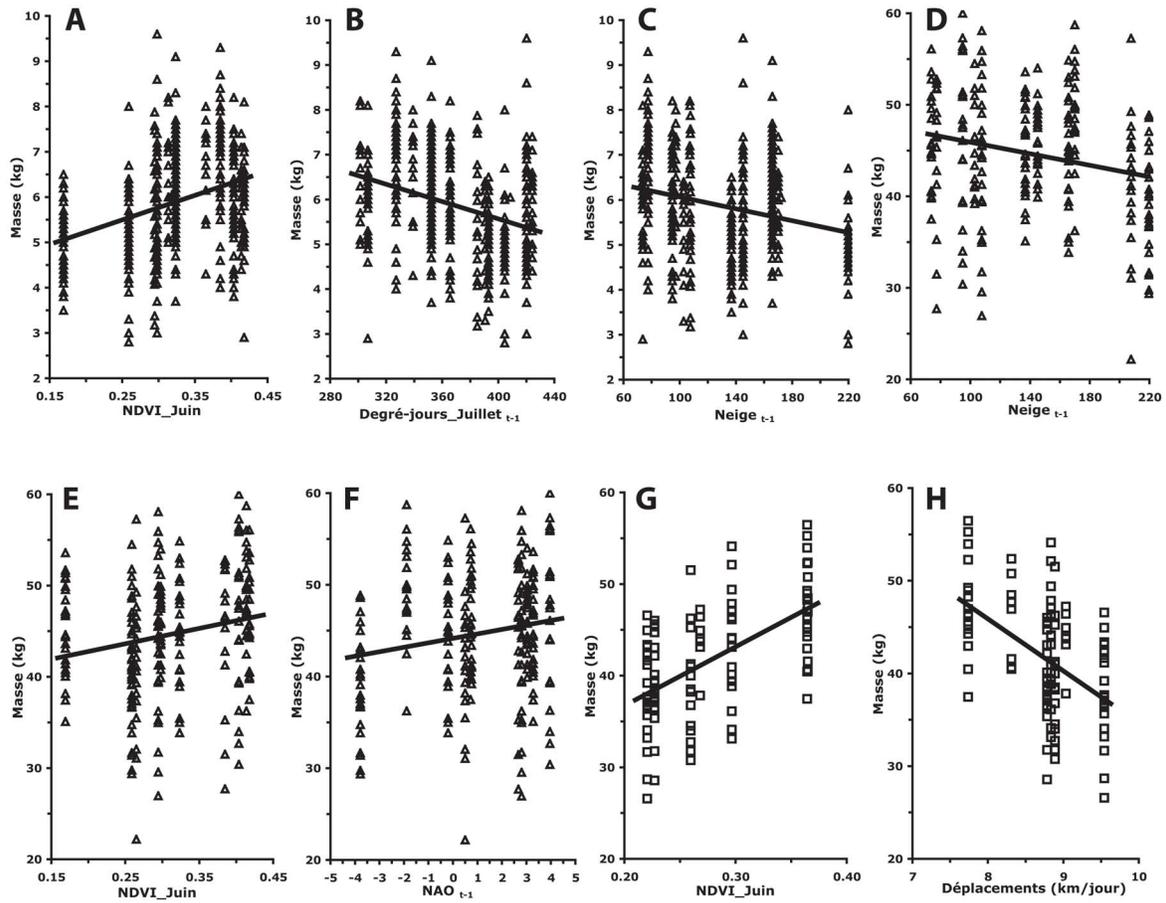


Figure 3. Effets significatifs des covariables obtenus lors d'analyses en modèles mixtes (voir tableau 3) sur la masse des faons du troupeau de caribous migrateurs de la Rivière-George (A à F, triangles) et de la Rivière-aux-Feuilles (G et H, carrés) de la péninsule du Québec/Labrador A : Qualité de l'habitat en juin estimée par le *Normalized Difference Vegetation Index* (NDVI) sur la masse à la naissance; B : Degrés-jours (°C) en juillet à t-1 sur la masse à la naissance; C : Chutes de neige (cm, Déc.- Mars) lors de l'hiver précédent (t-1) sur la masse à la naissance; D : Chutes de neige à t-1 sur la masse automnale (ajustée au 23 octobre); E : NDVI en juin sur la masse automnale; F : *North Atlantic Oscillation* (NAO) lors de l'hiver précédent (Déc.-Mars) sur la masse automnale; G : NDVI en juin sur la masse automnale; H : Déplacements par les femelles adultes (km/jour) sur la masse automnale.

3.4 Masse des faons et recrutement

La moyenne annuelle de la masse à la naissance pour les faons du George de 1978 à 2003 était corrélée avec le recrutement du troupeau au mois d'octobre suivant estimé par le ratio faons/100 femelles (figure 4a, $r = 0,701$, $P = 0,001$, $n = 18$ ans). La relation n'était pas significative pour la masse à la naissance des faons du Feuilles ($r = 0,007$, $P = 0,986$, $n = 9$), ni pour la masse automnale des deux troupes (George : $r = -0,100$, $P = 0,756$, $n = 12$; Feuilles : $r = 0,040$, $P = 0,932$, $n = 7$) mais les données étaient plus limitées. La masse à la naissance moyenne pour les faons du George était aussi corrélée avec le recrutement du troupeau trois ans plus tard ($r = 0,577$, $P = 0,024$, $n = 15$) et quatre ans plus tard ($r = 0,568$, $P = 0,034$, $n = 14$) mais pas avec le recrutement avec un, deux, cinq, six ou sept ans de délai. Les valeurs de recrutement les plus faibles pour le George (figure 4b) ont été enregistrées en 2000 (17), 2002 (19) et 1992 (24). Le recrutement a varié de 52 en moyenne pour la période 1973-1983 de forte croissance démographique, à 37 entre 1984-1989, et à 31 entre 1990-2003, cette dernière période étant marquée par le déclin de la population.

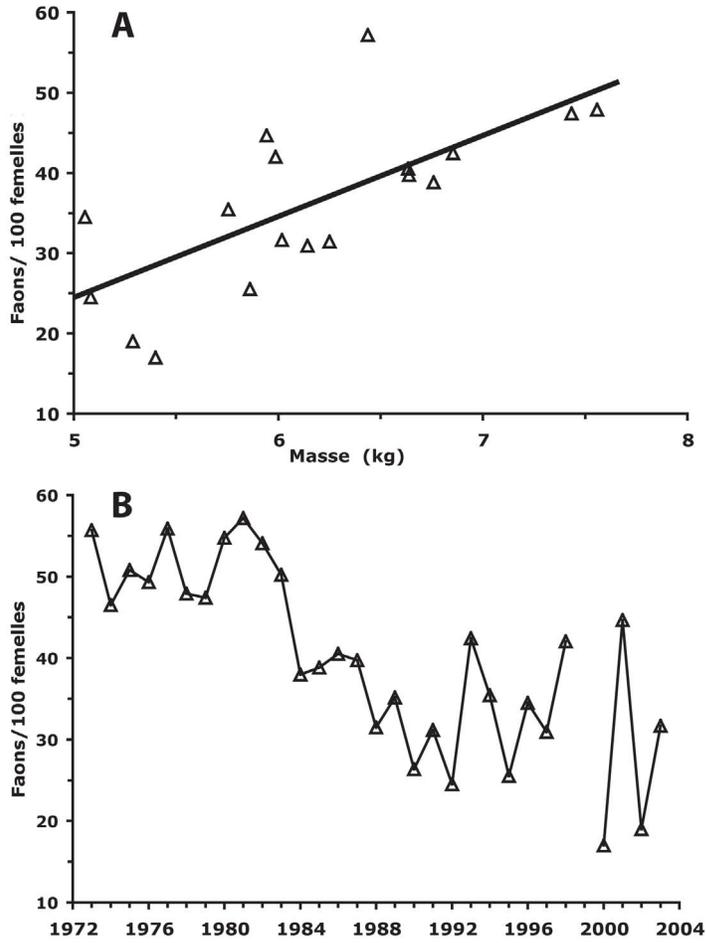


Figure 4. Recrutement du troupeau de caribous migrants de la Rivière-George de la péninsule du Québec/Labrador A : Régression entre le recrutement automnal (faons/100 femelles) estimé lors de classifications au sol durant la saison de reproduction (octobre) et la masse à la naissance (pour e.-t., voir au tableau 1) au mois de juin précédent ($r=0,701$, $P=0,001$, $n=18$ années), B : Recrutement annuel entre 1973 et 2003 (aucune donnée en 1999).

4. DISCUSSION

La masse corporelle des faons différait entre les sexes et les troupeaux, et variait significativement au fil des années suivant les variations démographiques des troupeaux. Les séries chronologiques de masse corporelle des faons étaient souvent corrélées entre les deux troupeaux, suggérant que ces populations étaient affectées par des facteurs extrinsèques communs. La masse corporelle était positivement influencée par NDVI en juin (George et Feuilles) et par le NAO (George), ainsi que négativement influencée par la neige (George), les degrés-jours en juillet (George) et les déplacements (Feuilles).

4.1 Effets du sexe, du troupeau et de l'année

Tel qu'attendu chez une espèce sexuellement dimorphique, les faons mâles du caribou étaient plus lourds que les faons femelles (Weladji et Holand 2003). Les faons du George étaient plus lourds que ceux du Feuilles à l'automne mais pas à la naissance, vraisemblablement à cause de la différence entre leurs aires estivales comparativement à leurs aires hivernales qui sont partiellement partagées (Schmelzer et Otto 2003; S. Couturier, données non publiées). En effet, la masse à la naissance est reliée à la nutrition en hiver (Skogland 1984) alors que les troupeaux partageaient en bonne partie le même habitat tandis que la masse automnale est principalement déterminée par la qualité de l'habitat estival (Côté et Festa-Bianchet 2001). Nos résultats du NDVI suggèrent que l'aire estivale du George était de meilleure qualité que celle du Feuilles (figure 2). En conséquence, les faons du George étaient plus lourds à l'automne que ceux du Feuilles. Valkenburg *et al.* (2003) ont aussi montré que la masse automnale des faons femelles pour le troupeau de caribous Delta était plus élevée que celle du Nelchina (57,1 vs. 52,0 kg), en raison d'une meilleure alimentation estivale.

La masse corporelle variait selon les années et les petites cohortes étaient souvent reliées à des événements climatiques défavorables. Par exemple, la chute de neige de 220 cm en 1995-1996 a été la plus élevée de la période 1973-2003 (moyenne = 132 ± 7 cm), et les femelles du George ont donné naissance en juin 1996 aux plus petits faons de notre étude. Cet effet négatif a été ressenti jusqu'en octobre 1996, provoquant la deuxième plus basse masse automnale. Les printemps tardifs ont aussi été défavorables car la masse des faons des cohortes de 1992, 1996 et 2002 était petite et coïncidait avec de faibles

valeurs de degrés-jours en mai. Adams (2005) a aussi montré que des conditions de neige sévères et des printemps tardifs diminuaient la masse à la naissance des caribous.

4.2 Effets densité-dépendants

Les variations de masse corporelle chez les faons ont été reflétées dans les changements démographiques qui ont touché les troupeaux. Les données présentées par Drolet et Dauphiné (1976) et Parker (1981), ainsi que celles montrées au tableau 1, suggèrent que la masse des faons du George était maximale à la fin des années 1970 soit au début d'une période de grande croissance démographique. Subséquemment, la masse des faons a semblé diminuer dans les années 1980 à l'approche du sommet démographique du George vers 1989. Le troupeau Feuilles a suivi la même tendance et la masse à la naissance a diminué de 1991 à 2003 pendant la croissance démographique du troupeau. Confirmant cette tendance, la masse des faons du Feuilles à la fin de juillet 1988 était de $28,5 \pm 1,5$ kg mais a diminué à $22,2 \pm 0,8$ kg en 2001 après une croissance démographique rapide. Pendant ce temps, la masse du George a augmenté de $19,6 \pm 0,8$ kg en 1988 à $23,2 \pm 1,5$ kg en 2001 (1988 : Crête et Huot 1993; 2001 : S. Couturier, données non publiées; toutes les masses corrigées au 30 juillet).

Dans deux études similaires en captivité avec de la nourriture de qualité fournie *ad libitum* aux caribous, la masse à la naissance était de $7,9 \pm 1,0$ kg ($n=16$) pour le groupe captif du George (Crête *et al.* 1993) et de $7,5 \pm 0,6$ kg ($n=9$) pour le groupe du Feuilles (S. Couturier, données non publiées). Il n'y avait pas de différence entre les troupeaux (Mann-Whitney $P=0,479$) ce qui suggère que les deux possèdent le même potentiel de croissance corporelle. Boulet *et al.* (2005) ont démontré que ces troupeaux ne sont pas génétiquement différents. À la fin des années 1970, la masse à la naissance des faons du George (tableau 1) approchait celle enregistrée sous des conditions optimales en captivité, mais était loin de ce niveau quand le troupeau a atteint son sommet démographique. Il convient de tenter d'identifier les mécanismes sous-jacents de densité-dépendance et notre étude suggère que l'habitat estival et les déplacements pourraient être impliqués.

4.3 Effets de l'habitat estival et des déplacements

Tel que pour le renne (Pettorelli *et al.* 2005a), l'émergence rapide de la végétation estimée par le NDVI en juin a exercé un effet important sur la masse des faons du caribou. L'effet du NDVI était important pour les deux troupes, confirmant le rôle clé de la condition de l'aire estivale pour le caribou migrateur. Un départ hâtif de la saison de croissance et une meilleure nutrition des femelles dans la dernière phase de leur gestation expliquent probablement l'effet positif du NDVI en juin sur la masse à la naissance. L'effet du NDVI a été engendré à travers le climat puisque les degrés-jours des mois de mai et juin étaient corrélés avec NDVI en juin. La tendance significative au réchauffement en mai (figure 1) était positivement corrélée avec le NDVI en juin, et conséquemment à la masse des faons. Le réchauffement des températures printanières dans les régions nordiques a provoqué des saisons de croissance hâtives et des augmentations du NDVI (Mynemi *et al.* 1997). Tømmervik *et al.* (2004) ont noté que le réchauffement a un effet positif sur l'habitat du renne mais ils ont aussi observé quelques effets négatifs comme une augmentation de la couverture des mousses et une diminution des lichens.

Messier *et al.* (1988) ont proposé que la limitation en nourriture représenterait le mécanisme prédominant de régulation pour le George même s'ils ont ajouté que l'augmentation des dépenses énergétiques associées à l'expansion de l'aire pendant la croissance de la population pourrait en soi agir aussi comme un effet régulateur. Dans notre étude, nous avons démontré que les déplacements du troupeau avaient un effet négatif sur la masse des faons du Feuilles, mais pas sur ceux du George. Le taux plus élevé des déplacements pour le troupeau Feuilles a probablement augmenté les dépenses énergétiques et pourrait expliquer en partie la masse corporelle inférieure des faons du Feuilles comparativement à ceux du George. Un effet similaire des déplacements sur la masse des faons du George a pu survenir avant notre étude quand le troupeau a commencé à agrandir son aire de distribution (Banfield et Tener 1958; Schmelzer et Otto 2003). Afin de séparer les effets parallèles de l'habitat et des déplacements, nous pouvons consulter les données NDVI qui suggèrent une augmentation de la qualité de l'habitat du Feuilles (juin à août, 1981-2002, figure 2) lorsque la masse des faons à la naissance diminuait (1991-2003), ce qui tend à confirmer les effets négatifs des déplacements sur la masse des faons. Nous proposons que deux facteurs sont impliqués dans l'hypothèse de régulation de Messier *et al.* (1988) et que le George a donc été régulé par non seulement la qualité de l'habitat estival (Couturier *et al.* 1990; Crête et Huot 1993; cette étude), mais

aussi par les variations dans les taux de déplacement à travers d'abord des effets sur la masse des faons, puis subséquemment sur le recrutement de la population.

4.4 Effets du climat

Les chutes de neige de l'hiver précédent ont eu un effet négatif important sur la masse des faons à la naissance et à l'automne pour le troupeau George durant une phase marquée principalement par un déclin des effectifs. L'effet négatif de la neige sur la masse des faons a aussi été observé ailleurs chez *Rangifer* (Kumpula et Nieminen 1992; Helle et Kojola 1994; Adams 2005) et chez d'autres ongulés (Mech *et al.* 1987; Hjeljord et Histøl 1999). Les caribous doivent creuser des cratères d'alimentation en hiver (Barrette et Vandal 1986) et moins de neige représente des économies d'énergie (Fancy et White 1985a, b). Cependant, il est aussi possible que l'effet négatif de la neige ne soit pas relié aux conditions hivernales en soi, mais puisse être indirectement causé par une fonte tardive de la neige retardant la croissance de la végétation (Adams et Dale 1998). Pettorelli *et al.* (2005a) ont montré que l'effet direct des conditions hivernales était plus faible que l'effet positif d'un début hâtif de la végétation sur la masse des faons du renne.

Le NAO a affecté positivement la masse automnale des faons du George mais aucun effet n'a été noté pour le Feuilles. Dans notre étude, le NAO était négativement corrélé avec les chutes de neige ($r = -0,529$, $P = 0,002$) et la température minimale en hiver ($r = -0,420$, $P = 0,019$). L'effet du NAO s'est vraisemblablement exercé par une diminution des chutes de neige puisque la température hivernale n'a démontré aucun effet significatif dans notre analyse (tableau 3). La phase positive du NAO depuis le début des années 1990 représente des températures plus froides et moins de neige dans la péninsule du Québec/Labrador (Forchhammer et Post 2004). D'autres études ont rapporté des effets du NAO sur la condition corporelle ou encore sur les traits de l'histoire de vie des ongulés (Weladji *et al.* 2002). Weladji et Holand (2003) ont démontré en Norvège que l'augmentation de l'indice NAO avait un effet négatif sur la masse corporelle ainsi que sur le taux de croissance des faons du renne, tandis que le NAO était fortement corrélé avec les précipitations hivernales ($r = 0,82$, $P = 0,01$) ainsi qu'avec la température hivernale ($r = 0,83$, $P = 0,01$). Par contre, Reimers *et al.* (2005) n'ont trouvé aucune relation entre le NAO et la masse corporelle des rennes mais le climat local et le NAO étaient faiblement corrélés dans leur étude (tous les $r \leq 0,282$).

D'autres études ont démontré que la masse des faons à l'automne était négativement corrélée avec la température de l'été en cours (Kumpula et Nieminen 1992; Helle et Kojola 1994; Weladji *et al.* 2003) mais nous n'avons détecté aucun effet significatif des degrés-jours du mois de juillet courant sur la masse automnale dans notre étude. Nous avons plutôt observé que la température en juillet de l'année précédente affectait négativement la masse à la naissance des faons. Cette relation avec la température est vraisemblablement reliée au harcèlement par les insectes, un facteur clé du climat influençant l'écologie du caribou (Weladji *et al.* 2002). Cet effet s'exerce probablement à travers la condition des femelles pendant l'été précédent, ce qui peut retarder la date d'ovulation et la date de mise bas ainsi que diminuer la masse à la naissance (Skogland 1984; Couturier *et al.* 1990). Une des hypothèses alternatives peut être que des températures élevées en juillet causent une réduction de la qualité des nutriments et une augmentation du contenu en fibres de la végétation (Jonasson *et al.* 1986). La coïncidence entre cet effet négatif sur les nutriments et le harcèlement des insectes peut agir comme une double pénalité pour *Rangifer* (Weladji *et al.* 2003). Cependant, il est difficile d'expliquer pourquoi les températures élevées en juillet ont diminué la masse à la naissance 11 mois plus tard, mais qu'elles n'auraient pas eu d'effet sur la masse automnale de l'année courante. Il est possible que les soins assurés en été par la mère puissent avoir estompé l'effet négatif des températures estivales élevées sur la masse des faons (voir Weladji *et al.* 2006).

4.5 Masse des faons et recrutement

La survie des jeunes ongulés est influencée par leur masse corporelle (Adams *et al.* 1995; Festa-Bianchet *et al.* 1997; Côté et Festa-Bianchet 2001). Nous avons découvert que la masse moyenne à la naissance était corrélée avec le recrutement de la population de l'automne suivant (figure 4a). D'après les résultats de Crête *et al.* (1996), nous avons estimé que le recrutement doit être de 34 faons/100 femelles afin que le George soit stable, ceci en assumant que le taux de survie des adultes soit de 0,87 (moyenne de 1983-1992). Selon la régression présentée à la figure 4a, il s'en suit que la masse à la naissance doit être de 6,0 kg pour que le recrutement atteigne 34. Cela suggère que lorsque la masse à la naissance est inférieure à 6,0 kg, le George serait en diminution ce qui est arrivé six fois durant la période de déclin de 1990-2001.

Les effets de cohorte tels que ceux rapportés ici peuvent avoir une influence à long terme car les animaux nés dans les mauvaises années risquent de demeurer de qualité inférieure jusqu'à l'âge adulte, ce qui peut réduire leur succès reproducteur (Sand 1996; Festa-Bianchet *et al.* 2000; Steinheim *et al.* 2002). Nos données de masses à la naissance sont positivement corrélées avec le recrutement trois et quatre ans plus tard, ce qui signifie que de bonnes cohortes (plus grande masse à la naissance) avaient un succès reproducteur plus élevé trois ou quatre ans plus tard. Cette corrélation confirme l'hypothèse de l'effet retardé de qualité (Gaillard *et al.* 2003) car trois ou quatre ans correspondent à l'âge de la première reproduction pour la plupart des femelles dans cette population (Crête *et al.* 1996). Le taux de recrutement le plus bas pour le George a été enregistré en 2000 et la plus petite cohorte de faons nés en 1996 avait alors 4 ans. Nous croyons que cet effet retardé de qualité était impliqué dans le récent déclin du troupeau George et qu'il agira possiblement bientôt dans la démographie du troupeau Feuilles.

5. CONCLUSION

En accord partiel avec notre première prédiction, nous avons montré que les faons du troupeau George étaient plus gros en automne que ceux du Feuilles, mais que leurs masses à la naissance n'étaient pas différentes. Notre deuxième prédiction a été supportée car la qualité de l'habitat en juin exerce une influence positive sur la masse des faons. Troisièmement, notre étude a démontré que la neige de l'hiver précédent ainsi que la température du mois de juillet précédent exerçaient des effets négatifs sur la masse corporelle des faons tandis que le NAO avait un effet positif sur la masse automnale. Pour la quatrième prédiction, le taux de déplacement a négativement influencé la masse des faons, mais uniquement pour le troupeau Feuilles durant sa croissance démographique. Ceci suggère que le taux de déplacement peut avoir un effet en cascades sur la masse des faons et sur le recrutement, et qu'il pourrait être l'un des deux mécanismes sous-jacents dans l'hypothèse de régulation proposée par Messier *et al.* (1988). Finalement, nous avons confirmé que la masse à la naissance du George était positivement corrélée avec le recrutement du troupeau.

La masse des juvéniles est plus sensible aux variations environnementales et démographiques que la masse des adultes (Vincent *et al.* 1995) et peut ainsi être un meilleur outil de gestion afin de suivre le statut des populations. Nos résultats suggèrent que le suivi de la masse des faons, jumelé à une estimation du recrutement, pourrait devenir un outil de gestion pratique fournissant un indice annuel de la nutrition hivernale et estivale pour les troupeaux de caribous migrants. En Alaska, un système similaire de suivi de la qualité des faons du caribou basé sur la masse est appliqué (Valkenburg *et al.* 2003). Les variations de la masse corporelle des faons et du recrutement fournissent un indice annuel des tendances démographiques des troupeaux. Nous avons montré que le suivi de la masse des faons peut aider à annoncer que la population approche un sommet démographique. Ces informations pourraient être utiles entre les recensements de population, permettant des décisions plus éclairées concernant l'effort de récolte et ainsi minimiser le risque de problèmes de surutilisation des habitats tels que ceux observés sur l'habitat estival du George dans les années 1980.

REMERCIEMENTS

Cette étude a été financée par les organismes suivants : Gouvernement du Québec, *Newfoundland & Labrador Government*, Défense Nationale (Canada), Hydro-Québec, Institut de surveillance et de recherche environnementales, Fonds pour les espèces nordiques – Fondation de la faune du Québec, Caribou Québec et le Conseil national de la recherche en sciences naturelles et en génie. Les conseils statistiques de H. Crépeau et L.-P. Rivest ont été grandement appréciés. Nos sincères remerciements s'adressent à A. T. Bergerud et S. N. Luttich qui ont rendu disponibles leurs données de masse à la naissance et à tous ceux qui ont aidé sur le terrain, particulièrement S. Rivard, D. Jean, D. Fiset, N. Lizotte, F. Phillips, Q. van Ginhoven, J.-Y. Lacasse et G. Duchesne. Nous remercions également D. Vandal, R. Lesage, L. Aubry, L. LaPierre, G. J. Doucet, G. Humphries, M. Pigeon, M. Quirion, M. Threlfall et P. Lamothe pour avoir appuyé la réalisation de cette étude.

LISTE DES RÉFÉRENCES

- ADAMS L. G., DALE B. W. 1998. Reproductive performance of female Alaskan caribou. *J. Wildl. Manage.* 62:1184–1195.
- ADAMS L. G., SINGER F. G., DALE B. W. 1995. Caribou calf mortality in Denali National Park, Alaska. *J. Wildl. Manage.* 59:584–594.
- ADAMS L. G. 2005. Effects of maternal characteristics and climatic variation on birth masses of Alaskan caribou. *J. Mammal.* 86:506–513.
- BANFIELD A., TENER J. S. 1958. A preliminary study of the Ungava caribou. *J. Mammal.* 39:560–573.
- BARRETTE C., VANDAL D. 1986. Social rank, dominance, antler size, and access to food in snow-bound woodland caribou. *Behaviour* 97:118–146.
- BÉRUBÉ C. H., FESTA-BIANCHET M., JORGENSEN J. T. 1999. Individual differences, longevity, and reproductive senescence in bighorn ewes. *Ecology* 80:2555–2565.
- BOELMAN N. T., STIEGLITZ M., GRIFFIN K. L., SHAVER G. R. 2005. Inter-annual variability of NDVI in response to long-term warming and fertilization in wet sedge and tussock tundra. *Oecologia* 143:588-597.
- BOUDREAU S., PAYETTE S., MORNEAU C., COUTURIER S. 2003. Recent decline of the George River caribou herd as revealed by tree-ring analysis. *Arct. Antarct. Alp. Res.* 35:187–195.
- BOUDREAU S., PAYETTE S. 2004. Caribou-induced changes in species dominance of lichen woodlands: an analysis of plant remains. *Am. J. Botany* 91:422–429.
- BOULET M., COUTURIER S., CÔTÉ S. D., OTTO R., BERNATCHEZ L. 2005. Flux génique entre les troupeaux de caribous migrants, montagnards et sédentaires du Nord-du-Québec et du Labrador: repérages par satellite, génotypage de microsatellites et simulations de populations. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de la recherche sur la faune. Québec. 47 p.
- CALDER W. A. I. 1996. Size, function and life history. Dover Publications, Mineola, NY 448 p.

- CÔTÉ S. D., FESTA-BIANCHET M. 2001. Birth date, mass and survival in mountain goat kids: effects of maternal characteristics and forage quality. *Oecologia* 127:230–238.
- COULSON T., CATCHPOLE E. A., ALBON S. D., MORGAN B. J. T., PEMBERTON J. M., CLUTTON-BROCK T. H., CRAWLEY M. J., GRENFELL B. T. 2001. Age, sex, density, winter weather, and population crashes in Soay sheep. *Science* 292:1528–1531.
- COUTURIER S., BRUNELLE J., VANDAL D., ST-MARTIN G. 1990. Changes in the population dynamics of the George River caribou herd, 1976-87. *Arctic* 43:9–20.
- COUTURIER S., COURTOIS R., CRÉPEAU H., RIVEST L. P., LUTTICH S. 1996. Calving photocensus of the Rivière George Caribou Herd and comparison with an independent census. Proc. Sixth North American Caribou Workshop, Prince George, British Columbia, Canada, 1-4 March 1994. *Rangifer Special Issue* 9:283–296.
- COUTURIER S., JEAN D., OTTO R., RIVARD S. 2004. Démographie des troupeaux de caribous migrants-toundriques (*Rangifer tarandus*) au Nord-du-Québec et au Labrador. Ministère des Ressources naturelles, de la Faune et des Parcs, Direction de l'aménagement de la faune du Nord-du-Québec et Direction de la recherche sur la faune. Québec. 71 p.
- CRÊTE M., COUTURIER S., HEARN B. J., CHUBB T. E. 1996. Relative contribution of decreased productivity and survival to recent changes in the demographic trend of the Rivière George caribou herd. *Rangifer* 9:27–36.
- CRÊTE M., HUOT J. 1993. Regulation of a large herd of migratory caribou: summer nutrition affects calf growth and body reserves of dams. *Can. J. Zool.* 71:2291–2296.
- CRÊTE M., HUOT J., NAULT R., PATENAUDE R. 1993. Reproduction, growth and body composition of Rivière George caribou in captivity. *Arctic* 46:189–196.
- DROLET C. A., DAUPHINÉ T. C. Jr. 1976. Ungava caribou collection – Preliminary report. Canadian Wildlife Service, Ste-Foy, Québec. 9 p.
- ELTON C. S. 1942. Voles, mice and lemmings: Problems in population dynamics. Oxford Univ. Press, Oxford, UK. 496 p.

- FANCY S. G., WHITE R. G. 1985a. Energy expenditure by caribou while cratering in snow. *J. Wildl. Manage.* 49:987–993.
- FANCY S. G., WHITE R. G. 1985b. Incremental cost of activity. *In* Hudson RJ and White RG, eds. *Bioenergetics of wild herbivores*. CRC Press inc. Boca Raton, Florida. pp. 143-159.
- FESTA-BIANCHET M., JORGENSON J. T., BÉRUBÉ C. H., PORTIER C., WISHART W. D. 1997. Body mass and survival of bighorn sheep. *Can. J. Zool.* 75:1372–1379.
- FESTA-BIANCHET M., GAILLARD J. M., JORGENSON J. T. 1998. Mass- and density-dependent reproductive success and reproductive costs in a capital breeder. *Am. Nat.* 152:367–379.
- FESTA-BIANCHET M., JORGENSON J. T., RÉALE D. 2000. Early development, adult mass, and reproductive success in bighorn sheep. *Behav. Ecol.* 11:633–639.
- FORCHHAMMER M. C., POST E. 2004. Using large-scale climate indices in climate change ecology studies. *Popul. Ecol.* 46:1-12.
- GAILLARD J. M., LOISON A., TOÏGO C., DELORME D., VAN LAERE G. 2003. Cohort effects and deer population dynamics. *Ecoscience* 10:412–420.
- GOTAAS G., MILNE E., HAGGARTY P., TYLER N. J. C. 2000. Energy expenditure of free-living reindeer estimated by the doubly labelled water method. *Rangifer* 20:211–219.
- HELLE T., KOJOLA I. 1994. Body mass variation in semi-domesticated reindeer. *Can. J. Zool.* 72:681–688.
- HJELJORD O., HISTØL T. 1999. Range-body mass interactions of a northern ungulate - a test of hypothesis. *Oecologia* 119:326–339.
- HURRELL J. W. 1995. Decadal trends in the North Atlantic oscillation: Regional temperature and precipitation. *Science* 269:676–679.
- JONASSON S., BRYANT J. P., CHAPIN F. S. III, ANDERSSON M. 1986. Plant phenols and nutrients in relation to variations in climate and rodent grazing. *Am. Nat.* 128:394-408.
- KUMPULA J., NIEMINEN M. 1992. Pastures, calf production and carcass weights of reindeer calves in the Oraniemi co-operative, Finnish Lapland. *Rangifer* 12:93-104.

- LE HÉNAFF D. 1976. Inventaire aérien des terrains de vêlage du caribou dans la région nord et au nord du territoire de la municipalité de la Baie James (mai-juin 1975). Ministère du Tourisme, de la Chasse et de la Pêche. Québec. 28 p.
- LOW A. P. 1896. Report on explorations in the Labrador Peninsula along the Eastmain, Koksoak, Hamilton, Manicouagan, and portions of others rivers, in 1892-95. Geol. Surv. Can. 8:1–387.
- MANSEAU M., HUOT J., CRÊTE M. 1996. Effects of summer grazing by caribou on composition and productivity of vegetation: community and landscape level. J. Ecol. 84:503–513.
- MECH L. D., MCROBERTS R. E., PETERSON R. O., PAGE R. E. 1987. Relationship of deer and moose populations to previous winters' snow. J. Anim. Ecol. 56:615–627.
- MESSIER F., HUOT J., LE HÉNAFF D., LUTTICH S. 1988. Demography of the George River caribou herd: evidence of population regulation by forage exploitation and range expansion. Arctic 41:279–287.
- MYNEMI R. B., KEELING C. D., TUCKER C. J., ASRAR G., NEMANI R. R. 1997. Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991. Nature 386:698–702.
- PARKER G. R. 1981. Physical and reproductive characteristics of an expanding woodland caribou population (*Rangifer tarandus*) in Northern Labrador. Can. J. Zool. 59:1929–1940.
- PAYETTE S., BOUDREAU S., MORNEAU C., PITRE N. 2004. Long-term interactions between migratory caribou, wildfires and Nunavik hunters inferred from tree-rings. Ambio 33:482–486.
- PETTORELLI N., WELADJI R. B., HOLAND Ø., MYSTERUD A., BREIE H., STENSETH N. C. 2005a. The relative role of winter and spring conditions: linking climate and landscape-scale plant phenology to alpine reindeer body mass. Biology Letters 1:24-26.
- PETTORELLI N., VIK J. O., MYSTERUD A., GAILLARD J. M., TUCKER C. J., STENSETH N. C. 2005b. Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. Trends Ecol. Evol. 20:503–510.

- PETTORELLI N., GAILLARD J. M., MYSTERUD A., DUNCAN P., STENSETH N. C., DELORME D., VAN LAERE G., TOÏGO C., KLEIN F. 2006. Using a proxy of plant productivity (NDVI) to find key periods for animal performance: the case of roe deer. *Oikos* 112:565-572.
- PUTMAN R. J., LANGBEIN J., HEWISON A. J. M., SHARMA S. K. 1996. Relative roles of density-dependent and density-independent factors in population dynamics of British deer. *Mammal Rev.* 26:81–101.
- REIMERS E., HOLMENGEN N., MYSTERUD A. 2005. Life-history variation of wild reindeer (*Rangifer tarandus*) in the highly productive North Ottadalen region, Norway. *J. Zool.* 265:53–62.
- SAND H. 1996. Life history patterns in female moose (*Alces alces*): the relationship between age, body size, fecundity and environmental conditions. *Oecologia* 106:212–220.
- SCHMELZER I., OTTO R. 2003. Winter range drift in the George River caribou herd: a response to summer forage limitation? *Rangifer Special Issue No. 14*:113–122.
- SINGER J. D. 1998. Using SAS PROC MIXED to fit multilevel models, hierarchical models, and individual growth models. *J. Educ. Behav. Stat.* 24:323–355.
- SKOGLAND T. 1984. The effects of food and maternal conditions on fetal growth and size in wild reindeer. *Rangifer* 4:39-46.
- SOLBERG E. J., LOISON A., GAILLARD J. M., HEIM M. 2004. Lasting effects of conditions at birth on moose body mass. *Ecography* 27:677–687.
- STEINHEIM G., MYSTERUD A., HOLAND Ø., BAKKEN M., ÅDNØY T. 2002. The effect of initial weight of the ewe on later reproductive effort in domestic sheep (*Ovis aries*). *J. Zool.* 258:515–520.
- THÉAU J., DUGUAY C. R. 2004. Lichen mapping in the summer range of the George River caribou herd using Landsat TM imagery. *Can. J. Remote Sensing* 30:867–881.
- TØMMERVIK H., HOGDA K. A., KARLSEN S. R. 2004. Growing season changes in Fennoscandia and Kola Peninsula during the period 1982 to 2002 – Implications for reindeer husbandry. *Rangifer Report No. 9*:36–37.

- TUCKER C. J., PINSON J. E., BROWN M. E., SLAYBACK D., PAK E. W., MAHONEY R., VERMOTE E., SALEOUS N. E. 2006. An extended AVHRR 8-km NDVI data set compatible with MODIS and SPOT vegetation NDVI data. *Int. J. Remote Sensing* (in press).
- VALKENBURG P., TOBEY R. W., DALE B. W., SCOTTON D., VER HOEF J. M. 2003. Body size of female calves and natality rates of known-age females in two adjacent Alaskan herds, and implications for management. *Rangifer Special Issue No. 14*:203–209.
- VINCENT J. P., BIDEAU E., HEWISON A. J. M., ANGIBAULT J. M. 1995. The influence of increasing density on body weight, kid production, home range and winter grouping in roe deer (*Capreolus capreolus*). *J. Zool.* 236:371–382.
- WELADJI R. B., KLEIN D. R., HOLAND Ø., MYSTERUD A. 2002. Comparative response of *Rangifer tarandus* and other northern ungulates to climatic variability. *Rangifer* 22:33–50.
- WELADJI R. B., HOLAND Ø. 2003. Global climate change and reindeer: effects of winter weather on the autumn weight and growth of calves. *Oecologia* 136:317–323.
- WELADJI R. B., HOLAND Ø., ALMØY T. 2003. Use of climatic data to assess the effect of insect harassment on the autumn weight of reindeer (*Rangifer tarandus*) calves. *J. Zool.* 260:79–85.
- WELADJI R. B., GAILLARD J. M., YOCCOZ N. G., HOLAND Ø., MYSTERUD A., LOISON A., NIEMINEN M., STENSETH N. C. 2006. Good reindeer mothers live longer and become better in raising offspring. *Proc. R. Soc. B* (doi: 10.1098/rspb.2005.3393).