

Direction de la recherche sur la faune

**MODÉLISATION DES INTERACTIONS ENTRE LE CARIBOU, L'ORIGINAL
ET LE LOUP DANS LA FORÊT BORÉALE**

par

Réhaume Courtois¹

Jean-Pierre Ouellet²

¹Société de la faune et des parcs du Québec

²Université du Québec à Rimouski

Décembre 2002

Référence à citer :

COURTOIS, Réhaume¹ et Jean-Pierre OUELLET². 2003. Modélisation des interactions entre le caribou, l'orignal et le loup dans la forêt boréale, Québec, Canada. Société de la faune et des parcs du Québec, Université du Québec à Rimouski. 25 p.

¹ Société de la faune et des parcs du Québec, 675 boul. René-Lévesque Est, 11^e étage, boîte 92, Québec (Québec), G1R 5V7

² Université du Québec à Rimouski, C.P. 8888, Succursale Centre-ville, Montréal, (Québec), Canada, H3C 3P8

RÉSUMÉ

Les facteurs limitatifs et régulateurs des populations de caribous varient régionalement. Dans la toundra, cette espèce paraît régularisée par la nourriture, soit parce que le loup est absent; soit parce que les migrations du caribou lui permettent d'échapper à la prédation durant une partie de l'année. Dans la forêt boréale, les principaux facteurs limitatifs sont la chasse et la prédation. Cependant, à cause des faibles densités de caribous, il ne semble pas y avoir de mécanisme régulateur entre le caribou et le loup, ce dernier étant soutenu par l'orignal. Par contre, si l'abondance de l'orignal augmente, celle du loup augmentera également, indépendamment du caribou qui subira alors l'effet de la prédation et pourra même être éliminé si la densité de loups est élevée. Nous avons cherché à identifier les conditions qui permettraient de maintenir des populations viables de caribous en présence d'originaux. À cet effet, nous avons construit un modèle qui met en relation une population de caribous régularisée par l'abondance des lichens terrestres mais limitée par la prédation, et une population d'originaux régularisée par la prédation et une population de loups régularisée par l'abondance de l'orignal. En présence de chasse du caribou et de l'orignal, le modèle montre que le piégeage du loup ne permet pas de maintenir la population de caribous à moins d'effectuer un contrôle très intensif. En absence de piégeage, l'arrêt de la chasse du caribou lui permet de tripler ses effectifs à long terme si la population d'originaux n'augmente pas. La meilleure approche consiste à maintenir une densité d'originaux faible par des mesures appropriées de gestion des populations et de l'habitat. Ceci prévient l'expansion de la population de loups et la prédation du caribou.

TABLE DES MATIÈRES

	Page
RÉSUMÉ	iii
TABLE DES MATIÈRES	v
LISTE DES FIGURES ET ANNEXE	vii
1. INTRODUCTION	1
2. MÉTHODES.....	5
2.1 Paramètres de la population de caribous.....	5
2.2 Paramètres de la population d'originaux	5
2.3 Description du modèle	6
2.4 Simulations réalisées.....	7
3. RÉSULTATS.....	8
3.1 Modèles de Verhulst chez le caribou et l'original	8
3.2 Modèle de prédation chez l'original	8
3.3 Modèle complet : interdépendance des populations	9
3.3.1 Chasse de l'original et du caribou sans piégeage du loup	9
3.3.2 Arrêt de la chasse du caribou	9
3.3.3 Piégeage du loup.....	10
3.3.4 Chasse intensive de l'original	11
3.3.5 Effet des variations aléatoires de l'environnement	12
3.3.6 Points d'équilibre du modèle	14
4. DISCUSSION	15
REMERCIEMENTS.....	19
LISTE DES RÉFÉRENCES	21
ANNEXE	25

LISTE DES FIGURES ET ANNEXE

Figure 1. Évolution des populations d'orignaux, de loups et de caribous en présence de chasse de l'orignal (9 % par an) et du caribou (8 %) sans piégeage du loup.	9
Figure 2. Évolution des populations d'orignaux, de loups et de caribous en présence de chasse de l'orignal (9 % par an), sans chasse du caribou et sans piégeage du loup.	10
Figure 3. Évolution des populations d'orignaux, de loups et de caribous en présence de chasse de l'orignal (9 % par an), sans chasse du caribou mais en piégeant le loup (30 %).	11
Figure 4. Évolution des populations d'orignaux, de loups et de caribous en accentuant la chasse de l'orignal (15 % par an), sans chasser le caribou et sans piéger le loup.....	12
Figure 5. Évolution des populations d'orignaux, de loups et de caribous selon divers modes de gestion et en faisant varier aléatoirement le taux de natalité de l'orignal (deux premières simulations) et du caribou (dernière simulation). A) chasse de l'orignal (9 %), sans chasse du caribou et sans piégeage du loup; la natalité de l'orignal varie aléatoirement jusqu'à 40 % par an; B) chasse de l'orignal (9 %) et du caribou (8 %) sans piégeage du loup; la natalité de l'orignal varie annuellement de façon aléatoire (0-40 %); C) chasse de l'orignal (9 %) et du caribou (8 %) sans piégeage du loup; la natalité de l'orignal et du caribou varient annuellement de façon aléatoire, entre 0 et 40 % et 0 et 20 % respectivement.	13
Annexe 1. Modèle Stella décrivant les relations entre l'orignal, le loup et le caribou.....	27

1. INTRODUCTION

L'hypothèse d'exploitation des écosystèmes (HSS, OFAN ou EEH selon les auteurs) prédit que le nombre de niveaux trophiques et les facteurs de régulation des populations dépendent de la productivité primaire du milieu (Oksanen *et al.* 1981; Oksanen 1988, 1992; Oksanen et Oksanen 2000). Dans les milieux très pauvres (haut arctique, déserts; productivité $<40 \text{ g/m}^2/\text{an}$), les écosystèmes ne comporteraient que des communautés végétales, régularisées par la compétition pour les ressources. Dans les milieux pauvres (toundra; $40\text{-}700 \text{ g/m}^2/\text{an}$), les plantes seraient régularisées par les herbivores. Les milieux plus productifs comporteraient trois niveaux trophiques régularisés par le haut (« top-down dominance »; Crête et Manseau 1996): les herbivores seraient régularisés par les carnivores si bien qu'ils auraient peu d'impact sur la végétation (Oksanen 1988); les carnivores et les plantes seraient alors régularisés par la compétition intraspécifique. Dans les milieux pauvres, les espèces gagnantes seraient celles qui sont les mieux adaptées pour exploiter intensément les ressources (stratégie k) alors que dans les milieux riches, la stratégie la plus favorable serait l'échappement aux prédateurs (espèces « élusives »; stratégie r) (Oksanen 1992).

Le caribou semble répondre assez fidèlement au modèle EEH puisque les facteurs régulateurs varient entre les écotypes. Dans la toundra, le milieu est très peu productif, la capacité de support est faible et les communautés biologiques sont peu diversifiées. Sur certaines grandes îles de l'Arctique, les prédateurs sont absents (Ouellet *et al.* 1996). En pareil cas, les populations de caribou sont régularisées par la compétition pour nourriture et répondent à un modèle de Verhulst (croissance logistique). Le taux net de croissance dépend de la densité : la population grandit de façon exponentielle au début, puis son taux de croissance fléchit graduellement au fur et à mesure que la population s'approche de la capacité de support du milieu. Des pics de densité de l'ordre de 60 à 100 caribous par 100 km^2 ont été observés sur l'île Coast, dans la Baie d'Hudson, où le caribou est présent depuis au moins le début du 20^e siècle (Ouellet *et al.* 1996). Des mortalités hivernales massives par inanition sont parfois observées à cause d'une sur-utilisation de la nourriture ou à cause de facteurs indépendants de la densité, par exemple, lorsque des conditions climatiques (ex. : verglas) empêchent l'accès à la nourriture (Reimers 1982).

Les populations de caribous semblent également régularisées par la nourriture dans la toundra continentale. Les caribous y font de grandes migrations et échappent ainsi à la prédation durant une partie de l'année parce que les loups demeurent confinés à leur territoire exclusif et surtout parce que, durant l'été, ils ne peuvent s'éloigner du terrier où ils élèvent leurs louveteaux (Bergerud 1996). Dans ces milieux, la prédation est généralement un facteur limitatif non négligeable, ralentissant la croissance de la population, mais elle demeure indépendante de la densité : les populations grandissent moins rapidement qu'en absence de prédateurs, mais le taux de prédation n'augmente pas en fonction de l'abondance des caribous. Ceux-ci finissent donc par exploiter toute la production annuelle de nourriture d'été (Bergerud 1996; Crête et Doucet 1996) ou d'hiver (Ouellet *et al.* 1994, 1996, 1997) ce qui affecte le taux de conception, les mortalités par inanition et la mortalité printanière des faons. Des densités de l'ordre de 60 à 110 caribous par 100 km² ont également été rapportées pour ce type de milieu (Messier *et al.* 1988; Seip 1991). Considérant l'accroissement annuel de la biomasse de lichen, qui est la principale source de nourriture du caribou (Gauthier *et al.* 1989), et les pertes dues au piétinement par les animaux, Arsenault *et al.* (1997) ont estimé la capacité de support à environ 20 caribous par 100 km². D'ailleurs, des densités supérieures ne semblaient pas se maintenir.

Dans la forêt boréale, la capacité de support n'est pas connue précisément. En se basant sur la biomasse de lichen, Crête et Manseau (1996) estimaient qu'elle serait au moins égale à celle notée dans la toundra, sinon supérieure, puisqu'on y retrouve d'importantes sources alternatives de nourriture (feuilles et ramilles d'arbres et arbustes décidus) et que le climat y est plus favorable. Dans le centre est du Québec, la capacité de support des lichens terrestres a récemment été estimée à environ 4,1 à 7,7 caribous par 100 km² (Courtois *et al.* 2002). Malgré une capacité de support relativement élevée, les populations forestières de caribous demeurent très faibles, de l'ordre de un à trois individus par 100 km² (Seip 1991; Courtois *et al.* 2002), et beaucoup sont en déclin en Amérique du Nord (AWCCDC 1996). Ceci montre que, les caribous forestiers ne sont pas actuellement régularisés par la compétition intraspécifique pour la nourriture. Les

principaux facteurs limitatifs seraient la chasse et la prédation (AWCCSDC 1996; Stuart-Smith *et al.* 1997; Courtois *et al.* 2002).

Toutefois, les densités de caribous sont manifestement trop faibles dans la forêt boréale pour supporter des populations viables de loups. Cette espèce serait maintenue par l'orignal, un cervidé plus gros et plus abondant qui vit généralement à des densités de 10 à 20 par 100 km² (Courtois 1991). Messier (1985) estime qu'une meute de loups ne peut se maintenir sans proie alternative (ex. : cerf de Virginie) s'il y a moins de 20 orignaux par 100 km². Comme le caribou ne pèse qu'environ 100-117 kg en comparaison de 374-383 kg pour l'orignal, une densité d'environ 63-76 caribous par 100 km² serait nécessaire pour soutenir le loup, soit 20 à 70 fois plus qu'il y en a présentement.

À cause de la faible densité du caribou, il n'existerait pas de mécanisme régulateur entre cette espèce et le loup dans la forêt boréale (Seip 1991). Ce prédateur serait régularisé par l'abondance de l'orignal (Messier 1994). Par conséquent, une augmentation de l'abondance de l'orignal entraînerait un accroissement du nombre de loups, indépendamment du caribou. Les loups, plus nombreux, entreraient alors plus fréquemment en contact avec le caribou qui verrait ainsi son abondance diminuer, éventuellement jusqu'à l'extinction (Seip 1991). L'effet limitatif du loup est appuyé par des données empiriques montrant que l'abondance du caribou décroît lorsqu'il y a plus de 0,60 à 0,65 loup par 100 km² (Bergerud et Elliot 1986; Bergerud 1996). De même, un contrôle du loup entraîne un accroissement des populations de caribous et d'orignaux (Boertje *et al.* 1996).

La nécessité pour le caribou d'adopter des stratégies d'évitement des prédateurs et des autres cervidés pour assurer sa survie fait maintenant consensus au sein de la communauté scientifique (Bergerud *et al.* 1984; Bergerud 1985, 1996; Seip 1991, 1992; AWCCSDC 1996; Cumming *et al.* 1996; Stuart-Smith 1997; Rettie et Messier 1998; Courtois *et al.* 2002). Toutefois, les mécanismes régissant les relations entre le caribou, l'orignal et le loup sont encore mal connus. Faute d'étude à long terme, on ne sait toujours pas s'il est possible de maintenir des populations viables de caribous dans la

forêt boréale en présence d'orignaux et de loups. On peut en douter compte tenu que les densités de caribou sont très faibles dans les milieux fragmentés, que sa mortalité augmente lorsque son domaine vital est entouré de milieux fragmentés (voir chapitre 6) et que ses stratégies d'utilisation de l'habitat sont altérées dans des environnements très fragmentés (chapitre 7).

Dans cette étude, nous utilisons des simulations pour explorer les effets de diverses mesures de gestion sur les changements d'abondance du caribou dans un contexte d'interdépendance des populations d'orignaux, de loups et de caribous. Le modèle est basé sur quatre postulats : en absence de prédation ou lorsque les prédateurs sont contrôlés, les populations de caribous et d'orignaux sont régularisées par la compétition pour la nourriture (Messier 1994; Crête et Manseau 1996); les populations de loups sont régularisées par l'abondance de l'orignal (Messier 1994); la prédation du caribou est indépendante de sa densité (Seip 1991) mais son taux de prédation est fonction de l'abondance du loup (Bergerud et Elliot 1986); il n'y a pas d'immigration ni d'émigration des individus ou ces deux sources de variation s'équivalent. Les résultats obtenus aideront à orienter les stratégies de gestion des populations d'orignaux, de loups et de caribous dans la forêt boréale.

2. MÉTHODES

Les simulations décrivent les changements d'abondance du caribou, de l'original et du loup dans un site d'étude fictif de 1 000 km² où ces trois populations interagissent. Les conditions initiales ont été établies à partir des données publiées.

2.1 Paramètres de la population de caribous

Le taux de croissance annuel maximal du caribou a été basé sur les observations faites sur l'île Southampton, dans la Baie d'Hudson (Ouellet *et al.* 1996, 1997). En 1991, cette population adulte fut estimée à $13\,700 \pm 1\,580$ adultes, soit un taux de croissance annuel de 0,25 depuis sa réintroduction en 1967 ($N_t = N_0 \cdot e^{rt}$ d'où $13\,700 = e^{r \cdot 24}$; où N_t = nombre au temps t , N_0 = nombre au temps 0, r = taux de croissance; t = temps en années). Aucun ralentissement du taux de croissance n'était notable, si bien que ce taux de croissance peut s'apparenter au maximum atteignable par une population de caribous soumise à une chasse négligeable (<1 % par année) et en absence de prédation.

La capacité de support des lichens terrestres a été fixée 20 à caribous par 100 km² (Crête et Manseau 1996; Arsenault *et al.* 1997). La densité hivernale a été estimée à 1,63 par 100 km², avec 16 % de faons dans la population et des pertes annuelles de 3 % par prédation et de 8 % par la chasse (sportive et autochtone) chez les adultes (Gingras et Malouin 1993; Courtois *et al.* 2001, 2002).

2.2 Paramètres de la population d'originaux

Le taux de croissance annuel maximum de la population d'originaux a été estimé à 25 %, tel qu'observé à Terre-Neuve en absence de prédation (Fryxell *et al.* 1988), une valeur semblable à celles observées dans le centre-sud du Québec (23-24 %; Laurian *et al.* 2000). Les autres paramètres proviennent de travaux réalisés dans le centre-est du Québec. À cet endroit, les densités sont d'environ 3,0 originaux par 100 km² (Gingras *et al.* 1989). La capacité de support de l'habitat a été estimée à 84 originaux par 100 km² en

se basant sur la production annuelle de ramilles décidues utilisables en hiver (Courtois *et al.* 1993). Le taux de mortalité naturelle a été évalué à 9,2 % par année (dont 4,5 % étaient attribuables à d'autres causes que la prédation) alors que la chasse prélevait environ 9,0 % du cheptel annuellement (Courtois *et al.* 1993, 1994b). Certaines simulations font intervenir des variations annuelles stochastiques du taux de naissance afin de mimer les changements de la productivité (0,56 à 1,00) engendrés par les variations des précipitations nivales et des températures estivales (Crête et Courtois 1997).

2.3 Description du modèle

Le modèle considère la population de loups comme un paramètre de la population d'orignaux d'après le modèle de prédation de Messier (1994, 1995). À partir de 27 études nord-américaines, cet auteur a montré qu'il était possible de prédire l'abondance du loup en fonction de la densité de l'orignal (réponse numérique : $\text{loups}/1\,000\text{ km}^2 = 58,73 [\text{orignaux}/\text{km}^2 - 0,031]/[0,76 + \text{orignaux}/\text{km}^2]$; $r^2 = 0,62$). Cependant, l'impact du loup sur les orignaux n'est pas linéaire. Le nombre d'orignaux tués en hiver par loup par 100 jours (killing rate; réponse fonctionnelle) augmente exponentiellement en fonction de la densité des proies puis fléchit et diminue au-delà de 0,65 orignal/ km^2 (orignaux par loup par 100 jours = $3,36 \text{ orignaux par km}^2/[0,46 + \text{orignaux par km}^2]$; $r^2 = 0,53$). Dans ce modèle, la réponse totale est le produit de la réponse numérique et de la réponse fonctionnelle. Ces équations ont été retenues dans les simulations pour prédire la densité du loup et le taux de prédation de l'orignal. Conformément aux recommandations de Messier (1994), un facteur de correction 0,71 a été appliqué pour estimer le taux de prédation annuel à partir des taux hivernaux et les valeurs par 100 jours ont été transformées en taux annuels par règle de trois. Compte tenu de la faible biomasse de caribou disponible, nous n'avons pas jugé pertinent d'inclure un mécanisme favorisant la survie du loup en fonction de l'abondance du caribou.

La présence du loup dans un site donné amène un certain taux de prédation sur le caribou, lequel a été estimé à l'aide du modèle de Bergerud et Elliot (1986), sans dépendance de la

densité. La prédation s'exerce à la fois sur les faons et sur les adultes. À cet effet, Bergerud et Elliot (1987) ont revu 17 études nord-américaines et ont pu prédire le taux annuel de recrutement (% de faons en hiver = $e^{(3,340-0,127 \text{ loups}/1000 \text{ km}^2)}$; $r^2 = 0,69$) et le taux de mortalité annuel total des adultes en fonction de la densité du loup (% mortalité adultes = $4,766 + 0,699 \text{ loups par } 1000 \text{ km}^2$; $r^2 = 0,0,73$). Ces deux équations ont été retenues dans le modèle pour prédire l'impact du loup sur la population de caribous.

Le modèle a été complété en ajoutant des paramètres permettant d'inclure les taux de mortalité attribuables à la chasse de l'orignal, à celle du caribou et au piégeage du loup. Ces taux de mortalité ont été considérés additifs aux mortalités naturelles. Finalement, le modèle inclut des paramètres permettant de simuler l'influence d'événements stochastiques sur le taux de natalité de l'orignal (Crête et Courtois 1997). Le modèle a été élaboré à l'aide du logiciel Stella 4.0 (annexe 1).

2.4 Simulations réalisées

Des simulations préliminaires portant sur les populations de caribous et d'originaux prises isolément ont été réalisées à l'aide du modèle de Verhulst ($r \cdot N \cdot [1 - N/KCC]$; où r = taux de naissance, N = effectif et KCC = capacité de support du milieu) et en utilisant les valeurs initiales décrites antérieurement. Ces premières analyses ont permis d'illustrer l'évolution de populations régularisées par la compétition intraspécifique pour la nourriture. Par la suite, nous avons utilisé le modèle complet où les trois populations interagissent pour vérifier l'influence de divers scénarios de gestion. Dans un premier temps nous avons décrit l'évolution probable des populations dans les circonstances qui prévalaient jusqu'à l'automne 2000 (chasse de l'orignal et du caribou, pas de piégeage du loup). Par la suite, nous avons simulé l'effet de l'arrêt de la chasse du caribou, du contrôle du loup et d'une accentuation de la chasse de l'orignal pour finalement inclure l'effet de changements environnementaux stochastiques.

3. RÉSULTATS

3.1 Modèles de Verhulst chez le caribou et l'orignal

En absence de chasse et de prédation, les caribous atteignent la capacité de support en 53 ans, leur nombre passant de 16 à 200 durant cette période. La moitié de cette valeur est atteinte en 10 ans. Du point de vue de la gestion, cette dernière estimation (0,5 K) est importante parce qu'elle correspond à la densité permettant d'exploiter la population selon le principe du rendement maximum soutenu. Ainsi, dans notre site fictif de 1 000 km², 12 caribous pourraient être chassés annuellement tout en stabilisant la population à 100 individus. Avec des mortalités naturelles de 3 %, 0,5 K est atteint en 12 ans avec un potentiel de récolte de neuf caribous. En pareil cas, la population se stabilise à 176 individus après 59 ans et n'atteint donc pas la capacité de support. Avec des prélèvements anthropiques de 8 %, la population atteint 0,5 K après 28 ans et ne dépasse pas 112 caribous après 100 ans.

En absence de mortalités, les 30 orignaux initiaux permettent d'atteindre la capacité de support (840 orignaux) en 62 ans. Le rendement maximum soutenu (52 orignaux) est obtenu en 13 ans. Avec des mortalités naturelles de 9 %, 0,5 K est atteint en 25 ans mais, la population totale n'atteint que de 537 orignaux après 100 ans. En ajoutant des mortalités par chasse de 9 %, la population ne compte que 234 orignaux (0,28 K) après 100 ans.

3.2 Modèle de prédation chez l'orignal

Dans le modèle de prédation, la population de loups est soutenue par la population d'orignaux et la régularise. Dans ce modèle, l'abondance des loups augmente en fonction de l'abondance de l'orignal mais le taux de prédation s'accroît également proportionnellement à l'abondance de la proie si bien que la densité de l'orignal plafonne à 65,0 individus par 100 km² (Messier 1995). À ce moment, la densité du prédateur atteint 2,58 loups par 100 km² (Messier 1994).

3.3 Modèle complet : interdépendance des populations

3.3.1 Chasse de l'orignal et du caribou sans piégeage du loup

Lorsque l'orignal et le caribou sont exploités à des taux respectifs de 9 et 8 % en absence de piégeage du loup, l'abondance de l'orignal passe de 30 à 110 individus en 55 ans puis se stabilise à ce niveau (figure 1). Parallèlement, on note une augmentation du loup qui voit ses effectifs monter à cinq individus. À ce moment, le taux de prédation de l'orignal atteint 8 % par année ce qui stabilise le système orignal-loup. Dans cette simulation, l'effectif de caribous passe de 16 à 40 individus en 14 ans, puis diminue graduellement pour presque disparaître en 100 ans (deux caribous). Le déclin est entamé lorsque la densité de l'orignal et celle du loup atteignent respectivement 7,6 et 0,32 individus par 100 km².

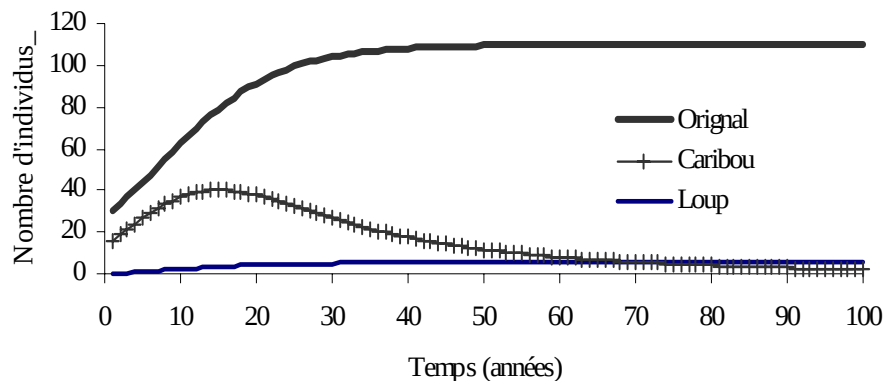


Figure 1. Évolution des populations d'orignaux, de loups et de caribous en présence de chasse de l'orignal (9 % par an) et du caribou (8 %) sans piégeage du loup.

3.3.2 Arrêt de la chasse du caribou

L'arrêt de la chasse du caribou n'influence pas les tendances des populations d'orignaux et de loups, les paramètres de ces populations n'ayant pas été modifiés (figure 2). Toutefois, l'arrêt de la chasse du caribou lui permet d'augmenter ses effectifs pendant 22 ans pour atteindre 94 individus. Cependant, son abondance décroît aussitôt que l'orignal augmente suffisamment (9,5 orignaux/100km²) pour supporter 0,45 loup par 100 km². Le

caribou n'est toutefois pas éliminé et la population se stabilise aux environs de 64 individus (6,4 caribous par 100 km²).

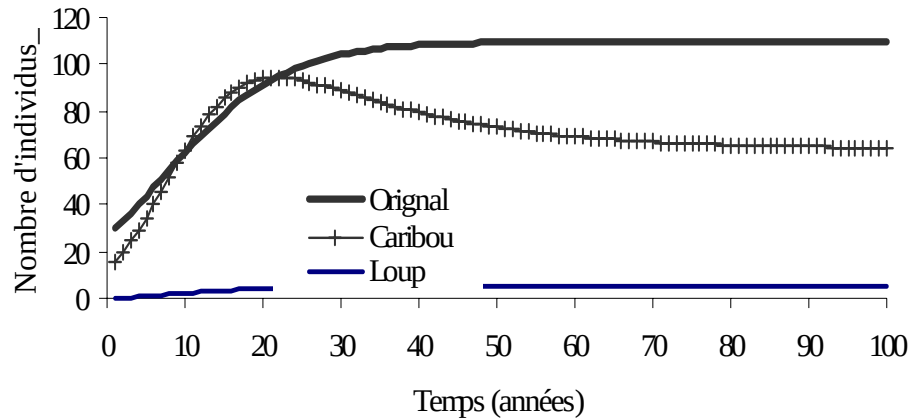


Figure 2. Évolution des populations d'orignaux, de loups et de caribous en présence de chasse de l'orignal (9 % par an), sans chasse du caribou et sans piégeage du loup.

3.3.3 Piégeage du loup

Les paramètres de la simulation précédente ont été retenus pour la troisième simulation, sauf que nous avons piégé les loups à un taux de 30 % annuellement, soit le taux qui prévaut généralement dans les territoires publics du Québec (Larivière *et al.* 2000). Cette stratégie de gestion n'est que légèrement plus avantageuse puisque l'abondance du loup s'accroît malgré tout rapidement, parallèlement à l'augmentation de la population d'orignaux (figure 3). Les densités à 100 ans sont de 0,5 loup et 14,1 orignaux par 100 km². La population de caribous atteint 109 individus après 23 ans, mais décline par la suite et se stabilise à environ 75 individus (7,5 caribous par 100 km²).

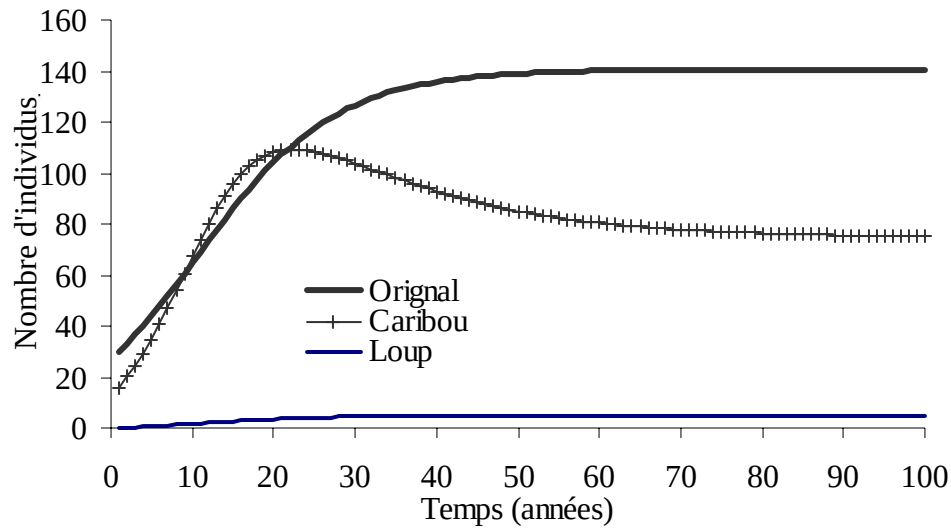


Figure 3. Évolution des populations d'orignaux, de loups et de caribous en présence de chasse de l'orignal (9 % par an), sans chasse du caribou mais en piégeant le loup (30 %).

3.3.4 Chasse intensive de l'orignal

Dans la quatrième simulation, nous avons chassé plus intensément l'orignal (15 %), mais avons arrêté le piégeage du loup (figure 4). Cette situation permet de contenir la population d'orignaux à une densité relativement basse (6,1 orignaux/100 km²) ce qui entraîne de faibles effectifs de loups (< 0,22 loup/100 km²). Cette modalité de gestion est très favorable au caribou dont les effectifs atteignent 146 individus après 30 ans et se stabilisent par la suite à 141 caribous (14,1 par 100 km²).

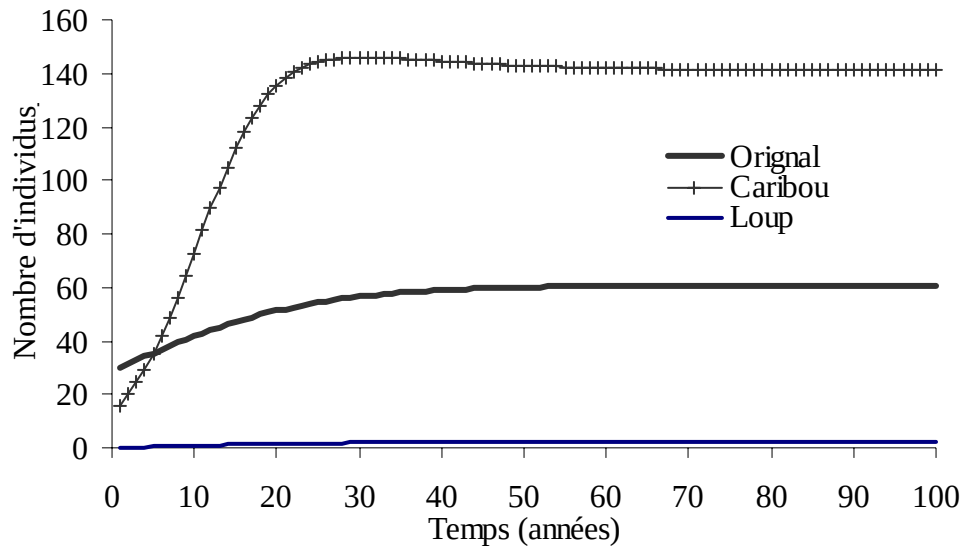


Figure 4. Évolution des populations d'orignaux, de loups et de caribous en accentuant la chasse de l'orignal (15 % par an), sans chasser le caribou et sans piéger le loup.

3.3.5 Effet des variations aléatoires de l'environnement

En introduisant des variations annuelles aléatoires, chaque simulation produit un résultat différent. Les variations stochastiques du taux de natalité de l'orignal induisent des fluctuations annuelles de l'abondance de l'orignal et du loup et ces deux espèces se maintiennent à un niveau plus inférieur que dans les simulations précédentes. Cette situation est plus favorable au caribou. En présence de chasse de l'orignal, sans piégeage du loup et sans chasse du caribou, les effectifs de cette dernière espèce augmentent jusqu'à 125-135 individus et se stabilisent à ce niveau (figure 5a). Lorsqu'on réintroduit la chasse du caribou, ses effectifs se stabilisent généralement aux environs de 50 à 60 individus (figure 5b) ou aux environs 35 caribous si l'environnement fait diminuer sa natalité aléatoirement jusqu'à 20 % annuellement (figure 5c).

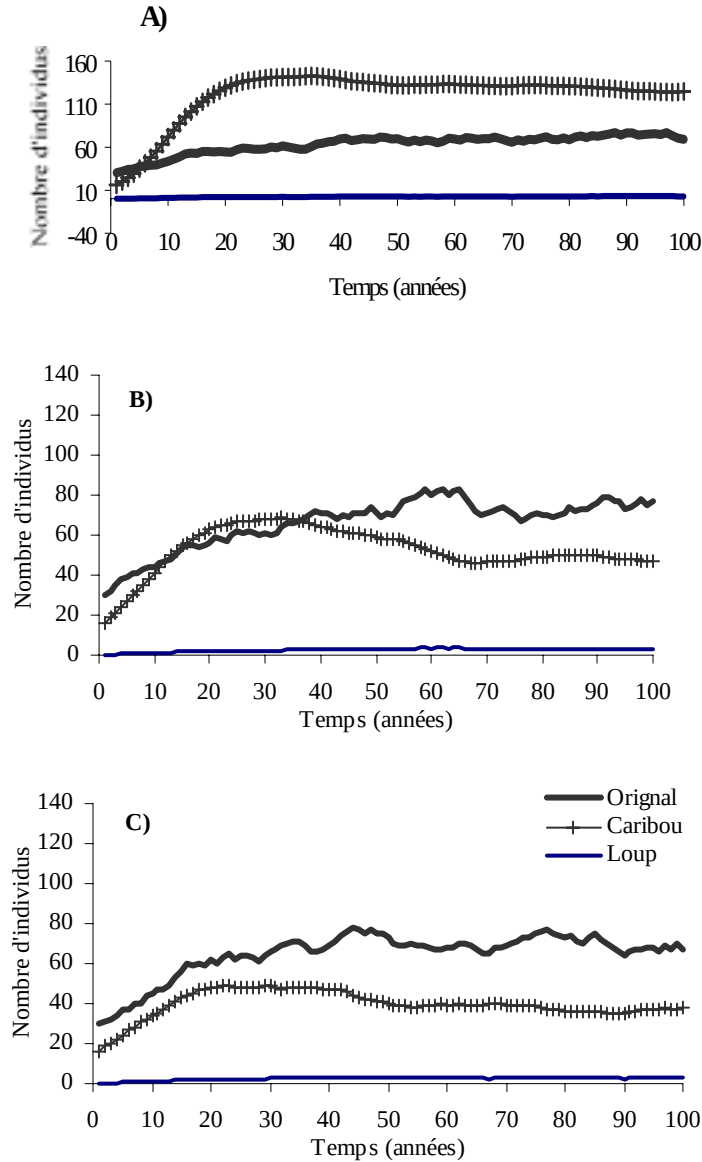


Figure 5. Évolution des populations d'originaux, de loups et de caribous selon divers modes de gestion et en faisant varier aléatoirement le taux de natalité de l'orignal (deux premières simulations) et du caribou (dernière simulation). A) chasse de l'orignal (9 %), sans chasse du caribou et sans piégeage du loup; la natalité de l'orignal varie aléatoirement jusqu'à 40 % par an; B) chasse de l'orignal (9 %) et du caribou (8 %) sans piégeage du loup; la natalité de l'orignal varie annuellement de façon aléatoire (0-40 %); C) chasse de l'orignal (9 %) et du caribou (8 %) sans piégeage du loup; la natalité de l'orignal et du caribou varient annuellement de façon aléatoire, entre 0 et 40 % et 0 et 20 % respectivement.

3.3.6 *Points d'équilibre du modèle*

Le point d'équilibre théorique pour le modèle de régulation par la prédation est de 65,0 orignaux et 2,58 loups par 100 km² (Messier 1994). Dans le modèle orignal-loup-caribou, les points d'équilibre diffèrent des valeurs théoriques. À titre d'exemple, pour la dernière simulation qui nous paraît illustrer une situation naturelle probable, les populations se stabilisent aux environs de 6-8 orignaux et 0,2-0,3 loup par 100 km² à cause des effets cumulés des facteurs limitatifs (mortalités naturelles autres que la prédation, la chasse et le piégeage) ou régulateurs (capacité de support) externes à la boucle de rétroaction orignal-loup (figure 6). De plus, même s'il n'y a pas de rétroaction entre le caribou et le loup, le système se stabilise à environ de 3-5 caribous par 100 km². Dans les simulations sans variation aléatoire induite par l'environnement, les points d'équilibre sont aux environs de 7-10 orignaux, 0,3-0,5 loup et 3-14 caribous par 100 km².

4. DISCUSSION

Le modèle orignal-loup-caribou suggère des pistes intéressantes à considérer pour la gestion de ces trois espèces. Seip (1991, 1992) a suggéré que la prédation pouvait éliminer le caribou forestier lorsque le loup est soutenu par une autre espèce parce qu'il n'y a pas de mécanisme de rétroaction diminuant l'impact du loup lorsque le caribou décline. Bien que cette hypothèse semble exacte, nos simulations montrent qu'il y a plusieurs modalités de gestion qui permettent de limiter l'expansion du loup et de maintenir le caribou. Le contrôle du loup pourrait être envisagé (Bergerud et Elliot 1986; Seip 1991), mais cette modalité n'a qu'un impact mineur à moins d'effectuer un contrôle très intensif. Le taux de piégeage usuel exercé par les trappeurs n'est pas suffisant pour empêcher l'expansion du loup : à cause d'un taux de natalité élevé, ces populations se rétablissent rapidement si l'orignal est assez abondant. L'arrêt de la chasse du caribou paraît plus efficace. Cette modalité lui permet de tripler ses effectifs à long terme si la population d'originaux n'augmente pas de façon très importante, ce qui est le cas lorsque la capacité de support du milieu est relativement faible pour cette espèce.

La meilleure mesure consiste toutefois à maintenir des densités d'originaux faibles par des mesures adéquates de gestion des populations et des habitats. De densités d'originaux basses impliquent également de faibles densités de loups et peu de prédation sur le caribou. La gestion de la chasse s'avère la mesure la plus facile à appliquer. La chasse de l'orignal est très prisée si bien que le taux d'exploitation de cette espèce peut facilement atteindre 15 % lorsqu'on permet l'abattage de tous les segments de la population (mâles et femelles adultes ainsi que les faons) et qu'on ne contingente pas le nombre de chasseurs. En pareil cas, nos simulations suggèrent que la densité de l'orignal se maintient à moins de 7 individus par 100 km² et la densité du loup demeure inférieure à 0,22 par 100 km² si bien que la prédation du caribou reste faible. Son recrutement annuel est alors d'environ 19-20 % et le taux de prédation des adultes est d'environ 7-8 %. La population de caribous peut alors quadrupler en une trentaine d'années. Même en maintenant la chasse du caribou, celui-ci peut doubler ou tripler ses effectifs à long terme, dépendamment de l'importance des variations dues aux facteurs environnementaux.

Les densités d'orignaux sont généralement plus élevées dans les habitats perturbés et les jeunes forêts riches en brout feuillu (Timmernann et McNicol 1988). On peut donc limiter leur expansion en évitant les coupes forestières dans les sites fréquentés par le caribou et en favorisant la régénération résineuse.

Dans notre modèle, la densité du loup dépend exclusivement de la densité de l'orignal. Cette hypothèse est en bonne partie justifiée parce que, d'une part, la présence de cervidés est nécessaire pour soutenir le loup (Messier 1994, 1995) et que, d'autre part, la densité du caribou est trop faible pour représenter une source soutenue de nourriture. Un autre cervidé, le cerf de Virginie, peut être une proie importante en hiver mais cette espèce n'est pas présente dans le nord de la forêt boréale où l'on retrouve le caribou. Dans les sites fréquentés par le caribou forestier, le castor est la seule autre source de nourriture alternative quelque peu importante pour le loup. Celui-ci l'utilise certainement durant l'été, mais le castor est peu disponible durant l'hiver. Il demeure alors confiné à sa hutte et se déplace principalement sous la glace pour atteindre la nourriture qu'il a accumulée dans l'étang durant l'automne.

Il faut toutefois mentionner que les résultats des simulations sont fortement dépendants des modèles utilisés. Ainsi, il se peut que les densités de loups et l'impact sur le caribou soient plus élevés que ce qui est prédit par les modèles. Larivière *et al.* (2000) ont utilisé le nombre de hurlements de loups entendus par les chasseurs pour prédire la densité du loup. Pour la réserve faunique de Port-Cartier - Sept-Îles, située dans l'aire de répartition continue du caribou forestier, ils ont estimé une densité de 0,85 loup par 100 km² alors que le modèle de Messier (1994) prédit une densité de 0,22 loup par 100 km² pour la même abondance d'orignaux (6 par 100 km²). Seul un inventaire du loup permettrait d'estimer son abondance. Cependant, si le modèle de Larivière *et al.* (2000) s'appliquait mieux aux sites fréquentés par le caribou forestier, des mesures plus restrictives que celles qui sont suggérées par notre modèle seraient nécessaires pour maintenir le caribou en présence de l'orignal et du loup. De même, comme pour l'orignal, le taux de croissance du caribou est influencé négativement par certaines variables environnementales, par exemple les conditions de neige (Schaefer et Messier 1991).

Ainsi, les simulations qui n'incluent pas d'influence de tels facteurs limitatifs stochastiques sont susceptibles de donner des résultats trop optimistes.

Bergerud et Elliot (1986) estiment que l'abondance du caribou décline lorsque la densité du loup dépasse 0,65 individu par 100 km². Dans nos simulations, l'abondance du caribou diminuait dès que la population de loup dépassait 0,45 individu par 100 km². Les déclin du caribou suivaient toujours une phase d'expansion si bien que les mécanismes dépendants de la densité (rapprochement de la capacité de support du milieu) commençaient à intervenir de façon perceptible et s'ajoutaient aux effets de la prédation. La capacité de support que nous avons retenue (20 par 100 km²; Arsenault *et al.* 1997) est peut-être même trop élevée compte tenu des estimations récentes (4,1-7,7 par 100 km²; Courtois *et al.* 2002) ce qui incite à la prudence quant aux choix de gestion.

Des améliorations pourraient être apportées au modèle. La plus importante serait de considérer la population de loups comme un réservoir plutôt qu'un paramètre de la population d'originaux. Ceci permettrait de tenir compte d'autres variables influençant la population de loups (ex. : autres proies, paramètres démographiques spécifiques à la région étudiée, etc.). Ces variables non contrôlées et les erreurs de mesure expliquaient environ 40 % de la variance de la densité du loup dans les études consultées par Messier (1994).

On pourrait aussi modifier le modèle pour inclure la capacité du caribou à soutenir la population de loup. Il suffirait probablement d'utiliser le modèle utilisé pour l'original en ajustant la réponse fonctionnelle proportionnellement à la biomasse ajoutée par la présence du caribou. Ceci n'aurait pas d'influence en faible densité de caribou mais améliorerait probablement la fiabilité du modèle pour les fortes densités de cette espèce.

De plus, au lieu de considérer les populations comme des réservoirs globaux, on pourrait les traiter par groupe d'âge et de sexe pour raffiner les réactions démographiques. Cependant, ces dernières modifications changeraient probablement peu les résultats si la proportion de mâles et de femelles adultes demeure relativement équilibrée. Si l'on se fie aux analyses de sensibilité effectuées par Michel *et al.* (1994), l'évolution des

populations d'originaux est peu sensible à la structure d'âge mais dépend fortement du taux de recrutement qui lui est fortement influencé par la productivité et l'importance relative des femelles dans la population.

Finalement, il serait intéressant de développer un modèle de dispersion pour étudier la possibilité d'exclure le loup d'un site, par exemple en aménageant l'habitat pour qu'il soit peu propice à l'orignal. Un tel modèle pourrait être basé sur l'importance et l'orientation des déplacements du loup entre deux périodes d'alimentation. On pourrait ainsi déterminer quelle devrait être la taille minimale d'un territoire aménagé (réserve à caribou) pour éviter que le loup n'entre en contact avec le caribou.

REMERCIEMENTS

Les auteurs tiennent à remercier Pierre Etcheverry pour les discussions lors de l'élaboration du modèle et son aide pour le choix des paramètres. Ce travail a été financé par la Société de la faune et des parcs du Québec, le ministère des Ressources naturelles du Québec, l'Association des manufacturiers de bois de sciage du Québec, la Fondation de la faune du Québec, Abitibi-Consolidated Inc. et Kruger (Scierie-Manic).

LISTE DES RÉFÉRENCES

- ARSENAULT, D. N. VILLENEUVE, C. BOISMENU, Y. LEBLANC et J. DESHAYE. 1997. Estimating lichen biomass and caribou grazing on the winter grounds of northern Québec: an application of fire history and Landsat data. *Journal of Applied Ecology* 34: 65-78.
- AWCCSDC - Alberta Woodland Caribou Conservation Strategy Development Committee. 1996. Alberta's woodland conservation strategy. Draft # 100. 55 p.
- BERGERUD, A.T. 1985. Antipredator strategies of caribou: dispersion along shorelines. *Canadian Journal of Zoology* 63: 1324-1329
- BERGERUD, A.T. 1996. Evolving perspectives on caribou population dynamics, have we got it right yet? *Rangifer*, Special Issue 9: 95-116.
- BERGERUD, A.T. et J.P. ELLIOT. 1986. Dynamic of caribou and wolves in northern British Columbia. *Canadian Journal of Zoology* 64: 1515-1529.
- BERGERUD, A.T., R.D. JAMINCHUK et D.R. CARRUTHERS. 1984. The buffalo of the North: woodland caribou at calving. *Am Behav.* 39: 360-368.
- BOERTJE, R.D., P. VALKENBURG et M.E. McNAY. 1996. Increases in moose, caribou, and wolves following wolf control in Alaska. *Journal of Wildlife Management* 60: 474-489.
- COURTOIS, R. 1991. Résultats du premier plan d'inventaires aériens de l'orignal au Québec, 1987-1991. Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Québec. 48 p.
- COURTOIS, R., M. CRÊTE et F. BARNARD. 1993. Productivité et dynamique d'une population d'orignaux du sud de la taïga québécoise. Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Québec. 52 p.
- COURTOIS, R., A. GINGRAS, C. DUSSAULT, L. BRETON et J.-P. OUELLET. 2001. Développement d'une technique d'inventaire aérien adaptée au caribou forestier. Société de la faune et des parcs du Québec, Québec. 22 p.
- COURTOIS, R., Y. LEBLANC, J. MALTAIS et H. CRÉPEAU. 1994a. Québec moose aerial surveys: methods to estimate population characteristics and improved sampling strategies. *Alces* 30: 159-171.
- COURTOIS, R., J.-P. OUELLET, L. BRETON, A. GINGRAS et C. DUSSAULT. 2002. Influence de la fragmentation du milieu sur l'utilisation de l'espace et la dynamique de population chez le caribou forestier. Ministère de l'Environnement et de la Faune, Québec. 44 p.

- COURTOIS, R., D. SIGOUIN, J.-P. OUELLET, A. BEAUMONT et M. CRÊTE. 1994b. Mortalité naturelle et d'origine anthropique de l'orignal au Québec. Ministère de l'Environnement et de la Faune, Québec. 53 p.
- CRÊTE, M. et R. COURTOIS. 1997. Limiting factors might obscure population regulation of moose (Cervidae: *Alces alces*) in unproductive forests. *Journal of Zoology* 242: 765-781.
- CRÊTE, M. et J. DOUCET. 1998. Persistent suppression in dwarf birch after release from heavy summer browsing by caribou. *Arctic Alpine Res.* 30: 126-132.
- CRÊTE, M. et M. MANSEAU. 1996. Natural regulation of cervidae along a 1000 km latitudinal gradient: change in trophic dominance. *Evolutionary Ecology* 10: 51-62.
- CUMMING, H.G., D.B. BEANGE et G. LAVOIE. 1996. Habitat partitioning between woodland caribou and moose in Ontario: the potential role of shared predation risk. *Rangifer*, Special Issue 9: 81-94.
- FRYXELL, J.M., W.E. MERCER et R.B. GELLATEL. 1988. Population dynamics of Newfoundland moose using cohort analysis. *Journal of Wildlife Management* 52: 14-21.
- GAUTHIER, L., R. NAULT et M. CRÊTE. 1989. Variations saisonnières du régime alimentaire des caribous du troupeau de la rivière George, Québec nordique. *Naturaliste canadien* 116: 101-112.
- GINGRAS, A., R. AUDY et R. COURTOIS. 1989. Inventaire aérien de l'orignal dans la zone de chasse 19 à l'hiver 1987-88. Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche. Québec. 58 p.
- GINGRAS, A. et B. MALOUIN. 1993. Inventaire aérien du caribou dans la zone de chasse 19 sud (partie ouest) en mars 1991. Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche. Québec. 26 p.
- LARIVIÈRE, S., H. JOLICOEUR et M. CRÊTE. 2000. Status and conservation of the gray wolf (*Canis lupus*) in wildlife reserves of Québec. *Biol. Conserv.* 94: 143-151.
- LAURIAN, C., J.-P. OUELLET, R. COURTOIS, L. BRETON et S. St-ONGE. 2000. The effects of intensive harvesting on moose reproduction. *Journal of Applied Ecology* 37: 515-531.
- MESSIER, F. 1985. Social organization, spatial distribution, and population density of wolves in relation to moose density. *Canadian Journal of Zoology* 63: 1068-1077.
- MESSIER, F. 1994. Ungulate population models with predation: a case study with North American moose. *Ecology* 75: 478-488.

- MESSIER, F. 1995. Trophic interactions in two Northern wolf-ungulate systems. *Wildlife Research* 22: 131-146.
- MESSIER, F., J. HUOT, D. LeHÉNAFF et S. LUTTICH. 1988. Demography of the George River caribou herd: evidence of population regulation by forage exploitation and range expansion. *Arctic* 41: 279-287.
- MICHEL, M-D., R. COURTOIS et J.-P. OUELLET. Simulation de l'effet de différentes stratégies d'exploitation sur la dynamique des populations d'originaux. Ministère de l'Environnement et de la Faune, Québec. 48 p.
- OUELLET, J.-P., S. BOUTIN et D.C. HEARD. 1994. Responses to simulated grazing and browsing of vegetation available to caribou in the artic. *Canadian Journal of Zoology* 72: 1426-1435.
- OUELLET, J.-P., D.C. HEARD et R. MULDER. 1996. Population ecology of caribou populations without predators: Southampton and Coats Island herds. *Rangifer*, Special Issue 9: 17-26.
- OUELLET, J.-P., D.C. HEARD, S. BOUTIN et R. MULDER. 1997. A comparaison of body condition and reproduction of caribou on two predator-free artic island. *Canadian Journal of Zoology* 75: 11-17.
- OKSANEN, L. 1988. Ecosystem organization: mutualism and cybernetics or plain darwinian struggle for existence? *American Naturalist* 131: 424-444.
- OKSANEN, L. 1992. Evolution of exploitation ecosystems I. predation, foraging ecology and population dynamics in herbivores. *Evololutionary Ecology* 6: 15-33.
- OKSANEN, L. et T. OKSANEN. 2000. The logic and realism of the hypothesis of exploitation ecosystem. *The American Naturalist* 155: 703-723.
- OKSANEN, L., D. STEPHEN, J.A. FRETWELL et N. PEKKA. 1981. Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. *American Naturalist* 118: 240-261.
- REIMERS, E. 1982. Winter mortality and population trends of reindeer on Svalbard, Norway. *Arctic and Alpine research* 14: 295-300.
- RETTIE, W.J. et F. MESSIER. 1998. Dynamics of Woodland caribou populations at the southern limit of their range in Saskatchewan. *Canadian Journal of Zoology* 76: 251-259.
- SCHAEFER, J.A. et F. MESSIER. 1991. The implications of environmental variability on caribou demography: theoritical consideration. *Rangifer*, Spec. Issue 7: 53-59.
- 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* 70: 1494-1503.
- STUART-SMITH, A.K., J.A. COREY, S. BOUTIN, D.H. HEBERT et A.B. RIPPIN. 1997. Woodland caribou relative to landscape patterns in northeastern Alberta. *Journal of Wildlife Management* 61: 622-633.
- TIMMERNANN, H.R., et J.G. MCNICOL. 1988. Moose habitat needs. *Forestry Chronicle* 64: 238-245.

ANNEXE

Annexe 1. Modèle Stella décrivant les relations entre l'original, le loup et le caribou.

