

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

**LA CONSERVATION DU CARIBOU FORESTIER DANS UN CONTEXTE
DE PERTE D'HABITAT ET DE FRAGMENTATION DU MILIEU**

THÈSE

PRÉSENTÉE À

L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

comme exigence partielle

du programme de doctorat en sciences de l'environnement

PAR

RÉHAUME COURTOIS

Octobre 2003

AVANT-PROPOS

Dubitatifs en apprenant la nouvelle, plusieurs m'ont mentionné qu'il s'agissait d'un drôle de défi personnel que d'entreprendre des études de troisième cycle si tardivement, à 47 ans. À vrai dire, ils avaient raison ! J'avais considérablement sous-estimé les efforts requis. Malgré le support indéfectible de mon employeur, je dois admettre qu'il fut passablement difficile de concilier études, travail et vie familiale. Aussi, mes premières pensées iront à ma conjointe, Estelle Rondeau, ainsi qu'à mes deux filles, Julianne et Émilie, qui ont dû et ont su composer avec un membre de la famille absent ou retranché devant son ordinateur. Cette aventure aura duré plus de quatre années alors que je n'en prévoyais que trois. Qu'importe ! *A posteriori*, il me semble que le travail n'a pas été inutile. Il m'a permis d'accroître considérablement mes connaissances, ce qui est bien, mais aussi mon humilité, ce qui est bien mieux...

Je crois aussi que mes collègues et moi avons accumulé une somme d'informations non négligeable sur le caribou forestier. Ces données ont été utiles pour orienter les stratégies de protection de cet écotype et consolider ou mettre en place diverses initiatives de conservation qui seront inévitablement à l'avantage du caribou.

Si ces initiatives ont vu le jour, c'est grâce au support constant de nombreuses personnes. Au premier chef, je voudrais mentionner mon patron à la Société de la faune et des parcs du Québec, René Lesage, qui m'a proposé ce projet et m'a offert les ressources nécessaires pour le réaliser. Je dois aussi signaler la très importante contribution de mes collègues et amis André Gingras, Claude Dussault, Laurier Breton, Sylvain St-Onge, Bruno Rochette et Doris Cooper qui m'ont accordé leur support durant toutes les phases du projet.

J'adresse un merci tout à fait spécial à Jean-Pierre Ouellet, mon directeur de thèse,

pour ses critiques stimulantes et son support constant lors de l'élaboration du devis de recherche et de la rédaction de la thèse. Deux collègues de longue date, François Potvin et Michel Crête, m'ont aussi fourni conseils et soutien, ce qui fut non seulement apprécié mais nécessaire, particulièrement pour la planification des travaux de terrain et la rédaction des articles. Pierre Drapeau, Jean-Pierre Ouellet, François Potvin et James Schaefer ont commenté la version préliminaire de la thèse et ont fourni de nombreux commentaires constructifs qui ont permis de clarifier plusieurs concepts.

Le projet 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), dont je remercie les gestionnaires pour la confiance accordée.

Le texte est écrit à la première personne du pluriel pour reconnaître la contribution de mes collaborateurs. Leur nom apparaît au début de chacun des chapitres. Comme auteur principal, j'ai conçu le devis de recherche, j'ai planifié et coordonné les travaux de terrain et j'y ai participé, j'ai choisi et appliqué les techniques d'analyses, j'ai interprété les résultats et j'ai produit les manuscrits qui ont été publiés (chapitres 2 et 5) ou soumis pour publication (chapitres 3 et 4) ou encore qui le seront ultérieurement (chapitres 6 à 9).

D'aucuns prétendront que la thèse n'est pas de forme usuelle. Eux aussi ont raison ! Plutôt que d'approfondir quelques thèmes, j'ai préféré une approche holistique qui m'apparaissait nécessaire pour combler le manque de connaissances sur le caribou forestier et pour identifier les étapes qu'il fallait parcourir pour assurer sa conservation. Cette approche a aussi le mérite de nous avoir permis de franchir quelques-unes de ces étapes. Les chapitres 1 à 4 et 8 à 10 utilisent cette approche. Les trois autres chapitres font intervenir la méthode scientifique.

RÉSUMÉ

L'écotype forestier du caribou des bois (*Rangifer tarandus caribou*) est en difficulté presque partout en Amérique du Nord. Le présent projet de recherche visait à acquérir les connaissances nécessaires pour assurer sa conservation au Québec. Un examen de la littérature scientifique et des données non publiées disponibles ont permis d'identifier cinq problèmes principaux : 1) la répartition, la densité et les effectifs totaux du caribou forestier n'étaient pas connus; 2) l'écotype forestier semblait vulnérable à la chasse et à la prédation, mais il n'existait pas de données précises sur sa dynamique de population et l'on ne connaissait pas la nature ni les effets des liens génétiques qu'il pouvait entretenir avec le caribou toundrique, très abondant; 3) ses préférences d'habitat n'étaient pas connues sur une base saisonnière; 4) sa vulnérabilité paraissait accrue en présence de coupes forestières mais cette situation n'avait pas été quantifiée; finalement, 5) les normes existantes pour la conservation du caribou et la protection de son habitat ne répondaient pas aux besoins du caribou.

Pour trouver des solutions à ces problèmes, nous avons d'abord jugé nécessaire de délimiter l'aire fréquentée par le caribou forestier au Québec, de standardiser les méthodes d'inventaire et de comparer la génétique des divers écotypes de caribous. Dans un site d'étude de 42 539 km², nous avons évalué l'impact des pertes d'habitat et de la fragmentation du milieu sur les stratégies d'utilisation de l'espace et de l'habitat de même que sur la dynamique de population. Ces travaux ont fait intervenir la génétique moléculaire, l'interprétation et la validation d'images satellitaires, l'inventaire forestier, la télémétrie VHF, la géomatique, les statistiques multivariées et la modélisation.

Dans un premier temps, nous avons synthétisé l'ensemble des informations disponibles sur le caribou forestier au Québec pour décrire et expliquer les changements d'abondance survenus depuis 150 ans et pour circonscrire à petite échelle les principales aires de concentration. Ce travail a montré des baisses d'effectifs jusqu'à la période actuelle, probablement à cause de la surexploitation par la chasse. Ce travail a aussi montré que le caribou forestier était intimement lié à la pessière à mousses, mais principalement dans les forêts de l'Est du Québec où le cycle des feux est très long, de l'ordre de 200 à 500 ans. Nous suggérons d'utiliser ces résultats pour circonscrire une aire où des pratiques forestières propices au caribou devraient être adoptées.

Pour délimiter les aires utilisées sur une base régionale et pour estimer les densités, nous suggérons un plan d'échantillonnage en deux phases où l'avion serait employé pour circonscrire les principaux réseaux de pistes à l'aide de virées équidistantes alors que l'hélicoptère servirait à dénombrer les caribous dans les réseaux de pistes délimités en avion. Compte tenu des très faibles densités et de l'agrégation des caribous, des simulations ont en effet montré qu'il fallait trouver tous les groupes principaux et les recenser pour obtenir un intervalle de confiance de $\pm 20\%$ ($\alpha = 0,10$). Cette approche a été testée avec succès et à coût raisonnable (4 \$/km²) dans le site d'étude ce qui a permis de proposer un plan quinquennal d'inventaires aériens du caribou forestier.

En utilisant des microsattellites de l'ADN nucléaire, nous avons montré que les caribous forestiers étaient distincts des écotypes toundrique et montagnard. Nous suggérons de les considérer comme des sous-espèces différentes. La génétique moléculaire a aussi montré que les caribous forestiers formaient une métapopulation. Les échanges génétiques sont donc importants pour maintenir la diversité génétique.

Toutefois, le taux d'hétérozygotie et la variabilité génétique étaient relativement élevés même dans les populations isolées. Nous en avons conclu que les principaux risques immédiats pour la conservation du caribou forestier étaient reliés à la dynamique des populations locales.

Dans le site d'étude, la télémétrie (68 femelles et 5 mâles adultes) a montré une organisation spatiale hiérarchique. Les caribous se regroupaient en neuf dèmes qui fréquentaient des territoires de 500 à 10 000 km², lesquels se regroupaient en trois populations locales plus ou moins exclusives à une échelle de 10 000 à 15 000 km². Ces populations étaient stables ou en léger déclin. Elles n'étaient pas limitées par la nourriture, la capacité de support des lichens terrestres étant trois à cinq fois plus grande que les populations estimées. Les principales causes de mortalité étaient la chasse et la prédation, mais leur importance relative variait entre les populations. Un inventaire aérien et la télémétrie ont montré l'influence de la coupe sur l'utilisation de l'espace, la dynamique de population et la sélection d'habitats. Les caribous évitaient les milieux fragmentés par la coupe forestière. En présence de milieux fragmentés, ils augmentaient leurs déplacements, agrandissaient la superficie de leurs domaines vitaux et diminuaient leur fidélité aux domaines vitaux saisonniers. Le taux de mortalité des caribous augmentait lorsque leur domaine vital était entouré de milieux fragmentés, la stratégie d'évitement des prédateurs étant alors compromise.

La télémétrie a aussi montré que le caribou sélectionne son habitat de façon hiérarchique. À l'échelle de son domaine vital annuel, il sélectionnait des habitats qui permettaient de diminuer les risques de prédation. À l'intérieur de son domaine vital, sur une base saisonnière, il sélectionnait les habitats qui lui offraient un compromis entre l'évitement des prédateurs, la recherche de nourriture et la rencontre de partenaires pour la reproduction. Aux deux échelles considérées, les caribous évitaient les milieux perturbés. Cependant, la fragmentation du paysage modifiait la sélection d'habitat à l'échelle du domaine vital, l'évitement des milieux perturbés n'existant plus dans les paysages très fragmentés, soit que les caribous n'y trouvaient plus suffisamment d'habitats propices, soit qu'ils donnaient priorité à la dispersion comme stratégie d'évitement des prédateurs. La continuité d'habitats favorables semble donc nécessaire pour que le caribou puisse sélectionner des habitats répondant à ses besoins.

Un modèle de simulation a montré que les meilleurs moyens disponibles, à court terme, pour faire accroître les populations de caribous forestiers étaient d'arrêter la chasse du caribou et d'appliquer des mesures de gestion des populations et de l'habitat permettant de contraindre l'expansion des populations d'originaux.

Les informations recueillies sur l'aire de répartition et l'utilisation de l'espace et des habitats ont permis de suggérer une stratégie d'aménagement forestier basée sur la protection de grands blocs forestiers (100-250 km²) convenablement reliés entre eux afin de favoriser les déplacements du caribou, et le regroupement des interventions forestières dans des blocs aménagés en s'inspirant du régime des perturbations naturelles ayant cours dans la pessière à mousses.

Dans l'ensemble, les résultats de la présente étude suggèrent que la conservation du caribou forestier exigera des interventions simultanées sur l'aménagement de l'habitat et la gestion des populations de caribous, d'originaux et de loups. Une stratégie d'intervention est présentée afin d'orienter les gestionnaires de la forêt et de la faune dans une optique de conservation de l'écotype forestier du caribou des bois.

TABLE DES MATIÈRES

	Page
AVANT-PROPOS	ii
RÉSUMÉ	iv
TABLE DES MATIÈRES	vi
LISTE DES TABLEAUX.....	xi
LISTE DES FIGURES	xiv
LISTE DES ANNEXES	xviii
CHAPITRE 1 INTRODUCTION GÉNÉRALE: CONTEXTE DE L'ÉTUDE.....	1
La forêt boréale au Québec	1
La grande faune de la forêt boréale.....	5
Les pertes d'habitat et la fragmentation de la forêt	8
L'étude.....	13
Liste des références.....	15
CHAPITRE 2 LA SITUATION DU CARIBOU FORESTIER AU QUÉBEC	25
Résumé.....	25
Abstract	26
Introduction	26
Caribou des bois ou caribou forestier ?.....	27
Des hardes éparpillées.....	29
Un écotype vulnérable	32
L'Homme, un prédateur efficace	35
Des habitats peu propices aux autres cervidés	36
Importance de la composition et de la structure des forêts.....	39
Une composante de la biodiversité	41
Des mesures de protection timides	43
Que de problèmes !	45
Un avenir prometteur ?	47
Remerciements.....	48
Liste des références.....	49
Titre des figures	57
CHAPITRE 3 HISTORICAL CHANGES AND CURRENT DISTRIBUTION OF CARIBOU IN QUÉBEC	60
Abstract.....	60
Résumé	61
Introduction	63

Methods	64
Results	67
Historical trends	67
Recent trend according to aerial surveys	69
Current distribution range according to presence indices	70
Change in harvest characteristics since 1971	72
Discussion	74
Historical distribution range	74
Current distribution range	76
Recent temporal changes in forest-dwelling caribou	80
Recent temporal changes in barren-ground caribou	82
Conclusion	84
Acknowledgments	85
Literature cited	86
Figure captions	100
 CHAPITRE 4 AN AERIAL SURVEY TECHNIQUE FOR FOREST-DWELLING CARIBOU	 106
Abstract	106
Résumé	107
Introduction	108
Methods	110
Results	112
Discussion	116
Relevance and costs of a forest-dwelling caribou aerial survey program	119
Acknowledgements	120
Literature cited	120
Figure captions	131
 CHAPITRE 5 SIGNIFICANCE OF CARIBOU (<i>RANGIFER TARANDUS</i>) ECOTYPES FROM A MOLECULAR GENETICS VIEWPOINT	 134
Abstract	134
Résumé	135
Introduction	136
Caribou ecotypes and study populations	139
Methods	141
Sampling and genetic analyses	141
Data analyses	142
Results	144
Discussion	146
Ecotypes and populations	146
Genetic diversity	149
Implications for conservation	151
Acknowledgments	152
References	153
Figure legends	161

CHAPITRE 6	POPULATION DYNAMICS AND SPACE USE OF FOREST-DWELLING CARIBOU IN FRAGMENTED LANDSCAPES	168
Abstract.....		168
Résumé.....		169
Introduction.....		171
Study site.....		174
Methods.....		175
Aerial survey, capture and telemetry		175
Habitat maps		177
Habitat surveys.....		178
Home ranges		179
Spatial organization of caribou		180
Statistical analyses		181
Results.....		183
Spatial organization and population dynamics at the scale of the herd		183
Spatial organization and population dynamics at the scale of the deme.....		184
Space use, productivity and survival at the individual scale		185
Lichen biomass and food carrying capacity.....		188
Discussion		189
Spatial organization		189
Food carrying capacity.....		190
Limiting factors and the impact of habitat losses and fragmentation		191
Recommendations for mnagement		195
Acknowledgments.....		197
Literature cited		197
Figure legends.....		210
CHAPITRE 7	PRÉFÉRENCES D'HABITAT CHEZ LE CARIBOU FORESTIER DANS DES PAYSAGES FRAGMENTÉS	215
Résumé.....		215
Abstract.....		216
Introduction.....		218
Site d'étude		221
Méthodes.....		222
Marquage et télémétrie		222
Carte des habitats		223
Inventaire de végétation.....		224
Domaines vitaux		226
Analyses statistiques		226
Résultats.....		228
Caractéristiques des habitats.....		229
Préférences attendues en fonction de l'alimentation et du couvert.....		231
Sélection d'habitat à l'échelle du domaine vital		231
Sélection d'habitat à l'intérieur du domaine vital.....		233
Utilisation de sites sûrs		235
Discussion		236

Chronoséquence après perturbation	236
Qualité du milieu pour le caribou	237
Sélection d'habitat à l'échelle du domaine vital	239
Sélection d'habitat à l'intérieur du domaine vital	240
Influence de la fragmentation sur les préférences d'habitats	242
Conclusion	243
Implications pour l'aménagement forestier	245
Remerciements	246
Liste des références	247
Titre des figures	259
 CHAPITRE 8 MODÉLISATION DES INTERACTIONS ENTRE LE CARIBOU L'ORIGNAL ET LE LOUP DANS LA FORÊT BORÉALE	 268
Résumé	268
Abstract	269
Introduction	270
Méthodes	274
Paramètres de la population de caribous	275
Paramètres de la population d'originaux	275
Estimation de la population de loups	276
Simulations réalisées	277
Résultats	278
Modèle de Verhulst chez le caribou et l'orignal	278
Modèle de prédation chez l'orignal	279
Modèle complet : interdépendance des populations	279
Chasse de l'orignal et du caribou sans piégeage du loup	279
Arrêt de la chasse du caribou, sans piégeage du loup	280
Piégeage du loup	280
Chasse intensive de l'orignal, sans piégeage du loup	281
Effet des variations aléatoires de l'environnement	281
Points d'équilibre du modèle complet	282
Discussion	282
Remerciements	287
Liste des références	288
Titre des figures	293
 CHAPITRE 9 LIGNES DIRECTRICES POUR L'AMÉNAGEMENT FORESTIER	 302
Résumé	302
Abstract	303
Principaux besoins du caribou forestier	304
Aménagement forestier pour les caribous toundrique et montagnard	305
Aménagement forestier pour le caribou forestier	306
Stratégie proposée pour le caribou forestier au Québec	308
Première ligne directrice : délimiter l'aire à aménager pour le caribou forestier	309
Deuxième ligne directrice : délimiter des blocs de protection	310
Troisième ligne directrice : maintenir la connectivité des habitats	313

Quatrième ligne directrice : concentrer les coupes dans des blocs d'aménagement	314
Cinquième ligne directrice : maintenir la structure irrégulière des forêts.....	316
Sixième ligne directrice : faire une gestion adaptative	317
Septième ligne directrice : expérimenter la gestion écosystémique	319
Liste des références.....	321
 CHAPITRE 10 CONCLUSION GÉNÉRALE: IMPLICATIONS POUR LA CONSERVATION DU CARIBOU FORESTIER	 332
Principaux résultats obtenus	332
Aire de répartition	335
Technique d'inventaire	336
Génétique moléculaire	336
Utilisation de l'espace et dynamique de population	337
Préférences d'habitats.....	339
Modélisation des relations entre l'orignal, le loup et le caribou	341
Lignes directrices pour l'aménagement forestier.....	341
Mesures de conservation.....	342
Liste des références.....	345

LISTE DES TABLEAUX

Page

Chapitre 1

Aucun tableau

Chapitre 2

Tableau 1. Résumé de la problématique du caribou forestier au Québec.....	56
---	----

Chapitre 3

Table 1. Percentage of the zones of intensive use and the zones of continuous distribution of caribou by ecological zone and sub-zone. The extent of the areas was determined using presence indices obtained from harvest, aerial surveys, scientific research and chance observations of caribou.....	95
Table 2. Percentage of the area of the zones of intensive use and the zones of continuous distribution of caribou according to length of fire cycle. The extent the areas was determined using presence indices obtained from harvest, aerial surveys, scientific research and chance observations of caribou.....	96
Table 3. Mean annual caribou harvest ($\pm$ standard error (n = number of years)), and caribou and moose annual harvest per surface area between 1971 and 1999 in the zones of intensive use (70% kernels) where hunting was permitted between 1971 and 1999	97
Table 4. Spearman correlation between fall harvests of caribou and moose, and between caribou harvest and its structure according to data recorded in the zones of intensive use (70% kernels) between 1971 and 1999.....	98
Table 5. Summary of aerial surveys of caribou in Québec, current population trends, and studies in progress	99

Chapitre 4

Table 1. Summary of techniques used in 30 aerial caribou surveys conducted between 1953 and 1997 in Québec and in other North American jurisdictions.....	127
Table 2. Results of aerial surveys of caribou conducted in 1991 and 1993 in 12 000 km ² study blocks on the Québec North Shore, Canada	129
Table 3. Estimated cost for the aerial survey of caribou in a 42 539 km ² block according to three sampling scenarios	130

Chapitre 5

Table 1. Number of alleles observed (A) and expected with a sample size of 34	
---	--

	haplotypes (A[34]-1; Petit <i>et al.</i> 1998), observed (H_o) and expected heterozygosity (H_e , corrected for sample bias according to Nei 1978) and heterozygous deficiency (F_{IS} , estimated from f of Weir & Cockerham 1984) for seven caribou populations in Québec that belong to three ecotypes (MO = mountain; FI and FC = forest-dwelling ecotype (isolated or continuous distribution, respectively); BG = barren-ground).....	165
Table 2.	Genetic differentiation (F_{ST} , estimated from θ of Weir & Cockerham 1984, above the diagonal) and gene flow estimates (Nm ; below the diagonal) between seven caribou populations in Québec that belong to three ecotypes (MO = mountain; FI and FC = forest-dwelling ecotype, isolated or continuous distribution, respectively; BG = barren-ground).....	167

Chapitre 6

Table 1.	Results of the aerial survey carried out in the study site of central Quebec in February and March 1999.....	205
Table 2.	Mean distance ($\pm$ standard error) between sport harvest sites and the nearest fragmented area or nearest road in comparison to distances from random locations in the area used by each caribou herd in central Quebec.....	206
Table 3.	Distance (km) between home ranges in successive years and periods for three herds of caribou in central Quebec.....	207
Table 4.	Number of calves/100 females in groups accompanying radio-tracked females in March of two years in three herds of caribou inhabiting fragmented and unfragmented landscapes in central Quebec.....	208
Table 5.	Mean number of arboreal lichens (thalli/tree) and biomass of several genera of arboreal lichens (kg/ha) for 11 habitat categories in a caribou study site in central Quebec.....	209

Chapitre 7

Tableau 1.	Principales caractéristiques des habitats inventoriés dans le site d'étude en juin 1999 et différences entre les milieux fragmentés et non fragmentés. Feuillu_M = feuillus et mélangés mûrs et en régénération; Rég_rés = régénération résineuse.....	254
Tableau 2.	Altitude moyenne ($\pm$ erreur type (nombre de caribous)) des caribous en fonction de la période de l'année dans les trois hardes étudiées.....	256
Tableau 3.	Évaluation de la valeur des différentes classes d'habitat en terme de nourriture et de couvert de fuite pour le caribou et l'orignal et rôle attendu pour le caribou.....	257
Tableau 4.	Sélection exercée par le caribou forestier à l'échelle du domaine vital et sur une base saisonnière à l'intérieur du domaine vital en fonction du rôle que peuvent jouer les différentes classes d'habitat.....	258

Chapitre 8

Aucun tableau

Chapitre 9

Tableau 1. Exemples de modalités de coupe utilisables dans les blocs de protection.....	329
---	-----

Chapitre 10

Tableau 1. Résumé de la problématique du caribou forestier au Québec et principales solutions suggérées	350
---	-----

LISTE DES FIGURES

	Page
Chapitre 1	
Aucune figure	
Chapitre 2	
Figure 1. Répartition des sous-espèces de caribou dans le monde (d'après Banfield 1961, Roed <i>et al.</i> 1991).....	58
Figure 2. Aire de répartition approximative des troupeaux (rassemblement des femelles sur les aires de mise bas) et des hardes (dispersion lors de la mise bas) de caribous au Québec. Le caribou forestier se retrouve principalement au sud du 55° parallèle où il vit en hardes de quelques dizaines à quelques centaines d'individus. Les deux troupeaux migrateurs vivent au nord du Québec mais cohabitent parfois avec le caribou forestier, particulièrement durant l'hiver, entre les 52° et 55° parallèles (d'après Crête <i>et al.</i> 1990; Follinsbee 1979; Anonyme 1994; Brassard et Brault 1997).....	59
Chapitre 3	
Figure 1. Distribution range of forest-dwelling caribou in Québec and in adjacent provinces and states around 1850 and in 1968 (from Paquet 1997 and Brassard 1968)	101
Figure 2. Caribou distribution range in the Québec-Labrador peninsula in 1972 and 1973. The numbers refer to the main herds: 1) Gaspésie; 2) Charlevoix; 3) Val-d'Or; 4) La Sarre; 10) Saint-Augustin; 11) Magpie River, 12) Petit Lac Manicouagan; 13) Mistassini Lake; 14) Rupert; 15) Caniapiscau Lake, 16) Bienville Lake; 17) Torngat Mountains; 18) George River (spring); 19) Leaf River; 20) George River (winter); 21) Red Wine Mountains; 22) Mealy Mountains; 23) Dominion Lake (from Brassard 1968; Bergerud 1967; Brassard 1972, 1979; Pichette and Beauchemin 1973; Brassard 1982; Barnard 1983)	102
Figure 3. Main areas frequented by caribou in Québec, from presence indices based on hunting statistics, surveys of cervid species, and chance observations reported by individuals: a) index of presence per 10 km ² unit; b) zones of continuous distribution (90% kernels) and zones of intensive use (70% kernels; KOK: Koksoak; RG: rivière George; PM: Petit Manicouagan; MA: Magpie; MM: Manouane-Manicouagan).....	103
Figure 4. Harvest of caribou and moose between 1971 and 1999 in the zones of intensive use (70% kernels)	104
Figure 5. Percentage of calves and number of males per 100 females in the caribou harvest in the zones of intensive use (70% kernels) between 1971 and 1999	105

Chapitre 4

- Figure 1. Influence of the number of plots surveyed in the low-density stratum (no caribou) (b) % of simulations producing CIs > 20% ($\alpha = 0.10$); (c) mean sampling error, in absolute value ($100 * [|\text{estimated value} - \text{real value}|] / \text{real value}$), obtained depending on the number of plots; (d) % of simulations per class of sampling error and according to the number of plots surveyed..... 132
- Figure 2. Locations of caribou track networks during the survey of a 42 539 km² study block, in Québec North Shore, Canada, February and March 1999 133

Chapitre 5

- Figure 1. Location of the seven studied caribou populations in which blood and muscle samples were collected, Québec. Samples were collected in all the area used by the mountain ecotype (MO). Lines delimit the distribution area of the two other study ecotypes: dotted line: southern limit of the zone of continuous distribution of forest-dwelling ecotype (FC: forest-dwelling population within the zone of continuous distribution; FI: isolated forest-dwelling population); hatched lines: barren-ground ecotype (BG). Asterisks identify the origin of adult caribou used to reestablish the FI-1 population... 162
- Figure 2. Relationship between geographic and genetic distance in seven caribou populations studied in Québec that belong to three ecotypes (MO = mountain; FI and FC = forest-dwelling ecotype (isolated or continuous distribution, respectively); BG = barren-ground) 163
- Figure 3. Projection of the caribou samples on the first two axes after correspondence analyses; a) analysis including the seven populations studied: the mountain (MO) and the barren-ground (BG) caribou populations are clearly separate from each other and those of the forest-dwelling ecotype (FI and FC = isolated or continuous distribution, respectively); b) analysis including only the forest-dwelling populations: these populations overlap, particularly those situated < 200 km apart (FC-1 and FC-2; FI-2 and FI-3)..... 164

Chapitre 6

- Figure 1. Location of the study site and capture sites of radio-tracked caribou (stars) in central Quebec. Fragmented areas are represented in light grey and water bodies in dark grey 211
- Figure 2. Map of areas used by three herds and nine demes of caribou in the study site after fuzzy analysis of radio-locations. Track networks of caribou found during the aerial survey are also indicated..... 212
- Figure 3. Influence of habitat fragmentation (A), moose density (B) and caribou harvest rate (C) on caribou density and effect of moose harvest on harvest rate of caribou (D) at the scale of the nine demes in the study site of central Quebec 213

Figure 4.	Available biomass of terrestrial (A) and arboreal (B) lichens in 11 habitat types used by three caribou herds in central Quebec. RB = recent burn; OP = open area; PL = peatland; HW = heath without lichen; RH = hardwood or mixed regeneration; MH = mature hardwood or mixed; RC = conifer regeneration; CW = open conifer without lichen; MC = dense mature conifer; CL = open conifer with lichens; HL = heath with lichens	214
-----------	--	-----

Chapitre 7

Figure 1.	Aire utilisée par les trois hardes étudiées et localisation des sites de marquage des 68 caribous femelles suivies par télémétrie entre 1998 et 2001. Les milieux fragmentés sont identifiés en gris et les plans d'eau en noir	261
Figure 2.	Habitats disponibles en 1997: A) dans l'aire fréquentée par les trois hardes de caribous; B) selon l'altitude dans l'ensemble du site d'étude. L'aire disponible correspond au polygone convexe 95 % délimité à partir de l'ensemble des localisations télémétriques des caribous d'une harde donnée. Rég_rés. = régénération résineuse; Feuillu_M = feuillu ou mélange mûr ou en régénération).....	262
Figure 3.	Préférences d'habitat à l'échelle du domaine vital annuel par rapport à l'habitat disponible chez les trois hardes de caribou forestier étudiées entre 1998 et 2001. Les indices ont été standardisés pour sommer à l'unité (indice standardisé de Manly <i>et al.</i> 1993). R_lichens = résineux ouverts à lichens; Rég_rés. = régénération résineuse; Feuillu_M = feuillu ou mélange mûr ou en régénération.	263
Figure 4.	Préférences d'habitat à l'échelle du domaine vital annuel par rapport à l'habitat disponible chez les trois hardes de caribou forestier étudiées entre 1998 et 2001. Les domaines vitaux annuels ont été classifiés en deux catégories selon qu'ils comportaient peu (<20 %; n = 91) ou beaucoup de milieux fragmentés (n = 33).....	264
Figure 5.	Préférences d'habitat à l'intérieur du domaine vital annuel durant la mise bas, le rut et l'hiver chez les trois hardes de caribou forestier étudiées entre 1998 et 2001. Les indices ont été standardisés pour sommer à l'unité (indice standardisé de Manly). Rég_rés. = régénération résineuse; Feuillu_M = feuillu ou mélange mûr ou en régénération	265

Chapitre 8

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	295
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	296

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 %)	297
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	298
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	299
Figure 6.	Diagramme représentant les points d'équilibre entre A) l'orignal et le loup et B) entre le loup et le caribou d'après la simulation de la figure 5C	300

Chapitre 9

Figure 1.	Synthèse des stratégies d'aménagement forestier rencontrées dans la littérature scientifique pour les différents écotypes de caribou	330
Figure 2.	Deux stratégies d'aménagement des habitats du caribou forestier dans la forêt boréale d'après la littérature scientifique	331

Chapitre 10

Aucune figure

LISTE DES ANNEXES

Page

Chapitres 1 à 6, 9 et 10

Aucune annexe

Chapitre 7

- Annexe 1. Caractéristiques retenues pour la classification des habitats à partir des images Landsat..... 266
- Annexe 2. Matrice de concordance entre la carte des habitats obtenue à partir de la classification d'images Landsat et les observations effectuées sur le terrain dans le site d'étude. La description des codes est fournie à l'annexe 1 267

Chapitre 8

- Annexe 1. Modèle Stella décrivant les relations entre l'original, le loup et le caribou..... 301

CHAPITRE 1

INTRODUCTION GÉNÉRALE : CONTEXTE DE L'ÉTUDE

La forêt boréale au Québec

La quasi-totalité des Québécois vit dans les domaines bioclimatiques de la forêt feuillue et de la forêt mélangée du sud du Québec. Cependant, bien souvent sans le savoir, une grande partie d'entre eux tire profit de la forêt boréale d'où l'on extrait la matière ligneuse servant au bois d'œuvre et aux usines de pâte et papier. La forêt boréale couvre 71 % du territoire québécois, entre les 44° et 58° degrés de latitude. Elle est flanquée au sud et au nord par la forêt mélangée et la toundra arctique respectivement (Pothier 2001). Elle comprend, du sud vers le nord, quatre domaines bioclimatiques : la sapinière à bouleau blanc, la pessière à mousses, la pessière à lichens (ou taïga) et la toundra forestière.

L'épinette noire (*Picea mariana*) forme la matrice de base de la forêt boréale mais l'on note des changements importants selon la latitude et la longitude. D'abord, la pessière s'ouvre graduellement selon l'axe latitudinal en raison du gradient de température. D'autre part, l'on note un gradient longitudinal causé par le régime des précipitations (Gauthier *et al.* 2001). Dans la partie occidentale de la forêt boréale, les précipitations sont modérées et les incendies de forêt sont plus fréquents (cycle < 100

ans; Gauthier *et al.* 2001) ce qui favorise les espèces pionnières et la formation de peuplements équiennes. Par contre, le climat maritime de l'est se caractérise par des cycles de feu très longs (200-500 ans) ce qui permet le développement de peuplements inéquiennes comportant une plus grande proportion d'espèces de fin de succession.

La composition de la forêt boréale varie selon le domaine bio-climatique. Les espèces pionnières, principalement le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*), le bouleau blanc (*Betula papyrifera*) et le pin gris (*Pinus banksiana*) sont les espèces compagnes usuelles dans la partie ouest de la sapinière à bouleau blanc, alors que le sapin baumier (*Abies balsamea*), une espèce de fin de succession, est très présent dans l'est et forme souvent des peuplements presque purs (Pothier 2001). La partie occidentale de la pessière à mousses est dominée par l'épinette noire et le pin gris alors que le sapin baumier est courant dans la partie orientale. La pessière à lichens est formée de peuplements d'épinette continus mais ouverts ce qui permet le développement des lichens terrestres, des espèces de lumière adaptées à des environnements secs. Dans la toundra forestière, les peuplements d'épinette deviennent très ouverts et discontinus. Le milieu est dominé par les arbustes et les lichens.

La forêt boréale est façonnée principalement par les incendies forestiers. La diversité de cet écosystème dépend principalement du cycle des feux, de leur superficie et de leur sévérité. Dans les régions où le cycle des incendies est court (<100 ans), on retrouve majoritairement des peuplements équiennes. Lorsque les incendies ont une longueur moyenne (100-200 ans), les peuplements à structure équienne, irrégulière et inéquienne sont en proportions égales. La structure irrégulière provient de la mortalité des arbres qui atteignent la maturité et qui sont remplacés par la régénération préétablie

en sous-étage. Celle-ci est souvent composée d'espèces tolérantes à l'ombre, tel le sapin baumier, qui peuvent alors remplacer les espèces pionnières lorsque le cycle des incendies est long (200-500 ans), comme dans la forêt boréale de l'est.

À une échelle locale, la topographie et la présence de milieux humides influencent la fréquence des incendies forestiers (Bergeron 1991, Dansereau et Bergeron 1993).

Finalement, un allongement considérable du cycle des feux a été noté depuis la fin du Petit Âge Glacière (vers 1850 ; Bergeron 1991, Bergeron *et al.* 2001, Lesieur *et al.* 2002).

Dans l'ouest et le centre du Québec, le cycle des feux était d'environ 69 à 132 ans avant 1850, de 86 à 234 ans entre 1850 et 1920 alors qu'il serait maintenant de 191 à 521 ans (Bergeron *et al.* 2001). Ces changements ont favorisé l'accroissement de la proportion des forêts anciennes et surannées. Actuellement, entre 53 et 78 % des peuplements provenant d'incendies forestiers ont plus de 100 ans dans ces régions.

Les superficies touchées par les feux sont très variables. La majorité des incendies couvrent moins de 10 km² mais ce sont les grands feux qui façonnent le paysage forestier, les premiers couvrant moins de 10 % des superficies brûlées alors que les feux > 200 km² en représentent 40 % (Gauthier *et al.* 2001). Ceci influence la répartition des espèces forestières en fonction de leur capacité de dispersion. De même, le feu étant un phénomène relativement aléatoire, il en résulte que certaines parties brûlent assez fréquemment alors que de grandes superficies demeurent non touchées durant de longues périodes et peuvent développer des forêts très anciennes. Finalement, il demeure toujours des îlots de forêt non brûlés à l'intérieur des feux et leur importance (5-57 %) dépend de la sévérité des incendies (Gauthier *et al.* 2001).

Il est généralement admis qu'une succession végétale s'installe après feux, au

moins dans la zone de transition entre la forêt mélangée, dans l'ouest et le centre de la forêt boréale (Bergeron *et al.* 2001, Lesieur *et al.* 2002). Des peuplements équiennes dominés par le peuplier faux-temple, le bouleau blanc, le pin gris ou l'épinette noire s'installent après feu. À maturité (> 100 ans), une deuxième cohorte dominée par les conifères tolérants à l'ombre, tels le sapin baumier, le thuya occidental (*Thuya occidentalis*), l'épinette blanche (*Picea glauca*) et l'épinette noire remplacent graduellement les arbres qui meurent ce qui engendre des peuplements inéquiennes et irréguliers. Dans la pessière à mousses de l'est du Québec, l'épinette noire pourrait s'installer immédiatement après feu, sans succession, si les conditions de germination sont adéquates. On peut assister à l'ouverture des peuplements (création de pessières à cladonie) si les perturbations ont lieu lorsque les semis sont peu abondants (deux feux en moins de 40 ans, graines parasitées) ou si les conditions de germination sont inadéquates (Sirois et Payette 1991, Lavoie et Sirois 1998). Des peuplements forestiers différents de la pessière noire peuvent aussi s'établir si des essences compagnes (pin gris, bouleau à papier, peuplier faux-tremble) sont bien représentées avant perturbation (St-Pierre *et al.* 1992, Sirois 1996, Gagnon *et al.* 1998), particulièrement si les feux sont intenses, les cônes d'épinette étant moins résistants que ceux du pin gris (Lavoie et Sirois 1998).

La forêt boréale est façonnée principalement par les incendies de forêt mais les épidémies d'insectes (surtout la tordeuse des bourgeons de l'épinette, *Choristoneura fumiferana* ; MacLean 1980, MacLean et Ostaff 1989, Bergeron *et al.* 2001) et le chablis (Ruel 2000, Ruel *et al.* 2001) jouent un rôle important à plus fine échelle. Dans les peuplements âgés (> 225 ans), la dynamique forestière est même dominée par ces agents perturbateurs (Gauthier *et al.* 2001). Le broutement des feuilles par la tordeuse des

bourgeons de l'épinette provoque un ralentissement de la croissance des arbres et peut entraîner leur mort lorsque la défoliation est sévère et prolongée (4-5 ans; MacLean et Ostaff 1989). L'impact de la tordeuse diffère toutefois selon l'espèce et l'âge des arbres attaqués (MacLean et Ostaff 1989, Morin *et al.* 1993, Bergeron et Leduc 1998). Le sapin est plus vulnérable que l'épinette et les peuplements purs et âgés sont plus vulnérables que les peuplements jeunes ou mixtes. L'impact de la tordeuse est plus variable dans les peuplements âgés et inéquiennes parce qu'ils ont une composition et une structure plus diversifiées que les jeunes peuplements équiennes.

D'autre part, l'importance et la répartition des chablis dépendent de l'espèce, de l'âge, du type de substrat et de l'exposition par rapport aux vents dominants, les sapins âgés, sur sol mince et exposés aux vents étant plus susceptibles au chablis (Ruel 2000, Mitchell *et al.* 2001, Ruel *et al.* 2001). En conséquence, les épidémies d'insectes et le chablis accentuent l'hétérogénéité des peuplements et font de la forêt boréale une mosaïque formée de peuplements d'âge et de composition variés engendrés et maintenus par des perturbations de fréquence, de superficie et de sévérité variables (Morin *et al.* 1993, Gauthier *et al.* 2001).

La grande faune de la forêt boréale

La diversité de structure et de composition fait de la forêt boréale un milieu de vie propice pour plusieurs espèces mais, en même temps, elle limite leur répartition et les force à s'adapter aux conditions locales. Ainsi, on retrouve deux cervidés dans la forêt boréale : l'orignal (*Alces alces*) et le caribou (*Rangifer tarandus*). Le premier abonde dans la sapinière à bouleau blanc alors que le caribou se retrouve presque exclusivement

dans les trois autres domaines bioclimatiques. Le caribou emploie diverses stratégies d'utilisation de l'espace et des habitats selon le domaine bioclimatique fréquenté. Par exemple, on retrouve des caribous migrants dans la toundra forestière et la pessière à lichens (écotype toundrique) alors que les populations fréquentant la pessière à mousses sont plutôt sédentaires (écotype forestier).

L'orignal et le caribou interagissent avec d'autres espèces dont trois exercent sur eux une pression démographique importante. Le loup (*Canis lupus*) dont l'abondance dépend de l'orignal dans la forêt boréale (Messier 1994), l'ours noir (*Ursus americanus*) qui se nourrit principalement de plantes et de petits fruits qu'il trouve dans les milieux perturbés mais qui peut exercer la prédation sur les jeunes cervidés (Crête et Jolicoeur 1987) et l'Homme qui limite l'expansion des cervidés en les chassant ou en modifiant, parfois radicalement, leurs milieux de vie ou qui, à l'opposé, favorise leur accroissement en chassant ou en piégeant les prédateurs.

Il a été suggéré que la survie du caribou dépend de l'efficacité de ses stratégies d'évitement des prédateurs. Par exemple, les caribous migrants se regrouperaient dans la toundra pour la mise bas, parce qu'ainsi, l'importante biomasse disponible pour les prédateurs permet de diminuer les risques individuels et parce que les loups demeurent souvent confinés à la taïga en raison de l'élevage de leurs jeunes (Bergerud 1996). En revanche, les caribous de la forêt boréale s'isoleraient de leurs congénères et des autres cervidés, se déplaceraient dans des sites dépourvus de prédateurs ou éviteraient les environnements risqués pour augmenter le temps de recherche des prédateurs et diminuer les possibilités de contacts (Bergerud *et al.* 1990; Seip 1991; Bergerud 1996; Cumming *et al.* 1996; présente étude). Ces stratégies demeureront efficaces en autant que le milieu

gardera les caractéristiques permettant leur expression, un point sur lequel l'Homme a une influence déterminante.

Rappelons que l'essentiel des connaissances sur la faune au Québec a été acquis au cours des 40 dernières années. Les études ont d'abord été orientées vers les espèces de la forêt feuillue et de la forêt mélangée, exploitées intensivement par la chasse. Pour la grande faune, c'est le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) et l'orignal qui se sont vus accorder la plus grande attention parce qu'ils étaient en difficulté, particulièrement durant les années 1970, pour le cerf, et une décennie plus tard, pour l'orignal (Lamontagne et Potvin 1994; Courtois et Lamontagne 1997).

Le caribou a peu retenu l'attention jusqu'au milieu des années 1980 alors que plusieurs travaux ont été réalisés sur le troupeau toundrique de la Rivière George qui risquait d'être affecté par le développement hydroélectrique et par la surpopulation (voir entre autres: Messier *et al.* 1988; Roed *et al.* 1991; Crête et Huot 1993; Crête *et al.* 1996). À la même époque, quelques études ont également été réalisées sur la harde montagnarde de la Gaspésie en raison de son statut précaire (Roed *et al.* 1991; Crête et Desrosiers 1993; Ouellet *et al.* 1996). Dans les autres régions, où l'on retrouve exclusivement des caribous forestiers, les travaux se sont limités à des inventaires occasionnels dans le cadre de programmes d'inventaires des ongulés (Brassard 1968; Brassard 1972; Pichette et Beauchemin 1973) ou en relation avec des développements hydroélectriques (Audet 1979). Quelques études télémétriques ou comportementales ont aussi été réalisées dans le centre du Québec (Brown *et al.* 1986; Paré 1987) ou dans les hardes isolées méridionales (Vandal 1985; Paré et Brassard 1994; Duchesne 1996; Jolicoeur, comm pers.).

Le caribou forestier demeure peu étudié. Cette situation est paradoxale puisque la

diminution des effectifs est apparente dans la partie sud de son aire de répartition depuis la fin du 19^e siècle, tant au Québec (Moisan 1956; Jolicoeur 1993) que dans le reste de l'Amérique du Nord (Bergerud 1974). Des mesures correctrices n'ont toutefois été appliquées qu'au niveau de l'exploitation de l'espèce. En 1895, la récolte sportive des non-résidents a été contingentée à cinq caribous (Moisan 1956). En 1929, la vente de la venaison a été bannie et la chasse du caribou fut interdite, d'abord pour une période de cinq ans, et définitivement, en 1949. Après sa réintroduction au nord du 50^e parallèle en 1964, la chasse du caribou forestier fut interdite ou contingentée en 1979 (Juniper 1979). En mai 2000, les populations boréales du caribou des bois (l'écotype forestier selon la dénomination québécoise) ont été désignées menacées par le Comité sur la situation des espèces en péril au Canada (COSEPAC 2000).

Les mesures de protection de l'habitat sont demeurées timides. En 1988, la Loi sur les habitats fauniques et le Règlement sur les normes d'interventions dans les forêts du domaine public ont toutefois reconnu l'importance de protéger les aires utilisées durant la mise bas, le rut et l'hiver, mais sans préciser leur nature et en limitant cette protection aux seules populations de 50 caribous ou plus. Ces mesures semblaient satisfaisantes à cette époque parce que l'exploitation forestière touchait peu l'habitat du caribou.

Les pertes d'habitat et la fragmentation de la forêt

L'intérêt pour le caribou forestier a augmenté considérablement au milieu des années 1990 suite à l'expansion septentrionale de l'exploitation forestière. Celle-ci atteignait la pessière à mousses où vivent les principales populations de caribous

forestiers. De plus, l'importance des coupes, en croissance depuis une quinzaine d'années, devenait très inquiétante. Ainsi, les inventaires forestiers réalisés au Québec montrent que les superficies résineuses occupent maintenant 43 % des superficies forestières productives, en baisse de 10 % depuis le début des années 1970 sous l'effet des interventions forestières et des perturbations naturelles (MRN 2002). Les peuplements résineux mûrs ont particulièrement été affectés et une partie des peuplements résineux s'est transformée en forêts mélangées. Les interventions forestières n'ont pas cessé d'augmenter au cours des trente dernières années. Au cours de la décennie 1990, les perturbations naturelles étaient en baisse alors que les interventions forestières augmentaient. Ainsi, les coupes totales ont couvert plus de 45 000 km², les coupes partielles 16 000 km² et les plantations environ 9 000 km², pour un total d'environ 70 000 km². Durant la même décennie, les perturbations naturelles ont touché environ 57 000 km². Les deux tiers étaient dus aux épidémies modérées d'insectes défoliateurs (31 000 km²) ou au chablis (7 000 km²). Les perturbations naturelles sévères, soit les incendies forestiers (13 000 km²) et les épidémies sévères (6 000 km²), ont touché 18 000 km², ce qui représente environ 40 % des superficies coupées. À titre d'exemple, environ 4 000 km² ont été déboisés au Québec en 1999 seulement (Bélanger 2002). En Amérique du Nord, l'aménagement forestier commercial est même devenu le principal facteur de perturbation des forêts et on ne sait pas s'il est un substitut adéquat aux facteurs naturels (Drapeau *et al.* 2001).

Il est généralement admis que les techniques actuelles d'aménagement forestier assurent une régénération adéquate mais la coupe diffère substantiellement des perturbations naturelles. La période de révolution est plus courte, la distribution des

classes d'âge ne dépasse pas l'âge de la révolution et peu d'arbres morts sont laissés sur place (Drapeau *et al.* 2001). De plus, on assiste à un changement dans la structure et la composition des forêts (Drapeau *et al.* 2001) et à une raréfaction des forêts anciennes (Desrochers et Darveau 2001).

Les perturbations naturelles et anthropiques entraînent des pertes d'habitat, en changeant la nature de certaines parcelles d'habitat et fragmentent la forêt, c'est-à-dire qu'elles morcellent des superficies forestières relativement homogènes et continues en un nombre plus grand de petites unités isolées (Fahrig 1997, Potvin 1998). Le concept de fragmentation de l'habitat fait souvent référence à la création d'îlots d'habitats résultant de modifications permanentes suite, par exemple, à l'urbanisation ou au développement de l'agriculture (ex. : Nixon *et al.* 1991, Nupp et Swihart 1996). À l'instar de Thiollay (1997), de Debinski et Holt (2000) et de Mahan et Yaner (1999), dans la présente étude, le terme fragmentation est employé dans un sens plus large pour identifier le morcellement des forêts suite à des perturbations d'origine anthropique, telle la coupe forestière, ou naturelle, tel un feu de forêt.

Ce type de fragmentation a ceci de particulier qu'il est habituellement temporaire, la forêt originale étant remplacée par la régénération forestière. Cependant, le rétablissement de la pessière mature s'étale sur une très longue période, généralement de plus de 100 ans. Les perturbations peuvent aussi mener à des modifications permanentes, par exemple lorsque des forêts feuillues ou mélangées ou encore des pessières ouvertes s'établissent à cause d'une régénération résineuse déficiente (Gagnon *et al.* 1998; Gagnon et Morin 2001).

Les réactions de la faune aux changements induits par la coupe forestière varient

selon les espèces. Dans la sapinière à bouleau blanc, la coupe permet l'établissement d'une succession végétale diversifiée, favorable aux espèces de bordure, à celles qui sont généralistes ou qui ont une bonne mobilité (Nupp et Swihart 1996). L'orignal (Crête 1977; Rempel *et al.* 1997; Courtois, *et al.* 1998), le cerf de Virginie (Banfield 1974), le castor (*Castor canadensis*; Potvin et Breton 1997), la gélinotte huppée (*Bonasa umbellus*; Dussault *et al.* 1998), la souris sylvestre (*Peromyscus maniculatus*; Génier 1995) et la souris à pattes blanches (*P. leucopus*; Nupp et Swihart 1996) prospèrent généralement dans les milieux coupés dès qu'ils sont bien régénérés. Par contre, la fragmentation peut favoriser les prédateurs en augmentant le nombre et la diversité des proies (Oehler et Litvaitis 1996). Les bordures semblent perçues comme des barrières par les prédateurs qui préfèrent les longer plutôt que de changer de milieu, augmentant ainsi la vulnérabilité des proies qui y vivent (Oehler et Litvaitis 1996; Desrochers et Darveau 2001). De plus, la fragmentation réduit la superficie des habitats propices et modifie leur qualité, entraînant des changements d'abondance voire même l'extinction locale d'espèces (Nupp et Swihart 1996).

Dans la forêt boréale mixte, Drapeau *et al.* (2000) ont noté une diminution du nombre d'espèces d'oiseaux et des effectifs des espèces associées aux conifères dans les paysages modifiés par l'agriculture et la coupe forestière. Ces baisses étaient dues à des changements dans la composition forestière, soit une transformation des peuplements mixtes en peuplements décidus et à une plus grande proportion de peuplements en début de succession. La fragmentation s'est avérée néfaste pour les espèces vivant dans des forêts matures, telles que la martre (*Martes americana*; Potvin 1998), le tétras du Canada (*Falciennus canadensis*; Fritz 1999; Turcotte *et al.* 2000) et la chouette fauve (*Strix*

aluco; Redpath 1995). Une trop grande fragmentation peut nuire même aux espèces de bordure. Ainsi, la dispersion du cerf de Virginie est plus importante dans les habitats très fragmentés et des extinctions locales sont fréquentes (Nupp et Swihart 1996).

L'impact de la coupe forestière sur la faune vivant en pessière a été peu étudié. Chez les oiseaux, l'effet de la coupe s'apparente à celui des feux sauf durant les 15 premières années de la succession. Contrairement à la coupe, le feu permet de maintenir les oiseaux nichant dans des cavités grâce aux arbres morts qui demeurent debout (Imbeau 1996). En pessière à mousses, ce sont davantage les changements de structure que les changements de composition du couvert forestier qui affectent les oiseaux forestiers (P. Drapeau, comm. pers.). Les écureuils, le tétras, le lièvre et les passereaux utilisent les séparateurs de coupe (Bertrand et Potvin 2002), mais sont absents des parterres de coupe proprement dits (Potvin et Courtois 1998). L'orignal ne recherche pas les séparateurs de coupe (Potvin et Courtois 1998) et il serait aussi plus vulnérable à la chasse dans les pessières récemment coupées (Colin et Walsh 1990).

De même, des observations anecdotiques suggèrent la disparition du caribou dans les pessières touchées par l'exploitation forestière (A. Gingras, comm. pers.). Ces constatations semblent corroborées par des travaux réalisés ailleurs en forêt boréale (Cumming 1992; Cumming et Beange 1993; Chubbs *et al.* 1993; Seip 1992). Ceux-ci suggèrent que les modifications d'habitat engendrées par les activités humaines, particulièrement la coupe forestière, ont des impacts directs et indirects sur la survie du caribou (Bergerud 1996; Stuart-Smith *et al.* 1997; Rettie et Messier 1998). Les impacts directs sont dus à l'ouverture du milieu et à la création d'accès qui semblent concentrer le caribou dans les habitats résiduels, diminuer sa capacité de dispersion et augmenter la

fréquentation du territoire pour divers types d'usages, y compris la chasse légale et illégale (Stuart-Smith *et al.* 1997; Cichowski 1996; Rettie et Messier 1998; Hanson *et al.* 1990). La coupe totale a aussi des impacts indirects. Elle diminue drastiquement la superficie des habitats favorables et les morcelle en créant des îlots discontinus (Hanson *et al.* 1990; Caughley 1994) de forêts résineuses, et cette situation perdure tant que les processus naturels n'ont pas reconstitué la forêt d'origine. Dans certains cas, les résineux ne se rétablissent pas ou font place à des essences de succession (Sirois 1997; Gagnon *et al.* 1998; Lavoie et Sirois 1998). Ainsi, la coupe forestière favorise généralement l'établissement des feuillus intolérants (Harvey et Bergeron 1989, Carleton et MacLellan 1994). En cinq à 15 ans, ces milieux deviennent très propices à l'orignal en lui fournissant un brout feuillu abondant (Courtois *et al.* 1998). Il a été suggéré que l'établissement de l'orignal permet, à son tour, d'augmenter l'abondance du loup (*Canis lupus*) et, par ricochet, la prédation du caribou (Seip 1992; AWCCSDC 1996). Les hardes forestières pourraient être éliminées si les proies alternatives sont assez nombreuses pour soutenir les populations de loups (Stuart-Smith *et al.* 1997). De plus, le rajeunissement de la végétation favorise l'implantation de l'ours noir (Samson 2001) ce qui pourrait accroître la prédation des faons.

L'étude

Le présent travail décrit l'impact des pertes d'habitat et de la fragmentation du milieu sur les échanges génétiques, la dynamique de population, l'utilisation de l'espace et la sélection d'habitat chez le caribou forestier au Québec. La thèse comporte dix chapitres, allant de connaissances générales vers des connaissances très spécifiques pour

finir par des applications concrètes des résultats obtenus, particulièrement en termes de conservation du caribou et d'aménagement forestier.

Le premier chapitre est la présente introduction. Le chapitre 2 est une revue de littérature qui permet de faire le point sur les connaissances disponibles sur le caribou forestier au début du projet. Dans le troisième chapitre, nous utilisons diverses sources d'information pour décrire les changements récents en termes de répartition et d'abondance et pour circonscrire l'aire à aménager pour le caribou forestier. La protection de l'habitat du caribou passera inévitablement par l'identification des aires utilisées à l'échelle régionale. À cet effet, un programme d'inventaire sera requis. Le quatrième chapitre présente et justifie la méthode d'inventaire aérien que nous proposons. Dans le chapitre 5, nous mettons à profit l'écologie moléculaire pour comprendre la dynamique des échanges génétiques entre les populations de caribous sur l'ensemble du territoire québécois et pour évaluer l'impact de la consanguinité dans les hardes isolées. Le chapitre 6 décrit l'influence de la fragmentation des forêts sur l'utilisation de l'espace et la dynamique de population chez trois hardes de caribous forestiers vivant dans des milieux fragmentés. Le chapitre 7 décrit les préférences d'habitat chez trois hardes de caribous forestiers et contient une analyse de l'impact de la fragmentation des forêts sur la sélection d'habitat. Dans le chapitre 8, nous présentons un modèle qui simule les relations entre l'orignal, le loup et le caribou afin d'évaluer l'impact de divers scénarios d'exploitation de ces espèces sur l'évolution probable des populations de caribous forestiers. Le chapitre 9 intègre les connaissances acquises afin de suggérer des lignes directrices pour l'exploitation forestière. Finalement, le chapitre 10 synthétise les résultats obtenus et propose des orientations pour la conservation du caribou forestier

applicables au Québec et ailleurs.

Liste des références

- Audet, R. 1979. Inventaire aérien de l'ensemble du bassin versant de la moyenne et de la basse Côte-Nord. Hydro-Québec, Montréal, Québec. 42 p.
- AWCCDC - Alberta Woodland Caribou Conservation Strategy Development Committee. 1996. Alberta's woodland conservation strategy. Draft # 100. 55 p.
- Banfield, A.W.F. 1974. Les mammifères du Canada. Univ. Toronto Press. 406 p.
- Bélanger, L. 2002. Cancre de la conservation ou brigand environnemental. Le Devoir, le 31 mai 2002.
- Bergeron, Y. 1991. The influence of island and mainland lakeshore landscapes on boreal forest fire regime. *Ecology* 72: 1980-1992.
- Bergeron, Y., S. Gauthier, V. Kafka, P. Lefort, et D. Lesieur. 2001. Natural fire frequency for the eastern Canadian boreal forest: consequences for sustainable forestry. *Can. J. For. Res.* 31: 384-391.
- Bergeron, Y., et A. Leduc. 1998. Relationships between change in fire frequency and mortality due to spruce budworm outbreak in the southern Canadian boreal forest. *J. Veg. Sci.* 9: 492-500.
- Bergerud, A.T. 1974. Decline of caribou in North America following settlement. *J. Wildl. Manage.* 38: 757-770.
- Bergerud, A.T. 1996. Evolving perspectives on caribou population dynamics. *Rangifer, Spec. Issue* 9: 95-116.
- Bergerud, A.T., R. Ferguson, et H.E. Butler. 1990. Spring migration and dispersion of

woodland caribou at calving. *Anim. Behav.* 39: 360-369.

Bertrand, N., et F. Potvin. 2002. Utilisation par la faune de la forêt résiduelle dans de grandes aires de coupe: synthèse d'une étude de trois ans réalisée au Saguenay-Lac-Saint-Jean. Ministère des Ressources naturelles et Société de la faune et des parcs. Québec, Québec. 98 p.

Brassard, J.-M. 1968. La distribution des ongulés sauvages de la province de Québec. Ministère du Tourisme, de la Chasse et de la Pêche. Québec, Québec. 8 p.

Brassard, J.-M. 1972. Inventaire aérien du gros gibier. Ministère du Tourisme, de la Chasse et de la Pêche. Québec, Québec. 39 p.

Brown, W., J. Huot, P. Lamothe, M. Paré, G. St-Martin, et J.B. Theberge. 1986. The distribution and movement patterns of four woodland caribou herds in Quebec and Labrador. *Rangifer*, Spec. Issue 1: 43-49.

Carleton, T.J., P. MacLelland, P. 1994. Woody vegetation responses to fire versus clear-cutting logging: a comparative survey in the central Canadian boreal forest. *Écoscience* 1: 141-152.

Caughley, G. 1994. Directions in conservation biology. *J. Anim. Ecol.* 63: 215-244.

Chubbs, T.E., L.B. Keith, S.P. Mahoney, et M.J. McGrath. 1993. Response of woodland caribou (*Rangifer tarandus*) to clear-cutting in east-central Newfoundland. *Can. J. Zool.* 71: 487-493.

Cichowski D. 1996. Managing woodland caribou in West-Central British Columbia. *Rangifer Spec. Issue* 9: 119-126.

Colin, L. et R. Walsh. 1990. Essai d'une méthode d'analyse à l'aide du parcellaire pour déterminer l'incidence de la coupe forestière sur la récolte d'originaux en Abitibi de

- 1982 à 1988. Ministère de l'Énergie et des Ressources. Québec, Québec. 30 p.
- COSEPAC. 2000. Espèces canadiennes en péril, novembre 2000. Comité sur la situation des espèces en péril au Canada. 26 p.
- Courtois, R., et G. Lamontagne. 1997. Management system and current status of moose in Québec. *Alces* 33: 97-114.
- Courtois, R., J.-P. Ouellet, et B. Gagné. 1998. Characteristics of cutovers used by moose (*Alces alces*) in early winter. *Alces* 34: 201-211.
- Crête, M. 1977. Importance de la coupe forestière sur l'habitat hivernal de l'orignal dans le sud-ouest du Québec. *Can. J. For. Res.* 7:241-257.
- Crête, M., S. Couturier, B.J. Hearn, et T.E. Chubbs. 1996. Relative contribution of decreased productivity and survival to recent changes in demographic trend of the Rivière George Caribou herd. *Rangifer*, Spec. Issue 9: 27-36.
- Crête, M., et A. Desrosiers. 1993. L'invasion du coyote (*Canis latrans*) menace la survie de la population relique de caribous (*Rangifer tarandus*) du parc de la Gaspésie. Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche. Québec, Québec. 31 p.
- Crête, M., et J. Huot. 1993. Regulation of large herd of migratory caribou: summer nutrition affects calf growth and body reserves of dams. *Can. J. Zool.* 71: 2291-2296.
- Crête, M., et H. Jolicoeur. 1987. Impact of wolf and black bear removal on cow:calf ratio and moose density in southwestern Québec. *Alces* 23: 61-88.
- Cumming, H.G. 1992. Woodland caribou: facts for forest managers. *For. Chronicle* 68: 481-491.
- Cumming, H.G., et D.B. Beange. 1993. Survival of woodland caribou in commercial

forests of northern Ontario. For. Chronicle 69: 579-588.

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, Spec. Issue 9: 81-94.

Dansereau, P.-R., et Y. Bergeron. 1993. Fire history in the southern boreal forest of northwestern Quebec. Can. J. For. res. 23: 25-32.

Debinski, D.M., et R.D. Holt. 2000. A survey overview of habitat fragmentation experiments. Conservation Biology 14: 342-355.

Desrochers, A., et M. Darveau. 2001. Recherche sur les oiseaux forestiers. Il était une fois dans l'est. Naturaliste can. 125 (3): 36-40.

Drapeau, P., A. Leduc, J.-F. Giroux, J.-P. Savard, Y. Bergeron, Y., et W.L. Vickery. 2000. Landscape-scale disturbances and changes in bird communities of boreal mixed-wood forests. Ecological Monographs 70: 423-444.

Drapeau, P., A. Leduc, J.-P. Savard, et Y. Bergeron. 2001. Les oiseaux forestiers, des indicateurs des changements des mosaïques forestières boréales. Naturaliste can. 125 (3): 41-46.

Duchesne, M. 1996. Impact de l'écotourisme hivernal sur les caribous (*Rangifer tarandus caribou*) des Grands-Jardins, Charlevoix. Mémoire de Maîtrise, Université Laval. 94 p.

Dussault, C., R. Courtois, et J. Ferron. 1998. Impact à court terme d'une coupe avec protection de la régénération sur la gélinotte huppée (*Bonasa umbellus*) en forêt boréale. Can. J. For. Res. 28: 468-477.

Fahrig, L. 1997. Relative effects of habitat loss and fragmentation on population

- extinction. *J. Wildl. Manage.* 61: 603-610.
- Fritz, R.S. 1979. Consequences of insular population structure: distribution and extinction of spruce grouse populations. *Oecologia* 42: 57-75.
- Gagnon, R., et H. Morin. 2001. Les forêts d'épinette noire du Québec: dynamique, perturbations et biodiversité. *Naturaliste can.* 125 (3): 26-35.
- Gagnon, R., J. Potvin, et É. Gagné. 1998. Les bases écologiques du fonctionnement des forêts commerciales d'épinette noire du Saguenay-Lac-Saint-Jean - Chibougamau-Chapais (Québec): vers un aménagement forestier durable. Université du Québec à Chicoutimi. 27 p.
- Gauthier, S., A. Leduc, B. Harvey, Y. Bergeron, et P. Drapeau. 2001. Les perturbations naturelles et la diversité écosystémique. *Naturaliste can.* 125 (3): 10-17.
- Génier, A. 1995. Impact à court terme de la coupe à blanc avec protection de la régénération sur les petits mammifères en forêt boréale. Mémoire de maîtrise, Université de Sherbrooke, Sherbrooke, Québec.
- Hanson, J.S., G.P. Malanson, G.P., et M.P. Armstrong. 1990. Landscape fragmentation and dispersal in a model of riparian forest dynamics. *Ecol. Modeling* 49: 277-296.
- Harvey, B.D., et Y. Bergeron. 1994. Site patterns of natural regeneration following clear-cutting in northwestern Quebec. *Can. J. For. Res.* 19: 1458-1469.
- Imbeau L. 1996. Comparaison et suivi des communautés d'oiseaux nicheurs dans des pessières noires boréales issues de coupes et de feux. Mémoire de maîtrise. Université du Québec à Chicoutimi. Chicoutimi, Québec.
- Jolicoeur, H. 1993. Des caribous et des hommes. L'histoire de la réintroduction du caribou dans les Grands-Jardins. Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche.

Québec, Québec. 76 p.

Juniper, I. 1979. Le niveau de prises actuel du caribou au Québec-Labrador. Recherches amérindiennes au Québec 9 (1-2): 159-164.

Lamontagne, G., et F. Potvin. 1994. Plan de gestion du cerf de Virginie au Québec 1995-1999: l'espèce, son habitat et sa gestion. Ministère de l'Environnement et de la Faune du Québec. Québec, Québec.

Lavoie, L. et L. Sirois. 1998. Vegetation changes caused by recent fires in the northern boreal forest of eastern Canada. J. Veg. Sci. 9: 483-492.

Lesieur, D., S. Gauthier, et Y. Bergeron. 2002. Fire frequency and vegetation dynamics for the south-central boreal forest of Quebec, Canada. Can. J. For. Res. 32: 1996-2009.

MacLean, D. 1980. Vulnerability of fire-spruce stands during uncontrolled spruce budworm outbreaks: a review and discussion. For. Chronicle 56: 213-221.

MacLean, D., et P. Ostaff. 1989. Pattern of balsam fir mortality caused by an uncontrolled spruce budworm outbreak. Can. J. For. Res. 19: 1087-1095.

Mahan, C.G., et R.H. Yahner. 1999. Effects of forest fragmentation on behaviour patterns in the eastern chipmunk (*Tamias striatus*). Can. J. Zool. 77: 1991-1997.

Messier, F. 1994. Ungulate population models with predation: a case study with North American moose. Ecology 75: 478-488.

Messier, F., J. Huot, D. Le Hénaff, et S. Luttich. 1988. Demography of the George River caribou herd: evidence of population regulation by forage and range expansion. Arctic 47: 279-287.

Mitchell, S.J., T. Hailemariam, T., et Y. Kulis. 2001. Empirical modeling of cutblock

- edge windthrow risk on Vancouver Island, Canada, using stand level information. *For. Ecol. Manage.* 154: 117-130.
- Moisan, G. 1956. Le caribou de Gaspé I. Histoire et distribution. *Naturaliste Can.* 83: 225-234.
- Morin, Y., D. Laprise, et Y. Bergeron. 1993. Chronology of spruce budworm outbreaks near Lake Duparquet, Abitibi region, Quebec. *Can. J. For. Res.* 23: 1497-1506.
- MRN. 2002. Rapport sur l'état des forêts québécoise, 1995-1999. Ministère des Ressources naturelles, Direction de la planification et des communications. Charlesbourg, Québec. 272 p.
- Nixon, C.M., L.P. Hansen, P.A. Brewer, et J.E. Chelsvig. 1991. Ecology of white-tailed deer in an intensively farmed region of Illinois. *Wildl. Monogr.* 118: 1-77.
- Nupp, T.E., et R.K. Swihart. 1996. Effect of forest patch area on population attributes of white-footed mice (*peromyscus leucopus*) in fragmented landscapes. *Can. J. Zool.* 74: 467-472.
- Oehler, J.D., et J.A. Litvaitis. 1996. The role of spatial scale in understanding responses of medium-sized carnivores to forest fragmentation. *Can. J. Zool.* 74: 2070-2079.
- Ouellet, J.-P., J. Ferron et L. Sirois. 1996. Space and habitat use by the threatened Gaspé caribou in southeastern Québec. *Can. J. Zool.* 74: 1922-1933.
- Paré, M. 1987. Effets du remplissage d'un réservoir hydroélectrique sur la population de caribous de Caniapiscou. Mémoire de Maîtrise, Université Laval. Ste-Foy, Québec. 141 p.
- Paré, M., et C. Brassard. 1994. Écologie et plan de protection de la population de caribous de Val-d'Or. Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche. Rouyn-

- Noranda, Québec. 56 p.
- Pichette, C., et P. Beauchemin. 1973. Inventaire aérien du caribou. Ministère du Tourisme, de la Chasse et de la Pêche. Québec, Québec. 11 p.
- Pothier, D. 2001. Portrait de la forêt boréale québécoise. *Naturaliste can.* 125: 5-9.
- Potvin, F. 1998. La martre d'Amérique (*Martes americana*) et la coupe à blanc en forêt boréale: une approche télémétrique et géomatique. Thèse de PhD, Université Laval. Ste-Foy, Québec. 245 p.
- Potvin, F., et L. Breton. 1997. Abondance des colonies de castor avant et après coupe à blanc de type CPR en Abitibi-Témiscamingue. Ministère de l'Environnement et de la Faune. Québec, Québec. 18 p.
- Potvin, F., et R. Courtois. 1998. Effets à court terme de l'exploitation forestière sur la faune terrestre: synthèse d'une étude de cinq ans en Abitibi-Témiscamingue et implications pour l'aménagement forestier. Ministère de l'Environnement et de la Faune. Québec, Québec. 91 p.
- Redpath, S.M. 1995. Habitat fragmentation and the individual - Tawny owls, *Strix aluco*, in woodland patches. *J. Anim. Ecol.* 64: 652-661.
- Rempel, R.S., P.C. Elkie, A.R. Rodgers, et M.J. Gluck. 1997. Timber-management and natural-disturbance effects on moose habitat: landscape evaluation. *J. Wildl. Manage.* 61: 517-524.
- Rettie, W.J., et F. Messier. 1998. Dynamics of Woodland caribou populations at the southern limit of their range in Saskatchewan. *Can. J. Zool.* 76: 251-259.
- Roed, H, M.A.D. Ferguson, M. Crête, et T.A. Bergerud. 1991. Genetic variation in transferrin as a predictor for differentiation and evolution of caribou from eastern

- Canada. Rangifer 11: 65-74.
- Ruel, J.-C. 2000. Factors influencing windthrow in balsam fir forests: from landscape studies to individual tree studies. For. Ecol. Manage. 135: 169-178.
- Ruel, J.-C., D. Pin, et K. Cooper. 2001. Windthrow in riparian buffer strips: effect of wind exposure, thinning and strip width. For. Ecol. Manage. 143: 105-113.
- Samson, C. 2001. Que savons-nous de l'ours noir dans la forêt boréale? Naturaliste can. 125 (3): 74-80.
- Seip, D.R. 1991. Predation and caribou populations. Rangifer, Spec. Issue 7: 46-52.
- Seip, D.R. 1992. Factors limiting woodland caribou populations and their interrelationships with wolves and moose in southeastern British Columbia. Can. J. Zool. 70: 1494-1503.
- Sirois, L. 1996. Zonation de la végétation nordique au Québec : origine et dynamique. P. 57-71. Dans D. Cantin et, C. Potvin (éd.). L'utilisation durable des forêts québécoises : de l'exploitation à la protection. Les Presses de l'université Laval. Ste-Foy.
- Sirois, L. 1997. Distribution and dynamics of balsam fir (*Abies balsamea* [L.] Mill.) at its northern limit in the James Bay area. Ecoscience 4: 340-352.
- Sirois, L., et S. Payette. 1991. Reduced postfire tree regeneration along a boreal forest - forest-tundra transect in northern Québec. Ecology 72: 619-627.
- St-Pierre, H., R. Gagnon, et P. Bellefleur. 1992. Régénération après feu de l'épinette noire (*Picea Mariana*) et du pin gris (*Pinus banksiana*) dans la forêt boréale, Québec. Can. J. For. Res. 22: 474-481.
- 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. J. Wildl. Manage. 61: 622-633.

Thiollay, J.-M. 1997. Disturbance, selective logging and bird diversity: a neotropical forest study. Biodiv. Conserv. 6: 1155-1173.

Turcotte, F., R. Courtois, R. Couture, et J. Ferron. 2000. Impact à court terme de l'exploitation forestière sur le tétras du Canada (*Falcipenniss canadensis*). Can. J. For. Res. 30: 202-210.

Vandal, D. 1985. Écologie comportementale du caribou du parc des Grands-Jardins. Mémoire de Maîtrise. Université Laval. Ste-Foy, Québec. 128 p.

CHAPITRE 2

LA SITUATION DU CARIBOU FORESTIER AU QUÉBEC¹

Résumé

On reconnaît quatre écotypes de caribous (*Rangifer tarandus*) en fonction des habitats utilisés : l'insulaire, le toundrique, le montagnard et le forestier. L'écotype forestier est en difficulté presque partout en Amérique du Nord. Au Québec, on le retrouve principalement sur la Côte-Nord, au Saguenay et au sud de la Baie James. Les effectifs précis ne sont pas connus mais des inventaires sectoriels confirment l'état précaire des hardes. La prédation, la chasse et l'impact des modifications d'habitat expliqueraient le déclin du caribou forestier. Le morcellement de l'habitat engendré par les activités humaines, particulièrement la coupe forestière, augmente l'accès au territoire, concentre le caribou dans les habitats résiduels et favorise l'établissement des proies alternatives, dont l'orignal (*Alces alces*), entraînant de la sorte une augmentation des prédateurs et une intensification de la prédation et de la chasse. La réglementation actuelle ne permet pas une protection adéquate du caribou forestier et de ses habitats. Une bonne compréhension des effets des modifications d'habitat sur l'organisation spatiale des hardes, sur la dynamique des populations, sur l'utilisation de l'habitat et sur les échanges génétiques entre les hardes est préalable à l'élaboration d'une stratégie de

¹ Courtois, R., J.-P. Ouellet, A. Gingras, C. Dussault, et D. Banville. 2001. Naturaliste can. 125 (3): 53-63.

conservation efficace.

Abstract

Four caribou (*Rangifer tarandus*) ecotypes have been recognized depending on habitat used: the insular, the barren-ground, the mountain and the forest-dwelling caribou. The forest-dwelling ecotype is in difficulty in most parts of North America. In Quebec, it is found mainly on the North-Shore and Saguenay regions, and south-east of James Bay. Current abundance is not known but previous surveys confirm its precarious situation. Predation, hunting and habitat modifications have frequently been suggested as the main causes to explain the decline of the forest-dwelling caribou. Habitat fragmentation by human activities, particularly forest cutting, increases access to areas used by caribou, concentrates caribou in residual habitats patches and favours the establishment of alternative preys, including moose (*Alces alces*). Such situations increase caribou vulnerability to hunting and predation. The current regulation does not allow an adequate protection of forest-dwelling caribou and its habitats. A better understanding of the impact of habitat modifications on the spatial organization of caribou populations, their dynamics, habitat use and genetic exchanges among populations is a prerequisite to the elaboration of comprehensive conservation strategies.

Introduction

La décennie 1990 a amené de nouveaux concepts d'aménagement forestier. Le développement durable et la préservation de la biodiversité sont devenus les nouveaux paradigmes (Gerlach et Bengstron 1994). Comme il est impossible de suivre toutes les formes vivantes, les scientifiques ont suggéré deux concepts pour le suivi de la

biodiversité : 1) l'aménagement écosystémique, qui suggère de décrire l'évolution des processus écologiques plutôt que celle des espèces, et 2) le suivi d'espèces indicatrices pour en inférer le sort des autres (Simberloff 1998). Ces dernières sont parfois des espèces amirales (« flagship »), vedettes chères aux yeux du public, parfois des espèces-clés (« keystone ») dont les activités gouvernent le bien-être de plusieurs autres espèces ou encore, des espèces parapluies (« umbrella »), tellement exigeantes qu'en les protégeant, on s'assure de conserver la plupart des autres espèces. Dans cet article, nous traitons de la situation du caribou forestier au Québec, un groupe que plusieurs voient déjà comme le parapluie des forêts nordiques.

Caribou des bois ou caribou forestier ?

Le caribou d'Amérique du Nord et le renne d'Europe appartiennent à une seule espèce, *Rangifer tarandus*, mais plusieurs sous-espèces ont été identifiées, leur nombre variant selon les critères retenus pour la classification. En Amérique du Nord, Banfield (1961) reconnaît quatre sous-espèces de caribou : celle de l'Alaska, celle des Territoires du Nord-Ouest continentaux et de l'Île de Baffin, celle de Peary et, finalement, le caribou des bois, présent depuis Terre-Neuve et la péninsule Québec-Labrador jusqu'à la Colombie-Britannique. Une cinquième sous-espèce qui vivait dans les îles de la Reine-Charlotte, en Colombie-Britannique, est éteinte depuis 1910. À ces cinq sous-espèces s'ajouteraient le renne et le caribou forestier d'Europe (figure 1; Roed *et al.* 1991). Cette classification ne fait toutefois pas l'unanimité. Geist (1991) suggère 14 sous-espèces, soit huit en Europe et sept en Amérique du Nord, dont celle qui est éteinte. Ces deux classifications sont basées sur des critères morphologiques (crâniométrie, taille,

coloration du pelage, forme des bois), géographiques et historiques. Roed *et al.* (1991) ont utilisé un critère génétique, soit la variabilité de la transferrine, une protéine dont les formes révèlent la présence de différents allèles, pour distinguer les sous-espèces et étudier plus en détail six populations de caribou des bois de l'est du Canada, dont trois du Québec. Ils ont noté d'importantes différences entre les sous-espèces, mais ils ont aussi mis en évidence des variations non négligeables entre les populations de la sous-espèce des bois.

Selon Roed *et al.* (1991) les caribous de l'est de l'Amérique seraient tous issus d'une population réfugiée plus au sud lors de la dernière glaciation. Toutefois, leurs données suggèrent plus de ressemblances entre les caribous du parc de la Gaspésie, de l'Ontario et du Manitoba qu'entre les caribous de la Gaspésie et ceux du nord du Québec. Cette différence s'expliquerait par des contacts post-glaciaires entre les troupeaux nordiques du Québec et ceux de l'Arctique canadien. Par ailleurs, nous ne savons pas si les hardes (petites populations discontinues) du sud du Québec constituent une métapopulation, c'est-à-dire un groupe de populations locales reliées par des individus qui se dispersent, présentant des échanges génétiques faibles mais réels, distincts de ceux des troupeaux nordiques.

Étant largement réparti, le caribou se retrouve dans des conditions écologiques très différentes si bien qu'on peut aussi le classifier selon l'habitat qu'il fréquente. On note alors quatre écotypes : le montagnard, surtout présent dans l'ouest du pays; l'insulaire, généralement retrouvé dans l'Arctique; le toundrique et le forestier, ces deux derniers écotypes étant assez largement répartis dans la partie septentrionale de l'Amérique du Nord (Mallory et Hillis 1998). Le vocable « caribou forestier » désigne

donc l'écotype alors qu'on utilise le terme « caribou des bois » pour identifier la sous-espèce (*Rangifer tarandus caribou*).

On retrouve au Québec trois écotypes : le toundrique, représenté par deux grands troupeaux migrateurs du nord du Québec (rivière George : $\approx 776\,000$ individus; rivière aux Feuilles : $\approx 260\,000$ caribous; Couturier *et al.* 1996); le montagnard, présent dans le parc de la Gaspésie ($< 200 - 250$ bêtes; Crête *et al.* 1990) et, peut-être, dans les Monts Torngat (Nord du Québec, effectif inconnu, S. Couturier, comm. pers.) et finalement, le caribou forestier, réparti de façon discontinue dans la forêt boréale (figure 2).

Des hardes éparpillées

Des quatre écotypes, le caribou forestier est celui qui est le plus préoccupant et ce, à l'échelle de toute son aire de répartition. D'après une étude récente (Mallory et Hillis 1998), environ 70 % des hardes seraient en décroissance à travers le monde. Au Canada, le caribou forestier (écotype boréal selon le Comité sur la situation des espèces en péril au Canada [COSEPAC]) se retrouve principalement entre les 50° et 55° parallèles, un peu plus au sud à Terre-Neuve (45°-50° parallèles) et plus au nord (55°-65° parallèles) dans l'ouest du pays, particulièrement dans la partie occidentale des Territoires du Nord-Ouest et au Yukon (55°-65° parallèles). La partie septentrionale de son aire de répartition a diminué de façon importante au cours des 150 dernières années, principalement à cause de la chasse et de la prédation (Bergerud 1974). Fergusson et Gauthier (1992) ont identifié 71 populations de caribous forestiers au Canada, la plupart étant mal connues. Il y aurait environ 44 000 caribous forestiers au Canada à l'extérieur de Terre-Neuve (Gray 1999). Cette province est la seule où les populations sont importantes (80 000 individus)

et en croissance. L'Ontario possède le deuxième plus grand cheptel, soit environ 20 000 têtes. Les autres provinces et territoires ne comptent que quelques milliers de caribous forestiers chacun. Des 11 hardes canadiennes recensées par Mallory et Hillis (1998), seulement deux étaient considérées stables ou en croissance par les gestionnaires locaux. En mai 2000, la plupart des populations canadiennes de caribous forestiers ont été désignées menacées (COSEPAC 2000). Les pertes d'habitat, leur altération et leur fragmentation par la coupe forestière, l'agriculture et les mines ainsi que la prédation sont les principales préoccupations actuelles (Gray 1999).

Le caribou forestier vit en faible densité (1 - 3 individus/100 km²) dans toute son aire de répartition. Au Québec, on le retrouve principalement dans deux secteurs, le premier étant situé au sud et à l'est de la Baie James, alors que le second se retrouve au nord-est du Lac Saint-Jean et sur la Côte-Nord. À ces principales populations s'ajoutent deux petites hardes isolées, dans les régions de Charlevoix (parc des Grands-Jardins) et d'Abitibi (Val-d'Or). Hormis ces deux hardes, la répartition québécoise du caribou forestier va du 49^e parallèle jusqu'à la limite septentrionale de la taïga, aux environs du 55^e parallèle, mais celle-ci est très discontinue.

On ne connaît pas la population totale de caribous forestiers au Québec. Cependant, les hardes isolées ont été inventoriées à plusieurs occasions. Celle de Charlevoix compte environ 110 caribous alors qu'on a recensé environ 40 individus dans celle de Val-d'Or (Paré et Brassard 1994; Banville 1998). Des inventaires aériens ponctuels suggèrent des densités de l'ordre de 0,9 à 1,4 caribou/100 km² sur la Côte-Nord, au Saguenay et à la Baie James (Paré et Huot 1985; Gingras et Malouin 1993; Bourbonnais *et al.* 1997; Brassard et Brault 1997), mais les effectifs totaux demeurent

méconnus à cause des contraintes logistiques et des coûts reliés au recensement des populations vivant en très faible densité et disséminées sur de vastes territoires. De plus, ces animaux sont difficiles à trouver parce qu'ils sont souvent sous le couvert forestier et la proportion détectée lors des inventaires (taux de visibilité) n'est pas connue.

Finalement, les migrations hivernales amènent parfois des caribous toundriques jusqu'au 52^e parallèle, ce qui empêche à toutes fins utiles une estimation non biaisée des effectifs de caribous forestiers, les deux écotypes étant morphologiquement semblables.

Faute d'inventaires standardisés, les tendances historiques des populations québécoises ne sont pas bien connues mais les données disponibles suggèrent une décroissance. Ainsi, la densité fut estimée à 1,8 caribou/100 km² au nord de Baie-Comeau, en 1981, alors qu'elle était inférieure de 20 % en 1993 (Brassard et Brault 1997). Les inventaires réalisés durant les années 1960 indiquaient la présence de quelques milliers de caribous sur la Basse-Côte-Nord, alors que Bourbonnais *et al.* (1997) n'en ont retrouvé que des vestiges. L'effectif de la harde du lac Joseph (frontière Québec-Labrador) serait passé de 5 000 individus, durant les années 1960, à 3 000 dix ans plus tard (Folinsbee 1979). Lors de l'inventaire de cette harde, en 1975, 524 caribous avaient été recensés dans 5 370 km², soit environ 10 caribous/100 km², une densité qu'on ne rencontre plus aujourd'hui. De même, la limite méridionale de l'aire de répartition du caribou forestier semble remonter graduellement vers le nord, une situation comparable à celle notée en Ontario (Racey et Armstrong 1996). Sur la Côte-Nord et au Saguenay, seuls quelques petits groupes subsistent au sud du 50^e parallèle. Le sort des hardes découvertes à la Baie James durant les années 1970 n'est pas connu. Celle de la rivière Rupert s'est peut-être déplacée alors que celles de la rivière Caniapiscau et du lac

Bienville ont été envahies graduellement par les grands troupeaux du nord dans les années 1980 (Paré 1987). Les grandes hardes de caribous observées sur la Côte-Nord durant les années 1960 peuvent suggérer un envahissement par le caribou toundrique, mais ce dernier écotype était peu abondant à cette époque.

Un écotype vulnérable

Le caribou forestier a vu ses effectifs baisser depuis le début du vingtième siècle (Bergerud 1974). Trois causes peuvent être avancées pour expliquer sa précarité : la prédation, la chasse légale (sportive et de subsistance) et illégale de même que les modifications et les pertes d'habitats causées par les interventions forestières, les développements hydroélectriques et, dans certaines régions, l'exploitation des mines et des tourbières (AWCCSDC 1996). Ces causes peuvent être partiellement ou totalement additives.

La prédation, principalement par le loup, est généralement reconnue comme le principal facteur limitatif des populations de caribous forestiers (AWCCSDC 1996). Le caribou est beaucoup plus vulnérable aux prédateurs que les autres ongulés. Contrairement à l'orignal, il peut difficilement contrer les attaques du loup, à cause de sa petite taille. Sa faible productivité le rend plus fragile aux pertes par prédation que le cerf de Virginie et, contrairement à la chèvre de montagne, on ne le retrouve pas dans des milieux très inhospitaliers où les prédateurs sont rares. Les populations de caribous ne semblent pas pouvoir se maintenir lorsque les densités de loups dépassent 0,65/100 km² et le contrôle de ce prédateur favorise l'accroissement des populations de caribous (Boerje *et al.* 1996). Lorsqu'ils sont présents, l'ours noir, le coyote, le carcajou, le lynx,

le couguar et même l'aigle royal s'attaquent aussi au caribou forestier, principalement les faons.

La rigueur des hivers (épaisseur et densité de la neige), les conditions climatiques difficiles durant la mise bas (menant à l'hypothermie des faons), les accidents routiers, les maladies et parasites (ver des méninges, dérangement par les insectes) et les activités humaines (avion, motoneige, VTT, exploitation minière, exploitation pétrolière, etc.) seraient des causes de mortalité mineures (AWCCSDC 1996). Finalement, l'importance des facteurs limitatifs varie vraisemblablement d'une région à l'autre selon l'environnement biologique des hardes, par exemple leur degré d'isolement, la diversité et l'abondance des prédateurs (loup, ours noir), la présence d'autres cervidés (orignal, cerf de Virginie) et les prélèvements humains de prédateurs, de caribous et d'autres cervidés.

Les populations de caribous sont peu productives, les femelles ne donnant naissance qu'à un faon par année. Le taux de conception avoisine 100 % même chez les femelles de 1,5 an, mais les faons subissent généralement de forts taux de mortalité dans leurs premières semaines de vie, souvent par prédation (Crête *et al.* 1990). Le nombre de jeunes survivant jusqu'à l'âge adulte (recrutement) dépendrait de la densité, et les hardes seraient généralement stables à environ 6 caribous/100 km² (Bergerud 1996), une densité bien supérieure à celle notée au Québec. Le recrutement serait habituellement de l'ordre de 10 à 15 % mais le taux de mortalité annuel dépasserait souvent ces valeurs amenant une décroissance des hardes.

Dans la région de Caniapiscau, des taux de mortalité de 19 à 27 % ont été estimés chez des femelles adultes munies de colliers émetteurs au milieu des années 1980, les

principales causes de mortalité étant la prédation par le loup et l'ours noir ainsi que les noyades (Huot et Paré 1986). À titre de comparaison, durant la même période, le taux de mortalité du caribou toundrique de la rivière George était de l'ordre de 10 % (prédation = 4 %, chasse = 2 %, malnutrition = 1 %, autres = 3 %; Hearn *et al.* 1990).

Les différents facteurs limitatifs ne sont pas indépendants. Pour maximiser sa survie, le caribou forestier pratiquerait une stratégie d'évitement des prédateurs en se dispersant dans des habitats peu propices aux autres cervidés telles de grandes forêts résineuses ou des tourbières (Racey *et al.* 1997). Les pertes d'habitat, leur rajeunissement et l'accroissement de l'accès auraient entraîné une augmentation de la prédation et des prélèvements humains. Par exemple, l'ouverture du milieu et la création d'accès suite aux coupes forestières pourraient concentrer le caribou dans les habitats résiduels, diminuer sa capacité de dispersion et augmenter la fréquentation du territoire pour divers types d'usages, y compris la chasse légale et illégale. De plus, la coupe morcelle l'habitat en créant des îlots discontinus de forêt résineuse. Dans certains cas, les résineux ne se rétablissent pas ou font place à des essences de succession (Gagnon *et al.* 1998; Lavoie et Sirois 1998). Ceci créerait des conditions favorables pour diverses proies alternatives dont l'orignal en raison d'une plus grande disponibilité de brout feuillu. Le loup, qui vit principalement aux dépens de l'orignal, s'accroîtrait à son tour ce qui, par ricochet, augmenterait la prédation du caribou. Les hardes forestières pourraient être éliminées si les proies alternatives comme l'orignal étaient assez nombreuses pour soutenir des populations de loups abondantes. De plus, le rajeunissement de la végétation favoriserait l'implantation de l'ours noir et la prédation des faons.

L'Homme, un prédateur efficace

L'Homme a certainement contribué fortement aux déclin du caribou en Amérique du Nord (Bergerud 1974). Au Québec, la chasse a souvent été citée comme la principale cause de la chute des populations de caribous forestiers (Cinq-Mars 1977; Folinsbee 1979; Gingras et Malouin 1993; Bourbonnais *et al.* 1997). Sur la Basse-Côte-Nord, Cinq-Mars (1977) a estimé que les effectifs avaient diminué de 60 % en cinq ans, cette baisse étant principalement attribuée à la chasse, laquelle était plutôt libérale jusqu'à la fin des années 70.

À la Baie James, la chasse d'alimentation est maintenant assez bien documentée grâce à des ententes avec les Cris. Celle des Algonquins, au nord de l'Abitibi, est inavouée mais probablement faible. Historiquement, toutes les personnes résidant sur la Côte-Nord, à l'est du chemin de fer de Sept-Îles - Schefferville, avaient le droit de récolter deux caribous par an pour fins d'alimentation. Cette pratique a été arrêtée à la fin des années 1970 à cause de la précarité des hardes. La chasse d'alimentation est toujours pratiquée par les Autochtones mais le niveau de récolte est mal connu. En outre, on soupçonne que plusieurs résidents s'adonnent au braconnage en motoneige un peu partout sur la Côte-Nord, particulièrement à l'est de Havre-Saint-Pierre. Jusqu'à tout récemment, la chasse sportive était ouverte à l'automne au Saguenay et sur la Côte-Nord (généralement 600 permis par an), de même qu'à l'hiver, dans la région de Fermont (1 600 permis) et à la Baie James (aucun contingentement). La récolte d'automne avait tendance à décroître; de 75 à 100 caribous par an à la fin des années 1980, elle n'atteignait plus qu'environ 40 à 60 individus lors des dernières années. La chasse hivernale vise principalement les troupeaux toundriques qui demeurent sous-exploités.

Cependant, on soupçonne que cette chasse s'effectue en partie sur les caribous résidents parce que les migrations des grands troupeaux du nord ne sont pas régulières (Paré et Huot 1985).

Le taux d'exploitation des hardes québécoises de caribous forestiers, et par conséquent leur évolution probable, sont inconnus pour trois raisons : les populations totales n'ont pas été estimées, certains prélèvements sont méconnus et on ignore l'importance relative du caribou forestier dans la récolte sportive hivernale.

Des habitats peu propices aux autres cervidés

Le caribou forestier se disperse dans des milieux peu propices aux autres cervidés probablement dans le but de s'isoler de ces derniers et de leurs prédateurs. Dans le nord-est de l'Alberta, on le retrouve toute l'année dans des milieux dominés par les tourbières (Bradshaw *et al.* 1995). En Saskatchewan, il fréquente les tourbières et les peuplements d'épinette noire (Rettie *et al.* 1997). Dans le nord-ouest de l'Ontario, le caribou utilise surtout des sites riches en lichens terrestres ou arboricoles qu'il trouve dans des endroits secs, des dépôts de sable délavés, des eskers, des dunes de sable ou des terres humides avec des crans rocheux exposés (Racey *et al.* 1997). Dans le nord-est de l'Ontario, il fréquenterait surtout les forêts matures d'épinettes (Darby et Duquette 1986). Le caribou évite les milieux perturbés, tels les coupes forestières et les brûlis récents, soit parce que les risques de prédation y sont plus grands, soit parce que les lichens, leur nourriture de base, se brisent facilement et sont détruits par les opérations forestières et par le feu. Certains brûlis peuvent parfois attirer le caribou à cause du développement rapide des plantes herbacées (ex. : linaigrette), mais ces sites sont délaissés à moyen terme lorsque

les mousses remplacent les plantes herbacées (Saperstein 1996).

Les sites utilisés varient selon les saisons et très probablement, selon l'environnement où se situent les hardes. Dans certaines régions, les femelles se dispersent dans des tourbières ou sur des îles pour mettre bas, vraisemblablement pour réduire les risques de prédation. À l'été, certains auteurs rapportent l'utilisation de sites offrant une meilleure qualité alimentaire ou de milieux ouverts, exposés au vent, qui permettent de fuir les insectes. À l'hiver, les caribous forestiers forment de plus grands groupes que durant les autres saisons. Ils évitent les peuplements mélangés et fréquentent principalement des milieux ouverts, riches en lichens terrestres, jusqu'à ce que les conditions de neige ne permettent plus le creusage de cratères d'alimentation (Vandal 1985). Ils se déplacent alors vers des forêts de conifères plus denses où ils se nourrissent probablement de lichens arboricoles. De même, une couverture de neige moins épaisse permet peut-être une certaine utilisation de la nourriture au sol, même si elle est plus pauvre que dans les milieux ouverts. Les caribous utiliseraient les plans d'eau gelés pour se déplacer, fuir les prédateurs et se reposer (Darby et Duquette 1986; Cumming 1992). Les domaines vitaux annuels sont habituellement grands (200 - 300 km²) mais varient beaucoup selon les hardes et les individus (32 - 1470 km²; Stuart-Smith *et al.* 1997).

Au Québec, les renseignements que nous possédons sur l'habitat du caribou forestier demeurent disparates. Plusieurs proviennent des inventaires aériens réalisés à la fin de l'hiver, alors que d'autres sont fournis par quelques études télémétriques qui ont été réalisées dans les régions du lac Bienville, de la rivière Caniapiscau, de Val-d'Or et de Charlevoix. Tel qu'observé ailleurs en Amérique du Nord, les caribous semblent plus regroupés durant cette période. On les aperçoit souvent dans des peuplements forestiers

ouverts où ils creusent des cratères dans la neige pour se nourrir de lichens terrestres (Vandal 1985). Sur la Côte-Nord et en Abitibi, les pessières fermées seraient également utilisées. Seulement quelques études (Sebbane *et al.* 2002, Lantin 2003) traitent des habitats fréquentés durant les autres périodes, comme le rut ou la mise bas, alors que les caribous sont beaucoup plus dispersés.

Les composantes fines de l'habitat sont aussi mal connues. Le régime alimentaire du caribou forestier est probablement dominé par les lichens en hiver et par les graminées et les plantes ligneuses à l'été, comme c'est le cas pour le caribou toundrique (Gauthier *et al.* 1989). Cependant, on ne possède pas d'estimation de la disponibilité des lichens terrestres au sud du 52^e parallèle. Par contre, des estimations qualitatives des lichens arboricoles sont disponibles pour les régions de Val-d'Or (Ducruc *et al.* 1988) et du parc des Grands-Jardins (Vandal 1985), mais ces lichens seraient surtout importants pour le caribou montagnard, comme en Gaspésie (Ouellet *et al.* 1996). Ailleurs au Québec, il est probable que les caribous dépendent principalement des lichens terrestres, le climat étant plus sec et par conséquent moins propice au développement des espèces arboricoles.

Nous ne savons pas si certains sites à lichens sont plus importants pour le caribou, par exemple, ceux situés près des grands plans d'eau qui permettraient l'alimentation tout en minimisant les risques de prédation. Le rôle exact des éricacées n'a pas été précisé non plus. Ces dernières pourraient orienter les caribous lorsqu'ils recherchent des lichens terrestres en hiver, en facilitant la propagation des odeurs vers la surface de la neige (Brown et Theberge 1990).

La distribution et l'importance relative des différents types d'habitats sont également peu connues. Par exemple, la localisation et le taux d'utilisation des pessières

à cladonie de quatre hectares et plus, protégées en raison du *Règlement sur les normes d'interventions dans les forêts du domaine public* (RNI), n'ont pas été définies à ce jour. Ces pessières ne peuvent pas être identifiées à partir des cartes forestières, mais des méthodes par télédétection existent et pourraient être mises à profit pour les localiser. D'autre part, les pinèdes grises à cladonie qui pourraient être aussi importantes que les pessières pour le caribou forestier, ne sont pas protégées par le RNI. Les activités connexes à l'exploitation forestière peuvent aussi affecter certains milieux critiques. Par exemple, les pinèdes à cladonie ne sont pas nécessairement recherchées par l'industrie forestière mais sont récoltées au passage. De plus, la nature des sols où poussent ces peuplements est favorable à la construction de chemins et le gravier qu'on y retrouve est utilisé comme banc d'emprunt pour la réfection des chemins.

Importance de la composition et de la structure des forêts

Les feux de forêt sont l'agent perturbateur naturel des forêts nordiques. Leur cycle varie entre 75 et 500 ans (>9000 ans dans la toundra arbustive) selon les conditions climatiques (température, humidité), la densité du couvert forestier, la topographie et l'importance du réseau hydrique (Payette *et al.* 1989, Bergeron 1991, Dansereau et Bergeron 1993, Bergeron *et al.* 2001, Lesieur *et al.* 2002). Les feux favorisent généralement la régénération de l'épinette noire et du pin gris en provoquant l'ouverture des cônes et en accélérant le recyclage des éléments nutritifs. Lorsque les conditions sont propices, l'épinette se réinstalle en trois à cinq ans, sans succession au niveau des espèces ligneuses (Lavoie et Sirois 1998). Cependant, le réservoir de graines s'épuise en moins de 10 ans et on peut assister à l'ouverture des peuplements (création de pessières à cladonie)

si les perturbations ont lieu lorsque la capacité de régénération est faible (ex. : deux feux en moins de 40 ans, graines parasitées) ou si les conditions de germination sont inadéquates (Lavoie et Sirois 1998). Après feu, les lichens se reconstituent en 15 à 30 ans sur sites mésiques. Les plantes vasculaires peuvent dominer le parterre forestier jusqu'à 25 ans après feu mais font place aux lichens après 30 à 40 ans. Le couvert lichénique est généralement bien établi après 65 ans (Morneau et Payette 1989, Cichowski 1996.). Les pessières ouvertes semblent stables, le tapis de lichens empêchant l'établissement de la régénération arborescente (Riverin et Gagnon 1996). Dans les sites humides (ou ayant subi l'effet de la paludification, c.-à-d. transformés en tourbières par l'accumulation de matière organique) de la partie ouest du Québec, les lichens peuvent être déplacés par les mousses et les sphaignes suite à la fermeture du couvert forestier (Boudreault *et al.* 2002), ce phénomène étant probablement plus rare dans la pessière à mousses de l'est du Québec (Gagnon *et al.* 1998).

Des peuplements forestiers différents de la pessière noire peuvent aussi s'établir à la suite de feux intenses dans des peuplements mixtes (pin gris, bouleau à papier, peuplier faux-tremble) d'épinette, les cônes de cette espèce étant moins résistants que ceux du pin gris (St-Pierre *et al.* 1992). À l'inverse, lorsque l'intervalle entre les perturbations est très grand, l'épinette peut remplacer le pin gris à cause de sa grande longévité et de sa capacité à produire des marcottes après 50 - 70 ans (Lavoie et Sirois 1998, Bergeron *et al.* 2001, Lesieur *et al.* 2002).

Le caribou a su s'adapter aux feux, mais dans les forêts commerciales, les effets de la coupe forestière s'ajoutent à ceux des incendies forestiers. Au cours de la dernière décennie, les perturbations d'origine anthropiques ont même été plus importantes que les

perturbations naturelles (MRN 2002, voir aussi chapitre 1). Présentement, nous ne savons pas si la coupe imite convenablement les feux. Son impact sur la pessière a été peu étudié et un remplacement de l'épinette par le sapin est à prévoir dans certaines régions (Riverin et Gagnon 1996). En effet, contrairement au feu qui détruit la strate basse de la végétation, la coupe favorise la régénération des essences d'ombre préétablies tel le sapin. Cette essence est mal adaptée au feu (écorce mince, pas de rejet de souche, production cyclique de cônes non sérotineux, pas de réservoir de graines dans le sol), mais peut agir comme essence de fin de succession à cause de sa tolérance à l'ombre, d'une abondante production de graines et du marcottage (Sirois 1997). Une succession végétale en faveur du sapin ou des essences feuillues serait néfaste au caribou en facilitant l'implantation de l'orignal et de son principal prédateur, le loup.

Les préoccupations concernant les pertes d'habitat semblent aussi justifiées. Sur la Côte-Nord, environ 3 400 km² de forêt ont été inondés par le projet Manic-Outardes et 222 autres le sont par le projet Sainte-Marguerite. À Caniapiscau, c'est un peu plus de 2 000 km² de milieux forestiers qui ont été mis en eau, entre 1981 et 1984 (Paré 1987). De même, l'industrie forestière utilise actuellement de façon intensive tout le secteur de la pessière, entre les 49° et 51° parallèles et progresse graduellement vers le nord. Ainsi, on prélève ≈800 km² de forêts résineuses par année au Saguenay et 300 autres sur la Côte-Nord. Ces habitats perturbés, ou ceux dans lesquels la proportion de vieilles forêts est faible, seraient délaissés par le caribou (Cumming et Beange 1993; Smith *et al.* 2000).

Une composante de la biodiversité

On reconnaît d'emblée que le caribou forestier est un élément majeur de la forêt

boréale. La spécificité de l'écotype forestier est probable puisque les toundriques, qui sont migrants, sont normalement localisés plus au nord durant le rut. Cependant, l'abondance du caribou toundrique a beaucoup augmenté depuis le début des années 1970 et celui-ci a étendu considérablement son aire de répartition. En hiver, le caribou toundrique envahit maintenant certaines hardes forestières et des femelles ont semblé suivre les caribous toundriques lors de leur migration printanière (Paré 1987). De même, il n'est pas exclu que des toundriques se sédentarisent dans l'aire utilisée par le caribou forestier.

Les impacts d'un apport génétique occasionnel provenant du caribou toundrique ne sont pas connus. D'une part, le caribou forestier pourrait posséder certains caractères spécifiques qui pourraient disparaître suite au mélange génétique avec le caribou toundrique. D'autre part, la diversité génétique (nombre d'allèles différents à un locus donné et taux d'hétérozygotie) d'une population tend à diminuer de génération en génération en absence d'immigration et de mutations. Ultimement, tous les individus d'une population deviendront homozygotes en absence d'immigration ou de mutation. Ce phénomène, appelé dérive génétique, est plus prononcé dans les petites populations isolées parce que la reproduction entre proches parents (hybridation) est plus fréquente (Caughley 1994). Cette perte graduelle de diversité génétique peut diminuer l'adaptation aux changements environnementaux (« fitness »). Chez une population maintenue à de faibles effectifs pendant plusieurs générations, le déclin de l'adaptabilité due à l'hybridation (dépression d'hybridation, « inbreeding depression »), augmente les risques d'extinction provoquée par des facteurs abiotiques, biotiques ou stochastiques auxquels la population n'a plus la capacité de répondre. Le mécanisme impliqué (vortex d'extinction)

se résume comme suit : diminution de la diversité génétique des descendants à cause de l'hybridation d'où l'expression d'allèles récessifs, baisse de la fécondité, augmentation de la mortalité, diminution des effectifs et éventuellement, extinction de la population (Caughley 1994). La dépression d'hybridation est fréquente dans les jardins zoologiques (Caughley 1994) et a été rapportée récemment chez des populations de plantes, d'oiseaux et de mammifères sauvages (Keller et Waller 2002). Des échanges occasionnels entre les constituantes d'une métapopulation favorisent sa conservation en diminuant les effets de la dérive génétique (Caughley 1994, Keller et Waller 2002).

Il est à prévoir que l'écotourisme prendra de l'ampleur au cours des prochaines années et que les parcs de conservation joueront un rôle de premier plan pour la mise en valeur des espèces rares. Ainsi, les caribous forestiers fréquentent souvent des milieux ouverts ce qui facilite leur observation à des fins d'interprétation. Dans le parc des Grands-Jardins, un programme d'interprétation en ski de fond a été mis en place en 1993 (Banville 1998). Toutefois, les randonneurs peuvent déranger le caribou qui modifie alors son comportement (Duchesne 1996), ce qui pourrait l'amener à fréquenter des milieux moins propices où il serait plus vulnérable à la prédation (Crête *et al.* 1990). Cet impact devrait être documenté davantage pour assurer le développement harmonieux des activités récréo-touristiques.

Des mesures de protection timides

Quelques mesures ont été adoptées pour protéger le caribou forestier et ses habitats. La chasse sportive est prohibée dans la majeure partie de l'aire de répartition du caribou forestier depuis 1949. Sur la Côte-Nord, où la chasse était autorisée, les baisses

d'effectifs ont amené l'arrêt de la chasse à l'est du chemin de fer reliant Sept-Îles et Schefferville en 1979. À la même époque, à l'ouest du chemin de fer, les permis de chasse ont été contingentés à 350 par année mais ce nombre a été augmenté à 600 suite à des pressions du milieu. Le nombre de permis a de nouveau été ramené à 300 à l'automne 2000 et la chasse du caribou forestier a été fermée en 2001.

Des mesures visant la protection des habitats du caribou ont aussi été adoptées. L'habitat de la harde de Charlevoix est en partie protégé par le parc des Grands-Jardins. Le *Règlement sur les habitats fauniques* vise à protéger les aires de fréquentation du caribou au sud du 52° parallèle. Il présente ces milieux comme des territoires servant à la mise bas, au rut ou à l'alimentation hivernale pour un troupeau d'au moins 50 caribous. Ce critère de 50 caribous n'est pas approprié puisque les caribous forestiers se retrouvent souvent en nombre très inférieur. Les groupes ne se forment qu'à l'automne et à l'hiver et plusieurs groupes ne comptent qu'une dizaine de bêtes ou moins, quand il ne s'agit pas carrément d'une femelle avec son faon. De plus, on retrouve des hardes forestières au nord du 52° parallèle. Actuellement, seule la harde montagnarde de la Gaspésie jouit de la protection accordée par le *Règlement sur les habitats fauniques*. Or, cette aire de fréquentation se situe majoritairement à l'intérieur des limites du parc de la Gaspésie où sa protection est de toute façon assurée en vertu de la *Loi sur les parcs*.

On retrouve dans le *Règlement sur les normes d'interventions dans les forêts du domaine public*, cinq articles qui font référence au caribou, dont deux concernent le caribou forestier. Ces articles reprennent les définitions du *Règlement sur les habitats fauniques* et introduisent les mêmes notions de localisation géographique et d'effectifs minimaux. Les seules mesures quelque peu significatives concernent le maintien des

composantes de l'habitat et la protection des pessières à cladonie. Cependant, ces normes font aussi référence aux notions d'aires de fréquentation et d'habitats utilisés durant la mise bas, le rut et la période hivernale. Comme ces habitats n'ont jamais été définis, les normes d'exploitation forestière sont à toutes fins pratiques inopérantes.

Pour une protection adéquate, la notion de troupeau devra être revue pour tenir compte de la répartition réelle du caribou forestier et de ses comportements saisonniers. Les caractéristiques des habitats fréquentés durant la mise bas, le rut et l'hiver devront être précisées. Dans un contexte d'exploitation forestière, l'identification des hardes et la délimitation géographique des aires utilisées par chacune d'elles permettraient de circonscrire les sites à aménager en fonction du caribou.

Que de problèmes !

La conservation des hardes de caribous forestiers n'est pas assurée. Cet écotype est en déclin presque partout et ses effectifs, sa densité et son recrutement sont faibles. De plus, il est très vulnérable à la prédation et aux prélèvements humains, particulièrement lorsque son habitat est modifié. Par ailleurs, on assiste depuis une vingtaine d'années, à une importante expansion septentrionale de l'exploitation forestière. Les données fragmentaires qui existent suggèrent une décroissance importante des hardes et certaines ont probablement déjà disparu. Ce constat est particulièrement inquiétant puisque le recrutement est faible et les mortalités sont souvent importantes, d'après les études réalisées ailleurs au Canada (Stuart-Smith *et al.* 1997, Mallory et Hillis 1998, Rettie et Messier 1998).

L'origine exacte, la spécificité et l'importance des échanges génétiques entre les

grands troupeaux de caribous toundriques et les hardes de caribous forestiers ne sont pas établis. La classification de Banfield (1961) ne fait pas l'unanimité. Une différenciation non équivoque exigerait l'examen de plusieurs caractères génétiques et biologiques (déplacements, répartition, morphologie) des hardes forestières et des troupeaux toundriques.

Dans la sapinière, la coupe forestière permet l'établissement d'une succession végétale diversifiée, favorable aux espèces animales associées aux lisières de forêt, à celles ayant un large spectre d'habitats ou une bonne mobilité. Plusieurs espèces, dont l'orignal, prospèrent dans les aires coupées dès qu'elles sont bien régénérées. Par contre, le morcellement de l'habitat favorise aussi les prédateurs en augmentant le nombre et la diversité des proies. Les bordures agissent comme des barrières; les prédateurs les longent, augmentant ainsi la vulnérabilité des proies qui y vivent. De plus, la coupe réduit la superficie et modifie la qualité des habitats des espèces associées aux forêts matures, entraînant des changements d'abondance. Ainsi, plusieurs auteurs pensent que la coupe serait la cause ultime des déclin du caribou en favorisant la prédation et la chasse (AWCCDC. 1996, Cumming 1992, Bergerud 1996).

Compte tenu de la fragilité du caribou forestier et de l'importance de l'exploitation forestière, il est prioritaire de trouver des méthodes de gestion assurant leur coexistence. Ceci constitue un défi de taille puisque plusieurs tentatives se sont avérées infructueuses (Hervieux *et al.* 1996) et que les normes d'intervention forestière privilégient l'orignal au détriment du caribou en morcelant la forêt. Une bonne compréhension des effets de la coupe sur l'organisation spatiale des hardes, la dynamique de population, l'utilisation de l'habitat et les échanges génétiques est préalable à

l'élaboration d'objectifs et de normes d'aménagement de l'habitat. L'impact négatif des coupes peut être amoindri par une protection accrue de l'espèce (contre les humains et les prédateurs), par la création d'aires protégées et par l'adoption de pratiques sylvicoles visant à préserver la répartition, la composition et la structure de la forêt d'origine, des conditions qui favoriseraient les déplacements des caribous et le maintien des échanges occasionnels entre les hardes. La problématique du caribou forestier au Québec est résumée au tableau 1.

Un avenir prometteur ?

Le présent projet de recherche vise à acquérir les connaissances de base nécessaires pour protéger le caribou forestier et son habitat. La cartographie à petite échelle des informations disponibles donnera la localisation des principales aires de concentration afin d'identifier les sites où l'on doit adopter des pratiques forestières propices à cette espèce associée aux forêts matures et surannées.

Une technique d'inventaire aérien adaptée au caribou forestier permettra d'estimer ses effectifs et d'évaluer sa productivité. Les principales causes de mortalité et leur importance relative seront estimées à l'aide de la télémétrie. Ces travaux aideront à identifier les causes du déclin des effectifs et à trouver des solutions pour réduire les impacts négatifs des activités humaines. Finalement, la description des habitats utilisés sur une base saisonnière permettra de suggérer des pratiques forestières adaptées aux paysages nordiques (période de révolution, superficie et répartition des perturbations) et susceptibles de diminuer l'importance des mortalités du caribou.

Dans le cadre de cette étude, la mise au point et l'application de techniques

novatrices de différenciation génétique augmentera notre compréhension des liens entre les divers groupes de caribous. Elles permettront aussi de vérifier l'effet de la diversité génétique sur l'adaptabilité des individus et des métapopulations. La conservation à long terme des pools génétiques pourrait exiger le maintien non seulement de l'espèce mais également des populations locales, peu importe qu'elles forment des sous-espèces, des unités évolutives réelles ou des sous-populations (Caughley 1994).

Le projet de recherche orientera les stratégies de conservation du caribou forestier et servira de guide pour évaluer la pertinence d'inclure cet écotype parmi les espèces vulnérables ou menacées au Québec. L'intérêt manifesté par l'industrie forestière pour le projet et pour des aménagements forestiers adaptés au caribou augure un avenir meilleur pour cet écotype et pour les espèces nordiques.

Remerciements

Le projet fait suite à la volonté de la Société de la faune et des parcs du Québec (FAPAQ) de combler le manque de connaissances sur le caribou forestier. Le devis de recherche a été élaboré à la suite de discussions et de commentaires fournis par Laurier Breton, Michel Crête, Hélène Jolicoeur, Gilles Lamontagne, Marcel Paré et François Potvin de la FAPAQ ainsi que Jean-Pierre Ducruc du Ministère de l'Environnement du Québec, Agathe Cimon du Ministère des Ressources naturelles du Québec (MRNFP), Jean Huot de l'Université Laval et Luc Sirois de l'Université du Québec à Rimouski (UQAR). Le présent travail de synthèse n'aurait pu être réalisé sans la contribution de nos partenaires financiers : la FAPAQ, le MRN, l'Association des manufacturiers de bois de sciage du Québec, la Fondation de la faune du Québec, Abitibi-Consolidated, Kruger

(Scierie-Manic) et l'UQAR.

Liste des références

- Anonyme. 1994. É.I.E. : Activités militaires aériennes. Énoncé des incidences environnementales des activités militaires aériennes au Labrador et au Québec. Défense nationale, Gouvernement du Canada. p. 9-44 à 9-53.
- AWCCSDC - Alberta Woodland Caribou Conservation Strategy Development Committee. 1996. Alberta's woodland conservation strategy. Draft # 100. 55 p.
- Banfield, A.W.F. 1961. A revision of the reindeer and caribou, genus *Rangifer*. Musée National du Canada, Bulletin n° 177. 137 p.
- Banville, D. 1998. Plan de gestion du caribou de Charlevoix. Ministère de l'Environnement et de la Faune, Direction régionale de Québec. 26 p.
- Bergeron, Y. 1991. The influence of island and mainland lakeshore landscapes on boreal forest fire regime. *Ecology* 72: 1980-1992.
- Bergeron, Y., S. Gauthier, V. Kafka, P. Lefort, et D. Lesieur. 2001. Natural fire frequency for the eastern Canadian boreal forest: consequences for sustainable forestry. *Canadian Journal of Forest Research* 31: 384-391.
- Bergerud, A.T. 1974. Decline of caribou in North America following settlement. *The Journal of Wildlife Management* 38: 757-770.
- Bergerud, A.T. 1996. Evolving perspectives on caribou population dynamics. *Rangifer*, Special Issue 9: 95-116.
- Boertje, R.D., P. Valkenburg, et M.E. McNay. 1996. Increases in moose, caribou and wolves following wolf control in Alaska. *The Journal of Wildlife Management* 60:

474-489.

- Boudreault, C., Y. Bregeron, Y., S. Gauthier, et P. Drapeau. 2002. Bryofhyte and lichen communities in mature to old-growth stands in eastern boreal forests of Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 1080-1093.
- Bourbonnais, N., A. Gingras, et B. Rochette. 1997. Inventaire aérien du caribou dans une portion de la zone de chasse 19 sud (partie est) en mars 1993. Ministère de l'Environnement et de la Faune, Direction régionale de la Côte-Nord. 24 p.
- Bradshaw, C.J.A., D.M. Hebert, A.B. Rippin, et S. Boutin. 1995. Winter peatland habitat selection by woodland caribou in northeastern Alberta. *Canadian Journal of Zoology* 73: 1567-1574.
- Brassard, C. et M. Brault. 1997. État de la situation du caribou forestier (*Rangifer tarandus caribou*) de la Côte-Nord du Saint-Laurent. Ministère de l'Environnement et de la Faune, Direction régionale de la Côte-Nord. 62 p.
- Brown W.K. et J.B. Theberge, J.B. 1990. The effect of extreme snowcover on feeding-site selection by woodland caribou. *The Journal of Wildlife Management* 54: 161-168.
- Caughley, G. 1994. Directions in conservation biology. *Journal of Animal Ecology* 63: 215-244.
- Cichowski, D.B. 1996. Managing woodland caribou in west-central British Columbia. *Rangifer*, Spec. Issue 9: 119-126.
- Cinq-Mars, J. 1977. Inventaire aérien du caribou sur la Basse-Côte-Nord, hiver 1977. Ministère du Tourisme, de la Chasse et de la Pêche, Direction Régionale de la Côte-Nord. 15 p.

- COSEPAC. 2000. Espèces canadiennes en péril, novembre 2000. Comité sur la situation des espèces en péril au Canada. 26 p.
- Couturier, S., R. Courtois, H. Crépeau, L.-P. Rivest, et S. Luttich. 1996. Calving photocensus of the rivière George caribou herd and comparison with an independent census. *Rangifer*, Special Issue 9: 283-296.
- Crête, M., R. Nault, et H. Laflamme. 1990. Caribou. Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Direction de la faune et des habitats. SP 1780-02-91. 73 p.
- Cumming, H.G. 1992. Woodland caribou: facts for forest managers. *Forestry Chronicle* 68: 481-491.
- Cumming, H.G. et D.B. Beange. 1993. Survival of woodland caribou in commercial forests of northern Ontario. *Forestry Chronicle* 69: 579-588.
- Dansereau, P.-R. et Y. Bergeron. 1993. Fire history in the southern boreal forest of northwestern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 23: 25-32.
- Darby, R. et L.S. Duquette. 1986. Woodland caribou and forestry in northern Ontario, Canada. *Rangifer*, Special Issue 1: 87-93.
- Duchesne, M. 1996. Impact de l'écotourisme hivernal sur les caribous (*Rangifer tarandus caribou*) des Grands-Jardins, Charlevoix. Mémoire de Maîtrise, Université Laval. 94 p.
- Ferguson, M.A.D. et L. Gauthier. 1992. Status and trends of *Rangifer tarandus* and *Ovibos moschatus* populations in Canada. *Rangifer* 12: 127-137.
- Folinsbee, J. 1979. Distribution et abondance passées et présentes du caribou (*Rangifer tarandus*), au Labrador méridional et dans les régions adjacentes du Québec. *Recherches amérindiennes au Québec* 9: 37-46.

- Gagnon, R., J. Potvin, et É. Gagné. 1998. Les bases écologiques du fonctionnement des forêts commerciales d'épinette noire du Saguenay-Lac-Saint-Jean - Chibougamau-Chapais (Québec) : vers un aménagement forestier durable. Université du Québec à Chicoutimi. 27 p.
- Gauthier, L., R. Nault, et M. Crête. 1989. Variations saisonnières du régime alimentaire des caribous du troupeau de la Rivière George, Québec nordique. *Le Naturaliste canadien* 116: 101-112.
- Geist, V. 1991. Taxonomy: on an objective definition of subspecies, taxa as legal entities, and its application to *Rangifer tarandus* Lin. 1758. pp. 1-36. Dans Butler, C.E. and Mahoney S.P (éds.). *Proceedings of the 4th North American Caribou workshop*. St. John's Newfoundland.
- Gerlach, L.P. et D.N. Bengtson. 1994. If ecosystem management is the solution, what's the problem? *Journal of Forestry* 92 (8): 18-21.
- 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 Direction régionale de la Côte-Nord. 26 p.
- Gray, D.R. 1999. Updated status report on the woodland caribou (caribou des bois) *Rangifer tarandus dawsoni* and *Rangifer tarandus caribou* in Canada. Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada. 36 p. + annexe.
- Hearn, B.J., S.N. Luttich, M. Crête, et M. Berger. 1990. Survival of radio-tagged caribou (*Rangifer tarandus caribou*) from the George River herd, Nouveau-Québec-Labrador. *Canadian Journal of Zoology* 68: 276-283.
- Hervieux, D. J. Edmonds, R. Bonar, et J. McCammon. 1996. Successful and unsuccessful

- attempts to resolve caribou management and timber harvesting issues in west central Alberta. *Rangifer*, Special Issue 9: 185-190.
- Huot, J. et M. Paré. 1986. Surveillance écologique du complexe La Grande. Synthèse des études sur le caribou de la région de Caniapiscau. Université Laval et Société d'énergie de la Baie James. 86 p.
- Keller, L.F. et D.M. Waller. 2002. Inbreeding effects in wild populations. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 230-241.
- Lantin, É. 2003. Évaluation de la qualité des habitats d'alimentation pour le caribou forestier en forêt boréale du nord-ouest du Québec. Mémoire de Maîtrise, Université du Québec à Montréal. 110 p.
- Lavoie, L. et L. Sirois. 1998. Vegetation changes caused by recent fires in the northern boreal forest of eastern Canada. *Journal Vegetation Science* 9: 483-492.
- Lesieur, D., S. Gauthier, et Y. Bergeron. 2002. Fire frequency and vegetation dynamics for the south-central boreal forest of Quebec, Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 1996-2009.
- Mallory, F.F. et T.L. Hillis. 1998. Demographic characteristics of circumpolar caribou populations: ecotypes, ecological constraints/releases, and population dynamics. *Rangifer*, Special Issue 10: 49-60.
- Morneau, C. et S. Payette. 1989. Postfire lichen-spruce woodland recovery at the limit of the boreal forest northern Quebec. *Canadian Journal of Botany* 67: 2770-2782.
- Ouellet, J.-P., J. Ferron, et L. Sirois. 1996. Space and habitat use by the threatened Gaspé caribou in southeastern Québec. *Canadian Journal of Zoology* 74: 1922-1933.
- Paré, M. 1987. Effets du remplissage d'un réservoir hydro-électrique sur la population de

- caribous de Caniapiscau. Mémoire de maîtrise, Université Laval. 141 p.
- Paré, M. et C. Brassard. 1994. Écologie et plan de protection de la population de caribous de Val-d'Or. Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Direction régionale de l'Abitibi-Témiscamingue. 56 p.
- Paré, M. et J. Huot. 1985. Inventaire du caribou de la partie centrale de la péninsule Québec-Labrador de 1981 à 1984. Université Laval. 61 p.
- Payette, S., C. Morneau, L. Sirois, et M. Despont. 1989. Recent fire history of the northern Québec biomes. *Ecology* 70: 656-673.
- Racey, G., T. Amstrong. 1996. Towards a caribou habitat management strategy for Northwestern Ontario: running the gauntlet. *Rangifer*, Special Issue 9: 159-170.
- Racey, G., A. Harris, T. Amstrong, L. Gerrish, R. Schott, J. McNicol, et R. Gollat. 1997. Landscape planning for the conservation of forest dwelling woodland caribou. Ontario Ministry of Natural Resources, northwestern region. 53 p.
- 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.
- Rettie, W.J., J.W. Sheard, et F. Messier. 1997. Identification and description of forested vegetation communities available to woodland caribou: relating wildlife habitat to forest cover data. *Forest Ecology and Management* 93: 245-260.
- Riverin, S. et R. Gagnon. 1996. Dynamique de la régénération d'une pessière à lichens dans la zone de la pessière noire à mousses, nord du Saguenay-Lac-Saint-Jean (Québec). *Canadian Journal of Forest Research* 26: 1504-1509.
- Roed, K.H., M.A.D. Ferguson, M. Crête, et T.A. Bergerud. 1991. Genetic variation in

- transferrin as a predictor for differentiation and evolution of caribou from eastern Canada. *Rangifer* 11: 65-74.
- Saperstein, L. 1996. Winter forage selection by barren-ground caribou: Effects of fire and snow. *Rangifer Special Issue* 9: 237-238.
- Sebbane, A., R. Courtois, S. St-Onge, L. Breton, et P.-É. Lafleur. 2002. Utilisation de l'espace et caractéristiques de l'habitat du caribou forestier de Charlevoix, entre l'automne 1998 et l'hiver 2001. Société de la faune et des parcs du Québec, Québec. 59 p.
- Simberloff, D. 1998. Flagships, umbrellas, and keystones: in single-species management passé in the landscape era? *Biological Conservation* 83: 247-257.
- Sirois, L. 1997. Distribution and dynamics of balsam fir (*Abies balsamea* [L.] Mill.) at its northern limit in the James Bay area. *Ecoscience* 4: 340-352.
- Smith, K.G., E.J Ficht, D. Hobson, T. C. Sorensen, et D. Hervieux. 2000. Winter distribution of woodland caribou in relation to clear-cut logging in west-central Alberta. *Canadian Journal of Zoology* 78: 1433-1440.
- Stuart-Smith, A.K., C.J.A. Bradshaw, S. Boutin, D.M. Hebert, et A.B. Rippin. 1997. Woodland caribou relative to landscape pattern in northeastern Alberta. *The Journal of Wildlife Management* 61: 622-633.
- St-Pierre, H., R. Gagnon, et P. Bellefleur. 1992. Régénération après feu de l'épinette noire (*Picea mariana*) et du pin gris (*Pinus banksiana*) dans la forêt boréale, Québec. *Canadian Journal of Forest Research* 22: 474-481.
- Vandal, D. 1985. Écologie comportementale du caribou du parc des Grands-Jardins. Mémoire de Maîtrise. Université Laval. Québec. 128 p.

Tableau 1. Résumé de la problématique du caribou forestier au Québec.

La répartition actuelle, la densité et les effectifs totaux sont mal connus

- Le devenir des petites hardes isolées est incertain
- Les raisons du déclin des hardes sont mal connues
- Aucune synthèse globale des données disponibles n'a été faite
- Une technique d'inventaire doit être mise au point

L'écotype forestier est vulnérable

- Il vit en petits groupes isolés et en faible densité
- Son recrutement est faible et son taux de mortalité est élevé
- Il est très vulnérable à la prédation
- Il est très sensible aux modifications d'habitat
- La récolte potentielle est inconnue
- Il est peut-être surexploité à cause de la cohabitation avec le toundrique
- Il est probablement spécifique génétiquement
- Les impacts de l'écotourisme sont peu documentés

Les habitats fréquentés n'ont pas été étudiés sur une base saisonnière

- Les habitats utilisés durant la mise bas et le rut n'ont pas été décrits
- Les habitats d'hiver n'ont été étudiés que sommairement

L'impact des coupes forestières et des autres modifications d'habitat est inconnu

- Leur influence sur la répartition et les déplacements n'ont pas été étudiés
- L'impact de la présence des autres cervidés n'est pas bien compris
- L'influence des coupes sur l'abondance des prédateurs est mal connu
- On connaît mal l'effet de l'utilisation des sites déboisés sur la prédation
- Le morcellement de l'habitat isole probablement les hardes

Les normes de protection de l'habitat sont inopérantes

- La plupart des groupes n'atteignent pas 50 caribous
 - Les habitats saisonniers n'ont pas été décrits
 - Le taux d'utilisation des pessières de 4 ha et plus n'a pas été étudié
 - L'importance des pinèdes ouvertes n'est pas connue
-

Titre des figures

Figure 1. Répartition des sous-espèces de caribou dans le monde (d'après Banfield 1961, Roed *et al.* 1991).

Figure 2. Aire de répartition approximative des troupeaux toundriques (rassemblement des femelles sur les aires de mise bas) et des hardes forestières et montagnardes (dispersion lors de la mise bas) de caribous au Québec. Le caribou forestier se retrouve principalement au sud du 55° parallèle où il vit en hardes de quelques dizaines à quelques centaines d'individus. Les deux troupeaux toundriques vivent au nord du Québec mais cohabitent parfois avec le caribou forestier, particulièrement durant l'hiver, entre les 52° et 55° parallèles (d'après Crête *et al.* 1990; Follinsbee 1979; Anonyme 1994; Brassard et Brault 1997).

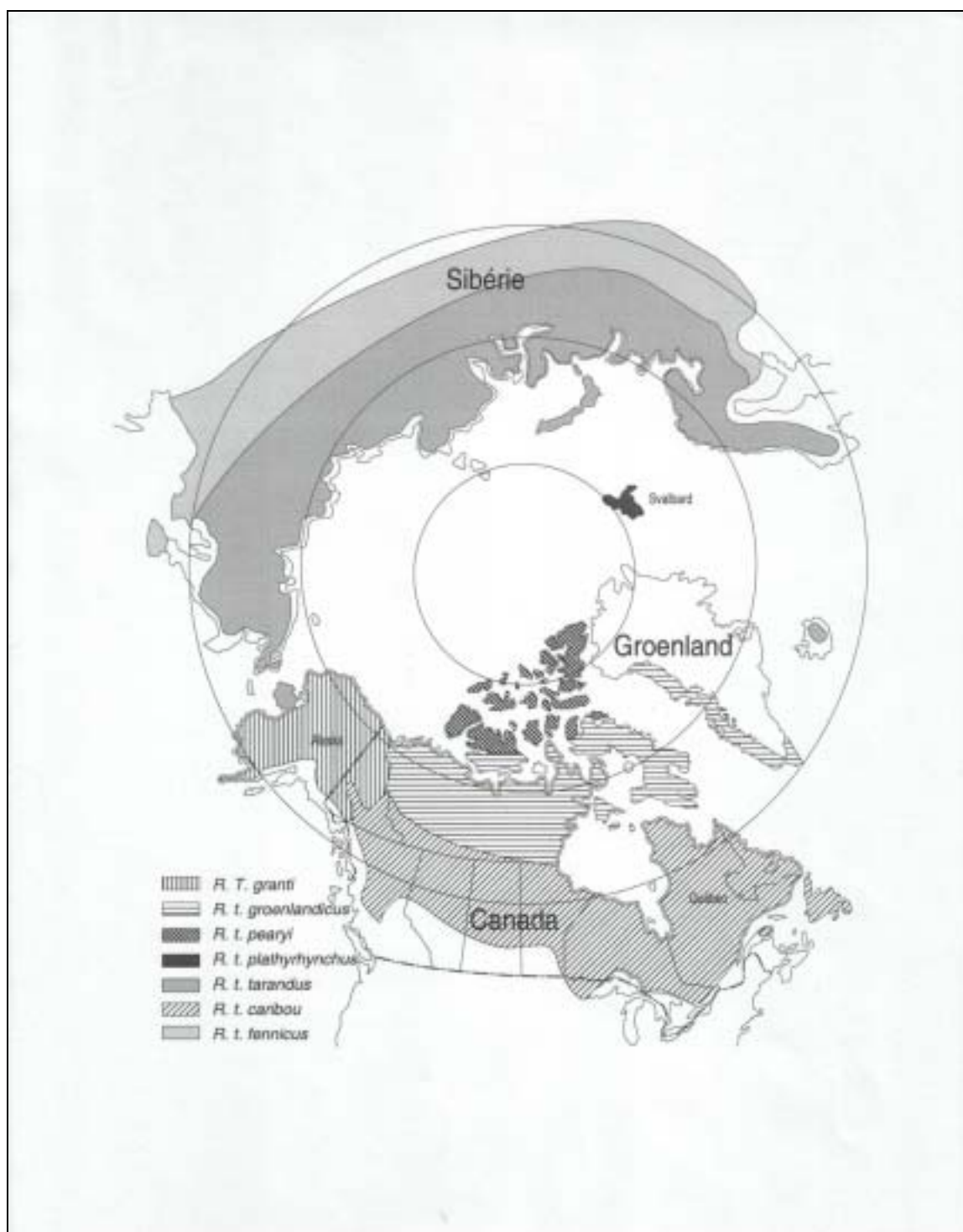


Figure 1.



Figure 2.

CHAPITRE 3

HISTORICAL CHANGES AND CURRENT DISTRIBUTION OF CARIBOU IN QUÉBEC¹

Abstract

We examined published historical information, reports on 42 aerial surveys conducted since 1953, and harvest data collected since 1971 to describe changes in the distribution and abundance of caribou (*Rangifer tarandus*) in Québec. Three ecotypes are found in the province. Two large migratory barren-ground herds are found north of the 52nd parallel. Two mountain herds have been identified in the southeast and, possibly, in northeast parts of the province. Finally, the forest-dwelling ecotype can be found discontinuously, mainly between the 49th and 55th parallels. The southern limit of the caribou distribution range diminished considerably in the late 19th century, and the regression probably continued until the 1960s and 1970s east of the 62nd meridian. South of the 49th parallel, only three small forest-dwelling herds and one mountain herd still persist. According to the presence indices analyzed, barren-ground caribou currently occupy 255 138 km² in fall and winter. They are principally found in the ecological zones of the forest tundra (48% of the area occupied) and the taiga (46%). The mountain herd in the northeast part of the province is virtually unknown, while the southeastern herd

¹ Courtois, R., J.-P. Ouellet, A. Gingras, C. Dussault, L. Breton et J. Maltais. Can. Field-Naturalist (soumis).

mainly uses the boreal forest (83%). The current distribution range of forest-dwelling caribou covers approximately 234 538 km², mainly east of the 72nd meridian. About one-third of this area (64 400 km²) seems to be used intensively. The forest-dwelling caribou is found almost exclusively in the boreal forest (85%), principally in areas where forest fires cycle is the longest although two small isolated herds live at the edge of the mixed wood forest. The barren-ground caribou was very low in abundance from the end of the 19th century until the mid-1950s, but increased significantly thereafter, and particularly since the early 1970s. The mountain caribou and forest-dwelling caribou also decreased in abundance at the turn of the 20th century, but their numbers did not re-establish afterwards. The southeast mountain herd numbers less than 200 caribou. Large forest-dwelling herds still persisted during the 1950s and 1960s, but they seem to have disappeared. The forest-dwelling caribou's current abundance is not precisely known, but based on density estimates and considering the current distribution range, it probably does not exceed 3000 individuals. Current data are insufficient to precisely identify the causes of the population decline, although hunting seems to be the proximal cause.

Key-words: Barren-ground, caribou, distribution, ecotype, history, hunting, moose, mountain, Québec, forest-dwelling.

Résumé

Nous avons examiné les données historiques publiées ainsi que 42 rapports d'inventaires aériens réalisés depuis 1953 et les statistiques de récolte sportive colligées depuis 1971 pour décrire les changements dans la répartition et l'abondance du caribou (*Rangifer tarandus*) au Québec. Trois écotypes sont présents dans la province. Au nord

du 52^e parallèle, on retrouve deux grands troupeaux toundriques migrants. Deux hardes montagnardes ont été identifiées, aux extrémités sud-est et, possiblement, nord-est de la province. Finalement, l'écotype forestier est présent de façon discontinue, principalement entre les 49^e et 55^e parallèles. La limite méridionale de l'aire de répartition du caribou a beaucoup diminué à la fin du 19^e siècle et la régression s'est probablement poursuivie durant les années 1960 et 1970 à l'est du 62^e méridien. Au sud du 49^e parallèle, on ne retrouve plus que trois petites hardes forestières et une harde montagnarde. Selon les indices de présence analysés, les caribous toundriques se répartissent actuellement sur 255 138 km² durant l'automne et l'hiver. Ce sont surtout la sous-zone écologique de la toundra forestière (48 % de la superficie) et celle de la taïga (46 %) qui sont utilisées. La harde montagnarde du nord-est n'est pas bien connue alors que celle du sud-est utilise principalement la forêt boréale (83 % des 6 800 km² fréquentés). Le caribou forestier se retrouve presque exclusivement en forêt boréale (85 %), principalement dans les sites où le cycle des feux de forêt est le plus long, bien que deux hardes vivent en marge de la forêt mélangée. Son aire de répartition actuelle couvre environ 234 538 km², principalement à l'est du 72^e méridien, dont un peu plus du tiers ($\approx 64\,400\text{ km}^2$) semble utilisée de façon intensive. Les caribous toundriques étaient peu abondants de la fin du 19^e siècle jusqu'au milieu des années 1950, mais ils se sont accrus considérablement, particulièrement depuis le début des années 1970. L'abondance du caribou montagnard et du caribou forestier a beaucoup diminué au tournant du 20^e siècle et les effectifs ne se sont pas redressés. La harde montagnarde du sud-est compte moins de 200 caribous. De grandes hardes forestières existaient encore durant les années 1950 et 1960, mais elles semblent avoir disparu. L'abondance actuelle du caribou forestier n'est pas connue

précisément mais elle pourrait difficilement dépasser 3000 caribous si l'on se base sur les estimations de la densité et de l'aire de répartition. Les données actuelles sont insuffisantes pour identifier les causes exactes des diminutions d'effectifs bien que la chasse semble la cause proximale.

Mots clés : caribou, chasse, distribution, écotype, historique, original, Québec, répartition

Introduction

In North America, the oldest fossils of caribou (*Rangifer tarandus*) are 50 000 years old (Banfield 1961; Brassard 1979). The species appears to have been abundant in the taiga, from the edge of the glaciers to New Mexico. Subsequent climatic changes seem to have considerably modified its distribution range. At the arrival of the first Europeans, caribou was found in areas presently occupied by all Canadian provinces as well as American states bordering on Canada. In the eastern part of the continent, caribou was found in the actual states of New York, Vermont, New Hampshire and Maine (Moisan 1956). However, today the Gaspésie caribou herd in eastern Québec is the only remaining herd south of the St. Lawrence River.

Many studies have examined the abundance, population dynamics and habitat of the barren-ground caribou in northern Québec and of the Gaspésie mountain caribou. The spectacular increase in numbers of the barren-ground caribou and the precarious status of the Gaspésie herd have made them favourite subjects for limitation and regulation mechanisms studies (Messier *et al.* 1988; Crête and Desrosiers 1993; Couturier *et al.* 1996; Crête *et al.* 1996). Some studies have also been carried out on northern herds affected by hydroelectric developments (Brown *et al.* 1986; Paré 1987) and on the

isolated herds in southern Québec (Vandal 1985; Jolicoeur 1993; Paré and Brassard 1994; Crête and Desrosiers 1993; Ouellet *et al.* 1996). However, the forest-dwelling caribou in the central part of the province remains largely unknown. Studies carried out on these populations are limited to surveys conducted in the 1960s and 1970s and, as no synthesis of available data has been done their current distribution and status remains the object of speculation.

Our study had three main objectives: (1) to provide a comprehensive analysis of available data on caribou in order to describe historical changes; (2) to determine the current distribution area of caribou in Québec with the aim to identify areas where caribou should be considered a priority in forest management, and (3) to explore potential causes of temporal changes in caribou abundance. As the magnitude of the harvest provides a relative index of abundance (Crête and Dussault 1987), we used harvest data to verify whether caribou and moose (*Alces alces*) harvests were inversely correlated. Because wolves numbers are positively correlated with those of moose (Messier 1994, 1995; Larivière *et al.* 2000), a decrease in caribou harvest during moose increase would suggest that caribou abundance could be limited by wolf (*Canis lupus*) predation (Bergerud 1974, 1988; Martin 1980; Bergerud and Mercer 1989; Jolicoeur 1993; Seip 1992). Absence of correlation between caribou and moose harvests would suggest that caribou could be more importantly limited by changes in harvest rate.

Methods

The historical distribution range was determined using published information (newspaper articles, activity reports, legislation and interviews; Moisan 1956; Martin

1980; Guay 1983; Bellehumeur *et al.* 1985; Gingras *et al.* 1989b; Jolicoeur 1993).

The distribution and abundance of caribou from the 1950s to the 1970s was derived from 42 aerial survey reports (> 70 surveys). Various techniques were used. Until the early 1980s, surveys mainly consisted of systematic coverage of large blocks (9000 to 92 700 km²) carried out between late February and mid-April, by airplane (Dornier 28-B, DC-3, Cessna 185), using north-south or east-west transects spaced 16.1 km apart at an altitude of 250-350 m (Brassard 1967; Le Hénaff 1976a,b). Animals were counted from each side of the aircraft at a distance of 500 m. The crews included a pilot, a navigator-observer and two other observers seated in the rear of the aircraft. The crews abandoned the flight lines to count all the caribou when large groups (>75 individuals) or extensive track networks were observed (Le Hénaff 1976a). The study sites were then post-stratified according to the densities observed (herd of at least 75 individuals; scattered caribou). The average density calculated for the transects in each stratum were extrapolated to obtain the total population per stratum and for the entire study area, without calculating the confidence interval or correcting for the visibility bias of caribou. The counts were likely underestimated, but these surveys provide a reliable picture of the distribution of caribou on a regional scale. Beginning in the 1970s, surveys were instead carried out using sample plots, usually of 60 km², in order to calculate the variance of the estimates (Joly and Brassard 1980; Brassard 1982; Barnard 1983; Gingras and Malouin 1993; Bourbonnais *et al.* 1997).

Caribou observations have been accumulated through various sources since 1954 by the Société de la faune et des parcs du Québec (FAPAQ) and data were stored in a geographic information system (Arc View 3.1, ESRI 1996). The database includes 3825

records (< 1980: 436 records; 1980-1989: 1344; 1990-1999: 2045) from aerial surveys of caribou conducted within limited areas (1333), chance observations (967) made by individuals or aircraft pilots or by FAPAQ personnel, during aerial surveys of moose (98), and finally, observations made during telemetry work in various regions (1427). Sport and subsistence hunting (234 191), as well as other known causes of mortality (e.g., poaching, road accidents, some cases of predation: 1302) documented since 1971 (Sebbane and Courtois 2000) were also included. To give equal weight to the various sources of information, data were utilized in the form of a presence/absence index calculated for each 10 km². Animal movement extension to Arc View (Hooge and Eichenlaub 1997) was used to identify zones of continuous distribution by means of the fixed kernel method with 90% of the observations, and a grid cell of 0.1 and a smoothing factor of 0.4. The same technique with 70% of the observations was used to determine the extent of the zones of intensive use. Kernels were superimposed onto ecological maps (Ministère des Ressources naturelles 2000) to identify ecological zones, sub-zones and forest fire cycle of areas frequented by caribou.

Finally, the sport harvest was used to describe changes that have occurred since 1971, in terms of abundance (caribou harvested) and population structure (number, males and calves per 100 females, % of calves), in the zones of intensive use. The fall (1 August – 30 November) and winter (1 December – 30 April) harvests were considered separately when two hunting seasons existed. Characteristics of the harvest are likely to differ during the two seasons since the winter hunt mainly targets barren-ground caribou. The Spearman coefficient was used to test the relationships between caribou and moose harvests as well as between caribou harvest and productivity (% of calves, calves per 100

females) and harvest rate (males per 100 females) indices derived from hunting statistics. Correlation analyses were conducted for the 1971-1999 period, independently for each herd.

Results

Historical trends

In Québec, the first explorers noted the presence of caribou on both shores of the St. Lawrence, from the present-day location of Québec city (46° 48' N, 71° 15' W) to Gaspé (48° 49' N, 64° 30' W), and over the whole Laurentian plateau, in the centre of the Québec-Labrador peninsula (Martin 1980; Jolicoeur 1993) (Figure 1). Initially, the caribou was not heavily exploited, but hunting increased beginning in the 19th century with the growth of the human population and as the colonists moved further into the backcountry. The caribou had disappeared from the St. Lawrence valley by 1850 (Martin 1980; Guay 1983). However, between 1865 and 1875, it could still be found on the north shore of the St. Lawrence River (Laurentides National Park, 47° 44' N, 71° 26' W; Montréal, 45° 33' N, 73° 39' W; Outaouais, 45° 42' N, 76° 00' W; Saint-Maurice, 46° 37' N, 72° 43' W) and from the Matapedia valley (48° 22' N, 67° 29' W) to the eastern part of the Gaspé Peninsula (Moisan 1956; Guay 1983; Gingras *et al.* 1989b). By the early 20th century, the caribou was already rare in inhabited areas, even in the Québec region and further east as far as the Matapedia valley (Guay 1983). Hunting remained significant in the eastern part of Laurentides National Park (the part occupied today by Parc des Grands-Jardins: 47° 48' N, 70° 49' W) up until 1914, but the caribou also disappeared from this area during the 1920s (Jolicoeur 1993).

The situation evolved in a similar manner in the Saint-Maurice valley. For example, caribou were observed and hunted regularly by the Triton Club up until the early 20th century, but were considered rare by 1915. It was only observed exceptionally after 1920, although one caribou was observed in 1941, after many years with no sightings (Gingras *et al.* 1989b). The same situation was noted in south-western Québec. Caribou were still found there in the late 1800s, but seem to have been heavily exploited (Guay 1983). Further north, in Témiscamingue (46° 48' N, 79° 00' W) and Abitibi (48° 15' N, 79° 02' W), caribou probably decreased in abundance at the beginning of colonization, during the 1920s-1930s. In eastern Ontario, Cumming and Beange (1993) place the southern limit of the caribou at about the 48th parallel in 1900, at the 49th in 1950, and at the 50th in 1990. The trends were probably very similar on the Québec side of the border.

In northern Québec, the narrative history of the Native peoples suggests the presence of three herds, one near Hudson Bay in the region of lakes Guillaume-Délisle (56° 15' N, 76° 30' W) and à l'Eau Claire, a second herd to the east, which spent the summer on the high plateaus of Labrador and migrated to the George River (55° 16' N, 65° 53' W) in winter, and a third group which moved between summer and winter, from southern Ungava Bay (58° 37' N, 67° 48' W) to the Caniapiscau River (54° 48' N, 69° 50' W), in east-central Québec (Brassard 1979). These populations would have decreased between the mid-19th century and the mid-1950s, and then increased, similarly to other northern populations (Bergerud 1988; Couturier *et al.* 1996; Morneau and Payette 1998). In contrast, the southern forest-dwelling populations do not seem to have recovered.

Recent trend according to aerial surveys

The first aerial surveys carried out in Québec were regional in scope. In 1953 and 1954, Moisan (1957) surveyed the Gaspésie caribou herd, which then comprised between 700 and 1500 caribou. Two caribou surveys were carried out in northern Québec in 1954 and 1956, and the population of the Ungava Peninsula was then estimated at 6120 individuals (Banfield and Tener 1958). In 1963, the population was established at 60 000 caribou living in central and eastern Québec (Desmeules and Brassard 1963).

The first wild ungulate aerial survey program was carried out between 1963 and 1968 (Brassard 1968). It confirmed a reduction in the distribution range of caribou in Québec. South of the 49th parallel, only two isolated herds were found, in Gaspésie and Val-d'Or. Further north, numerous isolated groups were found (called scattered caribou by the author) as well as four areas of high concentration, one on the North Shore at the Labrador border, two in central Québec in the Bienville and Caniapiscau Lake regions, and finally, one in the north-eastern part of the province at the Labrador border. The total population of the province was then estimated at 68 000 to 90 000 caribou, spread over an area of 1 007 432 km² (7-9 caribou/100 km²).

The first exhaustive inventories were carried out in 1972 and 1973, when Québec and Labrador were entirely covered from the 49th parallel up to Hudson Strait (Brassard 1972; Pichette and Beauchemin 1973). The distribution was similar to that obtained in 1968, but the concentration areas differed markedly (Figure 2). The northern herds seemed to be concentrated between southern Ungava Bay and eastern Hudson Bay. About 20 forest-dwelling herds were identified, of which six comprised of a few hundred to a few thousand caribou. At that time the Québec herd had been estimated to about

120 000 caribou ($16.5/100 \text{ km}^2$) north of the 52nd parallel and to 12 000 in the south ($3.7/100 \text{ km}^2$) (Brassard 1979).

Subsequent surveys, usually carried out in the areas of high concentration identified in 1972 and 1973, showed an expansion in the northern herds and a reduction in the southern ones. The northern barren-ground caribou numbers rose from 3500 in the mid-1950s to about 1 000 000 individuals in 1993 (Couturier *et al.* 1996). The southern herds, more dispersed and sometimes rather indistinct, were monitored less intensively. The Gaspésie (140-200 caribou) and Charlevoix (100-125 caribou) herds were the best studied, the first one due to its precarious status, and the second because it was recently reintroduced. More details on known herds are provided in Courtois *et al.* (2001) and de Bellefeuille (2001).

Current distribution range according to presence indices

Information derived from sport hunting, large mammal surveys and chance observations show that the distribution is more or less continuous in northern Québec, from the 52nd parallel in the west and from the 49th parallel in the centre of the province (Figure 3a). Only the Gaspésie, Charlevoix ($47^{\circ} 48' \text{ N}$, $70^{\circ} 49' \text{ W}$), Val-d'Or and La Sarre ($48^{\circ} 46' \text{ N}$, $79^{\circ} 07' \text{ W}$) herds are found further south. The main difference from the 1972 survey is the near absence of caribou from the eastern part of the province, south of Labrador.

The 90% kernels revealed seven zones of continuous distribution in the lower half of the province. These kernels cover $234\,538 \text{ km}^2$. The larger one ($189\,034 \text{ km}^2$) oriented on a north-eastern axis in central Québec, from Saguenay to Labrador (Figure 3b)

corresponds to the area mainly used by the forest-dwelling caribou. Other 90% kernels identify six isolated herds: the mountain herd in Gaspésie, and the forest-dwelling herds of Charlevoix, Val-d'Or and La Sarre, as well as two groups east of James Bay. The latter herds, located in 1991 (Le Groupe Boréal 1992), either correspond to the Rupert herd identified by Brassard (1972) or to subsets of the George River or Leaf River barren-ground populations. The second 90% important kernel ($255\,138\text{ km}^2$) also oriented on a north-east axis and situated in northern Québec, corresponds to the area frequented by the barren-ground caribou during fall and winter.

The 70% kernels (zones of intensive use) cover $115\,282\text{ km}^2$ (Figure 3b). They delimit three main groups in central Québec and three others in the north. The first southern 70% kernel, north of Saguenay fjord, corresponds to the Manouane-Manicouagan herds, identified as scattered caribou by Brassard (1972). The second southern kernel, north-east of the first, likely corresponds to the Petit Manicouagan herd, hunted in fall of the 1970s and 1980s, but also in winter concurrently to barren-ground caribou since the early 1990s. The kernel south of Labrador, represents the Magpie River herd (also called the Lac Joseph herd). The three northern 70% kernels probably correspond to sub-groups of the George River herd, exploited at different annual and seasonal periods. The western kernel is located in the region of the LG-4 hydroelectric dam, the second corresponds to the location of the George River herd as identified by Pichette and Beauchemin (1973), near the Koksoak River, while the eastern kernel coincides with the site identified by Bergerud (1967), at the source of the George River.

Almost all observations were made in the boreal ecological zone which occupies 98% of the zones of continuous use and 99% of the zones of intensive use (Table 1). The

boreal forest sub-zone occupies 41% of the zone of continuous distribution, the taiga represents 29%, and the forest tundra 25%, whereas mixedwood forest and low arctic occupy 2% and 3%, respectively. The extent of the forest types differs from one kernel to the next, but the boreal forest and the taiga are dominant, except for the migratory herds which equally use the forest tundra and the taiga. The herds in Gaspésie, Charlevoix and Val-d'Or are the only ones located at the edge of the mixedwood forest.

The superposition of the kernels on forest fire cycle maps (Gauthier *et al.* 2001) indicated that most caribou observations were made in areas where the fire cycle was the longest (Table 2). Globally, 95.7% of the zones of intensive use were located in sites having 200-500 years a fire cycle, the rest being in <100 years fire cycle areas. The zones of continuous distribution were also dominated by long or very long fire cycles (200-500 years: 77.8% of the area; 100-200 years: 5.8%; <100 years: 16.4%). Forest fire cycles were not available for the barren-ground caribou kernels.

Change in harvest characteristics since 1971

Over the last 30 years, caribou hunting has been permitted in the hunting zones where the six main 70% kernels are located (Table 3). The total harvest and the harvest per unit surface area were large north of the 52nd degree of latitude, at the margin of the taiga (Magpie and Petit Manicouagan herds). It was particularly high in the three kernels of the barren-ground herds, in the taiga and the forest tundra, north of the 54th parallel. In contrast to the caribou hunt, the moose hunt per surface unit decreased from south to north.

Trends of the harvest differed between kernels (Figure 4). In the Manouane-

Manicouagan, Petit Manicouagan and Magpie herds, the fall harvest has decreased slightly or drastically during the seventies or the eighties. A significant drop was also noted in the George River 70% kernel. This decrease was compensated by an increase of the same magnitude in the Koksoak kernel in mid-1980s, and later in the LG-4 kernel.

Winter hunting was permitted in the Petit Manicouagan kernel and in the northern herds. For Petit Manicouagan, the winter harvest is about 50 times higher than that in fall. The winter season was instituted in order to harvest the barren-ground caribou during its southern migration. The high winter harvest suggests that flux from the George River herd was important at the start of the 1990s. In absence of important changes in hunting effort, the decline in winter harvest after 1992 probably suggests that the barren-ground caribou did not migrate sufficiently south to reach the Petit Manicouagan area. In northern Québec, the fall and winter harvests for each kernel showed a similar trend to each other, probably because the same groups were exploited during the two hunting seasons.

The structure of the hunt also differed between kernels (Figure 5). The percentage of calves and the number of males per 100 females varied from one year to the next in the Manouane-Manicouagan, Petit Manicouagan and Magpie herds. In the northern Québec kernels, an increase in productivity was noted up until the mid-1980s, at least in the George River kernel, but then underwent a significant decrease. The number of males per 100 females diminished in the George River kernel, whereas it increased in the Koksoak and the LG-4 kernels.

The fall harvest of caribou between 1971 and 1999 was positively correlated to the moose harvest in the Manouane-Manicouagan herd, but negatively correlated in the

LG-4 kernel, whereas these two variables appeared to be independent in other kernels (Table 4). The temporal change in caribou harvest was positively correlated to the number of males and calves per 100 females as well as to the percentage of calves in two of the six kernels examined.

Discussion

Caribou populations seem to have undergone significant growth on a worldwide scale during the 1980s (Bergerud 1988). However, this increase has been mainly due to the barren-ground populations, estimated at about 3 000 000 caribou in the mid-1980s, that is, practically double the numbers estimated a decade earlier. During the same period, the forest-dwelling populations comprised barely 325 000 individuals and appeared to have undergone notable but inaccurately quantified decreases (Bergerud 1988; Cumming 1992; Mallory and Hillis 1998). Nevertheless, some authors express reservations as to the magnitude of the changes due to the inaccuracy of historical information (Bradshaw and Hebert 1996).

Historical distribution range

There is no doubt as to an historical reduction in the caribou distribution range in Québec. Except for the Gaspésie herd, the species is no longer present south of the St. Lawrence River, where it was frequently sighted until about 1875 (Martin 1980; Guay 1983). However, its precise historical distribution and abundance in the St. Lawrence valley is not known. This area is presently dominated by hardwood and mixedwood forest, unsuitable for caribou. Mature hardwoods also dominated the forest landscape in the early 19th century (Mailhot 1968), so that caribou may not have been very abundant

south-west of Québec city, even at that time. Its distribution was probably limited to sites that had a high proportion of coniferous trees.

The main direct causes of the caribou decline appear to be overharvest and predation, and in some cases, the transmission of the meningeal worm (*Parelaphostrongylus tenuis*) by white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) (Bergerud 1974, 1988; Martin 1980; Bergerud and Mercer 1989; Jolicoeur 1993). In addition, the development of agriculture and the forestry industry probably led to a population growth in moose and deer due to conversion of conifer stands to deciduous and mixed stands which may favoured an increase in wolves abundance and, consequently, wolf predation on caribou (Bergerud 1974; St-Vincent 1981; Bellehumeur *et al.* 1985; Gingras *et al.* 1989b; Jolicoeur 1993; AWCCDC 1996). Modifications in habitat would also have favoured the growth of bear populations and predation on caribou calves. There is increasing evidence that habitat changes and increased predation contribute to the decline in woodland caribou (Bergerud and Elliot 1986, Seip 1992, Seip and Cichowski 1996).

The effect of any particular cause is difficult to determine, since habitat changes that led to expansions in moose, deer and wolf populations occurred at a time when hunting was very intense. Nevertheless, caribou disappeared from the southern part of its distribution range simultaneously all over North America. To explain this situation, Bergerud (1974) examined (1) changes in the availability of lichens due to forest fires and logging, (2) the impact of hunting and predation, (3) the combined effect of the availability of lichens and predation, and finally, (4) the simultaneous impact of social pressures (following population growth) and predation. According to Bergerud (1974) only the second hypothesis seemed probable. Caribou can use open habitats and often

takes traditional routes when travelling; it lives in groups, and is not fearful, making it very vulnerable to hunting. Although there may not necessarily be a cause and effect relationship, stories about excessive hunting are very numerous and the disappearance of the caribou coincides with the arrival of the repeating rifle (St. Cyr 1873; Moisan 1956; Martin 1980; Guay 1983; Jolicoeur 1993). The impact of limiting factors is exacerbated by the low productivity of caribou, females giving birth to only one calf per year.

Current distribution range

In western Québec, caribou has been virtually absent south of the 50th parallel and west of the 78th meridian for at least 50 years. A 1968 survey covering northern Abitibi (74°00'-79°30' W, 48°00'-50°00' N) noted only six caribou track networks in 92 715 km² and no mention was made of any previous observations (Anonymous 1968). Also, caribou presence was not reported in surveys carried out south-west of this area (Vallée and Poitras 1973). A few isolated herds have been known since the 1950s, because Seton (1953) marvelled at the absence of antlers in many females in north-western Québec. Brassard (1968) identified the Val-d'Or herd without mentioning its abundance, obviously because he observed only a few individuals. During the 1970s, several surveys brought to light four small herds in western Québec, i.e., at Val-d'Or, a few individuals near the Ottawa River (47° 52' N, 78° 26' W, between Rapide-Sept and Rapide-Deux, perhaps individuals from the Val-d'Or herd), as well as a few chance observations reported from the Val-Paradis (La Sarre herd) and Matagami (49° 46' N, 77° 40' W) regions (probably individuals from the Rupert herd) (St-Vincent 1981). These herds appear to have been the only ones totally or partially located south of the 50th parallel,

west of the Charlevoix region.

Data available for the east-central part of the province have suggested low but relatively stable densities since the early 1980s. The distribution range of caribou on the North Shore was re-evaluated in 1982 using 120 60-km² sample plots (Brassard 1982). The total population was not estimated, but the presence of caribou track networks was noted in 41% of the plots. In 1988, caribou were present in 33 of the 84 (40%) plots surveyed west of Natashquan on the North Shore, and in the Saguenay region (Gingras *et al.* 1989a). In 1991, 12 plots out of 30 (40%) contained caribou track networks in the western part of the North Shore.

In contrast, caribou appeared to be rare further east. In 1993, Bourbonnais *et al.* (1997) observed caribou in only seven (20%) of the 60 plots surveyed in the Natashquan region. Still further east, only one (6%) of the 18 sample plots covered in 1983 contained caribou (Barnard 1983). According to available data, the Saint-Augustin herd seems very reduced or extirpated, although the Native people hunt an indeterminate number of caribou. However, the dearth of information available for this relatively inaccessible and uninhabited region should be kept in mind. No sport hunting has been allowed in that area since 1979, and it has not been surveyed for almost 20 years.

The distribution range probably shrank between the 1960s and 1980s in the eastern part of the North Shore. However, the major change that has come about south of the 52nd parallel since the late 1950s is undoubtedly the disappearance of large forest-dwelling herds that frequented the North Shore and southern Labrador. The magnitude of the changes cannot be accurately quantified due to the imprecision of the first surveys, the absence of recent inventories, and changes in the areas flown and the methods used.

However, the decline itself is not in doubt. Desmeules and Brassard (1963) estimated that there were 9774 caribou on the North Shore, within an 80-km wide strip, between Sept-Îles (50° 13' N, 66° 23' W) and Saint-Augustin (51° 13' N, 58° 40' W). Brassard and Bouchard (1968) evaluated the population at 5629 individuals within an even larger area than in 1963. In 1972, the population was estimated at 7500 caribou for the whole North Shore south of the 51st parallel (Brassard 1972). In 1978, it was estimated at $13\,158 \pm 6\,590$ individuals south of the 53rd parallel (Audet 1979). Based on surveys of large blocks carried out in the 1990s, density could be in the order of 0.97 to 1.6 caribou per 100 km² (Gingras and Malouin 1993; Bourbonnais *et al.* 1997; Maltais 1997). Assuming that no large herd has been missed, and that the zones of continuous distribution provide a reasonable estimate of the area presently occupied, there would be between 1900 and 3200 forest-dwelling caribou north of the Saguenay fjord.

The most frequently cited causes of the decline are excessive hunting, predation and insufficient recruitment (Bergerud 1967; Audet 1979; Cinq-Mars 1977; Folinsbee 1979). Hunting is probably the main cause. Bergerud (1967) estimated the harvest rates to be from 26-27% between 1958 and 1963 in the Mealy Mountain herd, south of Labrador. Taking into account losses from natural causes, the total mortality rate was 31% per year, whereas the recruitment rate was barely 11%. The Saint-Augustin herd, adjacent to and perhaps an extension of the Mealy Mountain herd, probably experienced a similar fate (Brassard 1972). The Magpie River herd, exploited simultaneously in Québec and in Labrador, comprised about 5000 caribou in the mid-1960s but only 1300 to 3000 by the mid-1970s. According to Folinsbee (1976, 1979), this herd appears to have been overexploited. At that time, subsistence hunting took at least 176 to 254

caribou per winter, to which natural mortality (≈ 150), sport hunting (≈ 120) and illegal or undeclared hunting should be added. Annual harvest declared in our files varied between 128 and 1162 caribou in the 70% kernel of the Magpie River between 1973 and 1977, meaning that the harvest rates exceeded 30% at that time.

It is not entirely impossible that the large herds have migrated into other sectors. Several surveys in the 1960s and 1970s showed movements of many tens of kilometres. However, if such was the case, these groups would have been located during subsequent surveys of moose and caribou, but this has not occurred over the last two decades. Caribou are philopatric, and as can be observed presently in northern Québec, site changes occur when densities increase and not when they decline (Bergerud 1974). One might also think that the large herds observed on the North Shore in the 1960s could have been extensions of migratory herds from northern Québec. However, published survey maps show that the northern herds were located further north, that they only started to increase in abundance in the 1950s, and that their distribution range did not expand considerably before the 1980s (Banfield and Tener 1958; Bergerud 1967; Pichette and Beauchemin 1973; Messier *et al.* 1988). Even today, the distribution range of migratory caribou does not extend south of the 52nd parallel (Schaefer *et al.* 1999).

The most striking observation about the zones of intensive use and the zones of continuous distribution of forest-dwelling caribou is that they are dominated by very long (200-500 years) or long (100-200 years) forest fire cycles. No data on forest fire cycles were available for the kernels of the barren-ground caribou, but they were located mainly in the forest tundra and the taiga ecological sub-zones where very long fire cycles (> 7800 years) had been observed (Payette *et al.* 1989).

In the boreal forest, the majority of forest fires are $< 10 \text{ km}^2$, but these ones cover less than 10% of burnt areas (Gauthier *et al.* 2001). In contrast, up to 80% of burnt areas may be created by large forest fires $> 100 \text{ km}^2$. Long fire cycles and large forest fires create landscapes characterized by large burnt blocks of forest intermixed with large blocs of old forest that support a high proportion of uneven conifer stands (Gauthier *et al.* 2001). These stands are susceptible to support terrestrial and arboreal lichens. The structure of the landscape and the composition and structure of the stands must be considered in forest management strategies.

Recent temporal changes in forest-dwelling caribou

The groups of caribou identified do not constitute a homogeneous population. Hunting statistics show regional differences in terms of density, structure and temporal changes. For example, the Magpie herd produced important harvests for a few years, and then practically disappeared in the mid-1970s, well before hunting was closed in 1979. In the mid-1970s, the Manouane-Manicouagan herd, located a few hundred kilometres further west, provided a small harvest, which increased up until the 1980s even though the hunt was subject to quotas. The harvest in Petit Manicouagan, located to the north-east of Manouane-Manicouagan, showed intermediate trends. The fall harvest declined in a nearly constant fashion, which may have been caused by a reduction in the number of hunting permits during that season. However, a considerable increase in the winter hunt was noted between 1990 and 1995, but was followed by a sharp decrease. These changes can probably be attributed to the irregular migrations of the barren-ground caribou, which are the focus of the winter hunt, and which account for most of the harvest in this sector.

Nevertheless, the downward trend in the fall harvest could indicate a decline in the abundance of forest-dwelling caribou, perhaps partly caused by incidental kills of that ecotype during the winter hunt of barren-ground caribou.

Harvest characteristics and their temporal evolution also differ among herds. Relationships between the various groups of caribou are not clear, but previous observations suggest a geographic separation of populations. Bergerud (1967) considered that the herds in southern Labrador were distinct from one another, but some authors think they could represent more-or-less related groups (Folinsbee 1979; Crête *et al.* 1990b). Genetic analyses would be required to determine whether all the caribou in Québec form a single metapopulation and whether exchanges between local populations are frequent.

We were expecting to see an increase in the moose harvest at sites where the caribou harvest has declined, which would have suggested an increase in predation following growth in the moose and wolf populations. This may be what occurred south of the 49th parallel at the end of the 19th century, as suggested by St. Cyr (1873), Gingras *et al.* (1989b) and Jolicoeur (1993). However, this hypothesis does not seem to be supported by harvest data collected during the last three decades in the herds studied. For example, moose and caribou harvests were positively correlated in the Manouane-Manicouagan herd, implying that the annual variations were more tightly linked to changes in hunting pressure, since the harvest of both species are carried out simultaneously in that area. In Petit Manicouagan and Magpie herds, harvests of caribou and moose evolved independently and declines followed very large harvests. In the studied herds, forest disturbance was probably not sufficient enough so as to increase the importance of early

successional forests thus provoking an increase of moose and wolf abundance that would have favoured caribou predation. Instead, our results suggest that declines in the forest-dwelling herds may have been mainly caused by excessive hunting, as previously proposed (Bergerud 1967; Folinsbee 1979; Cinq-Mars 1977).

A considerable increase in the caribou harvest can be noted from south to north, due to the presence of the large barren-ground herds in the North. In winter, they could migrate as far south as the Petit Manicouagan kernel. At this location, the characteristics of the fall and winter hunts differ considerably in terms of abundance and structure which suggests the presence of different groups in both seasons. The winter harvest seems to be supported mainly by the migratory herds since the decline in the harvest and the percentage of calves is similar in the Petit Manicouagan region to that noted for the George River group. The forest-dwelling herds located further south do not seem to be influenced directly by the migratory animals.

Recent temporal changes in barren-ground caribou

The negative correlation noted between caribou and moose harvests in kernel LG-4 is probably accidental. In northern Québec, the density of moose (< 0.3 per 10 km^2 ; Maltais *et al.* 1993) is probably too low to influence the abundance of wolves or to have a significant direct impact on caribou. This situation is not likely to change in the future, since the habitat carrying capacity is low for moose at this latitude; the only sites of interest for this species are shrubs near waterways (Joyal 1987).

In a given site of northern Québec, the fall and winter harvests had nearly identical characteristics, suggesting that the same groups are exploited during both

hunting seasons. However, it is surprising to observe the very marked differences in harvest characteristics between the northern groups. The decline of harvest in the George River kernel seems to indicate that caribou numbers have been diminishing at this location since the mid-1980s. If the migratory behaviour of males has not changed, the decrease in the percentage of males in the harvest could suggest a reduction in the selectivity of hunters as a result of an increasingly difficult hunt. The decline in numbers could be attributed to a decline in the productivity of the herd, as observed in the sport harvest.

Changes in the abundance of the George River herd are in agreement with the observations of Morneau and Payette (1998). Based on the scars left on tree roots by the passage of groups of caribou, they consider that the species was rare during the 1940s and 1950s, in the George River region. The abundance increased in the early 1970s, reached a maximum between 1984 and 1989, and then declined significantly in the early 1990s. Changes in abundance suggested by Morneau and Payette (1998) corroborate population increases noted during aerial surveys conducted during the seventies and the eighties (Couturier *et al.* 1996). Telemetry data and computer simulations realized by Crête *et al.* (1996) suggest slight populations decline after 1986 which seems in accordance with observations of Morneau and Payette (1998) but in contradiction with the 1993 aerial survey and demographic data which suggest a reduction in the rate of increase rather than a decline (Couturier *et al.* 1996, Messier *et al.* 1988). Considering the limits of simulations models, we cannot exclude that the scars left on tree roots could have diminished due to a change in migration routes. The increase in the harvest in the Koksoak River and LG-4 reservoir region following the decline in the George River area

support this hypothesis. Also, the increase in the percentage of males in the harvest of Koksoak and LG-4 suggests an increased selectivity of hunters following a rise in the caribou abundance. In the early 1980s, Brown *et al.* (1986) observed large groups of caribou at the Caniapiscou reservoir, south-west of the George River and presumably belonging to the George River herd. In the early 1990s, a few large groups of caribou, probably migrators from George River or Leaf River, were also observed in west-central Québec, around the 51st parallel (Le Groupe Boréal 1992). An increase in the distribution range of the barren-ground caribou could be due to an increase in numbers or the search for better quality winter sites (Couturier *et al.* 1996).

Conclusion

In Québec, the distribution range of caribou has decreased considerably over the last 150 years. The disappearance of caribou was usually associated with excessive hunting as well as with the arrival of moose and wolf following logging (Martin 1980; Bellehumeur *et al.* 1985; Jolicoeur 1993). Northern populations recovered, beginning in the mid-1950s, but the mountain population in Gaspésie and the forest-dwelling populations have continued to decline. The decline in the Gaspésie herd appears to be due to hunting in the early 20th century (Moisan 1957) and predation since the early 1970s (Crête and Desrosiers 1993). The decrease in forest-dwelling caribou, which was particularly rapid until the mid-1970s, seems to be a result of excessive hunting in eastern Québec. Sport hunting of forest-dwelling caribou was subject to a quota in 1979 and banned since winter 2001, but subsistence hunting still continues. Presently, it is difficult to predict the population trend in a context where access to the northern forests is

increasing and early successional forests are developing due to logging. Moreover, despite the fact that we did not detect any relationships between moose and caribou abundance, it would be premature to conclude that habitat changes have no influence on caribou. The precision of historical data is relatively low, so a type II error cannot not be excluded. Falsely concluding that no decline is occurring would be a more serious error in biological conservation than falsely concluding to a decline (Caughley and Gunn 1996).

The real situation of the forest-dwelling caribou and its future trend remain speculative due to the lack of recent surveys (Table 5). Unfortunately, an aerial survey programme would require large investments due to the low densities and the contagious distribution of forest-dwelling caribou. To limit the costs priority should be given to survey the zones of intensive use.

Acknowledgements

The authors wish to extend heartfelt thanks to the authors of the reports and publications consulted. This study would not have been possible without their contributions. We appreciate their clear-sightedness, and particularly admire the audacity and bravery they required to carry out the first aerial surveys, at a time when northern travel was often still done by means of dogsled. We also thank those who graciously reported their caribou observations and particularly those who set up systems for collecting this information. Among others, we wish to highlight the contributions of Daniel Banville, Mario Duchesne and Marcel Paré.

Literature cited

- Audet, R. 1979. Inventaire aérien de l'ensemble du bassin versant de la moyenne et de la basse Côte-Nord. Hydro-Québec, Direction de l'Environnement. Montréal, Québec. 42 p.
- Anonymous. 1968. Inventaire aérien des ongulés sauvages, section située dans la nord de l'Abitibi (janvier 1968). Service de la faune. Québec. 7 p.
- AWCCDC - Alberta Woodland Caribou Conservation Strategy Development Committee. 1996. Alberta's woodland conservation strategy. Draft # 100. 55 p
- Banfield, A.W.F. 1961. A revision of the reindeer and caribou genus *Rangifer*. Natl. Mus. Can. Bull. 277. 137 p.
- Banfield, A.W.F., and J.S. Tener. 1958. A preliminary study of Ungava caribou. J. Mammal. 39: 560-573.
- Barnard, F. 1983. Rapport de l'inventaire aérien des ongulés de la basse Côte-Nord en février 1983. Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Service de l'aménagement et de l'exploitation de la faune. Sept-Îles, Québec. 11 p.
- Bellehumeur, P., C. Brassard, and A. Lachappelle. 1985. Répartition et habitat du caribou de la région de Val-d'Or. Perspective d'avenir. Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Service de l'aménagement et de l'exploitation de la faune. Rouyn-Noranda, Québec. 50 p.
- Bergerud, A.T. 1967. Management of Labrador caribou. J. Wildl. Manage. 31: 621-635.
- Bergerud, A.T. 1974. Decline of caribou in North America following settlement. J. Wildl. Manage. 38: 757-770.
- Bergerud, A.T. 1988. Caribou, wolves and man. Trends Ecol. Evol. 3: 68-72.

- Bergerud, A.T., and J.P. Elliot. 1986. *Can. J. Zool.* 64: 1515-1529.
- Bergerud, A.T., and W.E. Mercer. 1989. Caribou introductions in eastern North America. *Wildl. Soc. Bull.* 17: 111-120.
- Bourbonnais, N., A. Gingras, and B. Rochette. 1997. Inventaire aérien du caribou dans une portion de la zone de chasse 19 sud (partie est) en mars 1993. Ministère de l'Environnement et de la Faune, Direction régionale de la Côte-Nord, Service de l'aménagement et de l'exploitation de la faune. 24 p.
- Bradshaw, C.J.A., and D.M. Hebert. 1996. Woodland caribou population decline in Alberta: fact or fiction? *Rangifer, Spec. Issue* 9: 223-234.
- Brassard, J.-M. 1967. Inventaire aérien des ongulés sauvages de la Côte-Nord et identification des aires d'hivernement en fonction des formes du relief et de la végétation. Service de la faune. Québec. 15 p.
- Brassard, J.-M. 1968. La distribution des ongulés sauvages de la province de Québec. Ministère du Tourisme, de la Chasse et de la Pêche, Service de la faune. Québec. 8 p.
- Brassard, J.-M. 1972. Inventaire aérien du gros gibier. Ministère du Tourisme, de la Chasse et de la Pêche, Service de la faune. Québec. 39 p.
- Brassard, J.-M. 1979. Le caribou. *L'Aubelle, Supplément au numéro* 15: 9-11.
- Brassard, J.-M. 1982. Inventaire aérien du caribou des territoires situés sur les versants de la Côte-Nord du Saint-Laurent. Ministère du Tourisme, de la Chasse et de la Pêche, Service de la faune. Québec. 13 p.
- Brassard, J.-M., and R. Bouchard. 1968. Révision des inventaires aériens de l'orignal faits en 1964 et 1965 (janvier 1968). Ministère du Tourisme, de la Chasse et de la Pêche,

- Service de la faune. Québec. 15 p.
- Brown, W., J. Huot, P. Lamothe, M. Paré, G. St-Martin, and J.B. Theberge. 1986. The distribution and movement patterns of four woodland caribou herds in Québec and Labrador. *Rangifer, Spec. Issue 1*: 43-49.
- Caughley, G., and A. Gunn. 1996. Conservation biology in theory and practice. Blackwell Science, 459 p.
- Cinq-Mars, J. 1977. Inventaire aérien du caribou sur la Basse-Côte-Nord, hiver 1977. Ministère du Tourisme, de la Chasse et de la Pêche, Direction régionale de la Côte-Nord, Service de l'aménagement et de l'exploitation de la faune, 15 p.
- Courtois, R., J.-P. Ouellet, A. Gingras, C. Dussault, L. Breton, and J. Maltais. 2001. Changements historiques et répartition actuelle du caribou au Québec. Société de la faune et des parcs du Québec, Québec. 46 p.
- Couturier, S., R. Courtois, H. Crépeau, L.-P. Rivest, and S. Luttich. 1996. The June 1993 photocensus of the Rivière George caribou herd and comparison with an independent census. *Rangifer, Spec. Issue 9*: 283-296.
- Crête, M., S. Couturier, B.J. Hearn, and T.E. Chubbs. 1996. Relative contribution of decreased productivity and survival to recent changes in demographic trend of the Rivière George Caribou herd. *Rangifer, Spec. Issue 9*: 27-36.
- Crête, M., and A. Desrosiers. 1993. L'invasion du coyote (*Canis latrans*) menace la survie de la population relique de caribous (*Rangifer tarandus*) du parc de la Gaspésie. Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Direction de la faune et des habitats. Québec. 31 p.
- Crête, M. and C. Dussault. 1987. Using hunter statistics to estimate density, cow-calf

ratio and harvest rate of moose in Quebec. *Alces* 23: 227-242.

Crête, M., C. Morneau, and R. Nault. 1990a. Biomasse et espèces de lichens terrestres pour le caribou dans le nord du Québec. *Can. J. Bot.* 68: 2047-2053

Crête, M., R. Nault, and H. Laflamme. 1990b. Caribou. Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Direction de la gestion des espèces et des habitats. Québec, Québec. 73 p.

Cumming, H.G. 1992. Woodland caribou: facts for forest managers. *For. Chronicle* 68: 481-491.

Cumming, H.G., and D.B. Beange. 1993. Survival of woodland caribou in commercial forests of northern Ontario. *For. Chronicle* 69: 579-588.

de Bellefeuille, S. 2001. Le caribou forestier et la sylviculture: revue de littérature et synthèse de la recherche et de l'aménagement en cours au Québec. Ministère des ressources naturelles du Québec. Québec, Québec. 86 p.

DesMeules, P., and J.-M. Brassard. 1963. Inventaire préliminaire du caribou *Rangifer tarandus* d'un secteur de la Côte-Nord et du secteur centre de l'Ungava. Ministère du Tourisme, de la Chasse et de la Pêche, Service de la faune. Québec, Québec. 40 p.

ESRI. 1996. *Arc View GIS. The geographic system for everyone*. Environmental System Research Institute Inc., Redlands, California, USA.

Folinsbee, J.D. 1976. Lac Joseph caribou – Wintering aerial survey, January 1976. Newfoundland Department of Tourism, Wildlife Division, Project 75C-39. St. John's, NFLD. 4 p. + annexes.

Folinsbee, J.D. 1979. Distribution et abondance passées et présentes du caribou (*Rangifer*

tarandus), au Labrador méridional et dans les régions adjacentes du Québec.

Recherches Amérindiennes au Québec 9: 37-46.

Gauthier, S., A. Leduc, B. Harvey, Y. Bergeron, and P. Drapeau. 2001. Les perturbations naturelles et la diversité écosystémique. *Naturaliste can.* 10-17.

Gingras, A., R. Audy, and R. Courtois. 1989a. 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, Direction régionale de la Côte-Nord et Direction de la gestion des espèces et des habitats. Sept-Îles, Québec. 58 p.

Gingras, S., S. Lirette, and C. Gilbert. 1989b. Le club Triton. Les Éditions Rapides-Blancs Inc. 300 p.

Gingras, A., and 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, Direction régionale de la Côte-Nord, Service de l'aménagement et de l'exploitation de la faune. Sept-Îles, Québec. 26 p.

Guay, D. 1983. Histoires vraies de la chasse au Québec. VLB Éditeur. Montréal, Québec. 268 p.

Hooge, P.N., and B. Eichenlaub. 1997. Animal movement extension to Arcview. Ver. 1.1. Alaska Biological Science Center, U.S. Geological Survey. Anchorage, Alaska, USA.

Jolicoeur, H. 1993. Des caribous et des hommes. L'histoire de la réintroduction du caribou dans les Grands-Jardins. Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Direction de la faune et des habitats. 76 p.

Joly, R., and J.-M. Brassard. 1980. Inventaire aérien des ongulés d'une portion sud du

territoire de la municipalité de la Baie-James. Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Direction générale de la faune, Rapport DGF 16: 119-136.

Joyal, R. 1987. Moose habitat investigations in Québec and management implications. Swedish Wildlife Research Suppl. 1: 139-152.

Larivière, S., H. Jolicoeur, and M. Crête. 2000. Status and conservation of the gray wolf (*Canis lupus*) in wildlife reserves of Québec. Biol. Conserv. 94: 143-151.

Le Groupe Boréal. 1992. Complexe Nottaway-Broadback-Rupert : Les mammifères – volume 3 - Abondance et habitat du caribou (*Rangifer tarandus*). Rapport présenté à Hydro-Québec, vice-présidence Environnement. Le Groupe Boréal. St-Romuald, Québec. 55 p. + annexes.

Le Hénaff, D. 1976a. Vérification des principales aires du caribou (*Rangifer tarandus*) dans le secteur de Waco (basse Côte-Nord) et au Nouveau-Québec, avril 1976. Ministère du Tourisme, de la Chasse et de la Pêche. Service de la recherche biologique. 31 p.

Le Hénaff, D. 1976b. Inventaire aérien du secteur Natashquan à Blanc-Sablon. Ministère du Tourisme, de la Chasse et de la Pêche, Service de la faune. 7 p.

Mallory, F.F., and T.L. Hillis. 1998. Demographic characteristics of circumpolar caribou populations : ecotypes, ecological constraints/releases, and population dynamics. Rangifer, Spec. Issue 10: 49-60.

Maltais, J. 1997. Inventaire de reconnaissance (aire commune 24-1) : caribous des bois (*Rangifer tarandus*) de la région des lacs Péribonca et Manouane. Abondance et besoins de l'espèce par rapport à l'exploitation forestière. Stone-Consolidated Inc. Division Saguenay. Chicoutimi, Québec. 39 p. + annexes.

- Maltais, J., Y. Leblanc, and S. Couturier. 1993. Inventaire aérien de l'orignal dans la zone de chasse 22 en février et mars 1991. Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Direction régionale du Nouveau-Québec. Chibougamau, Québec. 39 p.
- Martin, L.-P. 1980. Histoire de la chasse au Québec. Boréal Express. Montréal, Québec. 273 p.
- 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, J., D. Le Hénaff, and S. Luttich. 1988. Demography of the George River caribou herd: evidence of population regulation by forage and range expansion. *Arctic* 47: 279-287.
- Ministère des Ressources naturelles du Québec. 2000. Cartographie numérique des niveaux supérieurs du système hiérarchique de cartographie écologique du Ministère des ressources naturelles du Québec et banque de données descriptives des districts écologiques. Ministère des Ressources naturelles du Québec. Québec, Québec.
- Moisan, G. 1956. Le caribou de Gaspé I. Histoire et distribution. *Naturaliste Can.* 83 (10): 225-234.
- Moisan, G. 1957. Le caribou de Gaspé III. Analyse de la population et plan d'aménagement. *Naturaliste Can.* 84 (1): 5-27.
- Morneau, C., and S. Payette. 1998. A dendroecological method to evaluate past caribou (*Rangifer tarandus L.*) activity.

- Ouellet, J.-P., J. Ferron, and L. Sirois. 1996. Space and habitat use by the threatened Gaspé caribou in southeastern Québec. *Can. J. Zool.* 74: 1922-1933.
- Paquet, M. 1997. Toward a mountain caribou management strategy for British Columbia. British Columbia Environment, Wildlife Branch. 72 p.
- Paré, M. 1987. Effets du remplissage d'un réservoir hydroélectrique sur la population de caribous de Caniapiscau. Mémoire de Maîtrise, Université Laval. Ste-Foy, Québec. 141 p.
- Paré, M., and C. Brassard. 1994. Écologie et plan de protection de la population de caribous de Val-d'Or. Ministère de l'Environnement et de la Faune, Direction régionale de l'Abitibi-Témiscamingue. Rouyn-Noranda, Québec. 56 p.
- Payette, S., C. Morneau, L. Sirois, et M. Despont. 1989. Recent fire history of the northern Québec biomes. *Ecology* 70: 656-673.
- Pichette, C., and P. Beauchemin. 1973. Inventaire aérien du caribou. Ministère du Tourisme, de la Chasse et de la Pêche. Service de la faune. Québec, Québec. 11 p.
- Schaefer J.A., A.M. Veich, F.H. Harrington, W.K. Brown, J.B. Theberge, and S.N. Luttich. 1999. Demography of decline of the Red Wine Mountains caribou herd. *J. Wildl. Manage.* 63: 580-587.
- Sebbane, A., and R. Courtois. 2001. Restructuration du Système d'Information de la Grande Faune. Société de la faune et des parcs du Québec, Direction de la recherche sur la faune. Québec, Québec. 21 p. + annexes.
- Seip, D.R. 1992. Factors limiting woodland caribou populations and their interrelationships with wolves and moose in southeastern British Columbia. *Can. J. Zool.* 70: 1494-1503.

- Seip, D.R., and D.B. Cichowski. 1996. Population ecology of caribou in British Columbia. *Rangifer*, Spec. Issue 9: 73-80.
- Seton, E.T. 1953. Lives of game animals. Vol. 3, partie 1. G.T. Bardford Co. Boston.
- St. Cyr, D.N. 1873. Le renne du nord. *Naturaliste Can.* 5 (1): 16-32.
- St-Vincent, P. 1981. Le caribou (*Rangifer tarandus*) en Abitibi-Témiscamingue. Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Direction régionale de l'Abitibi-Témiscamingue. Rouyn-Noranda, Québec. 32 p.
- Vallée, J., and C. Poitras. 1973. Inventaire du cervidé dans le secteur sud de la Mauricie. Ministère du Tourisme, de la Chasse et de la Pêche. Service de la faune. Trois-Rivières, Québec. 8 p.
- Vandal, D. 1985. Écologie comportementale du caribou du parc des Grands-Jardins. Mémoire de Maîtrise, Université Laval. Ste-Foy, Québec. 128 p.

Table 1. Percentage of the zones of intensive use and the zones of continuous distribution of caribou by ecological zone and sub-zone. The extent of intensive use and continuous distribution zones was determined using presence indices obtained from harvest, aerial surveys, scientific research and chance observations of caribou.

Herd	Zones of intensive use (70% kernels)						Zones of continuous distribution (90% kernels)						
	Ecological zone – sub-zone	NT – MF ^a	B – BF ^b	B – T ^c	B – FT ^d	A – LA ^e	km ²	NT – MF	B – BF	B – T	B – FT	A – LA	km ²
Mountain herd													
Gaspésie	-	-	-	-	-	-	-	17.2	82.8	-	-	-	6818
Forest-dwelling herd													
Charlevoix	4.3	95.7	-	-	-	-	1639	20.8	79.2	-	-	-	10 954
Val-d’Or	-	100.0	-	-	-	-	135	37.3	62.7	-	-	-	13 849
La Sarre	-	-	-	-	-	-	-	-	100.0	-	-	-	8463
Eastern James Bay	-	-	-	-	-	-	-	-	99.1	0.9	-	-	12 238
Manouane-Manicouagan and Petit Manicouagan								0.5	85.5	14.0	-	-	171 040
Manouane-Manicouagan	-	100.0	-	-	-	-	39 979						
Petit Manicouagan	-	67.4	32.6	-	-	-	14 795						
Magpie	-	100.0	-	-	-	-	7888	-	93.0	7.0	-	-	17 994
Barren-ground herds								-	-	46.4	48.3	5.3	255 138
LG-4	-	-	100.0	-	-	-	7497						
Koksoak	-	-	66.9	33.1	-	-	31 770						
George River	-	-	12.9	77.3	9.8	-	11 579						

^a Northern temperate – mixedwood forest: forest of northern hardwoods and conifers; corresponds to the bioclimatic zone of balsam fir – yellow birch forest.

^b Boreal – boreal forest: continuous forest, dominated by relatively dense formations of boreal coniferous or shade intolerant hardwood species; corresponds to the bioclimatic zones of balsam fir – white birch forest and spruce – moss forest.

^c Boreal – taiga: open coniferous forest with lichen mat; corresponds to the bioclimatic zone of spruce – lichen forest.

^d Boreal – forest-tundra: mosaic of forest of varying density and tundra dominated by shrubs and lichens; corresponds to the bioclimatic zone of forest tundra.

^e Arctic – low arctic: absence of trees, presence of continuous permafrost, tundra vegetation dominated by shrubs, herbaceous species, grass-like plants, mosses and lichens; corresponds to the bioclimatic zone of shrub arctic tundra.

Table 2. Percentage of the area of the zones of intensive use and the zones of continuous distribution of caribou according to length of fire cycle. The extent the zones was determined using presence indices obtained from harvest, aerial surveys, scientific research and chance observations of caribou.

	Zones of intensive use (70% kernels)				Zones of continuous distribution (90% kernels)			
	n.d. ¹	< 100 years	100-200 years	200-500 years	n.d.	< 100 years	100-200 years	200-500 years
Mountain herd								
Gaspésie	-	-	-	-	17.2	-	-	82.8
Forest-dwelling herds								
Charlevoix	4.3	-	-	95.7	14.0	-	-	86.0
Val-d'Or	-	-	100.0	-	36.9	-	63.1	-
La Sarre	-	-	-	-	-	-	100.0	-
Eastern James Bay	-	-	-	-	60.4	39.6	-	-
Manouane-Manicouagan and Petit Manicouagan					48.3	9.2	0.1	42.3
Manouane-Manicouagan	-	4.4	-	95.6				
Petit Manicouagan	100.0	-	-	-				
Magpie	100.0	-	-	-				

¹Data not available.

Table 3. Mean annual caribou harvest ($\pm$ standard error (n = number of years)), and caribou and moose annual harvest per surface area between 1971 and 1999 in the zones of intensive use (70% kernels) where hunting was permitted between 1971 and 1999^a.

Herd	Caribou harvest		Harvest / 100 km ²	
	Fall	Winter	Caribou	Moose
Forest-dwelling herds	-	-	-	-
Manouane-Manicouagan	22.2 $\pm$ 2.4 (28)	-	0.06 $\pm$ 0.01 (28)	0.45 $\pm$ 0.03 (29)
Petit Manicouagan	10.7 $\pm$ 1.3 (27)	384.4 $\pm$ 108.4 (15)	1.52 $\pm$ 0.47 (27)	0.16 $\pm$ 0.01 (29)
Magpie	84.3 $\pm$ 72.0 (16)	53.4 $\pm$ 24.5 (10)	1.33 $\pm$ 0.81 (18)	0.21 $\pm$ 0.02 (29)
Barren-ground herds				
George River				
LG-4	842 $\pm$ 402.8 (8)	2037.4 $\pm$ 579.9 (11)	34.96 $\pm$ 10.80 (11)	0.03 $\pm$ <0.01 (9)
Koksoak	1240.7 $\pm$ 228.1 (27)	1042.4 $\pm$ 190.5 (24)	7.03 $\pm$ 1.25 (27)	<0.01 $\pm$ - (1)
George River	574.9 $\pm$ 81.4 (28)	264.1 $\pm$ 25.0 (25)	6.98 $\pm$ 0.86 (28)	0.01 $\pm$ <0.01 (2)

^a No data are available for the mountain herds; hunting of the Gaspésie herd has not been allowed since 1929 (Moisan 1956a), and the Torngat Mountain herd was not identified by a 70% kernel, since the harvest was either too low or undocumented.

Table 4. Spearman correlation between fall harvests of caribou and moose, and between caribou harvest and its structure according to data recorded in the zones of intensive use (70% kernels) between 1971 and 1999.

Herd	Moose harvest	Males / 100 females	Calves / 100 females	% calves
Manouane-Manicouagan	0.85 (< 0.01) ^a	-0.03 (0.87)	0.15 (0.47)	0.31 (0.11)
Petit Manicouagan	0.14 (0.44)	-0.14 (0.52)	0.47 (0.02)	0.43 (0.02)
Magpie	0.11 (0.57)	0.68 (0.05)	0.43 (0.23)	0.79 (< 0.01)
George River				
LG-4	-0.64 (0.01)	0.20 (0.70)	-0.03 (0.95)	0.60 (0.11)
Koksoak	-0.15 (0.45)	0.39 (0.10)	-0.18 (0.45)	0.26 (0.89)
George River	0.00 (0.99)	0.58 (<0.01)	0.56 (< 0.01)	0.26 (0.18)

^a $r(P)$, $14 \leq n \leq 29$.

Table 5. Summary of aerial surveys of caribou in Québec, current population trends, and studies in progress.

Herd	Number ($X \pm SE (N)$) ^a				Population	Current
	1965-74	1975-84	1985-94	1994-99	trend	studies ^b
Mountain herds						
Gaspésie	98 ± 10 (4)	133 ± 15 (6)	121 ± 10 (10)	97 ± 10 (5)	↓	R F A T
Torngat	-	168 ± (1)	-	-	Ind.	
Forest-dwelling herds						
Charlevoix	44 ± 2 (2)	51 ± 4 (8)	90 ± 10 (5)	99 ± 2 (3)	↓↑	P A T
Val-d’Or	-	50 ± - (1)	29 ± 3 (7)	43 ± - (1)	↓↑	F A T
La Sarre	-	-	-	≈ 200	Ind.	T
Rupert	257 ± - (1)	-	-	-	Ind.	
Manouane-Manicouagan	-	-	-	572 ± 86 (1)	↓↑	F T
Petit Manicouagan	453 ± 173 (3)	-	-	-	Ind.	
Magpie/Joseph	4200 ± 715 (4)	1646 ± 734 (3)	240 ± - (1)	-	Ind.	T
Barren-ground herds						
George River	120 000 ± - (1)	405 000 ± 98 000 (4)	588 000 ± 90 000 (3)	-	↓↑	A T
Leaf River	-	-	260 000 ± - (1)	-	↑	A T

^a Number observed during surveys (mean $\pm$ standard error (N surveys)), without correction for visibility bias. The maximum value was retained when several surveys were available for a given year.

^b P: population management plan; R: recovery plan; F: forest management plan; A: aerial survey plan; T: telemetry.

Figure captions

Figure 1. Distribution range of forest-dwelling caribou in Québec and in adjacent provinces and states around 1850 and in 1968 (from Paquet 1997 and Brassard 1968).

Figure 2. Caribou distribution range in the Québec-Labrador peninsula in 1972 and 1973. The numbers refer to the main herds: 1) Gaspésie; 2) Charlevoix; 3) Val-d'Or; 4) La Sarre; 10) Saint-Augustin; 11) Magpie River, 12) Petit Lac Manicouagan; 13) Mistassini Lake; 14) Rupert; 15) Caniapiscau Lake, 16) Bienville Lake; 17) Torngat Mountains; 18) George River (spring); 19) Leaf River; 20) George River (winter); 21) Red Wine Mountains; 22) Mealy Mountains; 23) Dominion Lake (from Brassard 1968; Bergerud 1967; Brassard 1972, 1979; Pichette and Beauchemin 1973; Brassard 1982; Barnard 1983).

Figure 3. Main areas frequented by caribou in Québec, from presence indices based on hunting statistics, surveys of cervid species, and chance observations reported by individuals: a) index of presence per 10 km² unit; b) zones of continuous distribution (90% kernels) and zones of intensive use (70% kernels; KOK: Koksoak; RG: George River; PM: Petit Manicouagan; MA: Magpie; MM: Manouane-Manicouagan).

Figure 4. Harvest of caribou and moose between 1971 and 1999 in the zones of intensive use (70% kernels).

Figure 5. Percentage of calves and number of males per 100 females in the caribou harvest in the zones of intensive use (70% kernels) between 1971 and 1999.

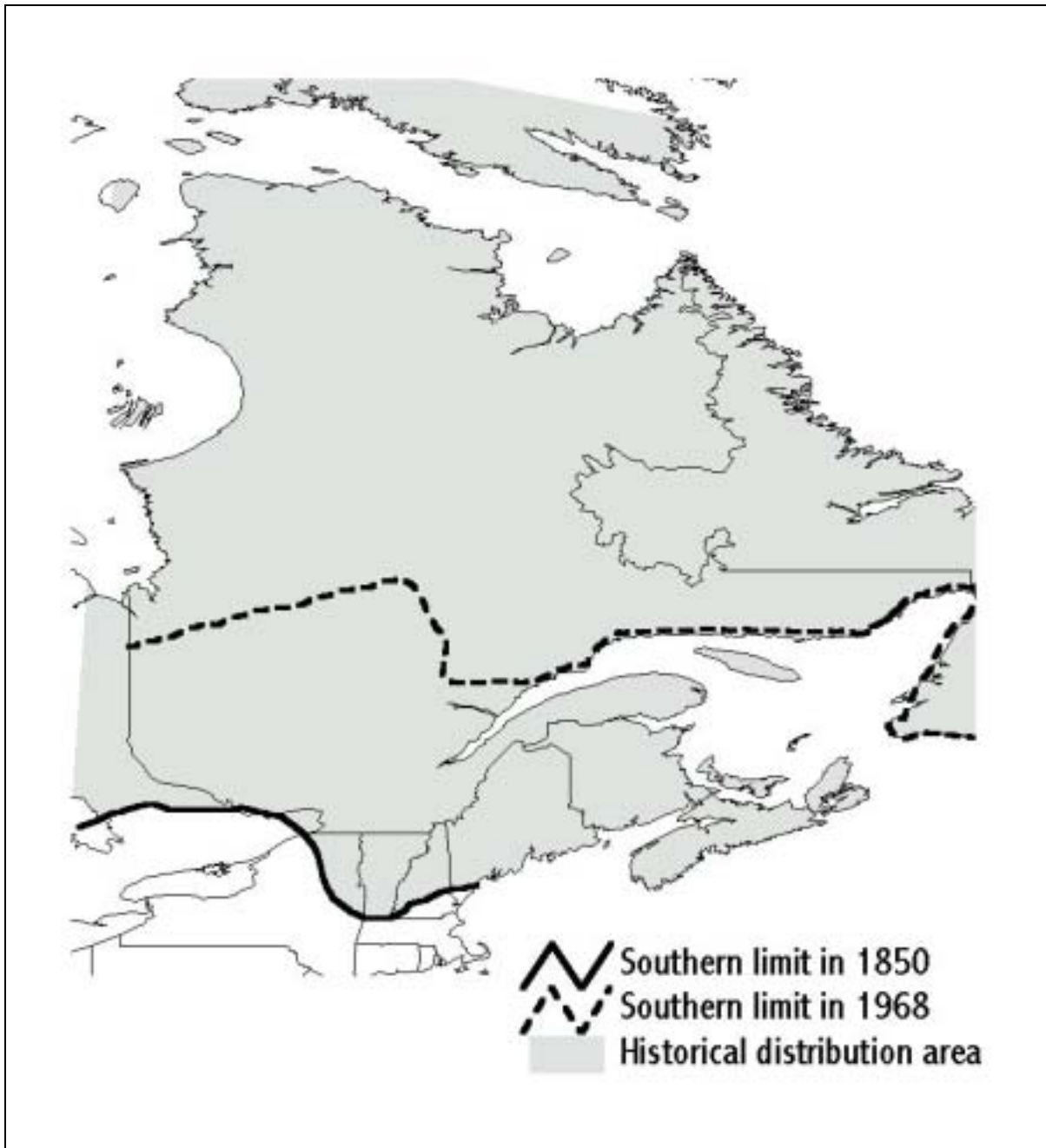


Figure 1.

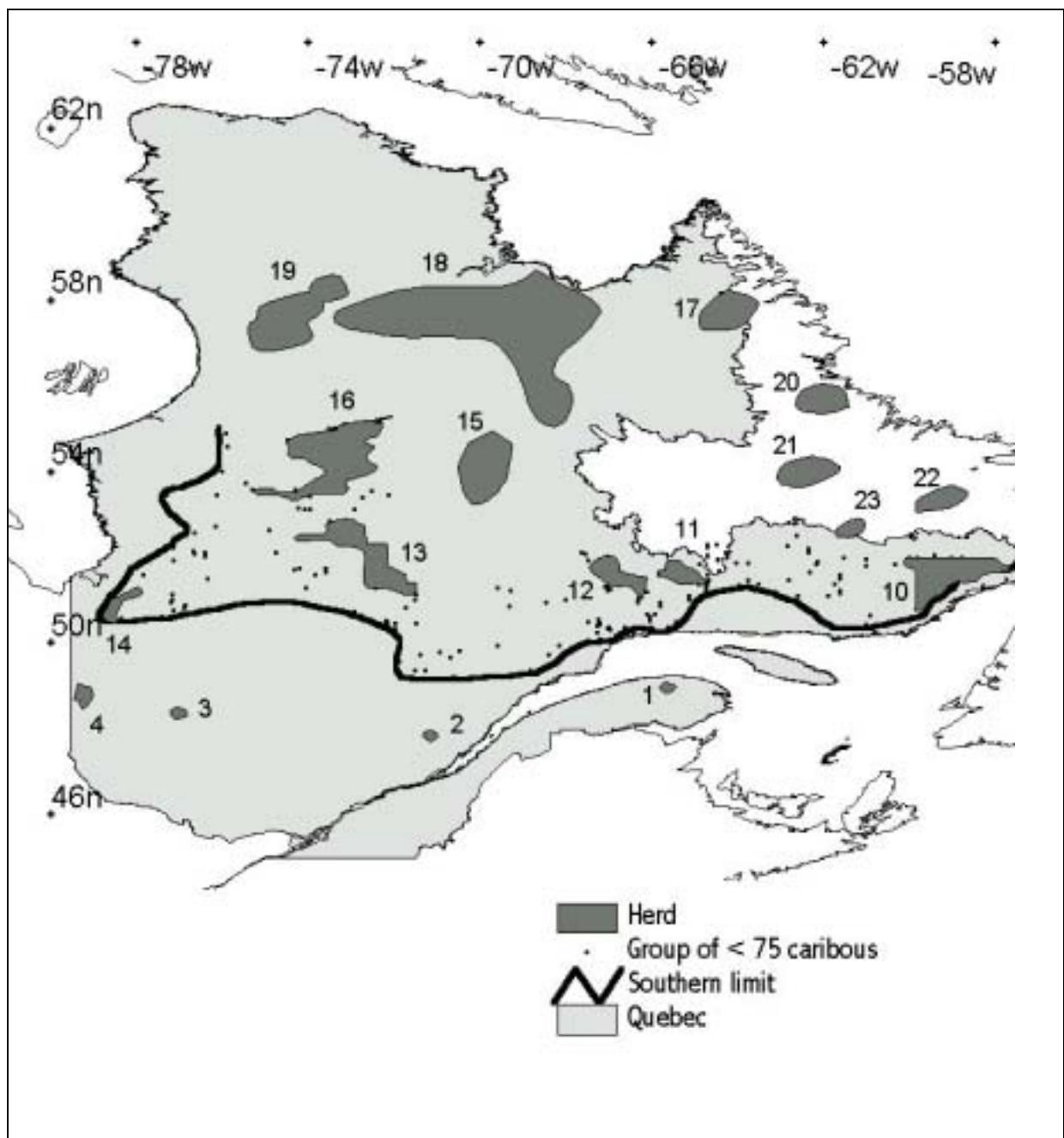


Figure 2.

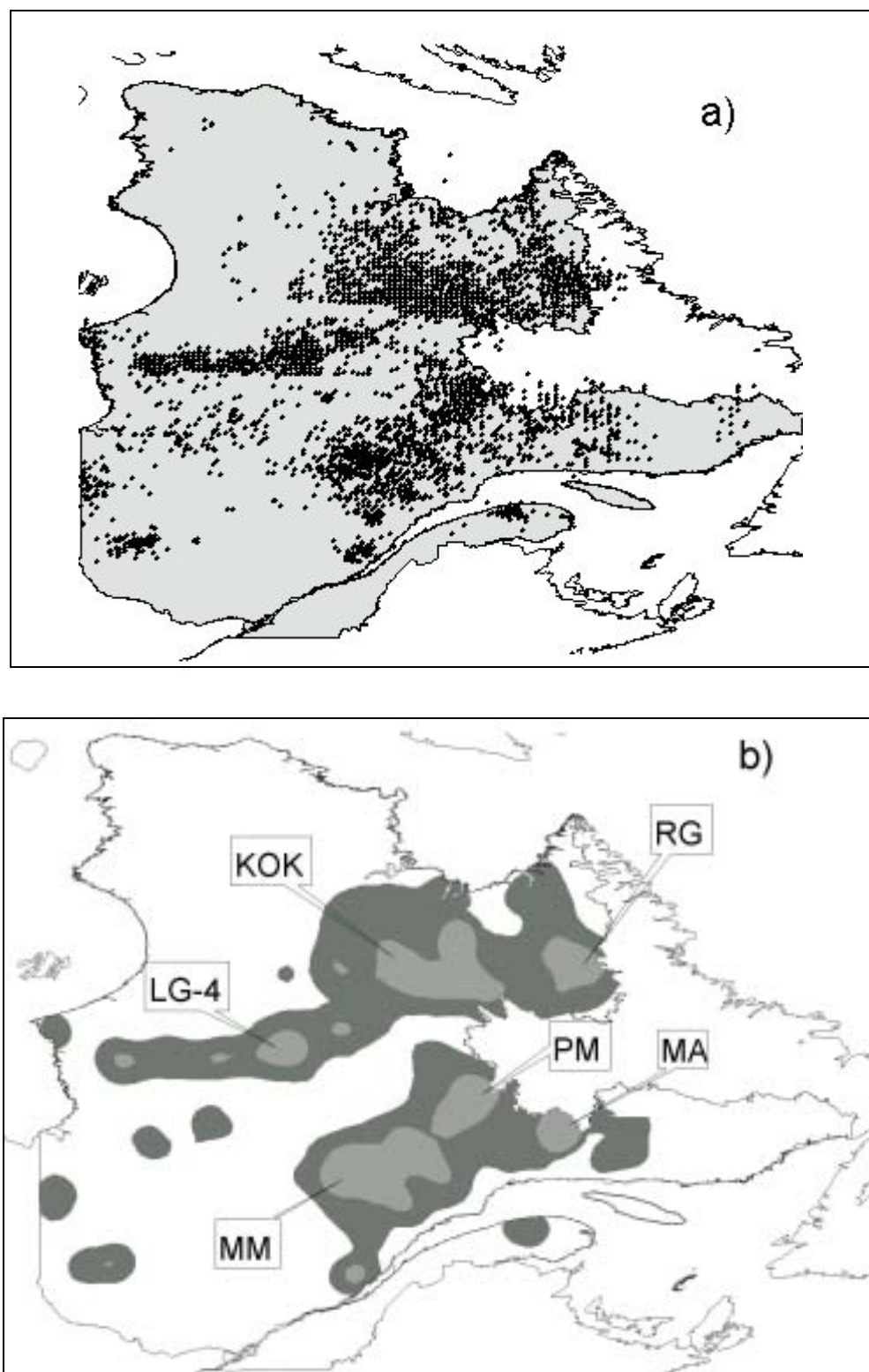


Figure 3.

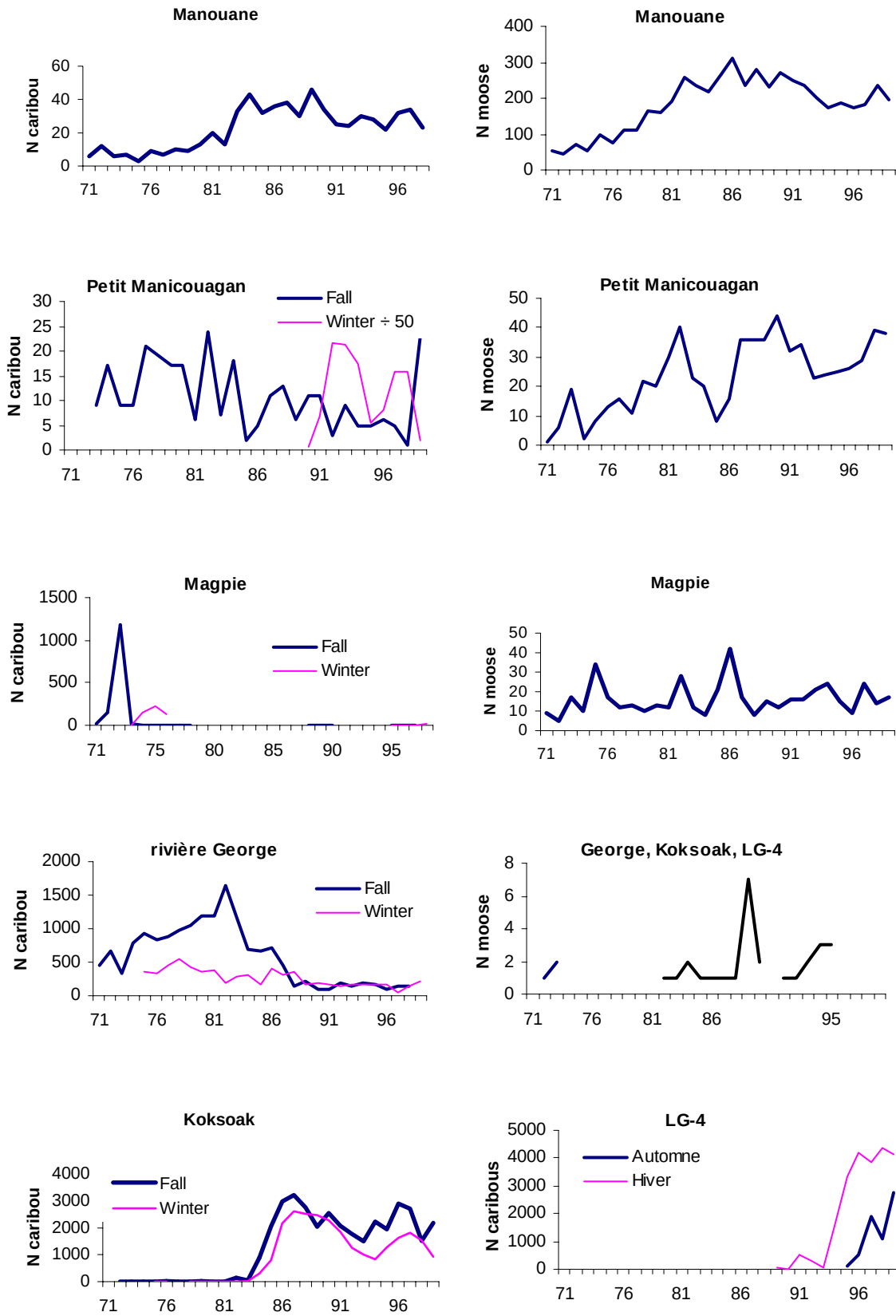


Figure 4.

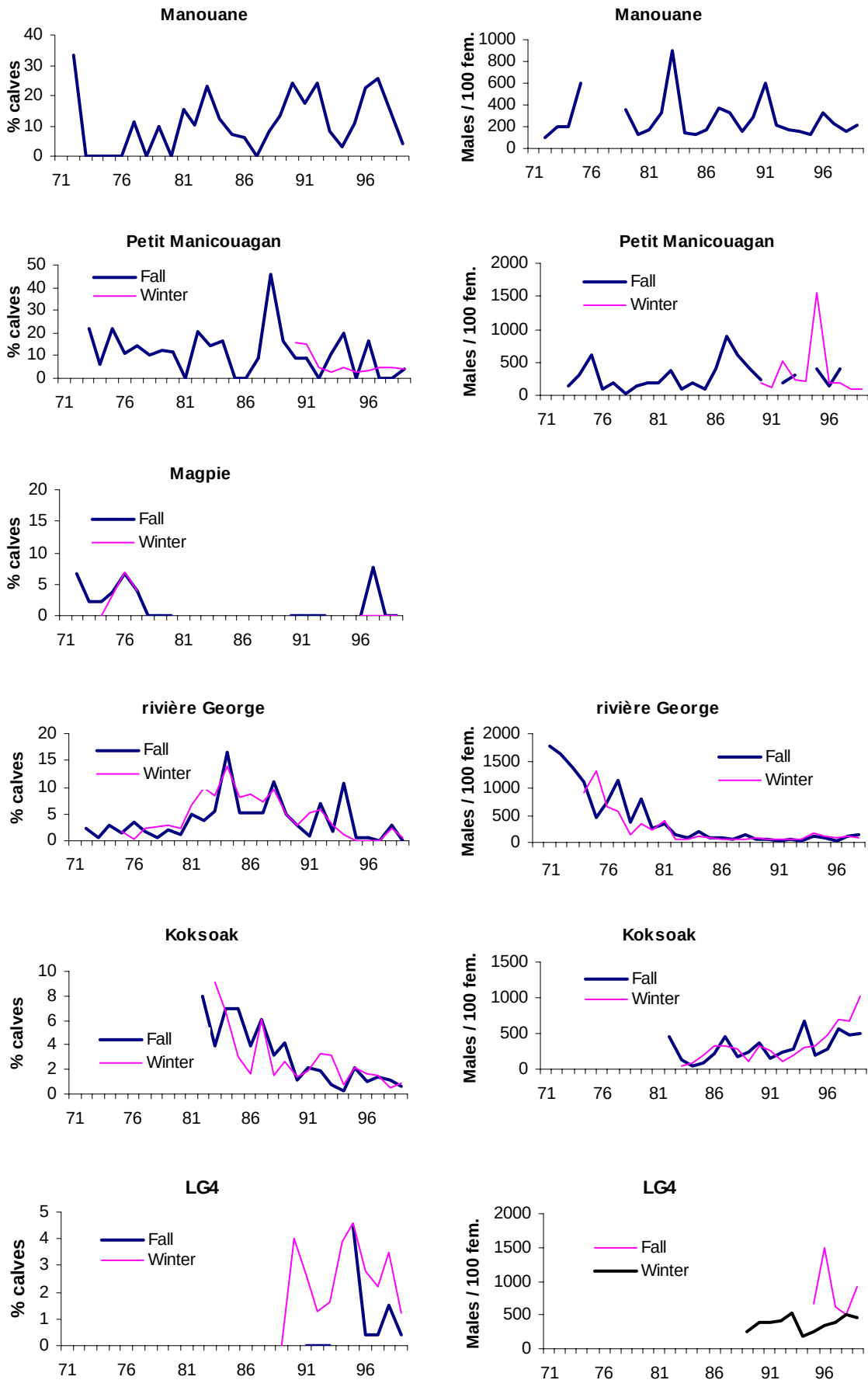


Figure 5.

CHAPITRE 4

AN AERIAL SURVEY TECHNIQUE FOR FOREST-DWELLING CARIBOU¹

Abstract

Accurate and precise population estimates of the forest-dwelling ecotype of woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) are very difficult to obtain because this ecotype is found at very low densities and in small herds dispersed over large areas. In order to suggest a standardized method, data from aerial surveys conducted in 1991 and 1993 (12 000 km² blocks) were used to simulate various survey scenarios. Simulations showed that all the major groups of caribou had to be found and counted to obtain a confidence interval of $\pm 20\%$ ($\alpha = 0.10$). We tested this technique in a survey carried out in winter 1999 in a 42 539 km² study site, opting for a total coverage realized in two phases. In phase one, we used an airplane, flying north-south transects spaced 2.1 km apart so as to detect most caribou track networks. In phase two, a helicopter was used to count and determine the sex and age classes (calves/adults) of the caribou. Using 20 radio-collared caribou, the visibility rate of caribou groups and that of caribou within the groups were estimated at 0.90 and 0.94 respectively for an overall rate of 0.85. The corrected density was estimated at 1.6 caribou per 100 km² with a 15% confidence

¹ Courtois, R., A. Gingras, C. Dussault, L. Breton, and J.-P. Ouellet. Canadian Field-Naturalist (soumis).

interval ($\alpha = 0.10$). The survey cost approximately $\$4/\text{km}^2$, which is lower than that of two previous surveys ($\$7/\text{km}^2$). Two main factors contributed to diminishing the costs: (1) the use of long-range airplanes (5-7 hours flying range) in phase one to minimize travel between the airports and the study site, and (2) the use of helicopters only in phase two for counting and determining the age and sex of the caribou.

Key Words: Accuracy, bias, caribou, cost, density, survey, simulation, visibility rate.

Résumé

Il est très difficile d'obtenir des estimations de population précises pour l'écotype forestier du caribou des bois (*Rangifer tarandus caribou*) parce qu'on le retrouve en très faibles densités et qu'il est distribué en petites hardes réparties sur de vastes superficies. Les résultats de deux inventaires aériens ont été utilisés pour simuler divers scénarios d'inventaire afin de suggérer une méthode standardisée. Les simulations ont montré qu'il fallait trouver tous les groupes principaux et les recenser pour obtenir un intervalle de confiance de $\pm 20\%$ ($\alpha = 0,10$). Pour un site d'étude de $42\,539\text{ km}^2$, nous avons opté pour une couverture complète, réalisée en deux phases. En phase un, l'avion a été utilisé pour couvrir totalement le site d'étude selon des virées équidistantes de 2,1 km afin de détecter la majeure partie des réseaux de pistes. L'hélicoptère fut utilisé en phase deux, pour dénombrer et sexer les caribous dans les réseaux de pistes détectés en phase un. Le taux de visibilité a été estimé à 0,85 (SE = 0,08; $\alpha = 0,10$) en utilisant 20 caribous munis de colliers émetteurs. La densité corrigée était de 1,6 caribou par 100 km^2 avec une erreur relative de 15 % ($\alpha = 0,10$). L'inventaire a coûté environ $4\text{ \$/km}^2$, ce qui est inférieur aux montants investis lors des

inventaires antérieurs (7 \$/km²). La diminution des coûts est attribuable à deux facteurs principaux : 1) l'utilisation d'avions à grand rayon d'action (5-7 heures d'autonomie) pour minimiser les déplacements en phase un; 2) l'emploi d'hélicoptères exclusivement pour le dénombrement et le sexage.

Mots clés : caribou, biais, coût, densité, inventaire, précision, taux de visibilité, simulation

Introduction

The woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) is found at very low densities, distributed in small herds dispersed over large areas (Courtois *et al.* 2001a). According to systematic surveys carried out during the 1960s and 1970s, the southern limit of its distribution range was at about the 49th parallel in eastern, and the 52nd parallel in western Québec (Brassard, 1972). These surveys revealed the presence of six large forest-dwelling herds, each comprising from a few hundred to several thousand caribou. Between these herds, a number of scattered groups were also found, composed of 75 or fewer caribou. Further south, forest-dwelling caribou were limited to two small, isolated herds totalling less than 300 individuals.

The survey techniques for caribou have varied considerably over the years depending on the groups being targeted. The large herds were inventoried in their traditional wintering areas by means of equidistant transects (Le Hénaff, 1976a,b; Folinsbee, 1979), whereas the small herds in southern Québec were usually surveyed using total coverage after delimiting the area utilized by means of telemetry (Cantin, 1991; Paré and Brassard, 1994; Desrosiers and Faubert, 1995). No recent estimates are

available for the entire forest-dwelling caribou population found in Québec. A few estimates have been attempted using random designs, but they were imprecise and probably biased (Joly and Brassard, 1980). Sampling is made difficult by the very low densities, usually less than 1.5 caribou per 100 km², and by the aggregation of individuals in small groups with clumped distribution (Crête, 1991). In addition, caribou living in forest habitats are difficult to locate and their visibility bias has never been estimated in eastern Canada. Some attempts had been realised in British Columbia (D. Heard, pers. comm., September 2001) but the survey conditions (e.g. snow cover, tree height, canopy cover, group size, etc.) are likely quite different among regions. Given these difficulties, it has been proposed to only monitor population trends (1) in a few control areas by total coverage (Gingras and Malouin, 1993; Bourbonnais *et al.*, 1997) or (2) in hunting zones, based on observations made during moose surveys (Courtois *et al.*, 1996). The first approach proved to be effective in estimating the density in relatively small control sites, but turned out to be expensive and these results could not be extrapolated to the entire distribution range (Courtois *et al.*, 1996). The second approach was inexpensive, but did not allow delimiting the exact location of each herd, thereby limiting its usefulness to forest management purposes.

Given the lack of accurate, unbiased and inexpensive survey techniques, the present-day locations of forest-dwelling herds, as well as their abundance and population dynamics, are not known (Crête *et al.*, 1990). This lack of knowledge is of concern, given the precarious situation of forest-dwelling caribou throughout its range in North America (Mallory and Hillis, 1998). Furthermore, for about the last 20 years, there has been a significant northern expansion of forestry operations. As a result, adequate management

of forest-dwelling caribou and its habitats requires, in the short term, a better knowledge of the locations of herds and their population trends. By using the data from two surveys of control areas, we simulated various sampling scenarios in order to propose a technique that could be applied to large areas. This technique was then tested in a 42 539 km² study site to verify its applicability and to evaluate inherent costs. The feasibility of a survey program over large areas such as the entire distribution range of forest-dwelling caribou in Québec is discussed.

Methods

Thirty survey reports carried out between 1953 and 1997 were used to determine the most suitable periods for surveying forest-dwelling caribou, as well as the composition of survey teams, types of aircraft and the flying altitude and speed. Data used in the simulations came from two aerial surveys carried out in 1991 and 1993 in two 12 000 km² blocks ($\approx 69.0^\circ$ W, 50.0° N and $\approx 63.0^\circ$ W, 50.5° N; Gingras and Malouin, 1993, Bourbonnais *et al.*, 1997). These sites were first totally flown using north-south transects by airplane in 1991, and by helicopter in 1992, using transects spaced 10 km and 3 km respectively. The sites had been previously divided into sample plots of 200 (in 1991) or 100 km² (in 1993), and flights allowed the study sites to be classified into two strata according to the presence or absence of caribou track networks. A sub-sample of plots was then flown over in a helicopter using equidistant north-south transects spaced 1 km apart. The identified track networks were then flown at low altitude (100 m) in order to locate, count and sex caribou. Five plots in each stratum were randomly chosen and surveyed at the beginning of the survey to calculate the Neyman optimal allocation

(Snedecor and Cochran, 1971), which was thereafter recalculated daily to allocate other plots until a confidence interval (CI) of 25% ($\alpha = 0.10$) or a sampling rate of 50% was obtained.

Assuming that these surveys constituted representative pretests, we simulated various sampling scenarios in a large, fictitious study site (36 000 km²), constructed by randomly selecting sample plots from those flown in 1991 and 1993. The simulations were set up to completely cover the high-density stratum, since the optimal allocation had suggested surveying all the plots in this stratum during the pretests. For the low-density stratum, 50 sampling scenarios were simulated by selecting between two and 100 sample plots. In each case, 100 simulations were carried out. Plots of 100 and 200 km² were tested but the results were similar. Thus only those results obtained with the 100 km² plots are reported.

Between 20 February and 28 March 1999, we surveyed caribou in a 42 539 km² study site ($\approx 66\text{--}71^\circ$ W and $49\text{--}51^\circ$ N), which included the area covered in 1991. We used a two-phase survey plan. In phase one, two airplanes (Navajo 350) each with a 4-member team (pilot, navigator-observer, two observers) flew over the study site using equidistant transects spaced 2.1 km apart (1.75 minutes of longitude) at a speed of 200 km/h and an average altitude of 200 m. The study site had been divided into 40 km blocks along the north-south axis in order to limit the length of the transects and to reduce the fatigue of the observers. The territory to be covered was allocated randomly each day between the two teams. Observations (tracks of caribou, moose, and unidentified cervids) were noted on 1:50 000 topographic maps and their central point was positioned using the GPS that was used for navigation. As required, information (e.g., maps, positions of track

networks) was exchanged between teams by means of fax and electronic mail.

In phase two, the track networks of caribou and unidentified cervids were surveyed by helicopters (Bell 206B or Astar 350A) with a 3-member team (pilot, navigator-observer, observer) in order to count and classify caribou (males and females, adults and calves) in the track networks, using the size of individuals, the presence of a vulval patch, and antler size. Phase two was usually carried out the day after the phase one survey. During the helicopter counts, the team also noted the presence of radio-collared animals. These caribou, which numbered 20 in total, were independently radio-located at the middle and at the end of the survey, in order to identify animals that were missed by the observers and to estimate the visibility rate of the caribou in accordance with the method of Crête *et al.* (1986: 759). These caribou had been marked the previous year to facilitate their dispersal over the study site. The survey teams were not aware of the locations of marked caribou at the time of the survey.

Results

The 30 consulted publications covered 83 aerial surveys of caribou. Techniques used since the 1950s have varied considerably (Table 1). The most frequently used sampling plan was an inventory of continuous strips spaced systematically within the study areas (11 publications; 25 surveys). Surveys by sample plot (eight papers; 16 surveys) or flying over sites very likely to contain caribou (seven papers; 38 surveys) were also frequent, the latter technique being used for smaller study areas or when high-density sites had been identified by means of telemetry. Complete coverage or mixed sampling plans were reported in four papers (four surveys). A helicopter (10 papers; 35

surveys) or an airplane (10 papers; 26 surveys) was used more often than an airplane and a helicopter simultaneously (five papers; 11 surveys), while the type of aircraft was not specified in four papers (11 surveys). The use of airplanes alone was especially frequent in the oldest surveys. Spacing between the flight lines varied between two and 40 km, the widest spacing being used to stratify the study area before conducting a count. Flight altitude usually varied between 150 and 250 m and speed was around 150 to 200 km/h. In open habitats, surveys were usually conducted in fall (mid-September to mid-October) or in late winter (mid-February to late March), whereas only the latter period was used in forested areas.

Surveys carried out in 1991 and 1993 produced results with apparent satisfactory precision, the reported CIs being 20.1% and 15.6% ($\alpha = 0.10$), respectively (Table 2). However, the visibility rate had not been estimated, with the result that population estimates and their variance, were likely underestimated since a part of the variation among the sample unit counts was due to visibility bias rather than actual differences in the number of animals present. The low-density stratum contained 18 and 21% of the caribou. In 1991, the majority (25 out of 29) of groups located during the survey of the plots by helicopter, using transects spaced 1 km apart, had been detected by the airplane team during the stratification flight at every 10 km. The area of caribou track networks averaged $3.1 \text{ km}^2 \pm 2.8$ (12) (mean $\pm$ standard error [n]) in 1991 and $0.78 \text{ km}^2 \pm 0.3$ (12) in 1993.

The variance among plots in the high-density stratum was very high (273.4 and 114.5 in 1991 and 1993, respectively; coefficient of variation [CV]: 129% and 128%), with the result that the Neyman optimal allocation had suggested a complete census of

this stratum in both surveys. Most of the variability among plots was due to the heterogeneous distribution of caribou within the study site, as well as the highly variable groups size (0-49 caribou per plot in each year). The variance in the low-density stratum was also high given the low numbers of caribou in these plots ($S^2 = 5.4$ and 0.9 ; $CV = 383\%$ and 427%). Most of them were empty, but some contained up to 10 caribou because some track networks had been overlooked during stratification. This meant the sampling of a large number of plots without caribou was needed to reduce the variance in this stratum.

For a study site of $36\,000\text{ km}^2$, the simulations showed that an average CI of 20% ($\alpha = 0.10$) could be obtained by a complete survey of the high-density stratum, the equivalent of 33 of the 360 100-km^2 plot, and 48 of the remaining 327 plots in the low-density stratum (Fig. 1a). However, with this sampling effort, nearly 60% of the simulations had a CI higher than the desired threshold of 20% (Fig. 1b). The mean of 100 simulations produced estimates close to the “true” value. The mean difference varied between -2.2 to 6.0% depending on the simulation. In absolute value, the mean error of the estimate diminished with the number of plots surveyed in the low density stratum (Fig. 1c). However, it would have been necessary to survey about 80 plots in that stratum to obtain a CI lower than 20% in about 90% of the surveys and with a sampling error $< 10\%$ (Fig. 1d). Consequently, it appeared to be cheaper to fly at a sufficient intensity to find most of the track networks and then to count all of the caribou there. In such a survey, the only source of variance would be that of the visibility rate, which could be estimated by means of radio-collared animals.

A preliminary cost estimate was carried out for three sampling designs: 1)

stratified random sampling technique (SR) using the airplane and the helicopter (scenario used in 1991); 2) SR using the helicopter only (scenario in 1993); and 3) total coverage of the site by airplane with transects spaced 2.1 km, followed by a helicopter count in the track networks detected by the plane (Table 3). The third scenario appeared 23-35% less costly because it did not require a stratification flight and involved less travel between the airports and the study site as well as between plots. This scenario also simplified the logistics of the survey and allowed for censuses of moose and wolf track networks.

In the 42 539 km² study site of 1999, this sampling strategy allowed us to locate 230 caribou track networks varying in size from 0.06 to 9.52 km² (0.53 ± 0.06), including between 0 and 64 caribou (2.39 ± 0.42). The track networks were concentrated into three main sectors (Fig. 2). The helicopter crew counted 572 caribou. Eighteen of the 20 radio-collared caribou (90%) were in the track networks identified in airplane survey (phase one), and of these, 17 (94%) were observed during phase two in helicopter. The visibility rate was estimated at 0.90 (SE = 0.067) in phase one, and 0.94 (0.056) in phase two, for an overall rate of 0.85 (0.081). The total population corrected for the visibility bias was estimated at 673 ± 100 caribou (CI = 15%; $\alpha = 0.10$). The corrected density was 1.6 caribou/100 km² $\pm 15\%$ and there were 60.6 ± 4.5 males/100 females and $16.0\% \pm 1.4\%$ calves in the population.

The survey cost of \$160,100 includes the flight time needed to estimate the visibility rate. This figure is about \$17,000 less than the estimate made during the planning of the survey (Table 3). It required 38% of the budget to fly over the study site, whereas 13% was used for airplane travel from and to the airports. The helicopter count took 13% of the budget, while 17% was used for helicopter travel. The rest of the budget

(19%) was used for survey crew lodging and various expenses.

Discussion

Aerial surveys carried out for the last 50 years illustrate the gregarious behaviour of caribou, since groups of several dozen to a few thousand individuals have been observed within relatively small areas. Survey techniques have attempted to take advantage of this behaviour. For large northern herds, censuses were generally conducted during calving (Couturier *et al.*, 1996) or post-calving aggregations (Rivest *et al.*, 1994). During these periods animals are concentrated into relatively small open areas making them easier to count.

However, no reliable method exists for caribou living in forested habitats. Previous surveys were carried out in winter to take advantage of higher visibility for these animals, and to facilitate their detection by means of tracks in the snow. However, the low densities encountered, and the aggregation into groups of variable size with very contagious distribution, led to very imprecise estimates. For example, Joly and Brassard (1980) surveyed moose and caribou in 30 60-km² sample plots in an 82,000 km² study site south of James Bay ($\approx 77.0^\circ$ W, 50.5° N). They estimated the moose population with an acceptable level of precision (CI = 25%, $\alpha = 0.10$) by utilizing the distribution of track networks that followed a Poisson distribution. However, not enough caribou track networks were detected to allow the same technique to be applied to this species. In the early 1990s, 194 60-km² plots were surveyed in a 146,760 km² study site located east of James Bay (Le Groupe Boréal, 1992). Even such a large sampling effort led to a very high CI (14 caribou/100 km² $\pm$ 64%, $\alpha = 0.10$). During this survey, two high

concentration areas were surveyed using transects spaced 10 km apart. In this smaller area ($\approx 26,000 \text{ km}^2$), density was estimated to 450 caribou/100 km^2 with a 42% CI.

Previous surveys and simulations show that the main groups of caribou must be located and counted in order to reduce the variance in forest-dwelling caribou surveys. Even in high concentration areas, previous survey techniques usually led to very high variances and significant biases/underestimations due to the gregarious behaviour of forest-dwelling caribou and because some groups were missed during stratification. According to Bergerud (1963), snow depth may be the main factor influencing the distribution and size of groups, the caribou being more concentrated in deeper snow that limits availability of feeding sites. This author suggests covering the entire study site by plane to locate the main concentration areas (≥ 232 caribou/100 km^2). He then advises surveying these areas in a width-wise direction using strips covering $\geq 33\%$ of their surface area. In closed habitats, strips should cover about 400 m on each side of the airplane at 150 m altitude. Width of strips and altitude could be doubled in open habitats. In forested sites, surveys should be carried out when the snow is at its deepest. The caribou are thus more concentrated and less inclined to frequent closed habitats in search of arboreal lichens. Bergerud (1963) estimated that this method would underestimate numbers by about 20% (extremes: 10-40%) in high concentration areas.

We suggest that such a methodology, designed for areas used by large herds of forest-dwelling caribou, should be applied to the entire study area when densities are very low. In that case, groups of caribou are small and they occupy relatively small track networks ($< 3 \text{ km}^2$). During the 1991 and 1993 surveys, respectively 18 and 21% of the caribou surveyed were in track networks that were not observed during the stratification

flight carried out using transects spaced three to 10 km apart (Gingras and Malouin, 1993; Bourbonnais *et al.*, 1997). In the site surveyed in 1999, the track networks of the three main herds would have probably been detected by a stratification flight made using transects spaced 10 km apart. However, many isolated track networks would have been missed. These included between 160 and 170 caribou in total, or nearly 30% of the number surveyed.

With transects spaced 2.1 km apart, the visibility rate was estimated to 85% and a 15% CI ($\alpha = 0.10$) was obtained, a precision higher than the acceptable threshold (20%, $\alpha = 0.10$) suggested for cervid inventories in North America (Gasaway and Dubois, 1987). However, the visibility rate must be considered a first approximation because it was established using a relatively limited number of caribou and because males were under-represented (3 individuals in 20). Surveys should be conducted between mid-February and mid-March, since the caribou seem more inclined to frequent open habitats during that period. In addition, the observation conditions are better (e.g., sunny, longer and warmer days) than in January. Finally, photography can be used to confirm the counts of large groups.

Based on the 1999 inventory, such a survey cost \$4/km², which is less than the amount invested for stratified random sampling in areas one third the size (\$7/km²; Gingras and Malouin, 1993; Bourbonnais *et al.*, 1997) of our study site. Reduction in cost during the 1999 survey can be attributed to two main factors: (1) the use of long-range airplanes (5-7 hour flight range) to minimize the travel during phase one, and (2) the use of helicopters, which are more costly, only for counting and sexing caribou.

Relevance and Costs of a Forest-dwelling Caribou Aerial Survey Program

There are different alternatives to monitor trends of forest-dwelling caribou populations. For example, changes in distribution (Cumming and Beange 1993), rates of recruitment (Bergerud and Elliot 1986), or survival (Rettie and Messier 1998) had previously been used. However, each method has its own limitations and it would be difficult and costly to use these alternative methods because forest-dwelling caribou live in low density spread over large areas. Aerial surveys are probably the best source of information to provide distribution, abundance and recruitment estimates simultaneously. It also allows delimiting the area occupied by each herd, which is essential for habitat management purposes.

Information collected over the last 40 years in Québec shows that the distribution of forest-dwelling caribou is limited to the boreal forest (Courtois *et al.* 2001b). More specifically, they are found in the bioclimatic zone of spruce/moss forest and principally in the eastern part of this zone, where the fire cycle is much longer. About 90% of observations were reported within $\approx 234\,500\text{ km}^2$, which could be considered as the actual zone of continuous distribution of forest-dwelling caribou in the province. Using the 1999 survey method, a survey of this area would cost nearly one million dollars. However, about \$257 700 would be sufficient to survey the zones of intensive use ($\approx 64\,400\text{ km}^2$) where about 70% of caribou observations were made (Courtois *et al.* 2001b). The rest of the area frequented by caribou could be surveyed in an ad hoc fashion, for example, during the planning phase of forest operations. The surveys could be carried out as part of a five-year program in which moose and wolf tracks would be located and the habitats used by these two species and caribou would be studied.

Isolated herds south of the 49th parallel are already the focus of an aerial survey program. With regards to the forest-dwelling herds in northern Québec it does not seem appropriate to survey them because they co-occur with migratory barren-ground caribou in winter (Paré, 1987; Brown *et al.*, 1986; Le Groupe Boréal, 1992), which prevents unbiased estimates from being obtained.

Acknowledgements

The authors would like to acknowledge the contribution of the personnel of the Service de l'aménagement et de l'exploitation de la faune at Sept-Îles and Jonquière who realized the aerial surveys. We are particularly indebted to Douglas Heard who reviewed the draft version of this paper and suggested many improvements. This project was financed by the Société de la faune et des parcs du Québec, the Ministère des ressources naturelles du Québec, the Association des manufacturiers de bois de sciage du Québec, la Fondation de la faune du Québec, Abitibi-Consolidated Inc. and Kruger (Scierie-Manic).

Literature cited

- Audet, R. 1979. Inventaire aérien de l'ensemble du bassin versant de la moyenne et de la basse Côte-Nord. Hydro-Québec, Direction de l'Environnement. Montréal, Québec. 42 pages.
- Anonymous. 1968. Inventaire aérien des ongulés sauvages, section située dans le nord de l'Abitibi (janvier 1968). Service de la Faune. Québec, Québec. 7 pages.
- Anonymous. 1979. Inventaire aérien des ongulés de la Côte-Nord, 1979. Hydro-Québec, Direction de l'Environnement. Montréal, Québec. 5 pages + appendice.

- Anonymous. 1988. Late winter distribution of caribou and moose in southern Labrador and the Québec North Shore. Renewable Resources Consulting Services Ltd., Sidney, B.C. and S. Fudge and Associates Limited, St. John's, Newfoundland. 27 pages.
- Banville, D. 1998. Plan de gestion du caribou de Charlevoix. Ministère de l'Environnement et de la Faune. Charlebourg, Québec. 26 pages.
- Barnard, F. 1983. Rapport de l'inventaire aérien des ongulés de la basse Côte-Nord en février 1983. Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche. Sept-Îles, Québec. 11 pages.
- Bergerud, A.T. 1963. Aerial census of caribou. *Journal of Wildlife Management* 27: 438-449.
- Bergerud, A.T. 1985. Antipredator strategies of caribou: dispersion along shorelines. *Canadian Journal Zoology* 63: 1324-1329.
- Bergerud, A.T., and J.P Elliot. 1986. Dynamics of caribou and wolves in Northern British Columbia. *Canadian Journal Zoology* 64: 1515-1529.
- Boertje, R.D., P. Valkenburg, and M.E. McNay. 1996. Increases in moose, caribou, and wolves following wolf control in Alaska. *Journal of Wildlife Management* 60: 474-489.
- Bourbonnais, N., A. Gingras, and B Rochette. 1997. Inventaire aérien du caribou dans une portion de la zone de chasse 19 sud (partie est) en mars 1993. Ministère de l'Environnement et de la Faune. Sept-Îles, Québec. 11 pages.
- Brassard, J.-M. 1967. Inventaire aérien des ongulés sauvages de la Côte-Nord et identification des aires d'hivernement en fonction des formes du relief et de la

végétation. Service de la Faune. Québec, Québec. 15 pages.

Brassard, J.-M. 1972. Inventaire aérien du gros gibier. Ministère du Tourisme, de la Chasse et de la Pêche. Québec, Québec. 39 pages.

Brassard, J.-M. 1982. Inventaire aérien du caribou des territoires situés sur les versants de la Côte-Nord du Saint-Laurent. Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche. Québec, Québec. 13 pages.

Brassard, C. and M. Brault. 1997. État de la situation du caribou des bois (*Rangifer tarandus caribou*) de la Côte-Nord du Saint Laurent. Ministère de l'Environnement et de la Faune, Baie-Comeau, Québec. 62 pages.

Brown, W., J. Huot, P. Lamothe, M. Paré, G. St-Martin, and J.B. Theberge. 1986. The distribution and movement patterns of four woodland caribou herds in Quebec and Labrador. *Rangifer*, Special Issue 1: 43-49.

Cantin, M. 1991. Tendances démographiques de la population de caribous (*Rangifer tarandus*) des Grands-Jardins. Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche. Charlesbourg, Québec. 26 pages.

Courtois, R., J.-P. Ouellet, A. Gingras, C. Dussault, and D. Banville. 2001a. La situation du caribou forestier au Québec. *Le Naturaliste Canadien* 128: 53-63.

Courtois, R., J.-P. Ouellet, A. Gingras, C. Dussault, L. Breton, and J. Maltais. 2001b. Changements historiques et répartition actuelle du caribou au Québec. Société de la faune et des parcs du Québec, Québec. 44 pages.

Courtois, R., F. Potvin, S. Couturier, and A. Gingras. 1996. Révision des programmes d'inventaires aériens des grands cervidés. Ministère de l'Environnement et de la Faune. Québec, Québec. 49 pages.

- Couturier, S., R. Courtois, H. Crépeau, L.-P. Rivest, and S. Luttich. 1996. The June 1993 photocensus of the Rivière George caribou herd and comparison with an independent census. *Rangifer*, Special Issue 9: 283-296.
- Crête, M. 1991. Mise au point de la technique d'inventaire du caribou dans la taïga. Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche. Québec, Québec. 20 pages.
- Crête, M., R. Nault, and H. Laflamme. 1990. Caribou. Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche. Québec, Québec. 73 pages.
- Crête, M., L.-P. Rivest, H. Jolicoeur, J.-M. Brassard, and F. Messier. 1986. Predicting and correcting helicopter counts of moose with observations made from fixed-wing aircraft in southern Québec. *Journal of Applied Ecology* 23: 751-761.
- Cumming, H.G., and D.B. Beange. 1993. Survival of woodland caribou in commercial forests of northern Ontario. *Forestry Chronicle* 69: 579-588.
- Cumming, H.G., D.B. Beange, and 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.
- Desrosiers, A., and R. Faubert. 1995. Méthode d'inventaire aérien pour déterminer la composition automnale de la population de caribous du parc de la Gaspésie et synthèse des résultats obtenus entre 1953 et 1994. Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche. Québec, Québec. 22 pages.
- Edmonds, E.J. 1988. Population status, distribution and movements of woodland caribou in west central Alberta. *Canadian Journal of Zoology*. 66: 817-826.
- Farnell, R., N. Barichello, K. Egli, and G. Kuzyk. 1996. Population ecology of two woodland caribou herds in the southern Yukon. *Rangifer*, Special Issue 9: 63-72.

- Folinsbee, J.D. 1975. An aerial survey of the Lac Joseph Caribou Herd, March 1975.
Newfoundland Wildlife Service, St. John's, Newfoundland. 14 pages.
- Folinsbee, J.D. 1979. Distribution et abondance passées et présentes du caribou (*Rangifer tarandus*) au Labrador méridional et dans les régions adjacentes du Québec.
Recherches Amérindiennes au Québec 9: 37-46.
- Gasaway, W.C., and S.D. Dubois. 1987. Estimating moose population parameters.
Swedish Wildlife Research Supplement 1: 603-617.
- Gingras, A., and 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.
Sept-Îles, Québec. 26 pages.
- Heard, D., and J.-P. Ouellet. 1994. Dynamics of an introduced caribou population. Arctic
47: 88-95.
- Joly, R., and J.-M. Brassard. 1980. Inventaire aérien des ongulés d'une portion sud du
territoire de la municipalité de la Baie James. Ministère du Loisir, de la Chasse et de
la Pêche. Québec, Québec. Report DGF 16: 116-136.
- Le Groupe Boréal. 1992. Complexe Nottaway-Broadback-Rupert: Les mammifères –
volume 3 - Abondance et habitat du caribou (*Rangifer tarandus*). Hydro-Québec,
Vice-présidence Environnement, Montréal, Québec. 55 pages+ annexes.
- Le Hénaff, D. 1976a. Vérification des principales aires du caribou (*Rangifer tarandus*)
dans le secteur de Waco (basse Côte-Nord) et au Nouveau Québec, avril 1976.
Ministère du Tourisme, de la Chasse et de la Pêche. Québec, Québec. 31 pages.
- Le Hénaff, D. 1976b. Inventaire aérien du secteur Natashquan à Blanc-Sablon. Ministère
du Tourisme, de la Chasse et de la Pêche. Québec, Québec. 7 pages.

- Mallory, F.F., and T.L. Hillis. 1998. Demographic characteristics of circumpolar caribou populations: ecotypes, ecological constraints/releases, and population dynamics. *Rangifer*, Special Issue 10: 49-60.
- Maltais, J. 1997. Inventaire de reconnaissance (aire commune 24-1): caribous des bois (*Rangifer tarandus*) de la région des lacs Péribonca et Manouane. Abondance et besoins de l'espèce par rapport à l'exploitation forestière. Stone-Consolidated Inc., Division Saguenay. Chicoutimi, Québec. 39 pages + annexes.
- Moisan, G. 1957. Le caribou de Gaspé. III: Analyse de la population et plan d'aménagement. *Le Naturaliste Canadien* 84: 5-27.
- Paré, M. 1987. Effets du remplissage d'un réservoir hydroélectrique sur la population de caribous de Caniapiscau. M. Sc. Thesis, Université Laval. Québec, Québec. 141 p.
- Paré, M., and C. Brassard. 1994. Écologie et plan de protection de la population de caribous de Val-d'Or. Ministère de l'Environnement et de la Faune. Rouyn-Noranda, Québec. 56 pages.
- Pichette, C. and Beauchemin, P. 1973. Inventaire aérien du caribou. Ministère du Tourisme, de la Chasse et de la Pêche. Québec, Québec. 11 pages.
- Rettie, W.J., and F. Messier. 1998. Dynamics of Woodland caribou populations at the southern limit of their range in Saskatchewan. *Canadian Journal of Zoology* 76: 251-259.
- Rivest, L.-P., S. Couturier, and H. Crépeau. 1994. Statistical methods for estimating caribou abundance using post-calving aggregations detected by radiotelemetry. *Biometrics* 54: 865-876.
- 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.

Snedecor, G.W., and W.G. Cochran. 1971. Méthodes statistiques, 6^e édition. Association de coordination technique agricole. Paris, France. 649 pages.

Stuart-Smith, A.K., C.J.A. Bradshaw, S. Boutin, D.M. Hebert, and A.B. Rippin. 1997.

Woodland caribou relative to landscape pattern in northeastern Alberta. Journal of Wildlife Management 61: 622-633.

Table 1. Summary of techniques used in 83 caribou aerial surveys (30 reports) conducted between 1953 and 1997 in Québec and in other North American jurisdictions.

Author(s)	Area (km ²)	n	Method	Aircraft ^a	Transects spacing (km)		Altitude (m)	Speed (km/h)	Plot size (km ²)	Period
					phase 1 ^b	phase 2 ^c				
Audet (1979)	171 140	1	TR	H	10-40	-d	100-250	180	-	Feb.
Anonymous (1968)	92 700	1	TR	A	16	-	250-300	-	-	-
Anonymous (1979)	87 000	1	TR	A+H	5	-	150-350			15 Feb.-7 Mar.
Anonymous (1988)	122 000	1	TR	A	10-20	-	120	140-160	-	18 Mar. -7 Apr.
Banville (1998)	1500	15	PS	A, H, A+H	-	1	100	160	-	Feb. - Mar.
Barnard (1983)	48 000	1	SR	H	-	0.5	100	160	60	Mid-Feb.
Bergerud (1963)	-	6	TR	A	8-32	0.8-32	150-300	130-160	-	Late Feb.- Early Mar.
Bergerud (1985)	1878	1	TR	H	2-5	-	-	-	-	Jan. - Feb.
Bergerud and Elliot (1986)	-	1	PS	-	-	-	-	-	-	Late Sept. -Mid-Oct.
Boertje <i>et al.</i> (1996)	17 000	1	CC	-	-	-	-	-	-	-
Bourbonnais <i>et al.</i> (1997)	12 000	1	ST	H	3.5	1	200	150-200	200	1-15 Mar.
Brassard (1967)	25 700	1	TR	A	16	-	240-300	-	-	Late Feb. - Early Mar.
Brassard (1972)	29 135-250 250	7	TR, SR, CC	A	16	450-600	240-300		-	-
Brassard (1982)	> 250 000	1	SR	A	-	-	-	-	-	Jan.-Feb.
Brassard and Brault (1997)	5000	11	PS	H, A+H	-	-	300	-	-	Late Mar.
Couturier <i>et al.</i> (1996)	49 000	1	TR	A+H	13	-	40-60	180	-	Mid-Jun.
Cumming <i>et al.</i> (1996)	6500	4	TR, CC	-	3	-	300	-	-	Mid-late Feb.
Desrosiers and Faubert (1995)	109	1	PS	H	-	-	100	100	-	Oct.
Edmonds (1988)	16 000	6	PS	H	-	-	75-100	-	-	Mid-late winter
Farnell <i>et al.</i> (1996)	7400/ 9600	4	ST	-	-	-	-	-	-	Rut or late winter

Author(s)	Area (km ²)	<i>n</i>	Method	Aircraft ^a	Transects spacing (km)		Altitude (m)	Speed (km/h)	Plot size (km ²)	Period
					phase 1 ^b	phase 2 ^c				
Follinsbee (1975)	-	1	TR	A	-	5	125	-	-	29-30 Mar.
Gingras and Malouin (1993)	12 000	1	ST	A+H	10	1	200	200	200	26 Feb. – 23 Mar.
Heard and Ouellet (1994)	5600 - 34 000	5	SR	A, H, A+H	4.3	-	120	≈ 185	-	Nov. / Mar. / late Jun.
Joly and Brassard (1980)	82 000	1	ST	A+H	-	0.5	-	-	60	-
Le Groupe Boréal (1992)	146 760	1	ST	A+H	-	0.5	150	120	60	Mid-Jan./Early Mar.
Maltais (1997)	3200	1	CC	H	2	2	200-400	150	-	27-31 Jan.
Moisan (1957)	-	1	PS	A	-	-	150-300	160-200	-	Nov.
Pichette and Beauchemin (1973)	624 000	1	TR	A	16-64	-	300-360	-	-	30 Jan. – 20 Feb.
Seip (1992)	5000	4	PS	H	-	-	-	-	-	Late Mar.
Stuart-Smith <i>et al.</i> (1997)	20 000	1	SR	-	-	-	-	-	84	-

^a *n*: *n* surveys considered; TR: strip census, SR: simple random; ST: stratified random; PS: potential sites; CC: complete coverage; A: airplane, H: helicopter.

^a Aerial survey for locating track networks to either delimit areas occupied by the herds to be systematically surveyed or to stratify the area.

^c Counting and sexing caribou.

^d Does not apply or value not reported.

Table 2. Results of two aerial surveys of caribou conducted in 1991 and 1993 in two 12 000 km² study blocks on the Québec North Shore, Canada.

Stratum	Caribou seen / 100 km ²	Population estimate	Standard Error	CI (%) ^a	f ^b
1991 Survey					
High-density	6.1	141	0.0	0.0	1.00
Low-density	0.3	31	20.4	114.1	0.39
Total	1.4	172	20.4	20.1	0.50
1993 Survey					
High-density	8.4	92	0.0	0.0	1.00
Low-density	0.2	24	10.9	74.5	0.45
Total	1.0	116	10.9	15.6	0.50

^a Confidence interval expressed in percentage of the estimated population ($\alpha = 0.10$).

^b Sampling rate (number of plots flown / total number of plots).

Table 3. Estimated cost for the aerial survey of caribou in a 42 539 km² block according to three sampling scenarios.

	Flight time (h)	Aircraft	Cost (× \$1000)
Stratified random sampling (airplane and helicopter: 1991 scenario)			
Stratification (10 km interval)	24.8	Airplane ^a	9.9
Stratification - travel	28.3	Airplane	11.3
Survey of plots (1 km interval)	131.0	Airplane	52.4
Travel for survey flights	156.9	Airplane	62.8
Counting and sexing	53.1	Helicopter ^b	37.2
Travel for sexing	28.3	Helicopter	19.8
Lodging	-	-	40.6
Other	-	-	3.9
Total			237.9
Stratified random sampling (helicopter only: 1993 scenario)			
Stratification (3.5 km interval)	75.8	Helicopter	53.1
Survey of plots at 1 km intervals	129.3	Helicopter	90.5
Counting and sexing	40.7	Helicopter	28.5
Travel	83.6	Helicopter	58.5
Sling of fuel	12.4	Helicopter	8.7
Lodging	-	-	40.6
Other	-	-	3.9
Total			283.7
Total coverage (airplane and helicopter: 1999 scenario)			
Survey (2.1 km intervals)	100.0	Airplane	40.0
Airplane travel	30.0	Helicopter	12.0
Counting and sexing	40.7	Helicopter	28.5
Helicopter travel	83.6	Helicopter	58.5
Lodging	-	-	40.6
Other	-	-	3.9
Total			183.5

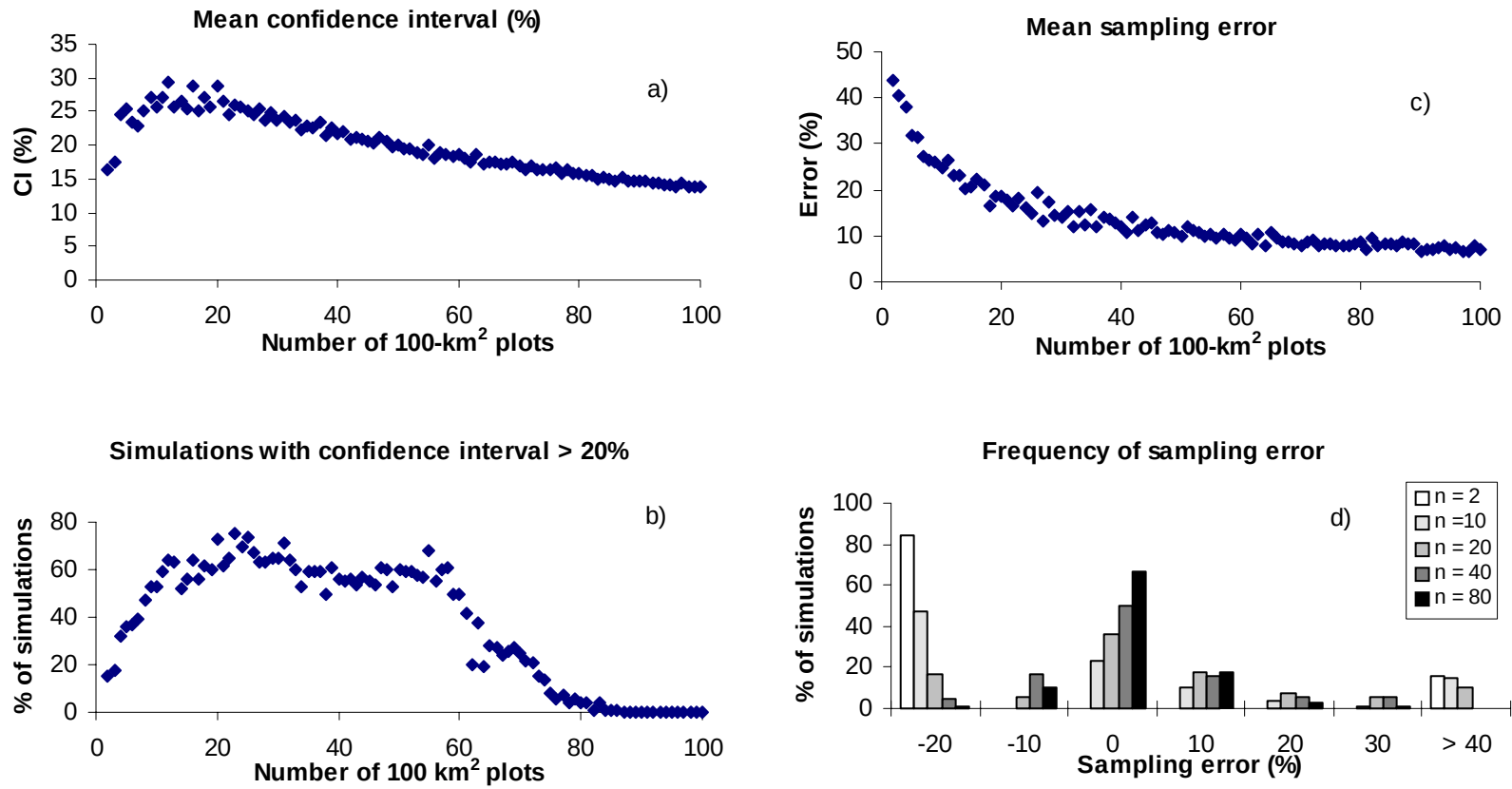
^a Cost estimated at \$400/h

^b Cost estimated at \$700/h

Figure captions

FIGURE 1. Influence of the number of plots surveyed in the low-density stratum (no caribou track network detected during the stratification flight) on the precision of caribou aerial surveys in forested habitats. Each point on the curve represents 100 simulations; (a) confidence interval (CI) of the estimated population ($\alpha = 0.10$); (b) % of simulations producing CIs $> 20\%$ ($\alpha = 0.10$); (c) mean sampling error, in absolute value ($100 * [| \text{estimated value} - \text{real value} |] / \text{real value}$), obtained depending on the number of plots; (d) % of simulations per class of sampling error and according to the number of plots surveyed.

FIGURE 2. Locations of caribou track networks during the survey of a 42 539 km² study block, in Québec North Shore, Canada, February and March 1999.

FIGURE 1 (Courtois *et al.*)

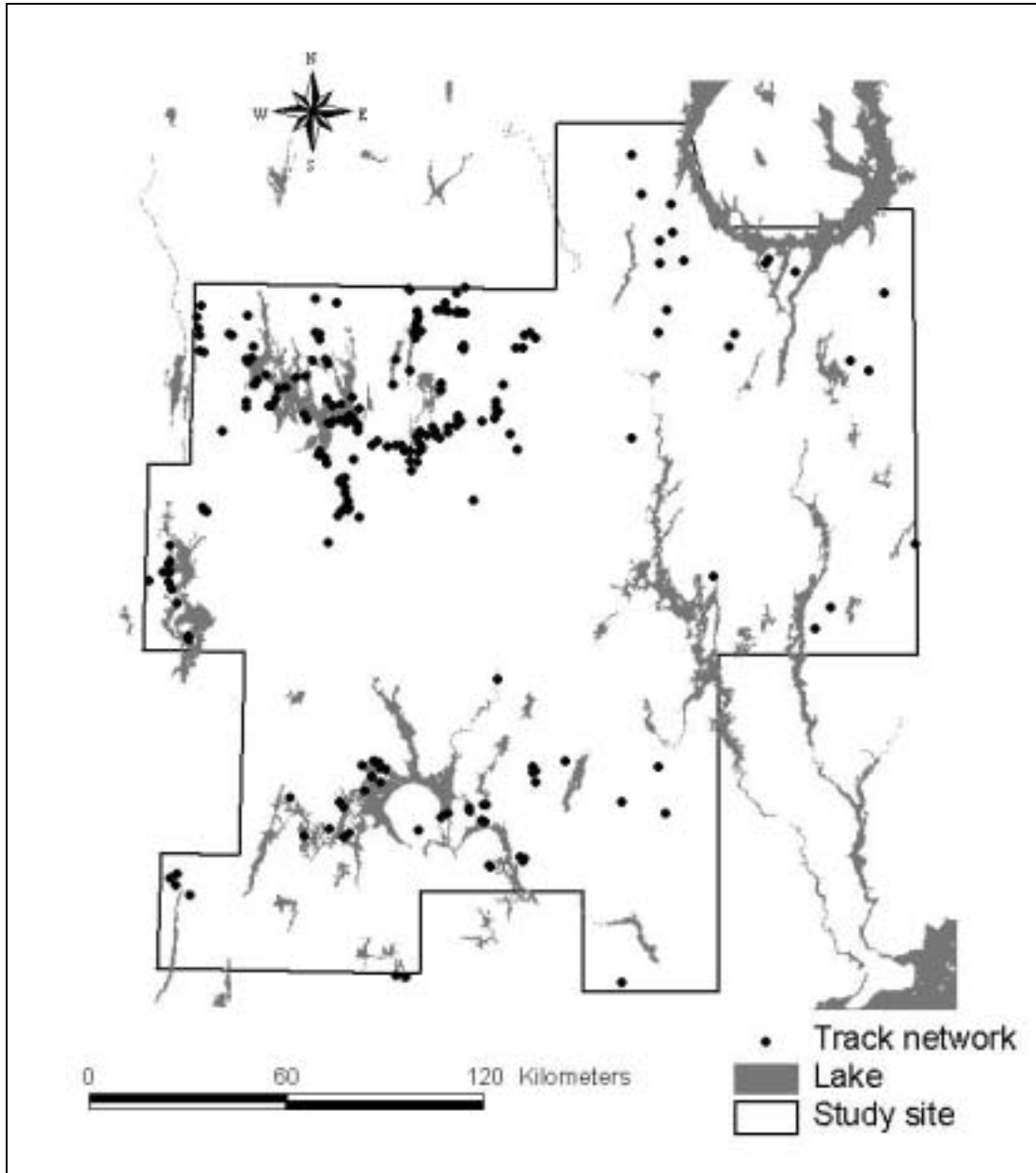


FIGURE 2 (Courtois *et al.*)

CHAPITRE 5

SIGNIFICANCE OF CARIBOU (*RANGIFER TARANDUS*) ECOTYPES FROM A MOLECULAR GENETICS VIEWPOINT¹

Abstract

Three caribou ecotypes are present in eastern North America: the mountain caribou which is found south of the St. Lawrence River, the barren-ground caribou which calves in the tundra, and in between, the forest-dwelling ecotype which lives all year long in the boreal forest. Blood and muscle samples were collected from seven populations and characterized at eight microsatellite loci to test the hypotheses that forest-dwelling and barren-ground ecotypes constitute a single metapopulation and that geographical isolation results in reduced genetic diversity. The mean number of alleles per locus, allelic richness, and observed and expected heterozygosity declined from north to south and were the smallest in isolated forest-dwelling populations. Correspondence analysis showed three groups of samples corresponding to the three ecotypes. Gene flow estimates were moderate or high among all forest-dwelling populations and particularly between those < 200 km apart. Our results suggest that the three caribou ecotypes represent three distinct genetic entities and that the forest-dwelling populations in the continuous range form a metapopulation. Genetic diversity was lower in isolated populations but does not

¹ Courtois, R., L. Bernatchez, J.-P. Ouellet, et L. Breton. Conservation Genetics 4: 393-404.

seem to be of immediate concern for conservation. We propose that management strategies should favor an increase in caribou numbers in order to avoid extinction due to stochastic events and to maintain local biodiversity. In the continuous range, conservation strategies of caribou populations must be planned on a large scale to maintain occasional exchanges between populations, thus preserving genetic diversity.

Résumé

Trois écotypes de caribou sont présents dans l'est de l'Amérique du Nord : le montagnard qu'on retrouve au sud du Fleuve Saint-Laurent, le toundrique qui met bas dans la toundra et, entre les deux, le forestier qui vit toute l'année dans la forêt boréale. Nous avons prélevé des échantillons de sang et de muscles dans sept populations que nous avons caractérisées à l'aide de huit locus microsatellites. Nous avons postulé que les écotypes forestier et toundrique constituent une seule métapopulation et que l'isolement géographique conduit à une diminution de la diversité génétique. Le nombre d'allèles par locus, la richesse allélique, et l'hétérozygotie observée et attendue diminuaient du nord au sud et étaient plus faibles dans les populations isolées. L'analyse des correspondances a mis en évidence trois groupes d'échantillons, correspondant aux trois écotypes. Le flux génique était élevé entre les populations forestières, particulièrement celles distantes de < 200 km. Nos résultats suggèrent que les trois écotypes constituent des entités génétiques distinctes et que les populations forestières de l'aire de répartition continue forment une métapopulation. La diversité génétique était inférieure dans les populations isolées mais ne semblait pas problématique pour la conservation du caribou. Nous proposons que les stratégies de conservation favorisent l'accroissement des populations

afin d'éviter l'extinction due à des facteurs stochastiques et, ainsi, maintenir la biodiversité locale. Dans l'aire de répartition continue, les stratégies de conservation devraient être planifiées à petite échelle et elles devraient viser à maintenir les échanges occasionnels entre les populations afin de préserver la diversité génétique.

Introduction

Five subspecies of caribou are usually recognized in North America: the Grant's caribou in Alaska (*Rangifer tarandus granti*), the Canadian barren-ground caribou in Nunavut and Northwest Territories, (*R. t. groenlandicus*), the Peary caribou in the Arctic (*R. t. pearyi*), the Queen Charlotte archipelago caribou (*R. t. dawsoni*), which has been extinct since 1910, and finally, the woodland caribou (*R. t. caribou*), found from Newfoundland and Labrador and northern Québec through British Columbia and southern Yukon (Banfield 1961). The first two subspecies could have descended from a population that survived the last glaciation in the Beringia refugium in Alaska-Yukon or in northern Europe; *R. t. pearyi* could have survived in refugia north of the continental ice-sheets in arctic Canada or northern Greenland while woodland caribou are believed to have descended from populations that took refuge south of the continental ice-sheet, from New Jersey to Iowa and the mountainous region of New Mexico and Nevada (Banfield 1961, Roed *et al.* 1991).

Banfield's classification (1961), however, was based on craniometrical measurements and is not unanimously accepted. Geist (1991, 1998) has proposed the existence of seven North American subspecies using coat color, social behavior and antler shape in large males during the rut. Roed *et al.* (1991), using variability in

transferrin, provided evidence for important differences between woodland and barren-ground caribou. They also noticed substantial genetic heterogeneity among populations of woodland subspecies, subsequently corroborated by Van Staaden *et al.* (1995). On the other hand, Cronin (1992) identified many caribou genotypes using mitochondrial DNA without any apparent relationship with the current subspecies.

In the absence of a clear consensus on taxonomy, researchers came to empirically categorize caribou populations into ecotypes depending on habitat use and behavior (Edmonds 1988, Mallory & Hillis 1998). Each ecotype can consist of one or more populations. Three ecotypes of the woodland caribou thus exist in eastern North America: (1) the mountain ecotype comprising only one known population found in the Chic-Chocs mountains of southeastern Québec; (2) the barren-ground ecotype comprising two large populations occurring in the tundra and the taiga of the northern Québec-Labrador peninsula; and in-between, (3) the forest-dwelling ecotype formed by many small populations inhabiting the boreal forest. The extent of genetic exchange between caribou ecotypes is not known, nor has it been clearly established whether the three ecotypes are spatially structured. Genetic differentiation among ecotypes seems possible since the mountain ecotype is geographically isolated from other populations (Ouellet *et al.* 1996), and the barren-ground ecotype normally occurs far to the north of the range of the forest-dwelling ecotype during the rut in early fall. However, during periods of abundance, the barren-ground ecotype expands its distribution area to the south (Bergerud 1974, Geist 1998). In winter, the barren-ground range now overlaps that occupied by certain forest-dwelling populations (Schaefer *et al.* 2001) and some forest-dwelling females could follow the barren-ground caribou during spring migration (Paré 1987, Schaefer *et al.*

1999). Similarly, it cannot be ruled out that some barren-ground individuals establish home ranges in the area used by forest-dwelling caribou.

The impact of occasional genetic exchange among ecotypes is not known. On one hand, the presumed genetic distinctness of the forest-dwelling ecotype could disappear if exchange with barren-ground caribou has occurred during recent range expansion. On the other hand, small isolated populations in the south of the province of Québec could experience reduced genetic diversity, possibly associated with inbreeding (Caughley 1994). This could lead to inbreeding depression, *i.e.* a reduction in environmental fitness and increased extinction risks associated with abiotic, biotic and stochastic factors (Levin 1995).

In this study, DNA analyses were used to compare one mountain, five forest-dwelling and one barren-ground populations of *R. t. caribou*. Considering the geographical isolation of the mountain population and the occasional range overlap of the forest-dwelling and barren-ground populations, we hypothesized that the latter two ecotypes constitute one metapopulation (*sensu* Lindenmayer & Lacy 1995) genetically distinct from the mountain caribou population. We also hypothesized that geographically isolated populations exhibit lower heterozygosity because of inbreeding. We predicted: (P1) that mean number of alleles per locus (A) and mean heterozygosity (H) would not differ between forest-dwelling and barren-ground populations, whose distributions partly overlap; (P2) that A and H would differ between the mountain and the other populations, the former being geographically separated by the St. Lawrence river; (P3) that the isolated forest-dwelling populations would exhibit a lower genetic diversity (A and H) than forest-dwelling populations in the zone of continuous distribution. Such information

should help to evaluate the pertinence of current ecotype classifications and should allow for delineation of more accurate conservation strategies of caribou.

Caribou Ecotypes and Study Populations

In this paper, the term ecotype is used to designate populations of the same species that evolved different demographic and behavioral adaptations to cope with specific ecological (biotic and abiotic) constraints (parameters that tend to limit population growth) and releases (promoting population growth) (adapted from Mallory & Hillis 1996). A population refers to a group of conspecific individuals that is demographically, genetically, or spatially disjunct from other groups of individuals (Wells & Richmond 1995). A metapopulation represents a set of spatially disjunct populations, among which there is some immigration (Wells & Richmond 1995).

Genetic analyses were carried out on one mountain population (Gaspésie [MO]), two forest-dwelling populations of the zone of continuous distribution (Manicouagan [FC-1] and Pipmuacan [FC-2]), three isolated forest-dwelling populations (Charlevoix [FI-1], Val-d'Or [FI-2], La Sarre [FI-3]), and on the George River barren-ground population (BG; Fig. 1).

Natural history, population dynamics and behavior differ between ecotypes and populations. The MO population is the only one known to pertain to the mountain ecotype in eastern North America. It has been geographically isolated from other populations for more than 150 years, and is actually the only caribou population that exists south of the St. Lawrence River (Ouellet *et al.* 1996). These caribou occupy a mountain range all year long (Moisan 1956). They make altitudinal movements between

alpine tundra and boreal forest of the mountain slopes mostly above 700 m altitude (Ouellet *et al.* 1996). The area used by this population has been protected by various statuses since 1937, and especially since the creation of a conservation park in 1981. Despite protection, their numbers have declined from approximately 700-1500 during the 1950s (Moisan 1957) to only 140-200 in recent years (Fournier & Faubert 2001).

The forest-dwelling ecotype is more widely distributed, being found discontinuously in many parts of the boreal forest. Forest-dwelling caribou aggregate in groups of a few dozen individuals in autumn and winter (Brown *et al.* 1986, Edmonds 1991), often in sites where they can find terrestrial lichens (Barrette & Vandal 1986). In spring, they move as individuals into the boreal forest and stay isolated from conspecifics during spring and summer (Brown *et al.* 1986, Edmonds 1991). They do not migrate, since distances traveled are modest (<50 km) and direction varies among animals. In the zone of continuous distribution, i.e. between the 49th and 55th parallels, many populations of a few thousand caribou were observed until the mid-1970s, but only reduced populations have persisted at densities of < 2 caribou / 100 km² (Bergerud 1967, 1974; Mallory & Hillis 1998; Schaefer *et al.* 1999; Courtois *et al.* 2001). Despite geographic proximity ($\approx$ 170 km), FC-1 and FC-2 seem to make up distinct populations according to telemetry and separation between track networks during winter aerial surveys (R. Courtois, unpublished data). FC-1 is found in old-growth coniferous forests while the habitat of FC-2 has been disturbed by a large forest fire and logging over the last 15 years. In 1999, these two populations comprised 216 and 127 caribou respectively.

South of the 49th parallel, only three small populations have persisted. The FI-1 population disappeared during the 1920s but was restored in the 1970s from 40

individuals captured in the zone of continuous distribution of forest-dwelling caribou (Jolicoeur 1993). Numbers increased over the years reaching 126 caribou in 1992. These caribou range in mostly undisturbed environments of a conservation park and adjacent areas where forest harvesting has occurred. FI-2 and FI-3 have persisted naturally and are located ≈ 220 km apart. They number approximately 45 and 370 caribou respectively (M. Paré, pers. comm.), with the former population living in and at the edge of large wetlands (Paré & Brassard 1994), while the latter population occupies harvested boreal forest.

BG caribou use the arctic tundra during calving and in summer (Couturier *et al.* 1996). During fall and winter, these caribou migrate in large groups > 250 km towards the south in order to use a northern section of taiga between the 52nd and 57th parallels, and into areas occupied by some forest-dwelling caribou populations. There is no forest harvesting in these areas but due to a huge population increase during the last 30 years ($\approx 800,000$ caribou in 1993, one of the largest ungulate populations on earth, Couturier *et al.* 1996), grazing and trampling by caribou has led to deterioration of the summer range (Crête *et al.* 1996).

Methods

Sampling and Genetic Analyses

Most analyses were performed on blood samples (7 cc with EDTA; 199 samples) collected during collaring of caribou (Fig. 1; BG: Sept. 2000; FC-1 and FC-2: Feb. – March 1998, 1999 and 2000; FI-1: Oct. 1998 – March 2000; MO: Nov. – Dec. 1998, Feb. 1999, March 2000; FI-2: March 2000; FI-3: Jan. 1998 and 1999). However, 16 muscle samples were taken from hunter kills during the hunting season in FC-1 and FC-2 (Sept.– Oct. 2000) and from carcasses of two dead animals in MO. Since animals disperse during

summer and FC-1 and FC-2 are relatively close in proximity, these samples were retained only if they had been taken < 10 km from the wintering areas, which were delimited by the extent of track networks of each population.

Laboratory analyses focused on eight microsatellite loci of nuclear DNA, using methods described for caribou by Wilson *et al.* (1997). Loci RT1, RT5, RT6, RT7, RT9, RT24 and RT27 were retained (Wilson *et al.* 1997), as well as locus BM4513, first developed in cattle (Bishop *et al.* 1994). DNA extractions were made according to the phenol-chloroform protocol. Polymerase chain reaction (PCR) was performed using a Perkin Elmer 9600 thermal cycle GeneAmp PCR System in a final volume of 15 μ l, containing about 40 ng of nuclear DNA, between 1 and 3 pMol of each primer, 120 μ M desoxynucleic triphosphate (dNTP), 0.6 or 1.2 mM MgCl₂ depending on the primer used, 0.3 units of *Taq* DNA polymerase and PCR buffer containing 10 mM Tris buffer, pH 8.8, including 1% Triton X100, 50 mM KCl and 0.16 mg/ml BSA. The PCR cycling conditions were 1 min 30 s at 94 °C, followed by 3 cycles of 30 s at 94 °C, 20 s at 54 °C and 5 s at 72 °C, then 33 cycles of 30 s at 94 °C, 20 s at 54 °C and 20 s at 72 °C and finally 30 min at 72 °C. Amplification products were separated by electrophoresis on a polyacrylamide gel, which was run on an automated ABI Prism 377 DNA Sequencer. Genotypes were interpreted from chromatographs derived from gels using softwares GeneScan Analysis 2.1 and Genotyper 2.0 (ABI, Foster City, CA).

Data Analyses

Genetic diversity was assessed using mean number of alleles per locus (A), allelic richness (A[34]-1) estimated with the rarefaction method of Petit *et al.* (1998), observed

heterozygosity (H_o) and expected heterozygosity (H_e ; Nei 1978) in each population. The rarefaction method of Petit *et al.* (1998) allows the estimation of allelic richness that would be obtained if all samples were of equal size (here $n = 34$ haplotypes). Analysis of variance (Proc Glm, SAS Institute 1989) was used to compare mean number of alleles per locus, allelic richness and mean heterozygosity among populations.

The Hardy-Weinberg (HW) equilibrium, per locus and by population, was tested using the score test (U test) of Raymond & Rousset (1995), while F_{IS} (f estimate of Weir & Cockerham 1984) allowed quantification of heterozygous deficiency. Significance of departures from HW expectations across loci or populations was tested using the Fisher method (Raymond & Rousset 1995).

The genetic and genotypic differentiation tests of Raymond & Rousset (1995) were used to compare allelic and genotypic frequency distributions between populations. The extent of pairwise genetic differentiation (F_{ST}) was estimated from θ of Weir & Cockerham (1984). An approximation of gene flow, under the hypothesis of migration-drift equilibrium, was estimated using the equation $Nm = (1-F_{ST})/4F_{ST}$ (Prior *et al.* 1997). Genepop, version 3.1d (updated version of Raymond & Rousset 1995), and Arlequin 2.000 (Schneider *et al.* 2000) software were used for calculations and statistical comparisons. The Mantel (1967) test was used to examine the relationship between geographic distance and $F_{ST}/(1-F_{ST})$ (Genetix software, version 4.01, Belkhir *et al.* 2001).

Degree of population overlap was represented by positioning the samples on the axis of the greatest inertia established using factorial correspondence analyses (FCA, Belkhir *et al.* 2001). Principles of FCA have been described by Benzécri (1973) and application to genetic data can be found in She *et al.* (1987). In brief, FCA is based on the

similarity of individuals in their allelic state for each allele which allows the projection of all individuals in a space defined by the components, the most similar individuals being represented close together. In all tests, the significance threshold was adjusted in order to take into account multiple comparisons (Bonferroni correction, Miller 1981).

Results

The eight loci studied were all quite variable (Table 1). Loci each contained between 12 and 33 alleles, the maximum number being noted on locus BM4513. Mean number of alleles per locus differed among populations ($F_{[6,42]} = 13.55$, $P < 0.0001$). BG exhibited a significantly higher mean number of alleles per locus than those of all other populations. FC-1, FC-2, FI-3 and FI-1 displayed intermediate values while mean number of alleles per locus was the lowest in MO and FI-2, the two most geographically isolated populations. Allelic richness was the highest in BG and FC-1, and the lowest in FI-2, MO and FI-1 ($F_{[6,42]} = 9.24$, $P < 0.0001$), other populations exhibiting intermediate values. Observed ($F_{[6,42]} = 2.73$, $P = 0.0250$) heterozygosity tended to be higher in BG and lower in MO and FI-2. Expected heterozygosity was the lowest in FI-2, intermediate in MO and FI-3 and higher in other populations ($F_{[6,42]} = 4.07$, $P = 0.0026$).

The Hardy-Weinberg equilibrium was not respected for locus RT1 in FI-3 ($P = 0.001$) and locus RT5 ($P \leq 0.001$) in FI-1, FC-1 and FC-2. Significant departures from HW expectations across loci within populations was observed in BG, which indicated a heterozygote deficiency at RT5 and an excess at RT1, RT7 and BM4513 (multi-loci; $\chi^2 = \infty$, $df = 16$, $P < 0.001$). Allelic frequency distributions differed among populations for each locus ($P < 0.001$), suggesting that populations were genetically

distinct. Populations also differed in genotypic distributions on each locus ($P < 0.001$). Extent of genetic differentiation between pairs of populations were all significant ($P < 0.001$). Largest values were observed between BG paired with MO, FI-2, FI-1 and FI-3 ($\theta \geq 0.113$) and between MO and all other populations ($\theta \geq 0.103$; Table 2). Genetic distance was usually low among forest-dwelling populations except for two pairs including isolated populations (FI-1 vs. FI-2 and FI-2 vs. FC-2). FC-1 and FC-2 were the least genetically different populations ($\theta = 0.016$). Gene flow estimates were particularly high between these two populations ($Nm = 15.0$) and low between MO and BG and all other populations ($Nm = \leq 2.6$). Moderate gene flow estimates ($Nm \geq 3.1$) were observed among all pairs of forest-dwelling populations, except three isolated pairs (FI-1 vs. FI-2 and FI-2 vs. FC-1 and FC-2). A pattern of genetic isolation by distance was revealed when the seven populations were considered simultaneously in the Mantel test ($G = 2.018$; $P = 0.025$; $r = 0.64$, Fig. 2). Nevertheless, the relationship appeared to be caused mainly by the two most distant populations since the relationship was not significant when we excluded BG ($G = 1.450$; $P = 0.130$; $r = 0.38$) or MO ($G = 0.826$; $P = 0.243$; $r = 0.21$) from the analysis. Similarly, the relationship was not strong enough to be significant for the five forest-dwelling populations alone ($G = 1.793$; $P = 0.108$; $r = 0.49$).

Correspondence analysis underscored the uniqueness of MO and BG, which appeared completely separate from each other and the other populations (Fig. 3a). An analysis restricted to the five forest-dwelling populations demonstrated three groups: FI-1, separated from the other populations according to the first and second axes, and two relatively compact groups separated according to axis I: FC-1 and FC-2 on one side and

FI-2 and FI-3 on the other side (Fig. 3b). However, all five populations partially overlapped.

Discussion

Ecotypes and Populations

Adequate differentiation among taxonomic groups requires an examination of many genetic and biological characteristics such as natural history, morphological traits, geographic distribution and direct study of individual movements (Geist 1991, Roed *et al.* 1991, Cronin 1992, Bossart & Prowell 1998). Based on geographic distribution and movements of caribou, we hypothesized that forest-dwelling and barren-ground ecotypes represent one metapopulation, distinct from mountain caribou. According to microsatellite loci, all three ecotypes correspond to distinct genetic entities. All populations exhibited significant genetic differentiation, particularly the barren-ground and mountain populations. The low genetic flow among populations of different ecotypes and projection of individuals with correspondence analysis also suggest a distinction between the three caribou ecotypes. Contrary to our first prediction, the mean number of alleles per locus was higher for barren-ground than forest-dwelling populations. This could be partly related to differences in sample sizes since mean richness did not differ for BG and one forest-dwelling population. A north-south decline is suggested by the data with the lowest values noted in isolated populations.

Genetic exchanges between barren-ground and forest-dwelling ecotypes cannot be completely ruled out since our first prediction was verified only for the mean number of alleles per locus and not for allelic richness or heterozygosity. However, these two

ecotypes are separated during the rut in early fall and there is no evidence that BG caribou have migrated as far south as the area actually frequented by FC-1 or FC-2 populations. If some exchange exists, as suggested by Schaefer *et al.* (1999), it occurs between the barren-ground and northern forest-dwelling populations, which in turn exchange individuals with those located farther south. However, the estimates of gene flow based on Nm values derived from F_{st} in this study suggest that such genetic exchange is very limited. Actual Nm values can also be overestimated due to past events. For example, positive F_{st} and Nm values were observed between MO and other populations despite geographic isolation preventing exchange for at least 150 years. Exclusion between groups has also been observed in Alaska where caribou and reindeer populations that have been sympatric for a hundred years still remain genetically distinct (Cronin *et al.* 1995).

The various forest-dwelling populations resemble each other genetically, although some populations have been isolated for many decades. Movements between populations are potentially high because caribou can travel long distances and have large annual home ranges ($\geq 200\text{-}300\text{ km}^2$, Stuart-Smith *et al.* 1997). Nevertheless, movement of forest-dwelling caribou are much shorter than that of barren-ground caribou and telemetry has shown a propensity for philopatry; forest-dwelling animals tend to be faithful to seasonal home ranges, including those used during the rutting period (Brown *et al.* 1986, Edmonds 1988, Cumming 1992). Exchange between populations is therefore more likely to result from natal dispersal. Among cervids, fawns usually follow their mother for up to one year but then dams chase away their yearlings at the time of next parturition. Yearlings tend to establish themselves close to their mother, but some can travel tens of kilometers before

settling down (Labonté *et al.* 1998), especially if habitat conditions do not impede movements (Nixon *et al.* 1991). This results in population structuring.

Furthermore, telemetry demonstrates that areas used by different forest-dwelling herds can overlap (Rettie & Messier 1998, Schaefer *et al.* 2001). Thus, it is probable that populations within the zone of continuous distribution constitute one metapopulation. Isolation by distance in forest-dwelling populations cannot be ruled out at this time. Genetic and geographic distances among forest-dwelling populations were not significantly correlated but a trend was suggested in Fig. 2 ($P = 0.108$). Conversely, several populations relatively close in proximity, such as FI-2 and FI-3 (220 km) or FI-1 and FC-2 (212 km), experienced only moderate gene flow which suggests that populations spaced > 200 km apart are isolated from each other when located outside the zone of continuous distribution.

The reasons why forest-dwelling caribou are not present throughout the entire boreal forest are not entirely known. Historically, caribou numbers were drastically reduced by hunting and predation (Bergerud 1974) and the species was extirpated from large areas. In the southern part of the boreal forest, the remaining populations appear to be too small to settle new areas. Also, habitat modification could prevent dispersal (Lindenmayer & Lacy 1995). For example, forest harvesting and wildfires fragment the habitat, creating discontinuous islands of forests over the short term (Hanson *et al.* 1990, Caughley 1994). In certain cases, coniferous stands that caribou prefer are not restored or are replaced by succession species (Sirois 1997, Gagnon *et al.* 1998, Lavoie & Sirois 1998). Caribou avoid these disturbed habitats (Saperstein 1996), which could act as a barrier to dispersal of individuals.

Genetic Diversity

Many authors have stressed the importance of genetic diversity for adaptability (survival, productivity, reproduction and physical condition; Hundertmark *et al.* 1992, Cronin 1992, Caughley 1994, Levin 1995, Delany *et al.* 2000). However, the gradual evolution towards homozygosity is inevitable in closed populations. Nonetheless, the speed of this phenomenon is inversely proportional to effective population size (Wright 1951). In agreement with our second and third predictions, genetic diversity was lower in the geographically isolated populations, particularly MO, FI-1 and FI-2. As a comparison, 6.9 alleles per locus were found in the Selkirk caribou population in southeastern British Columbia (Wilson *et al.* 1997) while MO, FI-1 and FI-2 exhibited 4.1-5.7 alleles on the seven loci which were in common in this study and that of Wilson *et al.* (1997). The Selkirk population included only 25 to 35 caribou, but 60 individuals had been previously relocated there, and some of those individuals reproduced with the original caribou population (Simpson *et al.* 1997). This probably explains why the mean number of alleles found per locus was higher than in our isolated populations.

Locus by locus, expected levels of heterozygosity in our isolated populations were all lower than those of the Selkirk caribou, except for locus RT24 (Wilson *et al.* 1997). Nevertheless, the mean number of alleles per locus and expected heterozygosity of our isolated populations were still twice as high as those of insular Svalbard reindeer (Côté *et al.* 2002). The present situation does not seem to affect the population dynamic of caribou, judging from productivity (14-20% fawns in winter) which appears to be comparable in the FI-2 population to values observed in other caribou populations (Paré

& Brassard 1994).

Forest-dwelling populations located in the zone of continuous distribution and BG caribou exhibited substantial genetic diversity. Mean number of alleles per locus (8.5-13.0) was higher than those of Selkirk caribou and similar to that reported for caribou (4.7-5.9) and other species (2.1-7.6) for a comparable number of loci, i.e. 5-20 (Cronin *et al.* 2001). Likewise, heterozygosity rates (0.77-0.78) were similar to those of Selkirk caribou and higher than those of other cervid populations (caribou: 0.52-0.64; other species: 0.27-0.68; Cronin *et al.* 2001). The large size of the BG population, and genetic exchange between FC-1 and FC-2, has undoubtedly enabled these three populations to maintain an elevated heterozygosity rate.

Due to geographical isolation, it is probable that genetic diversity will decrease and genetic differentiation will increase in the isolated populations of MO, FI-1 and FI-2 and possibly FI-3. Nevertheless, the number of alleles and level of heterozygosity measured were still relatively elevated. Consequently, the increased risks for conservation of isolated caribou populations will likely be linked more to low numbers than to inbreeding. Indeed, it has been proposed that animal populations are more vulnerable to stochastic variation in population dynamics and to habitat loss than to consequences of inbreeding (Caughley 1994, Levin 1995). The recent loss of four of the seven collared females to predation in the small FI-2 population following six years without mortality (M. Paré, pers. comm.) stresses the demographic fragility of isolated populations.

Implications for Conservation

Many taxonomic classifications have been previously proposed for caribou (see Banfield 1961 for review). Before Banfield (1961), the forest-dwelling and barren-ground ecotypes of the Québec-Labrador peninsula were considered distinct species (*R. caribou* and *R. caboti*, respectively, Moisan 1956, Banfield 1958, 1961) and Geist (1998) recently classified them as different subspecies (*R. t. caribou* and *R. t. caboti*).

The phylogeny of the three studied ecotypes could differ appreciably among each other. Cameron (1958) suggested that terrestrial animals from eastern Canada originated from populations that survived the Wisconsin glaciation in the coastal regions of southeastern United States and were separated from the western populations by glaciers covering the Appalachian mountains. Furthermore, species that moved into what is now Ontario, northern Québec and Labrador including caribou (Banfield 1961) may have spent the last ice-period west of the Appalachian mountains (Cameron 1958). Finally, contrary to other ecotypes, the barren-ground caribou of the Québec-Labrador peninsula could have had some post ice-age contact with the subspecies *R. t. groenlandicus* (Roed *et al.* 1991).

A broad scale study including several populations of each ecotype would help to determine if the three studied caribou ecotypes could be considered as distinct subspecies. They meet guidelines suggested by Cronin (1992) as they have different natural histories, distributions (behavior, migration, habitat selection, dispersal; see introduction), and genetic traits (this study). In addition, they meet those of Avise & Ball (1990), i.e. groups of actually or potentially interbreeding populations; groups phylogenetically distinguishable from, but reproductively compatible with other such groups; groups

identified from the examination of multiple, independent genetically based traits; and groups that are normally allopatric but that may meet in secondary hybrid zones.

Population and habitat management should be revised to adopt specific guidelines for each ecotype in terms of legal status, sport and native hunting, and range management. All known forest-dwelling caribou populations should be considered vulnerable in the Québec-Labrador peninsula given that an effective population size of 50 is necessary to keep inbreeding at a tolerable level and to secure short term survival, and that ≥ 500 individuals are needed to ensure long term persistence of a population (Frankel & Soulé 1981, Cumming & Beange 1993, Caughley 1994). In order to preserve biodiversity, appropriate management measures should be adopted to maintain and even increase local population abundance. At present, no artificial measures seem necessary to increase genetic diversity. However, if forest-dwelling caribou form a metapopulation, as our results suggest, an important strategy for stabilizing numbers and heterozygosity and to allow for colonization of vacant habitats would be to maintain connectivity between the units forming the metapopulation (Levin 1995, Hanski & Simberloff 1997). Forest management based on the preservation of preferred habitats linked by travel corridors (Cumming 1992) seems of prime concern for insuring the conservation of forest-dwelling caribou.

Acknowledgments

The authors are particularly indebted to Lucie Papillon and Sylvain Martin who performed the laboratory analyses and to Marcel Paré who collected samples from FI-3. We also thank Serge Couturier, Claude Dussault, Renée Faubert, Nelson Fournier, Denis Guay, André Gingras, Bruno Rochette and Réjean Tremblay for their participation in the

collection of tissue samples. Finally, special thanks are addressed to Vincent Castric, Michel Crête, Claude Dussault, Nelson Fournier, André Gingras and two anonymous referees who revised the preliminary version of this paper and provided constructive comments. This study was financially supported by the Société de la faune et des parcs du Québec, the Ministère des ressources naturelles du Québec, the Association des manufacturiers de bois de sciage du Québec, the Fondation de la faune du Québec, Abitibi-Consolidated Inc. and Kruger Inc. (Scierie-Manic). The Ontario Ministry of Natural Resources and diverse partners collaborated with the collection of samples from the FI-3 population.

References

- Avice JC, Ball RM Jr (1990) Principles of genealogical concordance in species concepts and biological taxonomy. *Oxford Surv. Evol. Biol.* **7**, 45-67.
- Banfield AWF (1958) A preliminary study of the Ungava caribou. *J. Mammal.*, **39**, 560-573.
- Banfield AWF (1961) *A revision of the reindeer and caribou, genus Rangifer*. Nat. Mus. Canada, Bull. 177, Biol. Ser. 66.
- Barrette C, Vandal D (1986) Social rank, dominance, antler size, and access to food in snow-bound wild woodland caribou. *Behaviour*, **97**, 118-146.
- Belkhir K, Borsa P, Goudet J, Chikhi L, Bonhomme F (2001) *GENETIX 4.02, logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations*. Laboratoire Génome, Populations, Interactions, CNRS UPR 9060, Université de Montpellier II, Montpellier, France.
- Benzécri JP (1973) *L'analyse des données, tome II: l'analyse des correspondances*.

Dunod, Paris.

Bergerud AT (1967) Management of Labrador caribou. *J. Wildl. Manage.*, **3**, 621-635.

Bergerud AT (1974) Decline of caribou in North America following settlement. *J. Wildl. Manage.*, **38**, 757-770.

Bishop MD, Kappes SM, Keele JW, Stone RT, Sunden SLF, Hawkins GA, Solinas S, Fries TR, Grosz MD, Yoo J, Beattie CW (1994) A genetic linkage map for cattle. *Genetics*, **136**, 619-639.

Bossart JL, Prowell DP (1998) Genetic estimates of population structure and gene flow: limitations, lessons and new directions. *TREE*, **13**, 202-206.

Brown W, Huot J, Lamothe P, Paré M, St-Martin G, Theberge JB (1986) The distribution and movement patterns of four woodland caribou herds in Quebec and Labrador. *Rangifer Spec. Issue*, **1**, 43-49.

Cameron AW (1958) *Mammals of the islands in the Gulf of St. Lawrence*. Nat. Mus. Canada, Bull. 154, Biol. Ser. 53.

Caughley G (1994) Directions in conservation biology. *J. Anim. Ecol.*, **63**, 215-244.

Courtois R, Ouellet JP, Gingras A, Dussault C, Breton L, Maltais J (2001) *Changements historiques et répartition actuelle du caribou au Québec*. Société de la faune et des parcs du Québec, Québec.

Côté SD, Dallas JF, Marshall F, Irvine RJ, Langvatn R, Albon SD (2002) Microsatellite DNA evidence for genetic drift and phylopatry in Svalbard reindeer. *Mol. Ecol.*, **11**, 1923-1930.

Couturier S, Courtois R, Crépeau H, Rivest LP, Luttich S (1996) The June 1993 photocensus of the rivière George caribou herd and comparison with an independent

census. *Rangifer Spec. Issue*, **9**, 283-296.

Crête M., Couturier S, Hearn BJ, Chubbs TE (1996) Relative contribution of decreased productivity and survival to recent changes in demographic trend of the Rivière George Caribou herd. *Rangifer Spec. Issue*, **9**, 27-36.

Cronin, MA (1992) Intraspecific variation in mitochondrial DNA of North America cervids. *J. Mammal.*, **73**, 70-82.

Cronin, MA, Patton JC, Courtois R, Crête M (2001) Genetic variation in microsatellite DNA in moose (*Alces alces*) in Québec. *Alces*, **37**, 175-187.

Cronin MA., Renecker L, Pierson BJ, Patton JC (1995) Genetic variation in domestic reindeer and wild caribou in Alaska. *Anim. Genetics*, **26**, 427-434.

Cumming HG (1992) Woodland caribou: facts for forest managers. *For. Chronicle* **68**, 481-491.

Cumming HG, Beange DB (1993) Survival of woodland caribou in commercial forests of northern Ontario. *For. Chronicle* **69**, 579-588.

Delany MF, Giesel JT, Brazeau DA (2000) Genetic variability among populations of Florida grasshopper sparrow. *J. Wildl. Manage.*, **64**, 631-636.

Edmonds EJ (1988) Population status, distribution and movements of woodland caribou in west central Alberta. *Can. J. Zool.*, **66**, 817-826.

Edmonds EJ (1991) Status of woodland caribou in western North America. *Rangifer Spec. Issue*, **7**, 91-107.

Fournier N, Faubert R 2001. *Évaluation du troupeau de la Gaspésie*. Société de la faune et des parcs du Québec. Ste-Anne-des-Monts, Québec.

Frankel OH, Soulé ME (1981) *Conservation and evolution*. Cambridge University Press,

Cambridge.

Gagnon R., Potvin J, Gagné É (1998) *Les bases écologiques de fonctionnement des forêts commerciales d'épinette noire du Saguenay-Lac-Saint-Jean - Chibougamau-Chapais (Québec): vers un aménagement forestier durable*. Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, Canada.

Geist V (1991) Taxonomy: on an objective definition of subspecies, taxa as legal entities, and its application to *Rangifer tarandus* Lin. 1758. *North Am. Caribou Workshop*, **4**, 1-36.

Geist V (1998) *Deer of the world: their evolution, behavior, and ecology*. Stackpole Books, Mechanicsburg, Pennsylvania.

Hanski I, Simberloff D (1997) The metapopulation approach. Its history, conceptual domain, and application to conservation. In: *Metapopulation biology: ecology, genetics, and evolution* (ed. Hanski I), pp. 5-26. Academic Press, San Diego, California.

Hanson JS, Malanson GP, Armstrong MP (1990) Landscape fragmentation and dispersal in a model of riparian forest dynamics. *Ecol. Model.*, **49**, 277-296.

Hundertmark KJ, Johns PE, Smith MH (1992) Genetic diversity of moose from the Kenai Peninsula, Alaska. *Alces*, **28**, 15-20.

Jolicoeur H (1993) *Des caribous et des hommes. L'histoire de la réintroduction du caribou dans les Grands-Jardins*. Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Direction de la faune et des habitats. Québec, Canada.

Labonté J, Ouellet JP, Courtois R, Bélisle F (1998) Moose dispersal and its role in the maintenance of harvested populations. *J. Wildl. Manage.*, **62**, 225-235.

- Lavoie L, Sirois L (1998) Vegetation changes caused by recent fires in the northern boreal forest of eastern Canada. *J. Veg. Sci.*, **9**, 483-492.
- Levin DA (1995) Metapopulations: an arena for local speciation. *J. Evolution. Biol.*, **8**, 635-644.
- Lindenmayer DB, Lacy RC (1995) Metapopulation viability of leadbeater's possum in fragmented old-growth forests. *Ecol. Appl.*, **5**, 183-199.
- Mallory FF, Hillis TL (1998) Demographic characteristics of circumpolar caribou populations: ecotypes, ecological constraints, releases, and population dynamics. *Rangifer Spec. Issue*, **10**, 49-60.
- Mantel N (1967) The detection of disease clustering and generalized regression approach. *J. Cancer Res.*, **27**, 209-220.
- Miller, RG (1981) *Simultaneous statistical inference*. Second edition, Springer-Verlag. New York.
- Moisan G (1956) Le caribou de Gaspé I. Histoire et distribution. *Naturaliste Can.*, **83**, 225-234.
- Moisan G (1957) Le caribou de Gaspé III. Analyse de la population et plan d'aménagement. *Naturaliste Can.*, **84**, 6-27.
- Nei M (1978) Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*, **89**, 583-590.
- Nixon CM, Hansen LP, Brewer PA, Chelsvig JE (1991) Ecology of white-tailed deer in an intensively farmed region of Illinois. *Wildl. Monogr.*, **118**, 1-77.
- Ouellet, JP, Ferron J, Sirois L (1996) Space and habitat use by the threatened Gaspé caribou in southeastern Québec. *Can. J. Zool.*, **74**, 1922-1933.

- Paré M (1987) *Effets du remplissage d'un réservoir hydroélectrique sur la population de caribous de Caniapiscau*. M Sc Thesis, Université Laval. Québec, Canada.
- Paré M, Brassard C (1994) *Écologie et plan de protection de la population de caribous de Val-d'Or*. Ministère de l'Environnement et de la Faune. Rouyn-Noranda. Québec, Canada.
- Petit RJ, El Mousadik A, Pons O (1998) Identifying populations for conservation on the basis of genetic markers. *Conserv. Biol.*, **12**, 844-855.
- Prior KA, Gibbs HL, Weatherhead PJ (1997) Population genetic structure in the black rat snake: implications for management. *Conserv. Biol.*, **11**, 1147-1158.
- Raymond M, Rousset F (1995) GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. *J. Hered.*, **86**, 248-249.
- Rettie WJ, Messier F (1998) Dynamics of Woodland caribou populations at the southern limit of their range in Saskatchewan. *Can. J. Zool.*, **76**, 251-259.
- Roed H, Ferguson MAD, Crête M, Bergerud TA (1991) Genetic variation in transferrin as a predictor for differentiation and evolution of caribou from eastern Canada. *Rangifer*, **11**, 65-74.
- Saperstein L (1996) Winter forage selection by barren-ground caribou: effects of fire and snow. *Rangifer Spec. Issue*, **9**, 237-238.
- SAS Institute Inc (1989) *SAS/STAT user's guide*. SAS institute Inc. Cary, North Carolina.
- Schaefer JA, Veich AM, Harrington FH, Brown WK, Theberge JB, Luttich SN (1999) Demography of decline of the Red Wine Mountains caribou herd. *J. Wildl. Manage.*, **63**, 580-587.
- Schaefer JA, Veitch AM, Harrington FH, Brown WK, Theberge JB, Luttich SN (2001)

Fuzzy structure and spatial dynamics of a declining woodland caribou population.

Oecologia, **126**, 507-514.

Schneider S, Roessli D, Excoffier L (2000) *ARLEQUIN version 2.000: a software for population genetics data analysis*. Genetics and Biometry Laboratory, University of Geneva, Geneva, Switzerland.

She JX, Autem M, Kotoulas G, Pasteur N, Bonhomme F (1987) Multivariate analysis of genetic exchanges between *Solea aegyptiaca* and *Solea senegalensis* (Teleosts, Soleidae). *Biol. J. Linn. Soc.*, **32**, 357-371.

Simpson K, Terry E, Hamilton D (1997) *Toward a mountain caribou management strategy for British Columbia - habitat requirements and sub-population status*. British Columbia Ministry of Environment, Lands and Parks, Wildlife Branch. Victoria, British Columbia, Canada.

Sirois L (1997) Distribution and dynamics of Balsam fir (*Abies balsamea* [L.] Mill.) at its northern limit in the James Bay area. *Ecoscience*, **4**, 340-352.

Stuart-Smith AK, Bradshaw CJA, Boutin S, Hebert DM, Rippin AB (1997) Woodland caribou relative to landscape pattern in northeastern Alberta. *J. Wildl. Manage.*, **61**, 622-633.

Van Staaden MJ, Hamilton MJ, Chesser RK (1995) Genetic variation of woodland caribou (*Rangifer tarandus*) in North America. *Z. Säugetierkd.*, **60**, 150-158.

Weir BS, Cockerham CC (1984) Estimating F statistics for the analysis of population structure. *Evolution*, **38**, 1358-1370.

Wells JV, Richmond ME (1995) Populations, metapopulations, and species populations: what are they and who should care? *Wildl. Soc. Bull.*, **23**, 458-462.

Wilson GA, Strobeck C, Wu L, Coffin JW (1997) Characterization of microsatellite loci in caribou (*Rangifer tarandus*), and their use in other artiodactyls. *Mol. Ecol.*, **6**, 697-699.

Wright S (1951) Evolution in Mendelian populations. *Genetics*, **16**, 97-159.

Figure legends

Figure 1. Location of the seven studied caribou populations in which blood and muscle samples were collected, Québec. Samples were collected in all the area used by the mountain ecotype (MO). Lines delimit the distribution area of the two other study ecotypes: dotted line: southern limit of the zone of continuous distribution of forest-dwelling ecotype (FC: forest-dwelling population within the zone of continuous distribution; FI: isolated forest-dwelling population); hatched lines: barren-ground ecotype (BG). Asterisks identify the origin of adult caribou used to reestablish the FI-1 population.

Figure 2. Relationship between geographic and genetic distance in seven caribou populations studied in Québec that belong to three ecotypes (MO = mountain; FI and FC = forest-dwelling ecotype (isolated or continuous distribution, respectively); BG = barren-ground).

Figure 3. Projection of the caribou samples on the first two axes after correspondence analyses; a) analysis including the seven populations studied: the mountain (MO) and the barren-ground (BG) caribou populations are clearly separate from each other and those of the forest-dwelling ecotype (FI and FC = isolated or continuous distribution, respectively); b) analysis including only the forest-dwelling populations: these populations overlap, particularly those situated < 200 km apart (FC-1 and FC-2; FI-2 and FI-3).

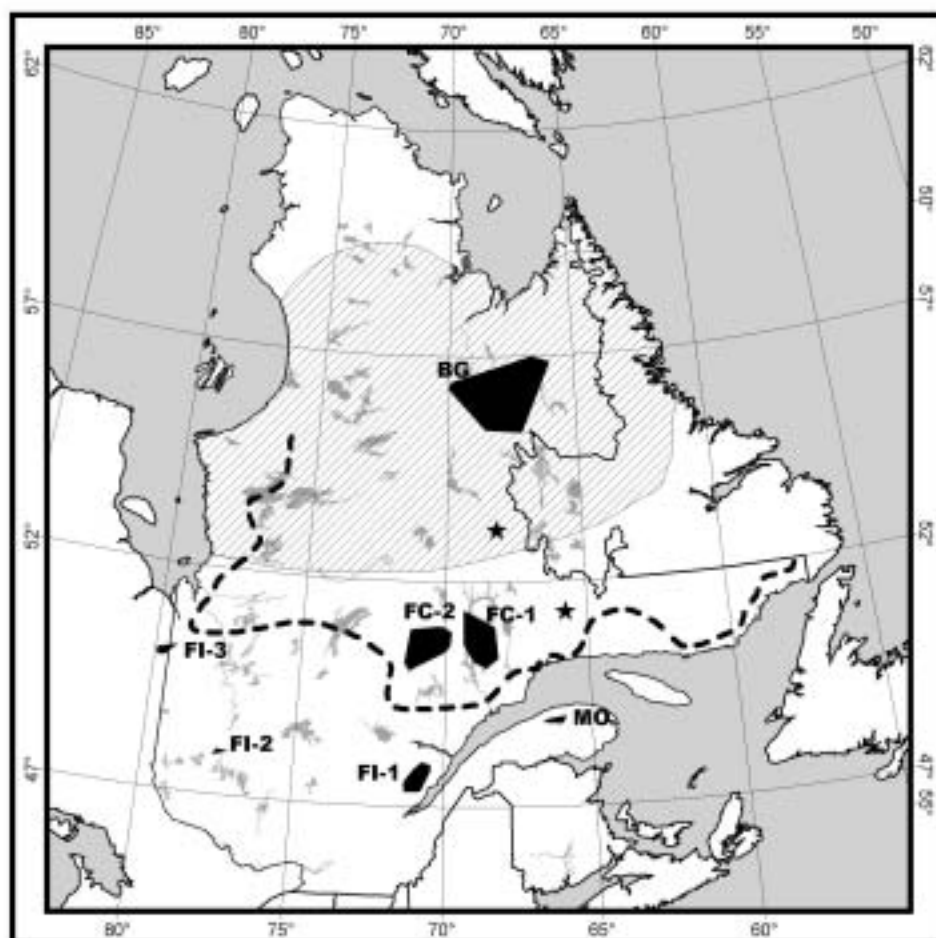


Figure 1.

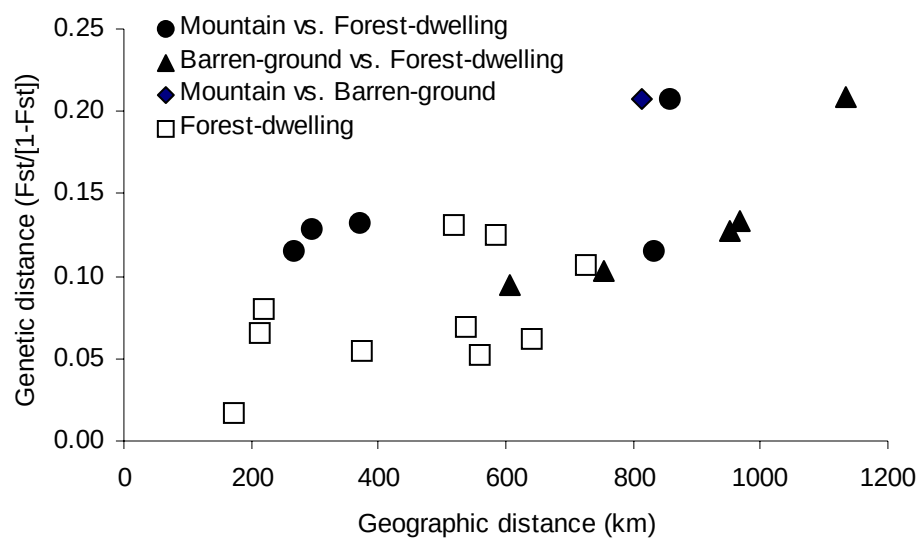


Figure 2.

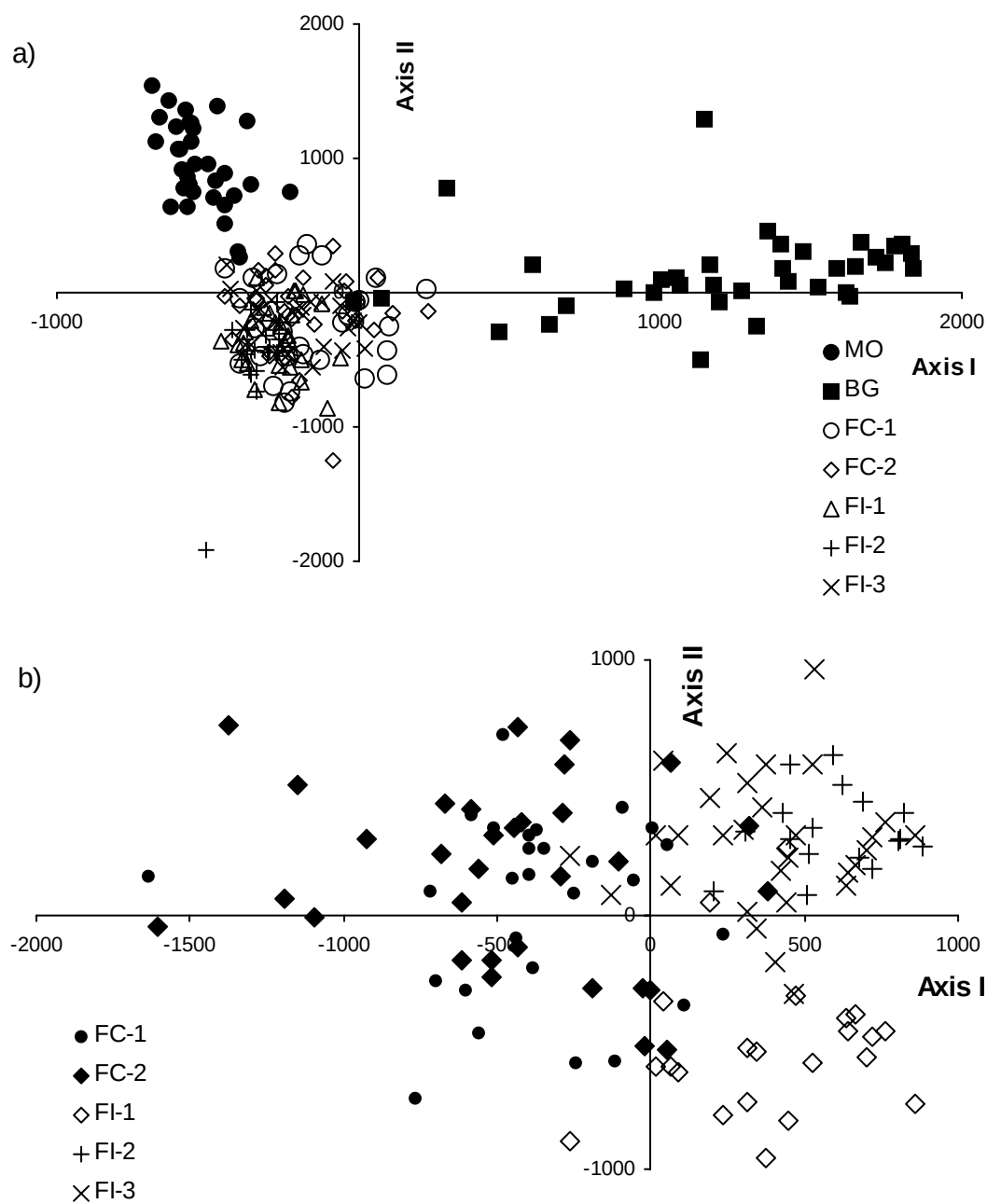


Figure 3.

Table 1. Number of alleles observed (A) and expected with a sample size of 34 haplotypes (A[34]-1; Petit *et al.* 1998), observed (Ho) and expected heterozygosity (He, corrected for sample bias according to Nei 1978) and heterozygous deficiency (F_{IS}, estimated from *f* of Weir & Cockerham 1984) for seven caribou populations in Québec that belong to three ecotypes (MO = mountain; FI and FC = forest-dwelling ecotype (isolated or continuous distribution, respectively); BG = barren-ground).

Locus	MO (n=33)	FI-1 (n=29)	FI-2 (n=18)	FI-3 (n=30)	FC-2 (n=28)	FC-1 (n=32)	BG (n=40)
RT1 A	6	5	4	7	7	9	20
A[34]-1	4.230	3.986	3.000	5.772	5.671	6.122	13.059
Ho	0.73	0.76	0.67	0.70	0.75	0.78	0.90
He	0.68	0.74	0.58	0.81	0.75	0.80	0.88
F _{IS}	-0.076	-0.026	-0.156	0.136*	-0.002	0.013	-0.018
RT5 A	4	7	4	8	13	13	13
A[34]-1	2.407	5.005	2.998	6.074	9.732	9.822	8.770
Ho	0.45	0.62	0.56	0.70	0.61	0.58	0.53
He	0.56	0.75	0.65	0.77	0.83	0.88	0.67
F _{IS}	0.195	0.175*	0.148	0.098	0.273*	0.343*	0.219
RT6 A	7	6	5	7	6	7	9
A[34]-1	4.749	4.511	4.000	5.723	4.787	5.409	6.257
Ho	0.64	0.62	0.72	0.77	0.71	0.72	0.60
He	0.74	0.75	0.72	0.77	0.72	0.74	0.70
F _{IS}	0.138	0.178	-0.005	0.001	0.013	0.027	0.142
RT7 A	7	7	6	5	7	12	13
A[34]-1	4.056	5.349	5.000	3.490	5.214	8.786	7.339
Ho	0.58	0.72	0.41	0.60	0.71	0.91	0.98
He	0.62	0.73	0.55	0.62	0.82	0.86	0.80
F _{IS}	0.079	0.011	0.256	0.028	0.135	-0.060	-0.215
RT9 A	6	4	3	8	4	7	10
A[34]-1	3.980	2.419	2.000	5.436	2.925	4.860	6.474

Ho	0.64	0.66	0.67	0.70	0.75	0.78	0.80
He	0.73	0.55	0.60	0.70	0.62	0.69	0.76
F _{IS}	0.131	-0.193	-0.109	0.002	-0.222	-0.132	-0.053
RT24 A	3	7	4	8	6	9	14
A[34]-1	1.769	5.755	2.998	6.303	4.382	6.446	9.798
Ho	0.48	0.86	0.56	0.60	0.57	0.56	0.78
He	0.49	0.79	0.58	0.71	0.56	0.61	0.84
F _{IS}	0.012	-0.086	0.040	0.159	0.135	0.079	0.082
RT27 A	4	4	3	6	10	7	11
A[34]-1	2.568	2.998	2.000	4.158	7.810	4.948	7.139
Ho	0.56	0.68	0.71	0.64	0.81	0.67	0.68
He	0.56	0.72	0.68	0.59	0.82	0.76	0.80
F _{IS}	0.001	0.057	-0.035	-0.090	0.006	0.127	0.159
BM4513 A	9	14	6	12	15	15	14
A[34]-1	6.739	10.869	4.887	8.529	11.584	10.928	8.379
Ho	0.91	0.79	0.67	0.83	0.86	0.78	0.95
He	0.84	0.90	0.71	0.82	0.90	0.89	0.78
F _{IS}	-0.084	0.123	0.064	-0.013	0.048	0.119	-0.224
Mean values							
A	5.8 ^{de}	6.8 ^{cd}	4.4 ^e	7.6 ^{bcd}	8.5 ^{bc}	9.9 ^b	13.0 ^a
A[34]-1	3.812 ^d	5.111 ^{cd}	3.360 ^d	5.686 ^{bc}	6.551 ^{bc}	7.165 ^{ab}	8.402 ^a
Ho	0.62 ^b	0.71 ^{ab}	0.62 ^b	0.69 ^{ab}	0.72 ^{ab}	0.72 ^{ab}	0.77 ^a
He	0.65 ^{bc}	0.74 ^a	0.63 ^c	0.72 ^{ab}	0.78 ^a	0.77 ^a	0.78 ^a

* Significant difference from Hardy-Weinberg equilibrium at $p < 0.007$ ($\alpha = 0.05$; $k = 7$).

^{abcd} Population means with the same letter do not differ at $p < 0.05$ (Duncan's multiple range test).

Table 2. Genetic differentiation (F_{ST} , estimated from θ of Weir & Cockerham 1984, above the diagonal) and gene flow estimates (Nm ; below the diagonal) between seven caribou populations in Québec that belong to three ecotypes (MO = mountain; FI and FC = forest-dwelling ecotype, isolated or continuous distribution, respectively; BG = barren-ground).

	MO	FI-1	FI-2	FI-3	FC-2	FC-1	BG
	(<i>n</i> = 33)	(<i>n</i> = 29)	(<i>n</i> = 18)	(<i>n</i> = 30)	(<i>n</i> = 28)	(<i>n</i> = 32)	(<i>n</i> = 40)
MO	-	0.117*	0.167*	0.104*	0.114*	0.103*	0.172*
FI-1	1.9	-	0.116*	0.050*	0.062*	0.051*	0.118*
FI-2	1.3	1.9	-	0.074*	0.111*	0.097*	0.172*
FI-3	2.2	4.8	3.1	-	0.065*	0.059*	0.113*
FC-2	2.0	3.8	2.0	3.6	-	0.016*	0.094*
FC-1	2.2	4.6	1.2	4.0	15.0	-	0.087*
BG	1.2	1.9	1.5	2.0	2.4	2.6	-

* Significant difference at $P < 0.002$ ($\alpha = 0.05$; $k = 21$).

CHAPITRE 6

POPULATION DYNAMICS AND SPACE USE OF FOREST-DWELLING CARIBOU IN FRAGMENTED LANDSCAPES¹

Abstract

Woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) thrive in landscapes dominated by mature conifer which favour spacing from other cervids, wolf (*Canis lupus*) and man. Logging and wildfires destroy old-growth forests and create fragmented landscapes where open areas alternate with remnant forest patches. Hunting and predation could be facilitated and other cervids could prosper in such landscapes. We hypothesized that forest-dwelling caribou herds are limited by hunting and predation and not by food competition, and that habitat losses and fragmentation due to forest logging and wildfires leads to alteration of space use patterns and thereby exacerbates the impact of limiting factors. To test these hypotheses, we undertook an aerial survey and telemetry study (68 adult females and 5 adult males) of caribou and a ground survey of lichens in the boreal forest of central Quebec. A hierarchical spatial organization was revealed by fuzzy cluster analysis of the telemetry locations. Three populations, each occupying between 10,000 and 15,000 km², were identified in the 42,539 km² study area. Each population was composed of three demes (genetically related individuals) that occupied from 500 to

¹ Courtois, R., J.-P. Ouellet, L. Breton, A. Gingras, and C. Dussault (en préparation).

10,000 km². Terrestrial lichens were estimated to support 3-4 times the actual caribou density, an observation supported by a pregnancy rate of almost 100 %. Arboreal lichens, however, could serve only as a secondary food source. Caribou rarely used areas perturbed by clear-cuts and wildfires. Increased movements and home range sizes, and reduced fidelity to seasonal and annual home ranges were noted in fragmented landscapes, probably because these areas did not adequately fulfill caribou requirements. Two herds were fairly stable while the third appeared to be declining. Population dynamics were not regulated through intraspecific competition for food but rather were governed by the combined action of hunting and predation, which varied in importance among herds. In conclusion, caribou reacted to habitat loss and fragmentation by modifying their space use pattern in order to avoid fragmented landscapes, which likely reduced mortality risk. These adaptations seem less efficient when caribou home ranges were entirely surrounded by fragmented areas as they exhibited high mortality rates in such situations.

Résumé

L'écotype forestier du caribou des bois (*Rangifer tarandus caribou*) prospère dans les paysages dominés par les conifères matures lesquels favorisent l'espace par rapport aux autres cervidés, au loup (*Canis lupus*) et aux humains. Cependant, les coupes forestières et les feux de forêt détruisent les vieilles forêts et engendrent des paysages fragmentés où alternent des milieux ouverts et des îlots de forêt résiduelle. Nous avons émis l'hypothèse que le caribou forestier n'est pas limité par la nourriture et que les pertes d'habitat et la fragmentation du paysage par la coupe forestière et les feux de forêt augmentent l'impact des facteurs limitatifs, principalement la chasse et la prédation, en

altérant les modes d'utilisation de l'espace. À cet effet, nous avons utilisé un inventaire aérien, la télémétrie (68 femelles et 5 mâles adultes) et un inventaire des lichens terrestres et arboricoles dans une site d'étude de 42 539 km² de la forêt boréale. Une organisation spatiale hiérarchique a été mise en évidence par l'analyse de groupement diffus (« *Fuzzy analysis* »). Trois populations, occupant chacune entre 10 000 et 15 000 km² ont été identifiées. Chaque population comprenait trois dèmes (individus apparentés) qui fréquentaient des aires de 500 à 10 000 km². Les lichens terrestres pouvaient supporter 3-4 fois plus de caribous qu'il y en avait, une constatation appuyée par un taux de gestation de l'ordre de 100 %. Par contre, les lichens arboricoles ne pouvaient vraisemblablement servir que de nourriture d'appoint. Les caribous évitaient les milieux fragmentés et, en leur présence, ils se déplaçaient davantage, fréquentaient des domaines vitaux plus grands et montraient moins de fidélité à leurs domaines vitaux saisonniers et annuels, probablement parce que les milieux fragmentés ne répondaient pas adéquatement à leurs besoins. Au niveau individuel, la mortalité n'était influencée par les milieux fragmentés que si ceux-ci entouraient les domaines vitaux. Deux des hardes étaient plutôt stables alors que l'autre semblait décroître légèrement. Les hardes étudiées n'étaient pas régularisées par la compétition intra-spécifique pour la nourriture, leur dynamique étant dictée par l'action combinée de la chasse et de la prédation dont l'importance relative variait entre les hardes. En conclusion, les caribous semblent réagir aux pertes d'habitat et à la fragmentation en modifiant leurs stratégies d'utilisation de l'espace pour éviter les milieux fragmentés ce qui permet probablement de diminuer les risques de mortalité. Ces ajustements semblent moins efficaces lorsque leur domaine vital est complètement entouré de milieux fragmentés puisque nous avons noté un accroissement des mortalités en pareille situation.

Introduction

Conservation of the forest-dwelling ecotype of woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) is not ensured in North America. Their distribution range has considerably diminished over the last century and numbers, densities and recruitment rates are very low (Bergerud 1974, Cumming and Beange 1993, Courtois *et al.* 2001b). Recent data suggest that the decline has continued during the last few decades (Bergerud 1967, Fuller and Keith 1981, Bergerud 1988, Edmonds 1988, Stuart-Smith 1997, Mallory and Hillis 1998, Rettie and Messier 1998, Schaefer *et al.* 1999, Courtois *et al.* 2001b).

Understanding limiting factors is the central question of population dynamics and has a great empirical and management importance (Krebs 2002). Caribou are very vulnerable to predation and human activities (Seip 1991, 1992; Cumming and Beange 1993; Dyer *et al.* 2001). Predation is usually suggested as the main limiting factor (Bergerud and Elliot 1986, Seip 1992, Stuart-Smith *et al.* 1997, Rettie and Messier 1998) but hunting can be an important additional cause (Bergerud 1967, Edmonds 1988). Moreover, human activities could significantly influence predator-prey relationships by directly modifying predator abundance through trapping (Bergerud and Elliot 1986) or prey abundance through hunting (Bergerud 1974, Cichowski 1996). Indirect habitat influence is also possible. For example, logging and wildfires destroy old-growth forests sought by forest-dwelling caribou and create fragmented landscapes where open areas alternate with remnant forest patches. Over the short term, such areas potentially concentrate caribou in small patches of suitable habitat where they can be more vulnerable to hunting and predation. Over the long term, alternance of rejuvenating and old stands creates high quality habitats for moose (*Alces alces*) and wolf further increasing caribou

vulnerability (AWCCSDC 1996, Edmonds 1991, Cichowski 1996, Cumming *et al.* 1996). Indirect effects of habitat alteration on hunting and predation have frequently been cited as causing the precarious situation of forest-dwelling caribou (Seip 1991, 1992; Cumming and Beange 1993; Schaefer *et al.* 1999).

Therefore, habitat alteration could be the ultimate cause of caribou decline because it favours both hunting and predation by wolves (*Canis lupus*) and black bears (*Ursus americanus*). This hypothesis appears to be supported by recent studies demonstrating that the size of caribou wintering areas decreases in the presence of logging and that caribou avoid recently cut areas (Stevenson *et al.* 1991, Chubbs *et al.* 1993, Smith *et al.* 2000) and those affected by human disturbance (Dyer *et al.* 2001). Similarly, many indications suggest that caribou populations decline in logged areas (Cumming and Beange 1993). Consequently, one can question the viability of maintaining caribou populations in areas that have been affected by logging activities.

Direct effects of predation (Bergerud and Elliot 1986, Seip 1992, Stuart-Smith *et al.* 1997, Rettie and Messier 1998) and hunting (Bergerud 1967) on caribou have been demonstrated but a direct causal link to habitat modification has not been conclusively shown. Movement and dispersal of individuals is perhaps the key process determining how patch spacing affects populations but quantitative information on how individuals move through a mosaic environment is remarkably scarce (Wiens 1994). For forest-dwelling caribou difficulties arise due to the fact that they normally occur at low densities and undertake large movements driven by complex behaviours. In particular, these caribou aggregate in fall and winter and disperse during the calving period and summer (Brown *et al.* 1986). It seems, however, that individuals exhibit site fidelity to home ranges (HRs; Brown *et al.* 1986, Edmonds 1988, Schaefer *et al.* 2001) and tend to

aggregate with the same group members from year to year. Indeed, space use is similar among individuals in winter groups, unlike during the calving period and summer when groups are dispersed. Thus spatial and temporal scales of observation must be objectively defined and different scales must be considered in order to obtain a complete picture of a given situation (Wiens 1989; Johnson 2000; Apps *et al.* 2001).

In this paper, we describe the spatial structure among forest-dwelling caribou herds and study the effect of habitat losses and fragmentation by logging and forest fires on space use and population dynamics. We hypothesized that forest-dwelling caribou herds are not limited by intraspecific competition for food and that habitat losses and fragmentation alter the space use pattern and exacerbate the impact of the principal limiting factors i.e. predation and hunting. Habitat modifications through forest harvesting and forest fires could increase predation and hunting pressure by concentrating caribou in small patches of suitable habitat, by increasing predator and hunter access and by increasing the biomass of alternative prey species (Seip and Cichowski 1996).

We tested the following predictions: (P_1) that the annual production of lichens exceeds the amount needed to sustain caribou populations both in fragmented landscapes (FL) and unfragmented landscapes (UL); (P_2) that the pregnancy rate in adult females is high and does not differ between UL and FL; (P_3) that caribou density and (P_4) group size are lower in FL than UL; (P_5) that HRs and movements are more important in FL than UL; and (P_6) that habitat losses and fragmentation increases harvest rate, total mortality rate and recruitment. These predictions were examined at three spatial scales: the population, the deme (genetically related individuals; Wells and Richmond 1995) and the individual. Three sources of observations were used: an aerial survey allowed evaluation of the effect of FL on population density and structure and of harvesting at the scales of

the population and the deme; a telemetry study permitted testing of the effect of FL on HR size, movements, group size and survival at the individual scale; and lastly, a habitat survey allowed comparison of food carrying capacity between populations, in both FL and UL.

Study Site

The study site covered 42,539 km² within the zone of continuous distribution of forest-dwelling caribou in central Quebec ($\approx 70^\circ$ W 50° N; Courtois *et al.* 2001b). Dense (crown closure > 60%) coniferous stands (43% of the study site), open coniferous stands with (8%) and without (13%) lichens and regenerating stands (< 6 m in height) (15%) occupied the major part of the study area, the balance consisting of water bodies (12%), hardwood stands (6%) and peatlands (4%).

The study site was spatially heterogeneous. The central part was predominately covered with dense old-growth coniferous stands dominated by black spruce (*Picea mariana*). In the north ($50^\circ 30'$ N), dense conifers covered approximately one half of the forested sites while the rest consisted of open forests of jackpine (*Pinus banksiana*) with significant quantities of terrestrial lichens. Finally, the southeastern and southwestern sections of the study site had been subject to logging activities for approximately fifteen years and, in addition, an extensive forest fire (2,400 km²; Tanguay *et al.* 1999) had occurred in 1991 in the southeastern section (Figure 1).

The area is characteristic of the Canadian Precambrian Shield with an undulating terrain and hills 250-500 m in height, except in the north-central section where mountains reach 820 m above sea level. Mean daily temperatures (at the Montagnais station) ranged

from -23°C in January to $+14^{\circ}\text{C}$ in July while annual precipitation was 715 mm, 36% of which fell as snow (Crête and Courtois 1997).

Caribou occur at low densities of ≈ 1.6 individuals/100 km² in this region (Courtois *et al.* 2001a). Between 300 and 600 sport hunting licenses were issued annually in hunting zone 19 until the fall of 2000, which resulted in a harvest of about 40-60 caribou per year (Munro *et al.* 2001), three quarters of which came from the study site. Further to the south, only native people hunt caribou and report approximately 15 harvested animals annually. Moose (*Alces alces*; 4.3 individuals/100 km²); wolves and black bears are also present at low densities in the study area (Gingras *et al.* 1989, Larivière *et al.* 2000).

Methods

Aerial survey, capture and telemetry

Caribou were censused in February and March of 1999 with a two-phase aerial survey sampling plan (Courtois *et al.* 2001a). First, the study site was systematically surveyed by plane using north-south transects spaced 2.1 km apart and at an altitude of 200 m and a speed of 200 km/h, in order to locate cervid track networks. The next day, the track networks were flown over at 100 m by helicopter in order to identify the species (caribou or moose) and to count and classify caribou as calves, adult males and adult females according to size, antlers and presence of a vulva patch. Population estimates were then corrected using a previously established visibility rate of 85% for radio-collared caribou (Courtois *et al.* 2001a). Caribou and moose track networks were located on 1:50,000 topographic maps during the visual survey. Location data were then digitized and

superimposed on habitat maps.

Seventy-three caribou (68 adult females and 5 adult males) were captured with a net gun (Potvin and Breton 1988) and equipped with VHF radio-collars. The first radio-collar fittings (26 females and 3 males; 29 January – 16 April, 1998) were made during flights over known wintering areas. Thirty females were added in 1999 (22 February – 29 March) in order to replace dead animals and to adjust the distribution of radio-collars throughout the study area in proportion to numbers observed during surveys. In the winter of 2000 (31 March – 16 April), an additional 12 females and 2 males were equipped with radio-collars by capturing animals accompanying radio-collared females.

Despite potential differences between sexes for habitat use (Jakimchuk *et al.* 1987) and the tendency for males to disperse, females were favoured in order to obtain detailed information on fecundity and calf mortality, and to estimate more precisely the mortality rates that strongly affect population dynamics. Blood samples were taken during capture to determine pregnancy status of females using the PSPB test (Russell *et al.* 1998).

Radio-telemetry took place from a plane (Cessna 185, 206, 310, 337 or 402 and Navajo 350; 90% of locations) or a helicopter (Astar 350 and Bell 206; 10% of locations), for a total of 3,667 telemetry locations between 29 January, 1998 and 31 March, 2001. Caribou were located every 3-5 days during the calving (16 May – 30 June), rutting (16 September – 30 October) and wintering periods (1 February – 15 March) in order to obtain 10 fixes per individual for each period (3,411 locations). Between these intensive sessions, radio-locations were made every 3-4 weeks (256 locations). Group size (including radio-collared animals) was estimated from the aircraft when the radio-collared caribou were visible from the air (31.3% of locations). The last telemetry flight each winter was made by helicopter in order to visually count and

classify groups of caribou accompanying radio-collared females, the objective being to estimate annual recruitment rates.

Collars were equipped with mortality sensors that allowed identification and location of dead animals. Summary autopsies were performed and the probable cause of death was determined by examination of the carcass and inspection of the surrounding area. Predation was assumed when wolf or black bear activity was obvious (disarticulated, crushed or dispersed bones, tooth marks and presence of blood). When only the radio collar was retrieved, predation was inferred when tooth marks or blood were found on the radiocollar (Schaefer *et al.* 1999, 2001). Animals killed by hunters were reported to compulsory registration stations.

Habitat maps

The habitat types in the study area were identified from Landsat TM satellite images taken in 1998 (centre and north of the study area: $\approx 75\%$ of the area), 1996 (west: $\approx 8\%$), 1994 (east: $\approx 10\%$) and 1991 (south: $\approx 7\%$), updated annually for logged and burnt-over areas. Images were first aligned to control points taken from 1:50,000 topographic maps (re-sampled at 25 m) and to points in a numeric altitude model at a scale of 1:250,000. Then images were mounted in a mosaic and calibrated to the central image. Images were then classified (25 x 25-m pixels) into 12 habitat categories according to the composition and opening of the forest canopy that was deduced from spectral signatures (water body, unregenerated open area, recent burn, peatland, hardwood or mixed regeneration, mature hardwood or mixed, conifer regeneration, dense mature conifer, open mature conifer without lichen, open mature conifer with lichen, heath without

lichen, heath with lichen; see appendix 1 and 2 of chapter 7 for details). Lastly, hydrographic networks and forest roads were added to the map. The resulting habitat map was validated using 1:15,000 aerial photographs and ground surveys, these last indicating a general concordance level of 84%.

The different habitat categories were grouped into perturbed habitats (open non-regenerated, burned sites, hardwood, mixed or conifer regeneration, heath without lichen, mature hardwood or mixed) or non-perturbed habitats (water body, peatland, dense mature conifer, open conifer with and without lichen, heath with lichens) according to composition and age category. Heath without lichens and mature hardwood or mixed stands were considered as perturbed habitats because they were usually found within clear-cut or burned areas. Habitat patches ≤ 1.5 ha were agglomerated to adjacent habitat patches with the help of a 5 x 5 pixels moving window. The habitat category was determined for each pixel of the window and we attributed the dominant category to the central pixel. Fragmented landscapes (FL) are characterized by open areas alternating with remnant forest patches. In order to delimit fragmented landscapes, we added a 500-m buffer zone around perturbed areas > 100 ha. Small isolated perturbed areas were judged without negative influence on caribou and were included in the UL landscapes. Because perturbed habitat patches were frequently juxtaposed, FL and non fragmented landscapes (UL) were mainly found in continuous areas (Figure 1).

Habitat surveys

The study site was divided into 100-km² plots, 16 of which were randomly selected for habitat surveys. In each plot, eight sampling sites (habitat patches) were selected at

random < 500 m from helicopter landing sites. Forest composition (prism factor of 2), vertical cover (interception), lateral cover, available browse for moose and ground cover were evaluated at five stations per sampling site according to methodology described by Potvin (1998). Terrestrial lichen biomass was estimated by measuring the percentage of lichen ground cover and the mean thickness of the lichen mat (5 measures per station; Crête *et al.* 1990). Arboreal lichen biomass was evaluated by counting the number of thalli present between 1 and 3 m in height on the two closest trees to the centre of each station. Biomass per thallus was assessed by collecting 20 thalli at the third station of each sampling site. In the laboratory, these samples were sorted according to genus, dried at 60 C for 24 hours and then weighed to ± 0.0001 g. Lichens of the *Bryoria* genus were identified to species in 20 randomly selected samples. Biomass per ha was estimated by multiplying the mean biomass per thallus by the number of thalli per tree and the density of trees per sampling site.

Home ranges

Calving, rutting and winter HRs were estimated for females that were located ≥ 9 times in each period using a convex polygon (Eddy 1977) with 100% of the radio-locations (Hooze and Eichenlaub 1997). The same technique was used to estimate annual and multi-annual HRs of caribou radio-located ≥ 10 and ≥ 20 times, respectively. Beyond these thresholds, there was no significant relationship between the number of radio-locations and the surface area of HRs (calving: $F_{[1,86]} = 0.00$, $P = 0.9808$; rut: $F_{[1,84]} = 0.18$, $P = 0.6756$; winter: $F_{[1,79]} = 0.86$, $P = 0.3577$; annual: $F_{[1,114]} = 0.81$, $P = 0.3701$). HR values obtained were potentially underestimated since HR size estimated with a

convex polygon tends to increase with the number of radio-locations for wide-ranging animals (White and Garrott 1990, Girard *et al.* 2002). However, we ensured that each animal was located the same number of times in each sampling period so that sampling bias should be constant and valid comparisons could be made (Girard *et al.* 2002).

Spatial organization of caribou

Caribou HRs overlapped considerably but appeared to be organized in a hierarchical fashion (i.e., the grouping showed different levels of organization). Where spatial variation is gradual instead of abrupt, disjoint classes poorly fit the reality to be described (Minasny and McBratney 2000). Consequently, we used fuzzy clustering with two different clustering methods to examine the caribou organization in our study site. Fuzzy clustering was described by Bezdek (1981). In summary, this technique is similar to regular classification except that it assigns objects to classes with partial, rather than absolute, membership (Schaefer *et al.* 2001). First, caribou could be grouped into herds (at a scale of 10,000-15,000 km²) by applying fuzzy cluster analysis (software FuzME ; Minasny and McBratney 2000) to the centroids calculated from all the radio-locations of each animal, including the Mahalanobis index in order to give equivalent weights to the x and y coordinates of each centroid. An uncertainty coefficient (m) of 1.30 was retained in order to obtain almost exclusive groups ($m = 1$ gives a hard classification). The optimum number of groups was determined by simultaneously minimizing the indices of confusion (FPI) and entropy (MPE). Secondly, the same technique was repeated with a Euclidean distance between the centroids in order to identify sub-groups that were more strongly linked (at a scale of 500-10,000 km²), called demes (Wells and Richmond 1995). The area used by each herd and deme was delimited by creating a convex polygon including

95% of the radio-locations from each group. Aerial survey and harvest data were assigned to each herd based on the limits identified by the convex polygons. In the zone of ambiguity between two herds, animals in track networks and harvest were allocated in proportion to animals of each herd marked in that area.

Statistical analyses

Population characteristics (abundance, density, population structure, harvest rate [harvest]/[winter population + harvest] and finite rate of increase (λ)) were determined at the scale of the herd and the deme. For herds, λ was obtained from two models. λ was first estimated as $[1-M]/[1-R]$ (Bergerud and Elliot 1986) using the percentage of calves obtained by aerial surveys (R) and mortality rates evaluated by telemetry (M; Heisey and Fuller 1985). Secondly, λ was estimated from a regression of the number of calves per 100 females ($\lambda = 0.757 + 0.016 X$) as proposed from 32 forest-dwelling herds by Bergerud (1996). The effect of FL on sport harvest was tested (*t*-test) for each herd by calculating the distance between the site of mortality and the nearest fragmented area and by comparing these values to those obtained by taking an equivalent number of random locations.

At the scale of the deme, λ was estimated only from the number of calves per 100 females (Bergerud 1996) due to the reduced number of animals followed by telemetry. The relationships between extent of FL, moose density, caribou harvest rate and caribou density, as well as between moose harvest and caribou harvest rate and between caribou recruitment rate (% calves in winter) and FL were investigated with simple regression analyses (procedure GLM, SAS Institute Inc. 1999).

At the scale of the individual animal, the effect of independent variables (year, period, % FL, herd, deme and their interactions) on HR size, movements and group size was tested by applying factorial models of ANOVA (Proc GLM, SAS Institute Inc. 1999). At this scale, FL was defined as the percentage of perturbed habitats within the multi-annual home range of each animal. Normality of the residuals was verified by applying the Shapiro-Wilk test and data were logarithmically transformed when necessary. The effect of FL on survival of radio-collared caribou was assessed using the Lifetest procedure (SAS Institute Inc. 1999) by categorizing individuals according to the extent of FL in multi-annual HRs (low: <20%; high: $\geq 20\%$). The 20% threshold was established at the beginning of the project because the relative proportion of FL in the study area was 20.7%. Lifetest was also used to compare survival rates of caribou whose HRs were surrounded by FL (6 caribou in 3 to 50-km² isolated blocks of forest) in comparison to that of other individuals. Distances between mortality sites and the nearest FL and the nearest road were calculated and compared to the distances separating the centroid of the HR from FL and roads using paired *t*-tests.

For caribou tracked for two or three years, fidelity to seasonal and annual HRs was estimated by calculating the distance between centroids of the HRs used during two subsequent years (inter-annual distance) and between those used during different seasons of the same year (inter-period distance). Multi-factor ANOVAs as described earlier were used to test the effect of FL on fidelity to HRs. Unless otherwise specified, only adult females were retained in analyses, too few males having been radio-collared. The threshold for statistical significance was set at 0.05 and means are presented ± 1 SE.

Satellite images did not allow separating with certitude all perturbations produced

by cutting from those originating from wildfire. Moreover, in known cases caribou reactions to both perturbation factors seem very similar. Consequently we did not try to test independently these two forms of perturbation.

Results

Spatial organization and population dynamics at the scale of the herd

Caribou were found to be dispersed over three principal areas during the aerial survey (Figure 2). The most extensive track networks were located in the northwest and south of the study site. Smaller concentration areas, composed of scattered track networks, were located in the northeast.

Using the Mahalanobis index, fuzzy analysis was optimized (FPI = 0.08023; MPE = 0.09158) at three groups which corresponded to the three concentration areas identified by track networks. These somewhat cohesive associations represented three herds or populations (*sensu* Wells and Richmond 1995). FL constituted 21% of the study area but proportions differed between the three herds. FL covered 12% of the area occupied by the northeastern herd (hereafter designated as HERD12 to highlight to influence of FL), as compared to 26% for the northwestern herd (hereafter HERD26) and 42% for the southern herd (hereafter HERD42). Population sizes were estimated at 181, 358 and 134 individuals, respectively (Table 1). Density and harvest were the highest in HERD26 but recruitment rate (% calves) was the highest in HERD42 (Table 1).

During the aerial survey, 566 caribou (99%) were located in UL. Only two calves in HERD12 and two males and two calves in HERD42 were observed in FL. We found caribou track networks at much lower densities in FL (0.00, 0.39 and 0.17 km²/1000 km² for HERD12, HERD26 and HERD42, respectively) than in UL (1.89, 4.17 and 1.21

km²/1000 km², respectively). Moose track networks, however, were almost as developed in FL (0.05, 0.60 and 0.47 km²/1000 km², respectively) as in UL (0.13, 0.68 and 0.65 km²/1000 km², respectively).

According to sport harvest records between 1995 and 1999, animals were generally taken from UL, both for caribou (UL: 2.84 ± 0.53 individuals /1000 km²; FL: 0.06 ± 0.02 individuals /1000 km²; $t = 5.23$, $P = 0.0001$) and moose (UL: 15.00 ± 1.22 individuals /1000 km²; FL: 3.87 ± 0.87 individuals /1000 km²; $t = 6.38$, $P = 0.0001$). In comparison to random locations, caribou were harvested closer to FL in HERD12 and closer to a road in HERD26 (Table 2). Moose were almost always harvested closer to FL or roads than were randomly chosen locations (Table 2).

Based on recruitment and mortality rates, HERD26 was declining ($\lambda = 0.952$), while the other two herds were more or less stable (HERD12: $\lambda = 0.990$; HERD42: $\lambda = 1.017$). Almost identical results were obtained using the number of calves/100 females (HERD26: $\lambda = 0.948$; HERD12: $\lambda = 0.990$; HERD42: $\lambda = 1.080$).

Spatial organization and population dynamics at the scale of the deme

By grouping with the Euclidean measure, the indices of confusion and entropy were minimized with nine groups (FPI = 0.04875; MPE = 0.04183), three per herd (Figure 2). These caribou frequently located in proximity probably represented demes (*sensu* Wells and Richmond 1995). The nine demes consisted of between 7 and 227 caribou (64.7 ± 24.3 individuals) and ranged in area from 571 to 10,386 km² ($4,160 \pm 1,072$ km²). The area occupied by each deme was positively correlated with population size (area in km² = $2,004.9 + 33.3 \bullet \text{caribou}$; $r^2 = 0.57$, $F = 9.34$; $P = 0.0184$).

At the scale of the deme, the density of caribou determined from track networks was not influenced by the proportion of FL, nor by density of moose track networks (Figure 3a and 3b) which is an index of moose density (Crête *et al.* 1986). Caribou density, on the other hand, was strongly and negatively correlated to caribou harvest rate, which was also positively correlated to moose harvest per unit area (Figure 3c and 3d). Harvest of moose per unit area could be seen as an index of hunting pressure on caribou since caribou hunting licenses were issued to hunters who frequented the study area principally to hunt moose. The percentage of caribou calves and their number per 100 females were not correlated to the proportion of FL ($P > 0.05$).

Estimates of λ suggested that the most northern demes (B, F and G) were declining ($\lambda = 0.908-0.953$). Demes C and H were stable ($\lambda = 1.008$ and 1.024) while the four other demes were increasing ($\lambda = 1.130-1.249$). This last estimate could be overestimated since the regression used to estimate λ was elaborated from populations experiencing $> 5\%$ hunting mortality (Bergerud 1992).

Space use, productivity and survival at the individual scale

Mean annual HR size of individual caribou was $495 \pm 50 \text{ km}^2$ ($n = 115$) and did not differ between years. Mean seasonal HR size did not differ between winter (29 ± 8 ; $n = 80$) and calving (42 ± 7 ; $n = 87$), but was larger during the rut (56 ± 8 ; $n = 85$) than during the two other periods ($P = 0.0007$).

Annual HR size differed between demes ($F_{7,114} = 3.56$; $P = 0.0025$) and increased according to the extent of FL ($F_{[1,114]} = 6.61$; $P = 0.0123$; slope = 0.0184 ; $t = 0.0064$).

Seasonal HR size also differed between demes ($F_{[7,251]} = 4.20$; $P = 0.0002$). An

interaction was observed, however, between demes and FL because seasonal HR size increased with FL only in demes B, C and I ($F_{[8,251]} = 3.23$; $P = 0.0018$).

HR size did not differ between the sexes during the calving period (males: $34.8 \pm 6.0 \text{ km}^2$; $n = 5$; $F_{[1,91]} = 1.81$; $P = 0.2382$) and winter (males: $14.6 \pm 8.2 \text{ km}^2$; $n = 6$; $F_{[1,85]} = 0.05$; $P = 0.8303$), but was larger for males than females during the rut (males: $145.1 \pm 43.3 \text{ km}^2$; $n = 6$; $F_{[1,90]} = 8.29$; $P = 0.0050$). This led to larger annual HR sizes for males ($1,522 \pm 342 \text{ km}^2$; $n = 9$) than females ($F_{[1,130]} = 11.38$; $P = 0.0010$).

Caribou were relatively faithful to seasonal HRs since the distance between HRs of different periods in the same year was generally greater than that between HRs of the same period but in successive years (Table 3). HR fidelity was more pronounced during the rut than during winter ($P = 0.0174$), no difference being detected for other periods ($P > 0.05$). The distance between annual HRs depended on extent of FL ($F_{[1,56]} = 4.89$; $P = 0.0331$; slope = 0.0740; $t = 2.21$; $P = 0.0331$). The distance between seasonal HRs varied between herds ($F_{[1,125]} = 4.32$; $P = 0.0413$) and depended on the interaction between FL and demes, since inter-season distance increased only with FL for deme B ($F_{[8,125]} = 2.39$; $P = 0.0243$).

Distances traveled between two successive locations differed between periods and were smaller in winter ($2.5 \pm 1.1 \text{ km}$) than during calving ($3.5 \pm 1.1 \text{ km}$) or the rut ($4.2 \pm 1.1 \text{ km}$; $F_{[2,255]} = 3.57$; $P = 0.0300$). A significant interaction was detected between the extent of FL and the deme ($F_{[8,255]} = 4.22$; $P = 0.0001$). The distance between two successive locations increased only in accordance with FL for demes B, C, F and I.

Group sizes varied between periods ($F_{[2,287]} = 7.67$; $P = 0.0006$) and demes ($F_{[7,287]} = 2.08$; $P = 0.0466$) and were largest during winter (6.6 ± 1.1 caribou), smallest during

calving (1.5 ± 1.1), intermediate during the rut (3.5 ± 1.1), and was not influenced by FL ($F_{[1,287]} = 0.00$; $P = 0.9978$). Largest mean values (5-7 caribou) were recorded in demes A, C and D.

The pregnancy rate of females found in FL was 100% ($n = 15$), which did not differ from that of females ranging in UL (92.5%; $n = 40$; Fisher exact test: $P = 0.5540$; $df = 1$). The number of calves per 100 females in groups accompanying radio-collared females was highest in HERD12, intermediate in HERD42 and lowest in HERD26 (Table 4). No significant difference in recruitment rate was found between groups of females inhabiting FL and UL (HERD12: $\chi^2 = 0.30$; $P = 0.5868$ $df = 1$; HERD26: $\chi^2 = 0.16$; $P = 0.6847$ $df = 1$; HERD42: $\chi^2 = 0.09$; $P = 0.7669$; $df = 1$).

Twenty-three of the 68 radio-collared females died during the study, mostly due to predation ($n = 7$), hunting ($n = 6$) and undetermined natural causes ($n = 5$). One female was poached and in 4 other cases the cause of death could not be determined. Most natural mortalities occurred in April (4) and May (3) while hunting principally took place in September (4). In HERD12, most mortality was human-caused while natural mortalities dominated in HERD26 and HERD42. Female survival rates were 0.80 ± 0.06 per year in HERD12, 0.87 ± 0.05 in HERD26 and 0.81 ± 0.06 in HERD42. Seasonal survival rates were lower in summer (0.83 ± 0.06 , 0.89 ± 0.05 and 0.87 ± 0.05 , respectively) than winter (0.97 ± 0.03 , 0.98 ± 0.02 and 0.93 ± 0.04 , respectively).

Of the 68 collared females, 20 were in the high-FL category. Among them, the majority had between 20 and 29% of their HR composed of perturbed habitats (respectively 11, 3, 3, 1, 1, 1 caribou by 10% FL classes). Caribou life expectancy did not differ between UL (721.5 ± 36.8 radio-collar days; $n = 48$ females) and FL (584.0 ± 63.1

radio-collar days; $n = 20$; $\chi^2 = 0.45$; $P = 0.5043$; $df = 1$). On the other hand, animals whose HRs were surrounded by FL had a lower life expectancy (469.0 ± 117.1 radio-collar days, $n = 6$) than those having a HR not completely surrounded by FL (720.1 ± 33.4 radio-collar days, $n = 62$; $\chi^2 = 6.15$; $P = 0.0132$; $df = 1$). Mortality sites were not located closer to FL or to a road than was the HR centroid of the dead animals (FL: $t = 0.71$; $P = 0.4836$; and road: $t = -0.49$; $P = 0.6315$).

Lichen biomass and food carrying capacity

With the exception of recently burned sites, all habitat types contained terrestrial lichens, but in varying quantities (Figure 4a). The greatest biomasses were observed in lichen heaths and open conifer stands with lichens but substantial biomasses ($586\text{--}1,001$ kg/ha) were recorded in all open stands. Biomass of terrestrial lichens was estimated at 66.7 ± 5.9 t / km², 96.4 ± 7.9 t / km² and 54.4 ± 6.9 t / km² in the areas occupied by HERD12, HERD26 and HERD42, respectively. FL comprised 85.2 ± 9.0 t / km² of terrestrial lichens (total: $1.78 \pm 0.19 \times 10^6$ t).

We found arboreal lichens in all habitat categories but their biomass was low in most habitats (Figure 4b). Greatest biomasses were found in dense mature conifer stands and open conifer stands (with and without terrestrial lichens) which contained $\approx 5\text{--}6$ kg/ha (Table 5). Arboreal lichen biomass was 0.45 ± 0.07 t / km², 0.41 ± 0.06 t / km² and 0.33 ± 0.05 t / km² in the same three herds, respectively. FL contained 0.19 ± 0.03 t / km² of arboreal lichens (total: $4.0 \pm 0.6 \times 10^3$ t).

Caribou consume approximately 5 kg of lichen per day between October and March and 3.5 kg/d in September and April (1,135 kg/year). Moreover, they destroy about 10

times more than they consume while digging in the snow and trampling (Cumming 1992, Arseneault *et al.* 1997). Considering 1% annual increment in lichen biomass (Arseneault *et al.* 1997), the carrying capacity based on terrestrial lichens would be approximately 565 caribou for HERD12 (5.1 caribou /100 km²) and 1,299 and 447 caribou for HERD26 and HERD42 (7.7 and 4.1 caribou /100 km², respectively). Carrying capacity was 7.5 caribou /100 km² in FL. By using the same consumption rate and annual increment, but without any loss due to digging and trampling, arboreal lichens could support 38, 55 and 27 caribou in the same herds (0.3, 0.3 and 0.2 caribou /100 km², respectively).

Discussion

Spatial organization

Caribou movements were extensive so that almost the entire study area was used. Individuals showed range fidelity to annual and seasonal HRs. Consequently, each caribou limited their space use to certain parts of the study area and associated with a specific social group. HR fidelity of radio-collared females was especially obvious during the rut, so that herds appeared to be composed of distinct sub-groups. These sub-groups can be viewed as demes (Wells and Richmond 1995) because they usually stayed isolated from other sub-groups and we suspect that they consisted primarily of genetically related females.

Our results indicate that caribou locations are spatially patterned as they form clusters of individuals. These patterns support the idea of a hierarchical spatial organization in caribou, as suggested by Schaefer *et al.* (2001). The hierarchical spatial organization obtained from a probalistic function calculated from telemetry data is also compatible with that obtained from DNA analyses which also suggest that forest-

dwelling herds are related (chapter 5, Courtois *et al.* 2003). Genetic differences are perceptible between herds but gene flow is high among proximate herds. Consequently, we propose that all forest-dwelling caribou of the Quebec-Labrador peninsula form one metapopulation, i.e., a group of populations (or herds), each having their own dynamics, but linked to each other by individuals who disperse (Lindenmayer and Lacey 1995) or who reproduce sometimes in one herd and other times in another herd (Wells and Richmond 1995).

The constituents of the metapopulation could be herds or demes. Wells and Richmond (1995) suggested that populations must be separated spatially, genetically or demographically. Our telemetry results indicated that spatial discontinuity was clearly more pronounced between herds than between demes. Home ranges of very few individuals overlapped many herds but overlapping was frequent among demes. The number of migrants is sufficient to assure a certain level of genetic mixing between herds (Courtois *et al.* 2003), but too low to influence population dynamics. Therefore each herd constituted a specific population and must be managed independently.

Three populations were identified in our study area, each consisting of three spatially distinct demes (see also Schaefer *et al.* 2001). Demes were interconnected through reproduction since males travelled 2-3 times farther than females during the rut and thus males probably play a major role in limiting consanguinity within demes.

Food carrying capacity

Lichen heaths, open conifer stands with and without lichen and even regenerating conifer stands support a biomass of terrestrial lichen comparable to that present in northern Quebec (mean: 1,223 kg/ha; range: 316-5,849 kg/ha; Crête *et al.* 1990) and

Alberta (1,350 kg/ha; Cumming 1992). These lichen-rich habitats are consequently the most favourable food stands for caribou in winter.

Terrestrial and arboreal lichens constitute the base of caribou diet (Gauthier *et al.* 1989; Timmermann 1998). Lichens are rich in digestible carbohydrates, but have very low protein levels (Bergerud 1972). Protein requirements are fulfilled by supplementing the diet with sedges, forbs and leaves or twigs of deciduous species. In summer, almost all green plants can be grazed (Gauthier *et al.* 1989; Timmermann 1998).

The food carrying capacity of the study site greatly exceeded the current needs of the caribou populations (P_1). This finding was supported by a pregnancy rate close to 100%, even in FL (P_2). In FL carrying capacity was similar to that of UL due to residual terrestrial lichens in stands in regeneration and to uncut areas included in 500-m buffer of FL. Almost all lichen biomass available in winter consisted of terrestrial lichens. The highest biomass of arboreal lichens in the conifer stands of our study area (3-4 kg/ha) was lower than in southern British Columbia (7.5-15 kg/ha, Rominger and Oldemeyer 1991) and Gaspésie Provincial Park ($\approx$ 190 kg/ha, Arseneau *et al.* 1997) but similar to that of northern British Columbia (2.3-4.9 kg/ha, Johnson 2000). Without fulfilling the daily needs of caribou, conifer stands of our study area can be an important supplementary source of food when winter conditions (snow accumulation or ice) limit access to terrestrial lichens (Vandal 1985).

Limiting factors and the impact of habitat losses and fragmentation

Hunting and predation were the principal causes of mortality of radio-collared individuals in our study area and caribou density measured by aerial survey was clearly

lower in FL than UL (P_3). Nevertheless, the importance of these factors varied between herds. Hunting was the main cause of mortality in HERD12 but natural mortalities (principally predation) predominated in HERD26 and HERD42. HERD26 was probably less frequented by hunters than HERD42 based on moose harvest data (HERD26: 0.382 moose/100 km²•year; HERD12: 0.476 moose/100 km²•year; HERD42: 0.966 moose/100 km²•year) and forest road density (Table 1). In HERD42, caribou were hunted only by native people. This herd seemed to be slowly increasing, mostly due to a high recruitment rate during the survey year; however telemetry indicated a marked decrease in productivity during the winter of 2001. Furthermore, the native harvest is not precisely known so the stability of this herd is unknown. In addition, the finite rate of increase was probably overestimated since the mortality rate was determined only for females and female mortality is usually lower than that of males among cervids (Paloheimo and Fraser 1981, Boer 1988).

The results at the scale of the herd, as well as the deme (Figure 3), indicated a strong impact of hunting. Predation was the second most important cause of mortality. Wolf densities in the study site are not known. Only three wolves were seen during the aerial survey (<0.1 wolves /100 km²) but this census was incomplete. Investigations carried out on moose hunters suggest a wolf density of 0.85 wolves /100 km² in the Port Cartier – Sept Îles Wildlife Reserve, located ≈ 20 km east of our study area (Larivière *et al.* 2000). Based on moose density in the same reserve, wolf abundance would be estimated at 0.22 wolves /100 km², according to Messier's (1994) model. Using this same model, wolf density would be 0.10 wolves /100 km² in hunting zone 19 (255,210 km²) where our study site was located (Gingras *et al.* 1989). Estimates of 0.1-0.2 wolves/100

km² are probably realistic since there were 0.36 wolves/100 km² in southwestern Quebec when prey densities were fourfold (17 moose /100 km²; Messier and Crête 1985) those estimated in hunting zone 19 (Gingras *et al.* 1989). Bergerud and Elliot (1986) point out that caribou herds decline when calves represent <15% of the population or if there are >0.65 wolves /100 km². Available data suggest that in the absence of hunting, caribou could persist in at least two of the three herds studied (HERD12 and HERD42) since recruitment rates are higher and wolf abundance is probably lower than the above mentioned thresholds.

Aerial surveys, telemetry and sport harvest locations demonstrated that caribou seldom frequent FL. On the other hand, space use by caribou changed in the presence of FL; caribou increased movements, enlarged the size of annual HRs and decreased site fidelity to HRs which is contrary to P₅. The rare occurrences of caribou in FL and their propensity to avoid sites used for human activities (Dyer *et al.* 2001) suggest that caribou avoid these habitats when they can. FL did not affect group size nor recruitment (contrary to P₄ and P₆) but few individuals were found in FL suggesting that FL reduced their number. Moreover, as predicted (P₆), mortality increased when caribou were confined to islands of residual forest because they were then more vulnerable to predation (4 cases out of 5), to natural mortality (1 case) and eventually to hunting. Higher mortality rate was observed in residual forests up to 50 km² suggesting that large continuous tracks of suitable habitat are needed to allow predation avoidance strategies to be effective. When caribou were not confined, we observed increased HR and movements that likely allowed caribou to avoid the fragmented areas. This suggests that caribou perceived higher risks in FL than UL. This avoidance also explains why the location of mortality sites among the radio-collared caribou was not influenced by FL or presence of a road. The location

of sport harvests indicated that FL could favour access for hunters, but much more for moose than caribou. At the same time, avoidance of fragmented areas resulted in few caribou within highly fragmented landscapes. Densities were lowest in HERD42, the most fragmented area; however densities were not directly related to the level of FL. Thus, caribou abundance was clearly not simply determined by changes in caribou distribution as a result of habitat losses and fragmentation.

Our data on moose were limited so that it was impossible to accurately predict the influence of this species on wolf abundance and thus on caribou predation. We did not detect an inverse relationship between moose abundance and caribou density, either at the scale of the herd or the deme, suggesting that predation pressure on caribou does not increase much with moose densities, at least within the limits observed in this study. In our study site, moose biomass was probably too low to support important wolf populations. Messier (1985) states that wolves do not maintain stable numbers when <20 moose/100 km² occur in the absence of other cervids. By assuming a mean moose mass of 400 kg (Banfield 1974), this corresponds to a moose biomass of 8,000 kg/100 km². Since adult caribou weigh around 100 kg (Banfield 1974), the critical biomass would be reached at approximately 80 caribou/100 km², a density 50 times higher than that we observed. In the short term, it is unlikely that wolves would respond numerically if caribou density increased. Rather, the wolf response should follow fluctuations in moose abundance because of high moose biomass due to large body size and high density in the study site. Besides, wolf pack territories must encompass several caribou demes, and were probably not sufficiently variable between demes to observe differences in wolf numerical response at that scale. Furthermore, Cumming *et al.* (1996) have demonstrated that moose and caribou can co-exist in the same area if caribou are able take refuge in

areas where moose and wolves are not abundant and if the caribou biomass alone is insufficient to support wolves.

Recommendations for management

Since there were fewer interactions between herds than between demes, managers should use the unit of the herd when setting specific conservation objectives (e.g. minimal population size, harvest rate, etc.). Habitat use varied between demes, so that areas of intensive use could be utilized to characterize the species composition and forest structure suitable for food and cover. Knowledge at the level of the deme is also required to favour frequent movements between demes of the same herd and occasional migration between herds.

In the study site, moose density was probably in the order of 4.3-7.0 individuals /100 km² (Gingras *et al.* 1989; Dussault 1998). Predicted wolf densities are in the order of 2.2-8.0 /100 km² (Messier 1994; Larivière *et al.* 2000). As decreasing caribou populations are expected in areas supporting > 0.65 wolves /100 km² (Bergerud 1996), management strategies should maintain or slightly decrease moose density in order to maintain and, eventually, increase caribou populations. Bergerud (1996) observed that caribou herds are generally stable at around 6 caribou /100 km² and that recruitment stabilizes at $\approx$ 15%. A target density in the order of 3-5 caribou /100 km² would be a realistic management objective, considering the carrying capacity of terrestrial lichens (4.1-7.7 caribou /100 km²) and current knowledge on moose and wolves.

Our study was not designed to separate the effects of habitat loss from fragmentation. However, regression analyses suggest that changes in HR sizes and

movements are more or less gradual, and although non-significant, mortality rate tended to increase when FL exceed 20% of HR. Because most caribou had less than 30% FL in their HRs, this could be a first rough approximation of the maximum level of LF that caribou can support. Potvin (1998) observed similar results for marten (*Martes americana*) another species of interior forests. However, without long-term studies, we cannot ensure that caribou will persist for a long period of time if they live in such a habitat.

There is no doubt that caribou avoid fragmented areas (Chubbs *et al.* 1993, Smith *et al.* 2000, this study), which could influence population dynamics. As a consequence, permanent habitat modifications would certainly lead to caribou extinction as observed on a historical scale in the southern part of the caribou distribution. Actual planning of forest harvesting that favours the juxtaposition of clear-cuts in the south-north axis without important remnant blocks of forest will certainly be detrimental to caribou (Schaefer 2003). On the other hand, caribou seem to be adapting to temporary modifications. Forest fires are a natural disruptive agent of the boreal forest and recur every 200-500 years in the zone of continuous distribution of caribou (Gauthier *et al.* 2001, chapter 3). As caribou have evolved and adapted to this dynamic environment, characterized by large perturbations included in a matrix of mature stands, they could also probably adapt to forest harvesting techniques that would mimic this spatial organization of perturbations in terms of size and dispersion in the landscape at the regional scale. For caribou, large HRs and movements are adaptations to reduce mortality risks; thus connectivity of large suitable habitat patches is probably the key factor to consider in habitat management (Bergerud *et al.* 1984). In terms of wildlife management, direct sources of mortality must be maintained at their lowest level with strict hunting

regulations, and abundance of wolf and moose should be maintained at their actual levels or decreased.

Acknowledgements

The authors are indebted to Pierre Drapeau, James Schaefer and François Potvin who commented on an earlier version of this paper, and to a number of contributors who participated in the aerial survey, radio-collaring, telemetry and habitat surveys. In particular, we would like to highlight the contributions of Claude Bourgeois, Denis Guay, Bruno Rochette, Sylvain St-Onge and Réjean Tremblay, who performed the majority of the radio-tracking. In addition, Sylvain St-Onge coordinated the vegetation surveys. Marc DeBlois produced the habitat maps and Marie-Josée Arseneau identified the arboreal lichens. To these people, and to all the others who participated in different phases of this project, we express our profound gratitude. The project was financed by the Société de la faune et des parcs du Québec, the Ministère des ressources naturelles du Québec, the Association des manufacturiers de bois de sciage du Québec, la Fondation de la faune du Québec, Abitibi-Consolidated Inc. and Kruger (Scierie-Manic).

Literature cited

- Apps, C.D., B.N. McLellan, T.A. Kinley, and J.P. Flaa. 2001. Scale-dependent habitat selection by mountain caribou, Columbia Mountains, British Columbia. *J. Wildl. Manage.* 65: 65-77.
- Arseneau, M.-J., L. Sirois, and J.-P. Ouellet. 1997a. Effects of altitude and tree height on the distribution and biomass of fruticose arboreal lichens in an old growth balsam fir forest. *Écoscience* 4: 206-213.

- Arseneault, D., N. Villeneuve, C. Boismenu, Y. Leblanc, and J. Deshayes. 1997b. Estimating lichen biomass and caribou grazing on the wintering grounds of northern Quebec: an application of fire history and Landsat data. *J. Appl. Ecology* 34: 65-78.
- AWCCDC - Alberta Woodland Caribou Conservation Strategy Development Committee. 1996. Alberta's woodland conservation strategy. Draft # 100. 55 pp.
- Banfield, A.W.F. 1974. Les mammifères du Canada. Les Presses de l'Université Laval. Québec, Québec. 406 pp.
- Bergerud, A.T. 1967. Management of Labrador caribou. *J. Wildl. Manage.* 31: 621-635.
- Bergerud, A.T. 1972. Food habits of Newfoundland caribou. *J. Wildl. Manage.* 36: 913-923.
- Bergerud, A.T. 1974. Decline of caribou in North America following settlement. *J. Wildl. Manage.* 38: 757-770.
- Bergerud, A.T. 1988. Caribou, wolves and man. *TREE* 3: 68-72.
- Bergerud, A.T. 1992. Rareness as an antipredator strategy to reduce risk for moose and caribou. P. 1008-1021. *In* D.R. McCullough and R.H. Barrett (ed.) *Wildlife 2001: Populations*. Elsevier Applied Science, New York.
- Bergerud, A.T. 1996. Evolving perspectives on caribou population dynamics, have we got it right yet? *Rangifer Spec. Issue*. 9: 95-115.
- Bergerud, A.T., and J.P. Elliot. 1986. Dynamics of caribou and wolves in Northern British Columbia. *Can. J. Zool.* 64: 1515-1529.
- Bergerud, A.T., R.D. Jaminchuk, and D.R. Carruthers. 1984. The buffalo of the North: caribou (*Rangifer tarandus*) and human development. *Arctic* 37: 7-22.
- Bezdek, J.C. 1981. Pattern recognition with fuzzy objective function algorithms. Plenum Press, New York.

- Boer, A. 1988. Mortality rates of moose in New Brunswick: a life table analysis. *J. Wildl. Manage.* 52: 21-25.
- Brown, W., J. Huot, P. Lamothe, M. Paré, G. St-Martin, and J.B. Theberge. 1986. The distribution and movement patterns of four woodland caribou herds in Quebec and Labrador. *Rangifer Spec. Issue* 1: 43-49.
- Cichowski, D. 1996. Managing woodland caribou in West-Central British Columbia. *Rangifer Spec. Issue* 9: 119-126.
- Courtois, R., L. Bernatchez, J.-P. Ouellet, et L. Breton. 2003. Significance of caribou ecotypes from a genetic viewpoint. *Conservation Genetics* 4: 393-404.
- Courtois, R., A. Gingras, C. Dussault, L. Breton, and J.-P. Ouellet. 2001a. Développement d'une technique d'inventaire aérien adaptée au caribou forestier. Société de la faune et des parcs du Québec. Rapport 8028. Québec, Québec. 22 pp.
- Courtois, R., J.-P. Ouellet, A. Gingras, C. Dussault, L. Breton, and J. Maltais. 2001b. Changements historiques et répartition actuelle du caribou au Québec. Société de la faune et des parcs du Québec. Rapport 8027. Québec, Québec. 44 pp.
- Crête, M., and R. Courtois. 1997. Limiting factors might obscure population regulation of moose (*Cervidae: Alces alces*) in unproductive boreal forests. *J. Zool. Lond.* 242: 765-781.
- Crête, M., C. Morneau, and R. Nault. 1990. Biomasse et espèces de lichens terrestres pour le caribou dans le nord du Québec. *Can. J. Bot.* 68: 2047-2053.
- Crête, M., L.-P. Rivest, H. Jolicoeur, J.-M. Brassard, and F. Messier. 1986. Predicting and correcting helicopter counts of moose with observations made from fixed-wing aircraft in southern Quebec. *J. Appl. Ecology* 23: 751-761.
- Chubbs, T.E., L.B. Keith, S.P. Mahoney, and M.J. McGrath. 1993. Response of

- woodland caribou (*Rangifer tarandus*) to clear-cutting in east-central Newfoundland. Can. J. Zool. 71: 487-493.
- Cumming, H.G. 1992. Woodland caribou: facts for forest managers. For. Chronicle 68: 481-491.
- Cumming, H.G., and D.B. Beange. 1993. Survival of woodland caribou in commercial forests of northern Ontario. For. Chronicle 69: 579-588.
- Cumming, H.G., D.B. Beange, and G. Lavoie. 1996. Habitat partitioning between woodland caribou and moose in Ontario: the potential role of shared predation risk. Rangifer Spec. Issue 9: 81-94.
- Dussault, C. 1998. Inventaire aérien de l'orignal (*Alces alces*) dans la zone 18 ouest à l'hiver 1998. Société de la faune et des parcs du Québec, Direction régionale du Saguenay-Lac-Saint-Jean. Jonquière, Québec. 8 pp.
- Dyer, S.J., J.P. O'Neill, S.M. Wasel, and S. Boutin. 2001. Avoidance of industrial development by woodland caribou. J. Wildl. Manage. 65: 531-542.
- Eddy, W.F. 1977. A new convex Hull algorithm for planar sets. ACM Trans. Math. Software 3: 398-403.
- Edmonds, E.J. 1988. Population status, distribution and movements of woodland caribou in west central Alberta. Can. J. Zool. 66: 817-826.
- Edmonds, E.J. 1991. Status of woodland caribou in western North America. Rangifer Spec. Issue. 9: 91-107.
- Fuller, T.K., L.B. Keith. 1981. Woodland caribou population dynamics in northeastern Alberta. J. Wildl. Manage. 45: 197-213.
- Gauthier, S., A. Leduc, B. Harvey, Y. Bergeron, and P. Drapeau. 2001. Les perturbations naturelles et la diversité écosystémique. Nat. Can. 125(3):10-17.

- Gauthier, L., R. Nault, and M. Crête. 1989. Variations saisonnières du régime alimentaire des caribous du troupeau de la rivière George, Québec nordique. *Naturaliste Can.* 116: 101-112.
- Gingras, A., A. Audy, and 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, Direction de la gestion des espèces et des habitats. Québec, Québec. 58 p.
- Girard, I., J.-P. Ouellet, R. Courtois, C. Dussault, and L. Breton. 2002. Effects of sampling effort based on GPS telemetry on home range size estimations. *J. Wildl. Manage.* 66: 1290-1300.
- Heisey, D.M., and T.K. Fuller. 1985. Evaluation of survival and cause-specific mortality rates using telemetry data. *J. Wildl. Manage.* 49: 668-674 .
- Hooge, P.N., and B. Eichenlaub. 1997. Animal movement extension to Arc View. ver. 1.1. Alaska Biological Science Center, U.S. Geological Survey, Ak, USA.
- Jakimchuk, R.D., S.H. Ferguson, and L.G. Sopuck. 1987. Differential habitat use and sexual segregation in the Central Arctic caribou herd. *Can. J. Zool.* 65: 534-541.
- Johnson, C.J. 2000. A multi-scale behavioural approach to understand the movements of woodland caribou. Ph.D. Thesis, University of Northern British Columbia. 210 pp.
- Krebs, C.J. 2002. Beyond population regulation and limitation. *Wildl. Res.* 29: 1-10.
- Larivière, S., H. Jolicoeur, and M. Crête. 2000. Status and conservation of the gray wolf (*Canis lupus*) in wildlife reserves of Quebec. *Biol. Conserv.* 94: 143-151.
- Lindenmayer, D.B, and R.C. Lacey. 1995. Metapopulation viability of arboreal marsupials in fragmented old-growth forests: comparison among species. *Ecol. Appl.* 5: 183-199.
- Mallory, F.F., and T.L. Hillis. 1998. Demographic characteristics of circumpolar caribou

populations: ecotypes, ecological constraints/releases, and population dynamics.

Rangifer, Spec. Issue 10: 49-60.

Messier, F. 1985. Social organization, spatial distribution, and population density of wolves in relation to moose density. Can. J. Zool. 63: 1068-1077.

Messier, F. 1994. Ungulate population models with predation: a case study with North American moose. Ecology 75: 478-488.

Messier, F., and M. Crête. 1985. Moose-wolf dynamics and the natural regulation of moose populations. Oecologia 65: 503-512 .

Minasny, B., and A.B. McBratney. 2000. FuzME version 2.1. Australian Centre for Precision Agriculture, University of Sydney, NSW 2006.
(<http://www.usyd.edu.au/su/agric/acpa>).

Munro, D., L. Gignac, G. Lamontagne, and D. Jean. 2001. Gros gibier au Québec en 1999 (Exploitation par la chasse et mortalité par des causes diverses). Société de la faune et des parcs du Québec, Direction du développement de la faune. Rapport 8017. Québec, Québec. 64 pp.

Paloheimo, J.E., and D. Fraser. 1981. Estimation of harvest rate and vulnerability from age and sex data. J. Wildl. Manage. 45: 948-958.

Paré, M. 1987. Effets du remplissage d'un réservoir hydro-électrique sur la population de caribous de Caniapiscau. M.Sc. Thesis, Université Laval. 141 pp.

Potvin, F. 1998. La martre d'Amérique (*Martes americana*) et la coupe à blanc en forêt boréale: une approche télémétrique et géomatique. Ph. D. Thesis, Université Laval, 245 pp.

Potvin, F., and L. Breton. 1988. Use of net gun for capturing white-tailed deer, *Odocoileus virginianus*, on Anticosti Island, Quebec. Can. Field Nat. 102: 697-700.

- Rettie, W.J., and F. Messier. 1998. Dynamics of Woodland caribou populations at the southern limit of their range in Saskatchewan. *Can. J. Zool.* 76: 251-259.
- Rominger, E.M., and J.L. Oldemeyer. 1991. Arboreal lichen on wind-thrown trees: a seasonal forage resource for woodland caribou, Selkirk Mountains, British Columbia. 4th N. Am. Caribou Workshop: 475-480.
- Russell, D.E., K.L. Gerhart, R.G. White, and D.J. Van De Wetering. 1998. Detection of early pregnancy in caribou: evidence for embryonic mortality. *Wildl. Manage.* 62: 1066-1075.
- SAS Institute Inc. 1999. The SAS system for Windows, release 8.00. SAS Institute Inc., Cary, NC, USA.
- Schaefer, J.A. 2003. Long-term range recession and the persistence of caribou in the taiga. *Conserv. Biol.* 17: 1435-1439.
- Schaefer, J.A., A.M. Veitch, F.H. Harrington, W.K. Brown, J.B. Theberge, and S.N. Luttich. 1999. Demography of decline of the Red Wine Mountains caribou herd. *J. Wildl. Manage.* 63: 580-587.
- Schaefer, J.A., A.M. Veitch, F.H. Harrington, W.K. Brown, J.B. Theberge, and S.N. Luttich. 2001. Fuzzy structure and spatial dynamics of a declining woodland caribou population. *Oecologia* 126: 507-514.
- Seip, D.R. 1991. Predation and caribou populations. *Rangifer*, Spec. Issue 7: 46- 52.
- Seip, D.R. 1992. Factors limiting woodland caribou populations and their interrelationships with wolves and moose in southeastern British Columbia. *Can. J. Zool.* 70: 1494-1503.
- Seip, D.R., and D.B. Cichowski. 1996. Population ecology of caribou in British Columbia. *Rangifer*, Spec. Issue 9: 73-80.

- Smith, K.G., E.J. Ficht, D. Hobson, T.C. Sorenson, and D. Hervieux. 2000. Winter distribution of woodland caribou in relation to clear-cut logging in west-central Alberta. *Can. J. Zool.* 78: 1433-1440.
- Stevenson, S.K., K.N. Child, G.S. Watts, and E.L. Terry. 1991. The mountain caribou in managed forest program: integrating forestry and habitat management in British Columbia. *Rangifer Spec. Issue* 7: 130-136.
- Stuart-Smith, A.K., J.A. Corey, S. Boutin, D.H. Hebert and A.B. Rippin. 1997. Woodland caribou relative to landscape patterns in north-eastern Alberta. *J. Wildl. Manage.* 61: 622-633.
- Tanguay, S., G. Lamontagne, J.-P. Ouellet, and R. Courtois. 1999. The impact of forest fires on the Côte-Nord, Summer 1991, on the harvesting of moose (*Alces alces*). *Alces* 35: 59-72.
- Timmermann, H.R. 1998. Use of mixed wood sites and forest cover by woodland caribou. Ontario Ministry of Natural Resources, Thunder Bay, ON. 15 pp.
- Vandal, D. 1985. Écologie comportementale du caribou du parc des Grands-Jardins. M.Sc. Thesis, Université Laval, Ste-Foy, Québec. 128 pp.
- Wells, J.V, and M.E. Richmond. 1995. Populations, metapopulations, and species populations: what are they and who should care? *Wildl. Soc. Bull.* 23: 458-462.
- White, G.C., and R.A. Garrott. 1990. Analysis of wildlife radio-tracking data. Colorado State University. Department of Fishery and Wildlife Biology. 383 pp.
- Wiens, J.A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Func. Ecol.* 3: 385-397.
- Wiens, J.A. 1994. Habitat fragmentation: island and landscape perspectives on bird conservation. *Ibis* 137: S97-S103.

Table 1. Results of the aerial survey carried out in the study site of central Quebec in February and March 1999. Harvest data and an index of access are also given.

Parameter	HERD12	HERD26	HERD42
Population size	181 ± 27	358 ± 54	134 ± 20
Adult males/100 adult females	75.4 ± 3.9	65.3 ± 3.3	52.2 ± 6.0
Calves/100 females	33.3 ± 4.9	20.9 ± 3.1	38.2 ± 5.9
% calves	16.0 ± 2.5	11.9 ± 1.9	20.2 ± 3.8
Density/100 km ²	1.6 ± 0.24	2.1 ± 0.32	1.2 ± 0.18
Harvest in fall 1998	9	26	17
Harvest rate (%)	4.7	6.8	11.3
Road length (km /100 km ²)	3.82	1.04	16.44

Table 2. Mean distance ($\pm$ standard error) between sport harvest sites and the nearest fragmented area or nearest road in comparison to distances from random locations in the area used by each caribou herd in central Quebec.

Harvested species	Distance from fragmented areas (km)			Distance from a road (km)		
Herd	Harvest	Random	<i>P</i>	Harvest	Random	<i>P</i>
Caribou						
HERD12 (64) ^a	4.85 $\pm$ 0.45	6.96 $\pm$ 0.83	0.0277	13.55 $\pm$ 1.07	15.77 $\pm$ 1.50	0.2314
HERD26 (95)	4.23 $\pm$ 0.43	5.13 $\pm$ 0.53	0.1856	25.14 $\pm$ 1.48	32.47 $\pm$ 1.68	0.0013
HERD42 (16)	1.09 $\pm$ 0.74	1.13 $\pm$ 0.44	0.9631	9.66 $\pm$ 3.82	8.84 $\pm$ 1.89	0.8500
Moose						
HERD12 (262)	4.75 $\pm$ 0.32	6.21 $\pm$ 0.37	0.0031	9.01 $\pm$ 0.64	17.11 $\pm$ 0.85	<0.0001
HERD26 (324)	3.33 $\pm$ 0.23	4.25 $\pm$ 0.26	0.0080	25.00 $\pm$ 0.90	32.47 $\pm$ 1.68	<0.0001
HERD42 (522)	2.95 $\pm$ 0.16	2.27 $\pm$ 0.15	0.1306	8.98 $\pm$ 0.44	12.33 $\pm$ 0.53	<0.0001

^a Number of observations.

Table 3. Distance (km) between home ranges in successive years and periods for three herds of caribou in central Quebec.

	HERD12	HERD26	HERD42
Inter years			
Calving	15.9 ± 4.5 (18) ^a	14.6 ± 3.5 (15)	10.2 ± 3.1 (14)
Rut	9.9 ± 2.3 (15)	15.7 ± 3.4 (13)	5.0 ± 0.8 (13)
Winter	16.9 ± 6.3 (12)	34.9 ± 7.8 (13)	12.2 ± 3.0 (13)
Annual	17.6 ± 3.8 (18)	21.0 ± 2.6 (24)	8.5 ± 2.8 (15)
Inter-seasons	18.9 ± 1.8 (59)	27.4 ± 3.2 (56)	9.2 ± 0.9 (77)

^a Mean $\pm$ standard error (*n*)

Table 4. Number of calves/100 females in groups accompanying radio-tracked females in March of two years in three herds of caribou inhabiting fragmented and unfragmented landscapes in central Quebec.

Herd	2000	2001
HERD12		
FL	20.0 (5) ^a	75.0 (4)
UL	63.6 (11)	63.6 (22)
Total	50.0 (16)	65.4 (26)
HERD26		
FL	27.3 (11)	30.0 (40)
UL	32.0 (25)	37.0 (27)
Total	30.6 (36)	32.8 (67)
HERD42		
FL	75.0 (4)	33.3 (12)
UL	42.9 (14)	35.7 (42)
Total	50.0 (18)	35.1 (54)

^a () = number of females observed during tracking of the radio-collared females

FL = fragmented landscapes

UL = unfragmented landscapes

Table 5. Mean number of arboreal lichens (thalli/tree) and biomass of several genera of arboreal lichens (kg/ha) for 11 habitat categories in a caribou study site in central Quebec.

Habitat	Number of thalli/tree	Biomass (kg/ha)					
		<i>Bryoria</i>	<i>Usnea</i>	<i>Alectoria</i>	<i>Pseudevernia</i>	<i>Evernia</i>	Foliose
Recent burn (7) ^a	1.2 ± 1.0 ^b	-	-	-	-	-	-
Open area (18)	3.7 ± 2.8	0.02 ± 0.02	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01
Peatland (16)	11.8 ± 4.0	0.01 ± 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01
Heath without lichen (4)	12.2 ± 4.5	-	-	-	-	-	-
Hardwood/mixed regeneration (11)	3.6 ± 1.7	0.02 ± 0.02	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01
Mature hardwood or mixed (3)	11.5 ± 9.9	0.27 ± 0.23	0.38 ± 0.38	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01
Conifer regeneration (5)	0.2 ± 0.2	-	-	-	-	-	-
Open conifer without lichen (17)	43.3 ± 7.9	3.99 ± 1.05	1.42 ± 0.96	0.31 ± 0.27	< 0.01	< 0.01	0.36 ± 0.19
Dense mature conifer (29)	39.4 ± 3.6	3.32 ± 0.95	1.37 ± 0.34	0.29 ± 0.16	< 0.01	< 0.01	0.10 ± 0.02
Open conifer with lichens (16)	60.4 ± 10.3	4.35 ± 1.66	0.05 ± 0.02	-	0.01 ± 0.01	< 0.01	0.35 ± 0.21
Heath with lichens (10)	44.8 ± 13.7	1.04 ± 0.78	-	-	< 0.01	-	0.02 ± 0.02

^a Number of sample sites; ^b Mean ± standard error

Figure legends

Figure 1. Location of the study site and capture sites of radio-tracked caribou (stars) in central Quebec. Fragmented areas are represented in light grey and water bodies in dark grey.

Figure 2. Map of areas used by three herds and nine demes of caribou in the study site after fuzzy analysis of radio-locations. Track networks of caribou found during the aerial survey, are also indicated.

Figure 3. Influence of habitat losses and fragmentation (A), moose density (B) and annual caribou harvest rate (C) on caribou density and relationship of moose harvest and harvest rate of caribou (D) at the scale of the nine demes in the study site of central Quebec. $n = 9$ except for figures C and D ($n = 6$) because exact location of native harvest data was unknown in HERD42 (demes A, H and I).

Figure 4. Available biomass of terrestrial (A) and arboreal (B) lichens in 11 habitat types used by three caribou herds in central Quebec. RB = recent burn; OP = open area; PL = peatland; HW = heath without lichen; RH = hardwood or mixed regeneration; MH = mature hardwood or mixed; RC = conifer regeneration; CW = open conifer without lichen; MC = dense mature conifer; CL = open conifer with lichens; HL = heath with lichens.

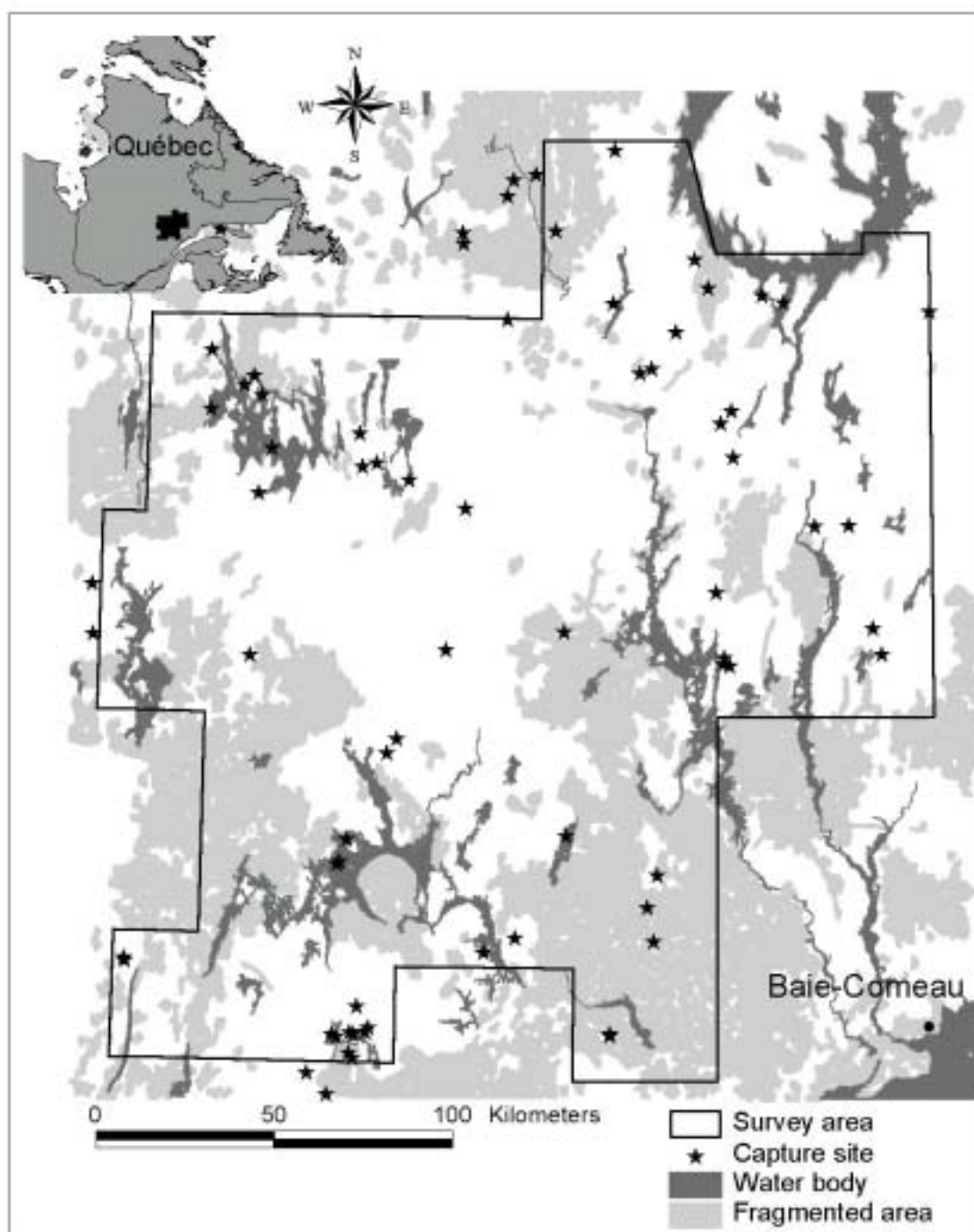


Figure 1.

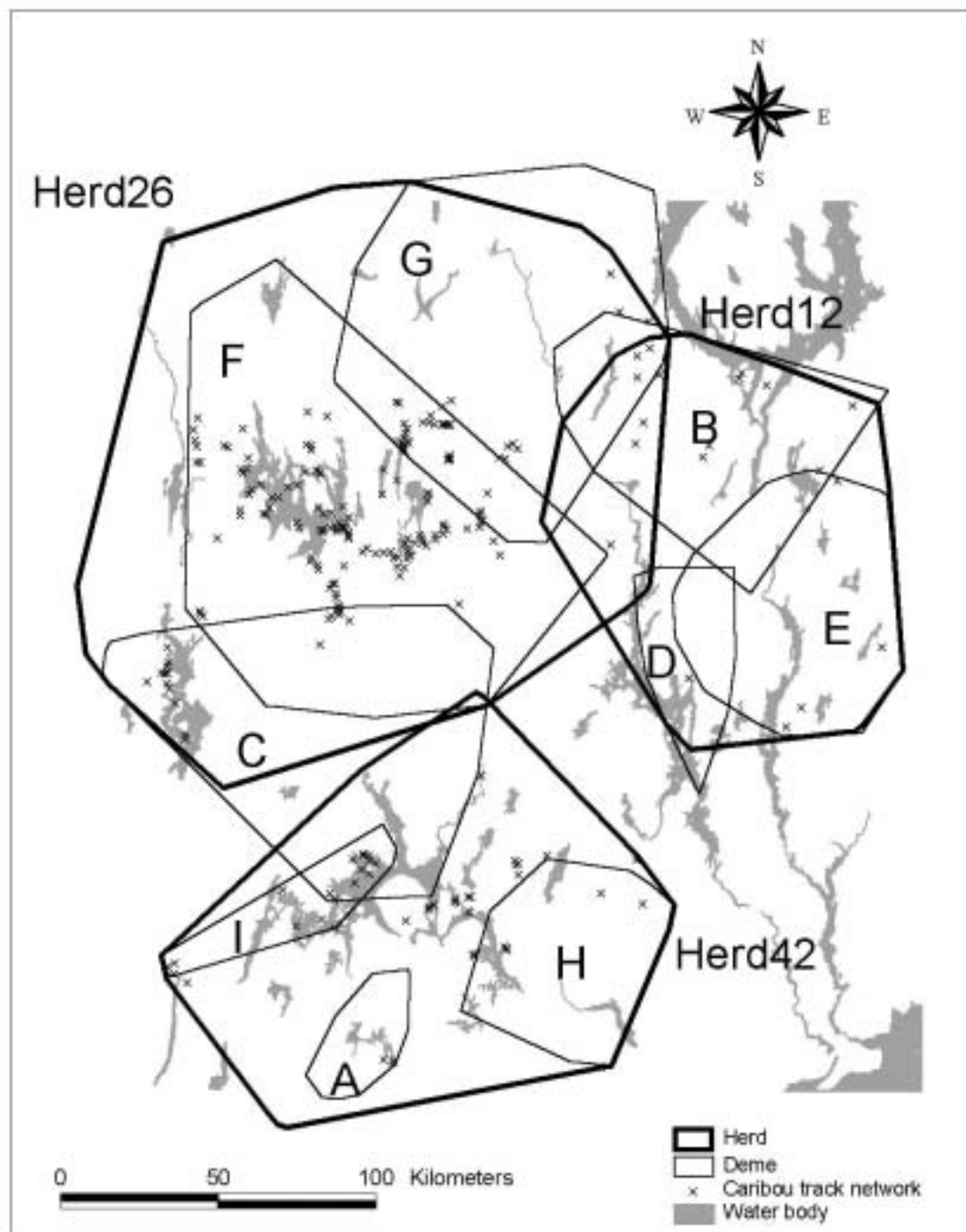


Figure 2.

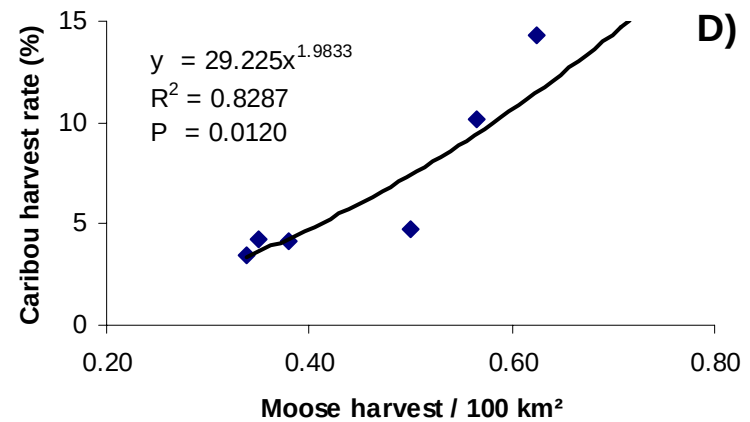
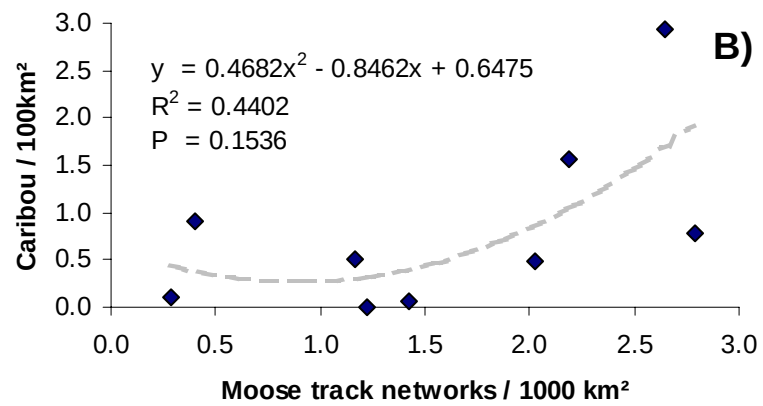
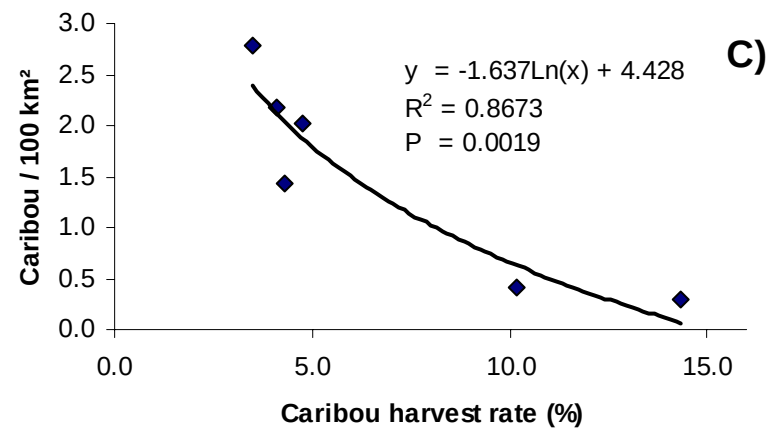
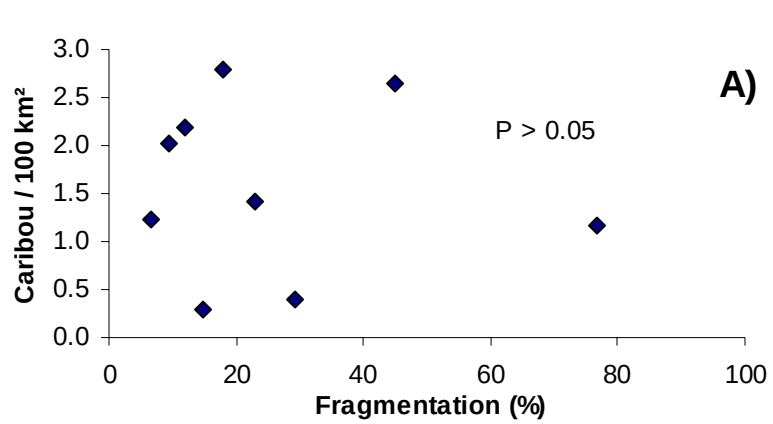


Figure 3.

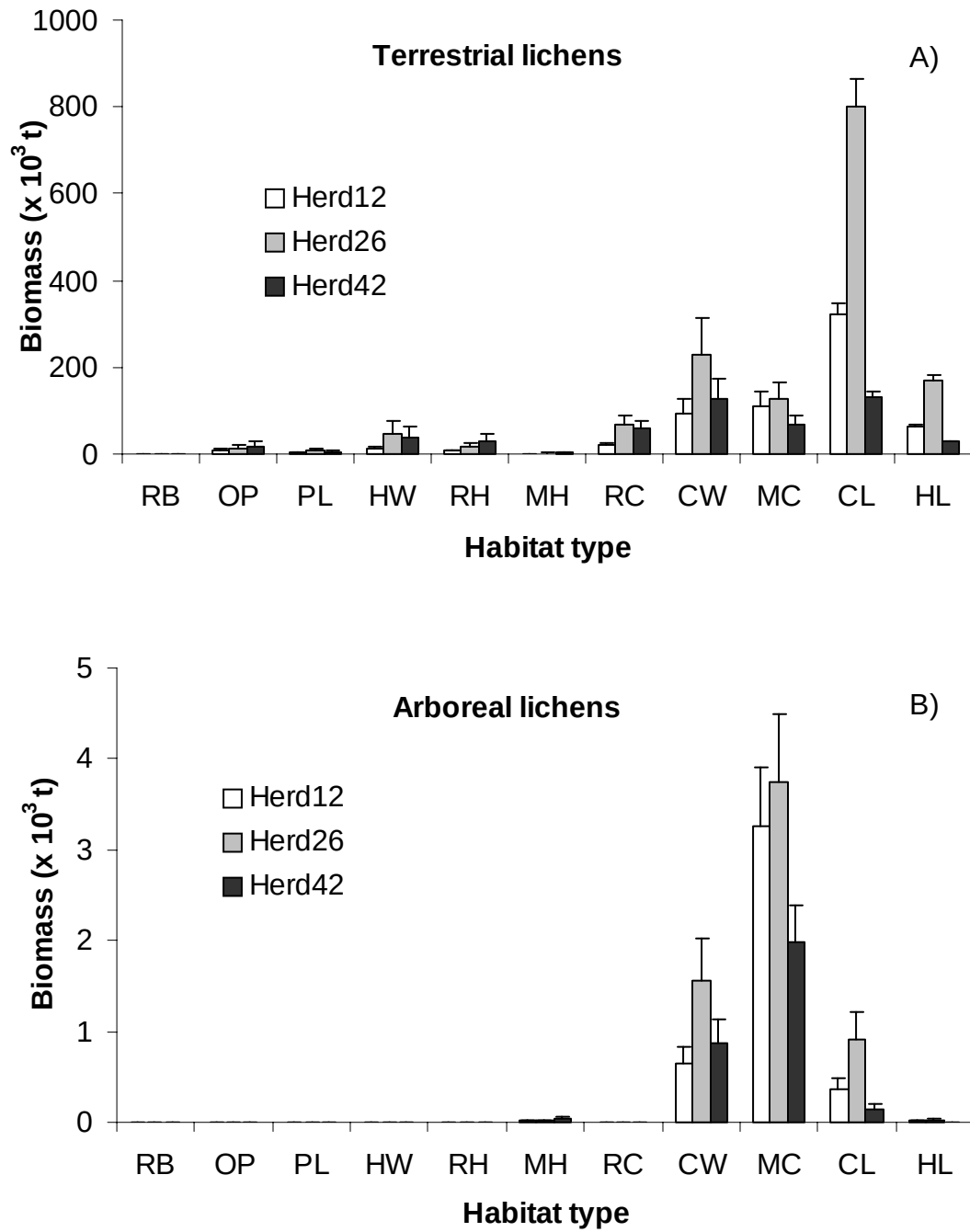


Figure 4.

CHAPITRE 7

PRÉFÉRENCES D'HABITAT CHEZ LE CARIBOU FORESTIER DANS DES PAYSAGES FRAGMENTÉS¹

Résumé

Nous avons marqué et suivi par télémétrie 68 caribous femelles appartenant à trois hardes forestières pour étudier leurs préférences d'habitat dans un site d'étude de 42 539 km² fragmenté par des coupes forestières et des feux de forêt. Premièrement, nous avons suggéré que les paysages fragmentés et non fragmentés offraient une capacité de support équivalente pour le caribou mais que les premiers étaient plus propices pour l'orignal, le loup et l'ours noir. Pour tenter d'expliquer le caractère hiérarchique de la sélection d'habitat, nous avons émis l'hypothèse que les caribous établissent leur domaine vital dans des sites qui permettent de réduire les risques de prédation alors que la sélection d'habitat à l'intérieur du domaine vital vise à répondre à des besoins spécifiques du cycle vital, soit l'évitement de la prédation durant la mise bas, la rencontre de partenaires pour la reproduction durant le rut et l'alimentation en période hivernale. Finalement, nous avons vérifié si les modifications d'habitat, soit l'effet combiné de la perte et de la fragmentation, altéraient la sélection d'habitat. Pour établir leurs domaines vitaux annuels, les caribous préféraient les résineux sans lichen, les plans d'eau, les

¹ Courtois, R., J.-P. Ouellet, S. St-Onge, A. Gingras, et C. Dussault (en préparation).

milieux à lichens et les tourbières. Les milieux perturbés par la coupe ou le feu étaient évités. À l'intérieur du domaine vital annuel, les préférences d'habitat différaient sensiblement selon la période de l'année. Durant la mise bas, les caribous préféraient les résineux sans lichen, les milieux avec lichens et les tourbières. Durant le rut, les milieux avec lichens et les tourbières étaient préférés suivis des résineux sans lichen et des résineux en régénération. En hiver, les milieux avec lichens, les résineux sans lichen et les tourbières étaient préférés. Les caribous se retrouvaient à des altitudes plus élevées durant la mise bas que durant les autres périodes. Par contre, ils ne semblaient pas rechercher les îles ou les plans d'eau à l'intérieur de leur domaine vital. La sélection différait selon les hardes mais les tendances générales étaient similaires. Les résultats obtenus ne permettent pas de rejeter nos hypothèses. À l'échelle du domaine vital, les caribous préféraient les habitats susceptibles de diminuer la prédation. À l'intérieur de celui-ci, les préférences d'habitat variaient selon la période de l'année et les caribous semblaient rechercher un compromis entre la quête de nourriture, l'évitement des prédateurs et la recherche de partenaires. La fragmentation du paysage semblait modifier la sélection d'habitat par le caribou. L'évitement des milieux perturbés n'existait plus dans des paysages très fragmentés soit parce que les caribous n'y trouvaient plus suffisamment d'habitats propices ou parce qu'ils accordaient la priorité à la dispersion comme stratégie d'évitement des prédateurs.

Abstract

Sixty-eight female caribou from three herds were radio-tracked in order to study their habitat preferences in a 42 539-km² study site fragmented by logging and forest

fires. First, we have suggested that fragmented landscapes are equivalent to non-fragmented landscapes in terms of food carrying capacity for caribou but are more suitable for moose, wolf and black bear. Then, in order to explain the hierarchy in habitat selection, we have hypothesized that caribou establish their home ranges in sites that allow to reduce predation risk whereas selection within the home range permit to fulfill specific needs of their annual cycle, i.e. predator avoidance during the calving period, encountering sexual partners during the rut and access to food in winter. We have also verified if habitat losses and fragmentation altered habitat selection. To establish their annual home range, caribou preferred mature conifers, water bodies, areas with lichens and wetlands. Perturbed habitats were avoided. Inside the home range, habitat preferences differed slightly according to the period of the year. During calving, caribou preferred mature conifer stands without lichens, stands with lichens and wetlands. During the rut, stands with lichens and wetlands were preferred followed by mature conifer and conifer in regeneration. In winter, stands with lichens, mature conifer and wetlands were preferred. During calving, caribou were found at higher altitudes than during other periods. However, they did not search for islands or water bodies within their home range. The selection pattern differed according to herds but the general trends were similar. Our results supported the hypotheses. At the home range scale, caribou preferred habitats susceptible to reduce predation risk. Within their home range, habitat preferences varied among periods of the year and caribou seemed to adopt for a trade-off between accessibility to food, predator avoidance and search for sexual partners. Fragmentation constrained the pattern of habitat selection by caribou. Individuals living in highly fragmented landscapes did not select against perturbed habitats, probably because they

could not find enough suitable habitats in such landscapes or because they gave priority to dispersion as an anti-predator strategy.

Introduction

Les populations forestières et montagnardes du caribou des bois (*Rangifer tarandus caribou*) seraient régularisées par la prédation (Bergerud et Elliot 1986; Seip 1991; Cumming 1992; Bergerud 1996; Stuart-Smith *et al.* 1997; Rettie et Messier 1998). Pour contrer ce facteur de mortalité, les caribous montagnards migrent vers les sommets dénudés alors que les caribous forestiers se dispersent dans des habitats peu propices aux autres cervidés telles des tourbières ou de grandes forêts résineuses (Seip 1991; Bergerud 1996; Racey *et al.* 1997; Stuart-Smith *et al.* 1997). Certains caribous forestiers migrent sur des îles (Bergerud 1985; Bergerud *et al.* 1990) ou mettent bas sous couvert forestier dense, près des plans d'eau ou des tourbières (Paré et Huot 1985; Bergerud 1985; 1996). Durant l'hiver, ils s'isolent des proies alternatives du loup (*Canis lupus*) (Cumming *et al.* 1996).

Le caribou évite les coupes forestières, les brûlis récents (Darby et Duquette 1986; Cumming et Beange 1987; Chubbs *et al.* 1993; Timmermann 1998; chapitre 6) et les peuplements feuillus (Schaefer 1996, Timmermann 1998). Le dérangement occasionné par la coupe forestière et le transport du bois l'éloignent des sites de coupe et des routes (Chubbs *et al.* 1993; Cumming et Hyer 1998; Dyer *et al.* 2001; James et Stuart-Smith 2000; Smith *et al.* 2000). Les milieux perturbés ne semblent pas constituer de bons habitats d'hiver. Les lichens terrestres y sont en bonne partie détruits par des opérations forestières et par le feu et leur croissance est ralentie ou inhibée par le développement des

mousses (Cichowski 1996, Saperstein 1996) et de la régénération feuillue. De plus, les lichens arboricoles sont éliminés par la coupe totale et leur importance diminue à la suite de coupes partielles (Heard et Vagt 1998).

Cependant, le caribou peut fréquenter des brûlis récents ou des coupes récentes à certaines périodes de l'année. Après des feux de cime, les lichens peuvent persister pendant quatre à cinq ans (Schaefer et Pruit 1991). Le développement rapide des plantes herbacées y attire parfois le caribou en fin d'hiver (Saperstein 1996) et au printemps (Chubbs *et al.* 1993; Cichowski 1996). De même, les milieux ouverts seraient propices à l'évitement des insectes à l'été (Darby et Duquette 1986) et à la rencontre de partenaires sexuels durant le rut. Par contre, les paysages fragmentés sont probablement risqués pour le caribou. Les jeunes stades de succession sont propices à l'orignal (*Alces alces*; Schwartz et Franzmann 1989, Courtois *et al.* 1998) et cette proie pourrait entraîner un accroissement des populations de loups (Seip 1991, 1992). La présence accrue du loup pourrait à son tour accroître la prédation des caribous fréquentant les coupes forestières ou vivant dans les forêts adjacentes (Bergerud et Page 1987). De plus, les paysages fragmentés sont favorables à l'ours noir (*Ursus americana*; Schwartz et Franzmann 1989, Samson et Huot 1998) et cette espèce pourrait exercer une pression accrue sur les faons durant leur 4 à 6 premières semaines de vie (Adams *et al.* 1995, Rettie et Messier 1998).

Dans cet article, nous étudions l'impact des modifications d'habitat, soit l'effet combiné de la perte et de la fragmentation, du couvert forestier mature sur les stratégies d'utilisation de l'habitat par le caribou forestier. Nous avons retenu deux échelles d'observation parce que la sélection d'habitat est un processus hiérarchique qui peut différer selon l'échelle d'observation (Johnson 1980). Rettie et Messier (2000) ont

suggéré que cette hiérarchie de sélection était reliée à la hiérarchie des facteurs qui pouvaient limiter l'adéquation des individus à leur environnement (« fitness »).

Autrement dit, la sélection d'habitat à une échelle grossière devrait viser à contrer les principaux facteurs limitatifs alors que la sélection fine permettrait de diminuer l'effet des facteurs limitatifs secondaires. Comme la prédation est le principal facteur limitatif du caribou dans la forêt boréale (Bergerud 1996; chapitre 6), qu'elle est généralement régulatrice chez les herbivores vivant dans les écosystèmes relativement productifs (Oksanen 1992), que les caribous ont évolué et se sont maintenus en présence de prédateurs, et que les ressources alimentaires ne sont pas limitatives dans notre site d'étude (chapitre 6), la sélection d'habitat devrait être orientée prioritairement vers la diminution des risques de prédation.

Compte tenu de ces constats, nous émettons l'hypothèse (H1) que les paysages fragmentés (FR), c'est-à-dire des sites où alternent des parcelles de forêt et des ouvertures créées par la coupe forestière ou le feu, et les paysages non fragmentés (NF) offrent une capacité de support suffisante pour maintenir le caribou mais que FR est plus propice que NF pour l'orignal, le loup et l'ours noir. Cette hypothèse a été vérifiée à l'aide de deux prédictions : (P1) la biomasse de lichens terrestres et arboricoles dépasse les besoins du caribou autant dans FR que dans NF; (P2) l'abondance du brout feuillu est plus élevée dans FR que dans NF. Pour tenter d'expliquer le caractère hiérarchique de la sélection d'habitat chez le caribou (Bergerud *et al.* 1990; Rettie et Messier 2000), nous émettons l'hypothèse (H2) que l'évitement des prédateurs conditionne la sélection d'habitat sur une base annuelle (échelle du domaine vital) alors que les besoins spécifiques de son cycle vital (prédation durant la mise bas, rencontre de partenaires sexuels durant le rut,

alimentation à l'hiver) déterminent la nature et le mode d'utilisation des habitats sur une base saisonnière, à l'intérieur du domaine vital. Quatre prédictions serviront à évaluer la validité de cette hypothèse : à l'échelle du domaine vital annuel, (P3) on ne note pas de préférence pour les peuplements à lichens; (P4) on observe un évitement des peuplements feuillus et des peuplements en régénération, plus propices pour l'orignal, le loup et l'ours noir; (P5) on détecte une préférence pour les sites sûrs (plans d'eau, résineux mûrs, tourbières, îles). À l'intérieur du domaine vital, les préférences d'habitat changent selon la période annuelle, les femelles préférant (P6) les sites susceptibles de limiter la prédation (site sûrs) durant la mise bas, (P7) les milieux ouverts durant le rut (rencontre de partenaires) et (P8) les sites riches en lichens durant l'hiver. Finalement, notre troisième hypothèse stipule (H3) que la fragmentation du milieu affecte la sélection d'habitat chez le caribou. À cet effet, nous prédisons (P9) une diminution des préférences d'habitat en présence de FR.

Site d'étude

Le site d'étude est situé dans le centre-est du Québec ($\approx 70^\circ$ W, 50° N) et couvre $42\,539\text{ km}^2$. Les peuplements résineux mûrs fermés (43 % du site d'étude), les résineux mûrs ouverts avec (8 %) et sans (13 %) lichens et les peuplements en régénération (15 %) occupent la majeure partie du territoire alors que des plans d'eau (11 %), des peuplements feuillus (6 %) et des tourbières (4 %) sont retrouvés sur le reste du site d'étude.

L'aire d'étude est toutefois hétérogène spatialement. Sa partie centrale est couverte de forêts résineuses fermées de première venue, dominées par l'épinette noire (*Picea mariana*). Au nord ($50^\circ 30'$ N), les forêts fermées couvrent environ la moitié de la

superficie productive alors que l'autre moitié supporte des forêts ouvertes d'épinette et de pin gris (*Pinus banksiana*) où l'on retrouve d'importantes quantités de lichens terrestres. Finalement, les parties sud-est et sud-ouest ont fait l'objet de coupes forestières depuis une quinzaine d'années auxquelles s'est ajouté un important feu de forêt (2,400 km²) au sud-est, en 1991 (figure 1).

Le relief ondulé est caractéristique du Bouclier Canadien, avec des collines de 250-500 m par rapport au niveau de la mer, sauf dans la partie centre-nord où les montagnes culminent à 820 m. Les températures moyennes annuelles (Poste Montagnais) sont de -23°C (janvier) à 14 °C (juillet), alors que les précipitations annuelles sont de 715 mm dont 36 % tombent sous forme de neige (Crête et Courtois 1997).

Le caribou y vit à des densités faibles d'environ 1,6 individu/100 km². D'après les indices de présence notés lors des inventaires aériens, l'orignal (4,3/100 km²; Gingras *et al.* 1989) et le loup (0,2-0,3/100 km², chapitre 6) sont présents en faible densité dans le site d'étude. L'ours noir (*Ursus americanus*) est également présent mais sa densité est méconnue et probablement faible.

Méthodes

Marquage et télémétrie

Soixante-treize caribous (68 femelles et 5 mâles $\geq 1,5$ an) ont été capturés au lance-filet (Potvin et Breton 1988) et munis de colliers émetteurs VHF. Les animaux ont été suivis par télémétrie (3 667 localisations), en avion (90 % des localisations) ou en hélicoptère entre le 29 janvier 1998 et le 31 mars 2001. Les caribous étaient repérés aux 3-5 jours (moyenne $\pm$ erreur type [n localisations] : $4,1 \pm 0,1$ j [3411]) durant la mise bas

(16 mai – 30 juin), le rut (16 septembre – 30 octobre) et le milieu de l'hiver (1 février – 15 mars), l'objectif étant d'obtenir 10 repérages par caribou durant chaque période. En dehors de ces séances intensives, les repérages étaient effectués aux 3-4 semaines ($23,8 \pm 0,8$ j [256]).

Carte des habitats

Les habitats du site d'étude ont été identifiés à partir d'images satellitales Landsat TM (résolution de 30 m), de 1998 (centre et nord du site d'étude : ≈ 75 % de la superficie), 1996 (ouest : ≈ 8 %), 1994 (est : ≈ 10 %) et 1991 (sud : ≈ 7 %), mises à jour annuellement pour les coupes forestières et les feux de forêt. Les images ont d'abord été rectifiées à l'aide de points de contrôle pris sur des cartes topographiques 1:50 000 (ré-échantillonnage à 25 m) et d'un modèle numérique d'altitude à l'échelle 1:250 000. Elles ont par la suite été mosaïquées, puis calibrées d'après la scène centrale. Les images ont été classifiées en 15 catégories (dont 12 constituent des habitats potentiels) selon la nature et l'ouverture du couvert forestier déduits des signatures spectrales (annexe 1). Les classes d'habitats ont été validées, d'abord à partir de photos aériennes 1:15 000, puis à l'aide d'un inventaire sur le terrain qui a donné un taux de concordance de 84 % (annexe 2). La carte a été complétée en y ajoutant le réseau hydrographique, les routes et les chemins forestiers provenant de la base de données topographiques et administratives (BDTA à l'échelle de 1 : 50 000) du ministère des Ressources naturelles du Québec.

Afin d'accroître la puissance des comparaisons (Alldredge et Ratti 1992), d'éviter les valeurs manquantes dans le fichier des disponibilités (Aebischer *et al.* 1993) et pour faciliter l'interprétation des résultats, les catégories d'habitat ont été regroupées en huit

classes (plans d'eau [EA], milieu ouvert non régénéré [OV; sol nu ou avec débris], régénération résineuse [RR; < 7 m, canopée < 20 %], lande sans lichen [LS; arbres épars, canopée < 30 %], feuillus ou mélangés mûrs ou en régénération [FM; généralement gaulis 2-6 m, canopée < 10 %], tourbière [TB], résineux fermé ou ouvert sans lichen [RS; ≥ 7 m, canopée ≥ 40 %], résineux ouvert ou lande avec lichens [RL; recouvrement ≥ 40 %, arbres ≥ 7 m, canopée < 60 %]) selon leur ressemblance d'après l'inventaire de végétation et leur importance en terme de nourriture et de couvert pour le caribou et l'orignal. Finalement, le site d'étude a été divisé en paysages fragmentés, qui comprenaient les milieux perturbés (OV, RR, LS, FM) ≥ 100 ha ainsi qu'une zone tampon de 500 m autour d'eux, et non fragmentés qui incluait les milieux non perturbés (EA, TB, RS, RL) ainsi que les petits milieux perturbés < 100 ha présents dans et autour de ces derniers. Nous n'avons pas tenté d'identifier systématiquement l'origine (feu ou coupe forestière) des habitats parce qu'un examen préliminaire des données suggérait l'évitement des milieux ouverts et en régénération, peu importe qu'ils proviennent de perturbations naturelles ou anthropiques.

Inventaire de végétation

Le site d'étude a été divisé en parcelles de 100 km² dont 16 (8 dans NF et 8 dans FR) ont été tirées au hasard pour y inventorier les habitats en juin 1999, à raison de 8 sites d'échantillonnage (parcelles d'habitat) par parcelle, tirés au hasard parmi ceux situés à moins de 500 m d'un accès aérien. Le nombre de peuplements échantillonnés par classe d'habitat a varié en fonction de leur disponibilité dans le site d'étude et de leur importance pour le caribou. La composition forestière par essence (surface terrière

[prisme de facteur 2] et DHP), le couvert vertical des feuillus et des résineux (mesures de 10 interceptions aux m), le brout disponible pour l'orignal entre 0,5 et 3 m de hauteur (parcelle de 1 x 10 m), le couvert latéral (planche de Nudds 1977) à 15 m du début de la station, la couverture au sol (parcelle de 1 m de rayon) et l'âge du peuplement (1 arbre dominant ou co-dominant carotté à 30 cm du sol) ont été évalués à cinq stations espacées de 20 m dans chaque site d'échantillonnage d'après la méthodologie de Potvin (1998). La biomasse de lichens terrestres a été estimée en mesurant le pourcentage de recouvrement et l'épaisseur moyenne du tapis de lichens (5 mesures par station) et en appliquant les modèles de régression de Crête *et al.* (1990) sur les valeurs moyennes par site d'échantillonnage. La biomasse des lichens arboricoles a été évaluée en comptant le nombre de thalles présents entre 1 et 3 m de hauteur sur les deux arbres les plus près du centre de chaque station et en appliquant la biomasse moyenne par thalle à la densité des arbres par site d'échantillonnage. La biomasse par thalle a été évaluée en recueillant 20 thalles à la troisième station de chaque site d'échantillonnage.

Les lichens terrestres constituent la base de l'alimentation du caribou (Gauthier *et al.* 1989; Cumming 1992; Timmermann 1998) alors que celle de l'orignal comprend principalement les feuilles et les ramilles des essences décidues (Crête et Jordan 1981). Nous avons considéré que les sites supportant ≥ 400 kg/ha de lichens terrestres, soit la biomasse notée dans la toundra forestière (316-1992 kg / ha; Crête *et al.* 1990), constituaient de bons sites d'alimentation pour le caribou alors que ceux offrant $\geq 10\,000$ tiges/ha de brout décidé étaient favorables à l'orignal (Courtois *et al.* 1998). Finalement, un couvert latéral $\geq 60\%$ s'est avéré adéquat pour l'orignal (Courtois *et al.* 1998) ; cette valeur a été considérée suffisante pour le caribou également.

Domaines vitaux

La superficie des domaines vitaux (DV) annuels et pluri-annuels a été estimée pour les caribous ayant été repérés ≥ 10 et ≥ 20 fois respectivement, en utilisant le polygone convexe (Eddy 1977) avec 100 % des localisations à l'aide du logiciel « *Animal Movement* » (Hooge et Eichenlaub 1997). Les valeurs obtenues étaient manifestement sous-estimées (White et Garrott 1990, Girard *et al.* 2002). Cependant, chaque animal a été localisé le même nombre de fois à chacune des périodes d'échantillonnage si bien que le biais était constant, ce qui autorise les comparaisons (Girard *et al.* 2002).

Analyses statistiques

Les habitats se sont vus assigner un ordre de préférence, plutôt que d'être classifiés comme sélectionnés ou évités, parce que la sélection et l'évitement dépendent grandement de la façon de définir la disponibilité (Johnson 1980). Conformément aux recommandations de Aebischer *et al.* (1993), les analyses de préférence (% utilisé / % disponible) ont été réalisées en utilisant l'animal comme unité d'échantillonnage. Les valeurs manquantes dans la matrice des habitats utilisés ont été remplacées par une valeur (0,01 %) environ dix fois plus petite que le minimum observé dans les données. Les indices ont été standardisés pour sommer à l'unité sur chaque enregistrement, en divisant l'indice non standardisé de chaque habitat par la somme des indices non standardisés de tous les habitats. L'indice standardisé donne la probabilité de sélection qui serait obtenue si tous les habitats étaient également disponibles (Manly *et al.* 1993).

Les analyses ont été réalisées à deux échelles pour identifier 1) les préférences

révélées par la localisation du DV annuel dans le paysage forestier (échelle du domaine vital), et 2) les préférences saisonnières à l'intérieur du DV. À l'échelle du domaine vital, l'utilisation correspondait aux habitats présents dans le DV annuel alors que ceux présents dans l'aire utilisée par la harde (polygone convexe 95 % sur l'ensemble des localisations) à laquelle appartenait chaque animal étaient considérés disponibles.

À l'intérieur du domaine vital, les habitats présents (sur la carte annuelle pour tenir compte de la progression des coupes) dans une zone tampon de 275 m autour de chaque localisation ont été comparés à ceux présents dans le DV annuel de chaque animal. Le tampon correspondait à la précision moyenne des repérages télémétriques établie à l'aide de 31 colliers de position connue (Sebbane *et al.* 2002). L'utilisation d'un tampon permet de diminuer l'influence des imprécisions spatiales de la carte des habitats et des localisations télémétriques (Rettie and McLaughlin 1999). Les données recueillies durant une période donnée (mise bas, rut, hiver) et une année donnée ont été regroupées par animal pour éviter les pseudo-répliques temporelles.

Les analyses de préférence (Aebischer *et al.* 1993) ont été précédées d'une analyse de variance multivariée (Proc GLM, SAS Institute 1989) permettant d'évaluer l'effet des variables explicatives (individu, harde, année, période et leurs interactions) sur les préférences pour toutes les catégories d'habitats simultanément. L'influence des pertes d'habitat et de la fragmentation sur les préférences d'habitats a été testée en ajoutant, comme covariable, le pourcentage de milieux perturbés dans le domaine vital pluri-annuel d'un caribou donné. La préférence globale pour les milieux non perturbés par rapport aux milieux perturbés a été testée à l'aide de contrastes multivariés. Dans les analyses, les pourcentages d'utilisation et de disponibilité ont été transformés en log-

ratios en utilisant le pourcentage de plans d'eau comme dénominateur afin de diminuer la dépendance des classes d'habitat (Aebischer *et al.* 1993). La multinormalité des résidus a été évaluée à l'aide du test de Mardia (programme multnorm.sas, SAS Institute Inc.).

Lorsque l'analyse de variance montrait une influence de la fragmentation, les caribous étaient séparés en deux groupes selon l'importance des milieux fragmentés dans le domaine vital pluri-annuel (peu fragmenté = < 20 % d'habitats perturbés; très fragmenté = ≥ 20 %) et des analyses de préférence étaient effectuées pour chaque groupe. Le seuil de 20 % a été retenu en considérant l'importance relative des milieux perturbés dans le site d'étude au début du projet (20,7 %). L'effet de la fragmentation a aussi été illustré à l'aide de graphiques illustrant les changements de l'indice de sélection en fonction du pourcentage d'habitats perturbés dans le DV pluri-annuel.

La préférence pour des sites sûrs a été testée à l'aide de l'analyse de variance à plusieurs critères (année, harde, période et leurs interactions) en comparant, sur la base de chaque caribou, la distance moyenne séparant, d'une part les sites de localisations, et d'autre part le plus proche plan d'eau et la plus proche île ainsi que 2) l'altitude moyenne des localisations par rapport à celles d'un nombre équivalent de points aléatoires tirés dans le domaine vital pluri-annuel de chaque caribou. Un seuil de rejet de $P \leq 0,05$ a été retenu, sauf dans les analyses de préférence d'habitat lorsque la multinormalité des résidus n'était pas respectée même après avoir tenté plusieurs types de transformation. En pareil cas, un seuil de rejet de 0,01 était retenu.

Résultats

À la fin de 1997, juste avant le début de l'étude, les milieux perturbés occupaient

21 % de l'aire d'étude et respectivement 9, 19 et 30 % de l'aire fréquentée par les trois hardes étudiées (figure 2a). Les superficies fragmentées par harde augmentaient à 12, 26 et 42 % respectivement si l'on incluait une zone tampon de 500 m autour des habitats perturbés. Pour mettre en évidence les effets de la fragmentation, les trois hardes du site d'étude (Manicouagan, Manouane et Pipmuacan) ont été nommées HARDE12, HARDE26 et HARDE42, respectivement, en fonction de l'importance des milieux fragmentés dans l'aire utilisée (figure 2a).

Caractéristiques des habitats

D'après l'inventaire de végétation, les classes d'habitats retenues possèdent des caractéristiques très différentes (tableau 1). La surface terrière des résineux ($\geq 9 \text{ m}^2/\text{ha}$) n'est importante que dans les peuplements résineux avec ou sans lichens. Ces peuplements ont en général 75 à 100 ans. Les âges réels seraient d'environ 15 à 25 ans plus élevés si l'âge avait été évalué au collet des arbres (sapin baumier : 15-17 ans; épinette noire 21-26 ans; Sirois 1997). Les arbres feuillus sont en général peu abondants. Leur surface terrière moyenne atteint à peine $3,3 \text{ m}^2/\text{ha}$ dans les feuillus et mélangés montrant qu'il s'agit principalement de sites en régénération. Le couvert vertical (canopée) est relativement faible dans la plupart des milieux ($< 54 \%$), même dans les résineux sans lichen. Cette constatation et l'abondance des gaulis montrent que ces derniers sont souvent inéquiennes.

À en juger par la densité des gaulis résineux (DHP : 2-9 cm) et de la régénération résineuse ($< 2 \text{ cm}$), les jeunes conifères sont bien établis sauf dans les milieux ouverts et les tourbières, vraisemblablement parce que les premiers sont très jeunes alors que la croissance des arbres est très lente dans les seconds. La densité du brout feuillu est élevée

dans les feuillus et mélangés (14 021 tiges/ha), moyenne (7 200 tiges/ha) dans les peuplements en régénération résineuse et plutôt faible dans les autres habitats (≤ 2613 tiges/ha). Le couvert latéral est élevé (≥ 60 %) ou moyen (40-50 %) dans tous les milieux sauf dans les tourbières et les milieux ouverts ($\leq 25,5$ %).

Le recouvrement au sol est dominé par les mousses (32-84 %) dans tous les milieux sauf dans les milieux ouverts, caractérisés principalement par des sols nus et des débris, et dans les résineux avec lichens qui étaient dominés par les lichens. Les graminées ne sont importantes que dans les tourbières. Les éricacées sont fréquentes surtout dans les peuplements en régénération résineuse (45 % de recouvrement). La biomasse des lichens terrestres est élevée (724-5119 kg/ha) dans les résineux avec lichens, les peuplements en régénération résineuse et les landes sans lichen. Les lichens arboricoles ne sont présents à toutes fins utiles que dans les résineux avec ou sans lichens terrestres ($\geq 3,3$ kg/ha).

Malgré d'importantes différences entre les classes d'habitat, la strate arborescente des milieux perturbés se distingue de celle des milieux non perturbés par une surface terrière en résineux, une hauteur, un âge et un couvert vertical inférieurs. La strate arbustive de ces milieux comporte moins de gaulis résineux et présente une régénération résineuse moins dense. Par contre, les milieux perturbés comportent plus de brout feuillu. On y note également un moins grand recouvrement de lichens et de mousses dans la strate herbacée. Finalement, la biomasse de lichens terrestres et arboricoles y est plus faible.

L'habitat différait selon l'altitude (figure 2b). Les plans d'eau étaient plus nombreux entre 300 et 500 m, les résineux avec ou sans lichens étaient mieux représentés

à ≥ 400 m alors que les milieux ouverts, ceux en régénération résineuse et les peuplements feuillus ou mélangés se retrouvaient principalement à < 400 m.

L'importance des tourbières et des landes sans lichen variait peu selon l'altitude.

Préférences attendues en fonction de l'alimentation et du couvert

Compte tenu des résultats de l'inventaire de végétation, on s'attendrait à ce que le caribou préfère les résineux à lichens, les sites en régénération résineuse et les landes si la sélection vise prioritairement à combler les besoins alimentaires (tableau 3). Le tableau 1 suggère l'ordre de préférence suivant : $RL > RR = LL > FM = RS > OV = TB$. Puisque TB est le seul à fournir une quantité notable de graminées, il devrait être très recherché au printemps. À l'opposé, si les caribous cherchent d'abord un couvert latéral qui pourrait diminuer leur visibilité face aux prédateurs, l'ordre de préférence attendu serait $RS = RR = FM > LS = RL > OV = TB$. De plus, la préférence pour les plans d'eau devrait être marquée à cause de leur importance comme voie d'échappement aux prédateurs (Bergerud 1985). Finalement, si l'isolement par rapport à l'orignal devait primer (Bergerud 1996; Cumming *et al.* 1996; Seip 1992), l'importance du brouet disponible mènerait à l'ordre de préférence suivant : $LS > TB = RL > OV > RS > RR > RF$.

Sélection d'habitat à l'échelle du domaine vital

L'analyse de variance multivariée n'a pas révélé d'effet d'année ($F_{[14,92]} = 1,29$; $P = 0,2310$). Par contre, la sélection variait selon les hardes ($F_{[14,112]} = 3,82$; $P < 0,0001$) et selon l'importance des milieux perturbés dans le domaine vital pluri-annuel des caribous ($F_{[7,46]} = 68,71$; $P < 0,0001$). Les interactions n'étaient pas significatives. L'analyse par

contraste a montré que les caribous préféraient nettement les milieux non perturbés ($F_{[1,62]} = 16,69$; $P < 0,0001$; figure 3).

Par rapport aux habitats présents dans l'aire utilisée par chaque harde, les domaines vitaux étaient localisés dans des sites comportant plus de plans d'eau, plus de résineux avec et sans lichens et plus de tourbières. Les préférences variaient quelque peu entre les hardes. Dans la HARDE12, la plus grande préférence allait aux résineux sans lichen, suivis des plans d'eau et des tourbières; les préférences globales étaient les suivantes : $RS > EA = TB > RL > LS > OV = RR > FM$. Dans la HARDE26, les préférences à l'échelle du domaine vital étaient équivalentes pour les plans d'eau, les tourbières et les résineux sans lichen ($EA = RS = TB > RL > OV = RR = LS = FM$). Les préférences étaient similaires pour les caribous de la HARDE42, avec toutefois une préférence plus grande pour les résineux sans lichen ($RS > EA = TB = RL > RR > OV = LS = FM$).

La préférence des caribous différait selon qu'ils vivaient dans des milieux peu ou très fragmentés (figure 4a). Les caribous du premier groupe préféraient nettement les milieux non perturbés ($F_{[1,45]} = 110,66$; $P < 0,0001$). Les habitats préférés étaient les résineux sans lichen et les plans d'eau suivis des résineux avec lichens et des tourbières ($RS = EA > RL = TB > RR > OV = FM = LS$). Pour les caribous vivant dans des environnements très fragmentés, la préférence globale pour les milieux non perturbés n'existait plus ($F_{[1,14]} = 0,86$; $P = 0,3691$) principalement à cause d'une diminution de la préférence pour les résineux sans lichen et les plans d'eau et d'une augmentation de la préférence pour les résineux en régénération et les landes sans lichen ($TB = RL > RS = RR > EA = OV = FM = LS$). Les effets de la fragmentation ne semblaient pas dus à des

individus marginaux vivant dans des paysages très fragmentés. Lorsque la fragmentation augmentait, on notait une diminution graduelle de la préférence des milieux non perturbés accompagnée d'un accroissement de la préférence pour les milieux perturbés. À titre d'exemple, l'effet de la fragmentation sur la préférence pour les résineux sans lichen et les milieux ouverts non régénérés est illustré aux figures 4b et 4c.

Sélection d'habitat à l'intérieur du domaine vital

L'analyse de variance a montré que la sélection à l'intérieur du domaine vital annuel dépendait des interactions entre la période et la harde ($F_{[28,596,34]} = 3,52$; $P < 0,0001$) et entre l'année et la harde ($F_{[14,330]} = 2,44$; $P = 0,0028$). Les autres interactions n'étaient pas significatives et l'importance des milieux perturbés à l'intérieur du domaine vital pluri-annuel n'influait que faiblement les préférences d'habitat ($F_{[7,165]} = 1,77$; $P = 0,0959$). À cette échelle, l'analyse par contraste n'a pas révélé de préférence globale plus grande pour les milieux non perturbés, ni chez l'ensemble des caribous ($F_{[1,55]} = 0,20$; $P = 0,6604$), ni chez ceux qui fréquentaient des milieux peu ($F_{[1,41]} = 0,00$; $P = 0,9928$) ou très ($F_{[1,11]} = 0,03$; $P = 0,8702$) fragmentés.

Durant la mise bas, les caribous de la HARDE12 recherchaient les résineux sans lichen, les tourbières puis les résineux avec lichens ($RS > TB > RL > FM > RR = LS = OV = EA$; figure 5). Pour la HARDE26, on notait une préférence très marquée, les résineux sans lichen y étant presque deux fois plus recherchés que les résineux avec lichens, les tourbières et les peuplements en régénération résineuse qui suivaient en ordre de préférence ($RS > RL > TB = RR > OV = FM = LS = EA$). Les caribous de la HARDE42 préféraient les résineux sans lichen suivis par les résineux avec lichens et les

tourbières ($RS > TB = RL > RR > OV = FM = LS > EA$).

Durant le rut, les caribous montraient une plus grande préférence pour les habitats offrant une faible canopée. Dans la HARDE12, ils montraient une sélection similaire pour les résineux avec lichens, les tourbières, les résineux en régénération et les résineux sans lichen ($RL = TB = RR = RS > LS = FM > OV = EA$). Dans la HARDE26, les préférences étaient similaires avec toutefois une prépondérance pour résineux avec lichens ($RL > TB = RR = RS > LS > OV = FM = EA$). Dans la HARDE42, c'était les tourbières suivies des résineux avec et sans lichens qui étaient préférées ($TB > RL = RS > RR > FM = LS > OV = EA$).

C'est durant l'hiver que la sélection était la moins prononcée. Les trois habitats préférés étaient toujours les résineux avec et sans lichens ainsi que les tourbières mais certains milieux perturbés étaient parfois recherchés. Les habitats préférés étaient les résineux avec ou sans lichens dans la HARDE12 ($RS = RL > TB > RR = FM > OV > LS = EA$), les tourbières dans la HARDE26 ($TB > RS = RL = RR = LS > FM > OV = EA$) alors que la préférence allait aux résineux sans lichen dans la HARDE42 ($RS > TB = RL = RR = FM = LS > OV = EA$).

Les différences annuelles étaient peu prononcées, les changements n'impliquant généralement qu'un ou deux habitats dont le rang changeait d'une unité (HARDE12 : 1998-1999 : $TB = RS = RL > FM > RR > LS = OV = EA$; 1999-2000 : $RS > RL = TB > RR > FM > OV = LS = EA$; HARDE26 : 1998-1999 : $RS > RL > TB > RR > FM = LS > OV = EA$; 1999-2000 : $RL > RS = TB = RR > FM = LS = OV = EA$; HARDE42 : 1998-1999 : $RS = TB = RR > RL > LS > FM > OV = EA$; 1999-2000 : $RS = TB = RL > RR = LS = FM > OV = EA$).

Utilisation de sites sûrs

Les caribous de la HARDE26 étaient localisés à une plus grande distance d'un plan d'eau (501 ± 25 m; $P < 0,05$; ($F_{[2,56]} = 7,05$; $P = 0,0019$) que ceux des la HARDE12 (430 ± 24 m) ou de la HARDE42 (362 ± 18 m). Par contre, la distance moyenne d'un plan d'eau ne changeait pas selon la période de l'année ni en fonction des autres variables explicatives étudiées ($P > 0,05$). La distance d'un plan d'eau ne différait pas entre des localisations aléatoires et celles de caribous, sauf pour la HARDE26 en hiver alors que les caribous se retrouvaient légèrement plus loin d'un plan d'eau ($+93 \pm 32$ m).

La distance d'une île dépendait de l'interaction entre la harde et la période de l'année ($F_{[4,181]} = 5,28$; $P = 0,0005$). Des différences entre les périodes n'étaient notées que pour les HARDE12 et HARDE26. Dans la HARDE12 les caribous étaient localisés plus près d'une île durant l'hiver (hiver : 979 ± 198 m) que durant la mise bas (1930 ± 288 m) ou le rut (1532 ± 169 m) alors que c'était l'inverse pour la HARDE26, (hiver : 1790 ± 144 m; mise bas : 1546 ± 164 ; rut : 14107 ± 187 m) et qu'aucune différence saisonnière n'était notée dans la HARDE42 (hiver : 1580 ± 160 m; mise bas : 1494 ± 146 ; rut : 1558 ± 146 m). Lorsqu'on comparait les localisations télémétriques à des sites aléatoires, on notait une interaction entre la harde et la période ($F_{[4, 173]} = 2,79$; $P = 0,0278$) pour la distance d'une île, la différence n'étant significative que pour la HARDE26 durant le rut (-314 ± 140 m) et pour la HARDE12 durant l'hiver (-724 ± 167 m). Dans ces deux cas les caribous étaient localisés plus près d'une île que ne l'étaient des localisations aléatoires.

L'altitude des sites de localisation variait selon la harde ($F_{[2,56]} = 5,26$; $P = 0,0081$), l'année ($F_{[1,73]} = 10,52$; $P = 0,0014$), la période de l'année ($F_{[2,73]} = 29,21$; $P <$

0,0001) et l'on notait une interaction entre la harde et la période ($F_{[4,73]} = 7,85$; $P < 0,0001$). Les caribous de la HARDE12 étaient localisés à une altitude légèrement plus basse (moyenne $\pm$ erreur type : 502 ± 7 m) que ceux de la HARDE26 (565 ± 6 m) ou de la HARDE42 (512 ± 5 m). De même, les caribous fréquentaient des altitudes plus élevées en 1998-1999 (537 ± 5 m) que durant l'année suivante (516 ± 5 m). Dans les HARDE12 et HARDE26, les caribous étaient localisés à des altitudes plus élevées durant la mise bas que durant le rut ou l'hiver (tableau 2). Finalement, les caribous des trois hardes utilisaient des sites plus élevés ($P < 0,01$) que des localisations aléatoires dans leur domaine vital pluri-annuel durant la mise bas (HARDE12 : $+59 \pm 9$ m; HARDE26 : $+39 \pm 10$ m; HARDE42 : $+22 \pm 8$ m). La même situation existait durant le rut mais chez les HARDE12 ($+23 \pm 11$, $P = 0,0338$) et HARDE42 ($+24 \pm 8$, $P = 0,0040$). En hiver, les caribous des HARDE12 (43 ± 11 m; $P < 0,0001$) et HARDE26 (19 ± 11 m) fréquentaient des altitudes plus basses que des localisations aléatoires dans leur DV ($P < 0,0560$).

Discussion

Chronoséquence après perturbation

Nous n'avons pas étudié en détail la chronoséquence après perturbation dans notre site d'étude. Cependant, on notait une plus grande abondance des lichens dans les milieux en régénération que dans les milieux ouverts. Ceci suggère un rétablissement progressif à partir des lichens qui n'ont pas été détruits lors des perturbations. Après des feux sévères, les lichens s'établissent normalement en une quinzaine d'années et mettent environ 65 ans avant de couvrir tout le parterre forestier (Morneau et Payette 1989). Cependant, des lichens terrestres peuvent persister pendant quatre à cinq ans après des feux de cime

(Schaefer et Pruit 1991) ou des coupes d'hiver (Sulyma et Coxon 2001). Webb (1998) a également noté la persistance de lichens de fin de succession à la suite de la coupe et du scarifiage lesquels étaient remplacés par des espèces pionnières après quelques années.

Dans la pessière noire, la régénération résineuse s'établit habituellement en quelques années après un feu si le réservoir de graines est adéquat (Morneau et Payette 1989). Dans notre site d'étude, seulement le tiers des superficies coupées comportait une régénération dominée par les jeunes résineux (figure 2). Les autres sites supportaient une régénération mélangée ou s'étaient transformés en landes sans lichen. De plus, les sites en régénération résineuse comportaient une importante strate arbustive feuillue (tableau 1). Nous n'avons pas séparé les sites en régénération d'après leur origine, mais dans les sites coupés à l'été, on note fréquemment un renversement de la dominance des conifères au profit des feuillus qui sont favorisés par la perturbation du sol (Harvey et Bergeron 1989; Carleton et McLellan 1994; Nguyen-Xuan *et al.* 2000; Coxon et Marsh 2001).

Qualité du milieu pour le caribou

Notre première hypothèse stipulait que les paysages fragmentés et non fragmentés offraient une capacité de support suffisante pour le caribou. La biomasse des lichens terrestres et arboricoles (P1) était plus faible dans les milieux perturbés que dans les milieux non perturbés. Pour les lichens terrestres, la différence était cependant largement dépendante des valeurs trouvées dans les résineux avec lichens qui supportaient des biomasses 10 à 50 fois plus grandes que tous les autres milieux. Les sites en régénération feuillue ou résineuse de même que les landes sans lichen, comportaient des biomasses de lichens terrestres aussi élevées que dans la toundra forestière du nord du Québec (316-

1992 kg / ha; Crête *et al.* 1990), laquelle supporte des densités de caribous environ 70 fois plus grandes ($110/100 \text{ km}^2$; Messier *et al.* 1988) que dans notre site d'étude ($1,6/100 \text{ km}^2$; chapitre 6). De même, les landes sont propices au développement des plantes herbacées recherchées par le caribou en hiver et au printemps (Saperstein 1996; Timmermann 1998). Notons que ces milieux avaient été classifiés sans lichen sur les images satellitales parce que le recouvrement de la strate lichénique était inférieur au seuil de détection du satellite (40-45 %). Il semble donc peu probable que l'évitement des milieux perturbés soit dû à une faible biomasse de lichens.

Conformément à notre prédiction (P2), les milieux perturbés comprenaient plus de brout feuillu que les milieux non perturbés. La différence était surtout notable pour les sites en régénération qui supportaient entre 7 000 et 14 000 tiges de brout/ha, des milieux très attractifs pour l'orignal (Courtois *et al.* 1998). Cependant, les milieux perturbés étaient très hétérogènes en terme de brout disponible. Les landes sans lichen semblaient plus propices au caribou qu'à l'orignal, les lichens y étant moyennement abondants et le brout plutôt rare. Les sites en régénération résineuse offraient un attrait non négligeable pour les deux cervidés, la biomasse de lichens terrestres et le brout étant moyennement abondants. Finalement, les milieux ouverts n'offraient aucun attrait particulier pour les deux cervidés. La strate basse y était dominée par les mousses, les débris ligneux et le sol nu. De plus, ils contenaient peu de lichens et peu de brout.

En terme de couvert, les sites en régénération et les résineux sans lichen étaient excellents alors que les landes et les résineux à lichens offraient un couvert de qualité moyenne.

Sélection d'habitat à l'échelle du domaine vital

Notre deuxième hypothèse mentionnait que le caribou forestier n'établit pas son domaine vital en fonction de la nourriture disponible mais qu'il choisit plutôt des sites qui diminuent les risques de prédation. À cette échelle, la préférence pour les résineux avec lichens n'était pas très prononcée (P3). Les peuplements feuillus et mélangés étaient évités (P4). Il en était de même pour les sites en régénération résineuse, même s'ils comportaient des lichens terrestres. À l'échelle du domaine vital, les caribous ont recherché principalement les milieux comportant des plans d'eau et des résineux sans lichen (P5). Les plans d'eau permettent la fuite en cas de danger et ils donnent accès à des sites sûrs, soit des petites îles ou des presqu'îles (Bergerud *et al.* 1990). De leur côté, les résineux sans lichen offrent un couvert latéral important (65 %) et ils forment une matrice continue de grande superficie qui permet la dispersion des caribous, favorisant ainsi l'évitement des prédateurs (Bergerud et Page 1987). Les tourbières étaient le troisième habitat préféré par les caribous dans deux des trois hardes. Ces milieux comportent peu de nourriture et peu de couvert pour le caribou mais il s'agit d'un habitat ouvert qui pourrait alors faciliter la détection des prédateurs et la fuite. Compte tenu de ces observations, il semble probable que l'évitement des prédateurs soit le critère de sélection d'habitat prépondérant à l'échelle du domaine vital, ce qui supporte notre deuxième hypothèse. Les caribous montrent néanmoins une préférence importante pour les résineux avec lichens si bien que la recherche de nourriture semble jouer un rôle non négligeable.

Sélection d'habitat à l'intérieur du domaine vital

Nous avons noté des changements dans la sélection d'habitat en fonction de la période de l'année (figure 5). Cependant, c'était toujours les mêmes habitats, soit les résineux sans lichen, les résineux avec lichens et les tourbières, qui furent préférés. Seule leur importance relative changeait au cours de l'année. Ces résultats se comparent à ceux obtenus en Saskatchewan où les caribous préféraient les tourbières et les peuplements d'épinette noire et évitaient les milieux perturbés tout au long de l'année, avec peu de différence entre les sept populations étudiées (Rettie et Messier 2000).

L'élément le plus marquant à l'intérieur du domaine vital était la très faible préférence pour les plans d'eau. Comme la distance des localisations par rapport à un plan d'eau ne différait généralement pas de celles de sites aléatoires, ceci laisse entendre que l'évitement des prédateurs serait moins important qu'à l'échelle du domaine vital. Cette observation semble confirmée par le fait que les animaux ne recherchaient pas activement les abords des plans d'eau ni les îles. Les femelles suitées auraient peut-être une plus grande propension à rechercher les abords des plans d'eau, particulièrement durant la mise bas. Cependant, nos repérages télémétriques étaient effectués en avion, si bien qu'il n'a pas été possible de catégoriser les femelles en fonction de leur statut reproducteur bien qu'elles étaient presque toutes gestantes à la fin de l'hiver (chapitre 6). Rettie et Messier (2000) n'ont pas non plus noté de différence entre les femelles suitées et non suitées. Ils expliquent ce résultat par la difficulté de connaître précisément le statut reproducteur des femelles durant la mise bas; de plus, à partir de l'été, les faons sont aussi mobiles que les adultes si bien que le comportement des femelles avec et sans faons pourrait être semblable.

Nous avons noté une sélection plus marquée durant la mise bas. Les habitats préférés étaient les résineux sans lichen, particulièrement dans la HARDE26. Ces milieux offrent un très bon couvert latéral. De plus, durant la mise bas, les caribous se retrouvaient à des altitudes plus élevées que l'altitude moyenne de leur domaine vital, et chez deux des trois hardes, on les retrouvait à une altitude plus élevée que durant le rut ou l'hiver. Les résineux avec et sans lichens se retrouvent en plus grande abondance en altitude (figure 2) mais les changements d'altitude ne semblent pas majoritairement reliés à la recherche de nourriture puisque les caribous préféraient davantage les résineux sans lichen à cette période de l'année. Il pourrait plutôt s'agir d'une stratégie d'évitement des prédateurs telle que notée chez le caribou montagnard (Bergerud *et al.* 1990; Seip 1992; Johnson 2000). En Colombie-Britannique, la prédation par le loup est plus importante dans les vallées qu'en altitude parce que l'orignal y est plus abondant (Seip 1992; Bergerud 1996). Dans notre cas aussi, nous ne pouvons ignorer l'influence des changements d'altitude sur la prédation puisque l'importance des milieux feuillus et mélangés, très propices à l'orignal particulièrement dans la pessière à mousses (Crête et Courtois 1997), diminue en fonction de l'altitude (figure 2). La préférence pour les résineux sans lichen et les changements d'altitude suggèrent donc une prépondérance pour l'évitement des prédateurs durant la mise bas (P6).

Les préférences étaient moins marquées en automne et en hiver. Les habitats préférés étaient toujours les résineux avec et sans lichens et les tourbières mais les sites en régénération résineuse et, dans la HARDE26, les landes gagnaient en importance. Ces observations ne contredisent pas nos prédictions à l'effet que les caribous recherchent des milieux ouverts à la recherche de partenaires sexuels durant l'automne (P7) alors que la

quête de nourriture serait prédominante à l'hiver (P8). Cependant, les habitats choisis répondent aussi aux besoins d'évitement des prédateurs. Ces observations laissent peut-être entrevoir, qu'à l'intérieur du domaine vital, les caribous cherchent un compromis entre l'évitement des prédateurs, la recherche de partenaires et la quête alimentaire peu importe la période de l'année, mais en changeant la priorité durant le cycle vital.

Influence de la fragmentation sur les préférences d'habitats

Conformément à notre troisième hypothèse, les pertes d'habitat et la fragmentation de la forêt influençaient la sélection d'habitat à l'échelle du domaine vital annuel. Tel que prédit (P9), les caribous devenaient nettement moins sélectifs en milieu fragmenté, tous les habitats ayant des préférences semblables (figure 4).

La diminution de la préférence pour les résineux sans lichen n'était pas proportionnelle à la perte nette d'habitat (figure 4b). La préférence diminuait plus rapidement que ce qui était prévisible par l'accroissement de l'importance des milieux perturbés dans le paysage jusqu'à ce que ceux-ci couvrent environ 20 % du domaine vital pluri-annuel (figure 4b). Ceci laisse présager un important effet de la fragmentation du milieu sur le caribou (Andrén *et al.* 1997). L'utilisation d'habitats moins propices en présence de milieux fragmentés pourrait s'expliquer par la priorité accordée à la dispersion comme mesure d'évitement de la prédation (Bergerud et Page 1987). Les caribous étant philopatriques, ce comportement pourrait aussi refléter la répartition avant perturbation alors que les habitats étaient de bonne qualité (Rettie et Messier 2000). Ceci n'est probablement pas sans conséquence pour la survie du caribou puisque les milieux perturbés sont plus susceptibles de supporter des orignaux et des loups (Cumming 1992).

D'autres travaux seraient nécessaires pour déterminer si la configuration spatiale des résineux sans lichen résiduels (taille, répartition et forme) pourrait mitiger l'effet de la fragmentation sur la sélection à l'échelle du domaine vital.

Conclusion

La sélection d'habitat était très prononcée aux deux échelles considérées, les caribous montrant une très nette préférence pour les milieux non perturbés. Trois causes peuvent expliquer l'évitement des milieux perturbés : le dérangement par les activités humaines (Bradshaw *et al.* 1995; Dyer *et al.* 2001), une diminution de la quantité de nourriture (Cichowski 1996) ou les risques de prédation (Cumming 1992). Nos résultats appuient davantage la dernière hypothèse. Le réseau routier n'est pas très développé dans le site d'étude et les activités forestières étaient concentrées dans un nombre limité de sites perturbés. D'autre part, les lichens arboricoles sont éliminés par la coupe ou le feu (Heard et Vagt 1998, présente étude), mais une partie des lichens terrestres persistent après perturbation (Schaefer et Pruitt 1991; Webb 1998; Coxson et Marsh 2001; présente étude). De plus, dans les milieux perturbés, on retrouve des plantes herbacées et des graminées utilisables durant la période sans neige (Chubbs *et al.* 1993). Finalement, la production annuelle de lichens dépasse les besoins des populations actuelles même dans les milieux perturbés (chapitre 6). Notre travail suggère que le caribou évite les milieux perturbés probablement parce qu'ils n'offrent pas un couvert de protection suffisant. Leur évitement semble durer pendant au moins une trentaine d'années suite aux perturbations puisque le caribou évitait les sites en régénération résineuse dont l'âge moyen était d'environ 27 ans. Lorsque la régénération est bien établie, les milieux perturbés

constituent des habitats propices pour l'orignal en raison du brout feuillu qu'on y retrouve (tableau 1; Courtois *et al.* 1998), particulièrement si l'entremêlement entre le brout et le couvert est élevé (Dussault 2002). Il est probable que le caribou s'éloigne de ces milieux pour s'isoler de l'orignal et du loup (Bergerud et Page 1987; Cumming *et al.* 1996; Racey *et al.* 1997). Rettie et Messier (2000) ont d'ailleurs noté une augmentation de la survie des femelles d'une population à la suite d'une diminution de leur préférence pour les jeunes forêts susceptibles de supporter des densités d'originaux plus grandes.

L'analyse de variance a détecté peu d'influence des milieux fragmentés sur la sélection d'habitat à l'intérieur du domaine vital. Par exemple, la sélection pour les résineux sans lichen avait tendance à diminuer en fonction de l'importance des milieux perturbés dans le domaine vital pluri-annuel mais la variance expliquée était faible ($0,12 < R^2 < 0,18$, selon les hardes). Une fois établis dans un domaine vital donné, les caribous semblent exploiter les habitats qui correspondent le mieux à leurs besoins saisonniers.

Comme d'autres chercheurs (Bergerud *et al.* 1990; Bradshaw *et al.* 1995; Johnson 2000; Rettie et Messier 2000; Apps *et al.* 2001; Mosnier 2003), il nous a semblé que le caribou sélectionnait son habitat de façon hiérarchique. La recherche de sites sûrs (c.-à-d. plans d'eau, résineux sans lichen) semblait le facteur dominant à l'échelle du domaine vital. À l'intérieur de celui-ci, la sélection semblait viser principalement l'évitement des prédateurs durant la mise bas. Durant le rut et l'hiver, le caribou semblait favoriser un compromis entre la recherche de partenaires, l'alimentation et l'évitement des prédateurs. Tel que suggéré par Rettie et Messier (2000), un facteur limitatif continue de dominer le comportement de sélection à des échelles successives plus fines tant que son impact

demeure plus important que celui des autres facteurs limitatifs. Dans notre cas, l'évitement des prédateurs dominait à l'échelle du domaine vital et à l'intérieur de celui-ci durant la mise bas alors que la recherche de partenaires ou la quête alimentaire semblaient prioritaires aux autres périodes.

Implications pour l'aménagement forestier

À l'échelle du domaine vital annuel, les pertes d'habitat et la fragmentation de la forêt boréale réduisent la capacité du caribou à trouver des sites sûrs, particulièrement les grands blocs résineux qu'il utilise pour s'isoler des prédateurs. Considérant l'importance de la prédation en forêt boréale (Seip 1992; Bergerud 1996; Stuart-Smith *et al.* 1997; Rettie et Messier 1998; chapitre 6), ces résultats suggèrent que la contiguïté et la connectivité des forêts résineuses matures (espace, *sensu* Bergerud *et al.* 1984) devraient être considérées prioritairement lors de l'élaboration des plans d'aménagement forestier (Stuart-Smith *et al.* 1997).

Le caribou effectue des déplacements importants à l'intérieur de grands domaines vitaux vraisemblablement pour diminuer sa vulnérabilité face à divers facteurs de mortalité dont la prédation (chapitre 6). Pour répondre à ses besoins, il fréquente des paysages peu fragmentés, où abondent les grands plans d'eau et où il sélectionne les forêts résineuses matures avec et sans lichens et les tourbières (Stuart-Smith *et al.* 1997, Rettie et Messier 1998; présente étude). Pour conserver une mosaïque acceptable dans les forêts exploitées commercialement, nous recommandons de conserver de larges blocs contigus de forêts résineuses matures centrés sur les sites actuellement utilisés. Ceci permettrait au caribou de continuer à utiliser les milieux qu'il a colonisés alors que la

contiguïté des habitats lui permettrait de se disperser en sécurité tout en ayant accès aux habitats recherchés sur une base saisonnière.

Les coupes devraient être concentrées dans les aires moins utilisées par le caribou afin de régénérer, à moyen terme, de nouveaux blocs d'habitats favorables (Racey *et al.* 1997). À l'intérieur des assiettes de coupe, des techniques variées, susceptibles de limiter l'expansion des feuillus et de protéger la strate d'alimentation du caribou devraient être encouragées. Comme la coupe totale favorise la régénération feuillue (Harvey et Bergeron 1989), des coupes partielles permettraient probablement de limiter leur expansion et de régénérer la composition et la structure inéquienne des forêts issues d'incendies de cycle très long. Des coupes d'hiver se sont avérées efficaces pour protéger les lichens terrestres (Coxon et Marsh 2001) alors que des coupes partielles dans les peuplements mûrs permettent de maintenir une partie des lichens arboricoles (Rominger *et al.* 1994). Dans les parterres de coupe déjà réalisés, des éclaircies pré-commerciales aideraient à contrôler la régénération feuillue.

Remerciements

Les auteurs sont redevables à Pierre Drapeau, James Schaefer et François Potvin qui ont commenté une version préliminaire de cet article ainsi qu'aux nombreux collaborateurs qui ont participé aux travaux de marquage, à la télémétrie et à l'inventaire des habitats. En particulier, nous désirons signaler l'importante contribution de Claude Bourgeois, Laurier Breton, Denis Guay, Bruno Rochette et Réjean Tremblay qui ont effectué la majeure partie des repérages télémétriques. Marc DeBlois a produit la carte des habitats et Gaétan Daigle nous a assisté pour les analyses statistiques. À ces personnes et à toutes les autres qui ont participé aux différentes phases du projet, nous

exprimons notre profonde gratitude. Les travaux ont été financés par la Société de la faune et des parcs du Québec, le ministère des Ressources naturelles, de la Faune et des Parcs 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

- Adams, L.G., F.J. Singer, et B.W. Dal. 1995. Caribou calf mortality in Denali National Park, Alaska. *J. Wildl. Manage.* 59: 584-594.
- Aebischer, N.J., P.A. Robertson, et R.E Kenward. 1993. Compositional analysis of habitat use from animal radio-tracking data. *Ecology* 74: 1313-1325.
- Allredge, J.R., and J.T. Ratti. 1992. Further comparison of some statistical techniques for analysis of resource selection. *J. Wildl. Manage.* 56: 1-9.
- Andrén, H., A. Delin, et A. Seiler. 1997. Population response to landscape changes depends on specialization to different landscape elements. *Oikos* 80: 193-196.
- Apps, C.D., B.N. McLellan, T.A. Kinley, et J.P. Flaa. 2001. Scale-dependent habitat selection by mountain caribou, Columbia Mountains, British Columbia. *J. Wildl. Manage.* 65: 65-77.
- Bergerud, A.T. 1985. Antipredator strategies of caribou: dispersion along shorelines. *Can. J. Zool.* 63: 1324-1329.
- Bergerud, A.T. 1996. Evolving perspectives on caribou population dynamics, have we got it right yet? *Rangifer, Spec. Issue* 9: 95-116.
- Bergerud, A.T., et J.P. Elliot. 1986. Dynamics of caribou and wolves in Northern British Columbia. *Can. J. Zool.* 64: 1515-1529.

- Bergerud, A.T., R. Ferguson, et H.E. Butler. 1990. Spring migration and dispersion of woodland caribou at calving. *Anim. Behav.* 39: 360-369.
- Bergerud, A.T., R.D. Jaminchuk, et D.R. Carruthers. 1984. The buffalo of the North: woodland caribou at calving. *Anim. Behav.* 39: 360-368.
- Bergerud, A.T., et R.E. Page. 1987. Displacement and dispersion of parturient caribou at calving as antipredator tactics. *Can. J. Zool.* 62: 1566-1575.
- Bradshaw, C.J.A., D.M. Hebert, A.B. Rippin, et S. Boutin. 1995. Winter peatland habitat selection by woodland caribou in northeastern Alberta. *Can. J. Zool.* 73: 1567-1574.
- Carleton, T.J., P. MacLelland, P. 1994. Woody vegetation responses to fire versus clear-cutting logging: a comparative survey in the central Canadian boreal forest. *Écoscience* 1: 141-152.
- Chubbs, T.E., L.B. Keith, S.P. Mahiney, et M.J. McGrath. 1993. Response of woodlndand caribou (*Rangifer tarandus*) to clear-cutting in east-central Newfoundland. *Can. J. Zool.* 71: 487-493.
- Cichowski, D. 1996. Managing woodland caribou in west-central British Columbia. *Rangifer*, Spec. Issue 9: 119-126.
- Courtois, R., J.-P. Ouellet, et B. Gagné. 1998. Characteristics of cutovers used by moose (*Alces alces*) in early winter. *Alces* 34: 201-211.
- Coxon, D.S., et J. Marsh. 2001. Lichen chronosequences (postfire and postharvest) in logepole pine (*Pinus contorta*) forests of northern interior British Columbia. *Can. J. Bot.* 79: 1449-1464.
- Crête, M., et R. Courtois. 1997. Limiting factors might obscur population regulation of moose (Cervidae: *Alces alces*) in unproductive forests. *J. Zool.* 242: 765-781.

- Crête, M., et P.A. Jordan. 1981. Régime alimentaire des orignaux du sud-ouest québécois pour les mois d'avril à octobre. *Can. Field-Nat.* 95: 50-56.
- Crête, M., C. Morneau, et R. Nault. 1990. Biomasse et espèces de lichens terrestres pour le caribou dans le nord du Québec. *Can. J. Bot.* 68: 2047-2053.
- Cumming, H.G. 1992. Woodland caribou: facts for forest managers. *For. Chronicle* 68: 481-491.
- Cumming, H.G., et D.B. Beange. 1987. Dispersion and movements of woodland caribou near Lake Nipigon, Ontario. *J. Wildl. Manage.* 51: 69-79.
- 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, Spec. Issue* 9: 81-94.
- Cumming, H.G., et B.T. Hyer. 1998. Experimental log hauling through a traditional caribou wintering area. *Rangifer, Spec. Issue* 10: 241-258.
- Darby, R., et L.S. Duquette. 1986. Woodland caribou and forestry in northern Ontario, Canada. *Rangifer, Spec. Issue* 1: 87-93.
- Dussault, C. 2002. Influence des contraintes environnementales sur la sélection de l'habitat de l'orignal (*Alces alces*). Thèse de PhD, Université Laval. Ste-Foy, Québec.
- Dyer, S.J., J.P. O'Neill, S.M. Wasel, et S. Boutin. 2001. Avoidance of industrial development by woodland caribou. *J. Wildl. Manage.* 65: 531-542.
- Eddy, W.F. 1977. A new convex Hull algorithm for planar sets. *ACM Trans. Math. Software* 3: 398-403.
- Gauthier, L., R. Nault, and M. Crête. 1989. Variations saisonnières du régime alimentaire

des caribous du troupeau de la rivière George, Québec nordique. *Naturaliste can.* 116: 101-112.

Gingras, A., A. Audy, and 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, Direction de la gestion des espèces et des habitats. Québec, Québec. 58 p.

Girard, I., J.-P. Ouellet, R. Courtois, C. Dussault, et L. Breton. 2002. Effects of sampling effort based on GPS telemetry on home range size estimations. *J. Wildl. Manage.* 66: 1290-1300.

Harvey, B.D., et Y. Bergeron. 1989. Site patterns of natural regeneration following clear-cutting in northwestern Quebec. *Can. J. For. Res.* 19: 1458-1469.

Heard, D.C., et K.L. Vagt. 1998. Caribou in British Columbia: a 1996 status report. *Rangifer, Spec. Issue* 10: 117-123.

Hooge, P.N., et B. Eichenlaub. 1977. Animal movement extension to Arc View. Version 1.1. Alaska Biological Science Center, U.S. Geological Survey, Ak, USA.

James, A.C., et A.K. Stuart-Smith. 2000. Distribution of caribou and wolves in relation to linear corridors. *J. Wildl. Manage.* 64: 154-159.

Johnson, D.H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61: 65-71.

Johnson, C.J. 2000. A multi-scale behavioural approach to understand the movements of woodland caribou. PhD Thesis, University of Northern British Columbia. 210 p.

Manly, B.F.J., L.L. McDonald, et D.L. Thomas. 1993. Resource selection by animals.

Statistical design and data analysis for field studies. Chapman & Hall, London, UK.

Messier, F., J. Huot, D. Le Hénaff, et S. Luttich. 1988. Demography of the George River

caribou herd: evidence of population regulation by forage and range expansion.

Arctic 47: 279-287.

Morneau, C., et S. Payette. 1989. Postfire lichen-spruce woodland recovery at the limit of the boreal forest northern Quebec. Can. J. Bot. 67: 2770-2782.

Mosnier, A. 2003. Habitat selection and home-range dynamics of the Gaspé caribou : a hierarchical analysis. Can. J. Zool. 81: 1174-1184.

Nguyen-Xuan, T., Y. Bergeron, D. Simard, J. Fyles, et D. Paré. 2000. The importance of forest floor disturbance in the early regeneration patterns of the boreal forest of western and central Québec: a wildfire versus logging comparison. Can. J. For. Res. 30: 1353-1364.

Nudds, T.D. 1977. Quantifying the vegetation structure of wildlife cover. Wildl. Soc. Bull. 5: 113-117.

Oksanen, L. 1992. Evolution of exploitation ecosystems. I. predation, foraging ecology and population dynamics in herbivores. Evol. Ecol. 6: 15-33.

Paré, M., et J. Huot. 1985. Inventaire du caribou de la partie centrale de la péninsule Québec-Labrador de 1981 à 1984. Université Laval. Ste-Foy, Québec. 61 p.

Potvin, F. 1998. La martre d'Amérique (*Martes americana*) et la coupe à blanc en forêt boréale: une approche télémétrique et géomatique. Thèse de Ph. D., Université Laval. Ste-Foy, Québec. 245 p.

Potvin, F., et L. Breton. 1988. Use of net gun for capturing white-tailed deer, *Odocoileus virginianus*, on Anticosti Island, Québec. Can. Field-Nat. 102: 697-700.

Racey, G., A. Harris, T. Armstrong, L. Gerrish, R. Schott, J. McNicol, et R. Gollat. 1997. Landscape planning for the conservation of forest dwelling woodland caribou.

- Ontario Ministry of Natural Resources, northwestern region. 53 p.
- Rettie, W.J., et F. Messier. 1998. Dynamics of Woodland caribou populations at the southern limit of their range in Saskatchewan. *Can. J. Zool.* 76: 251-259.
- Rettie, W.J., et F. Messier. 2000. Hierarchical habitat selection by woodland caribou: its relationship to limiting factors. *Ecography* 23: 466-478.
- Rettie, W.J., et P.D. McLoughlin. 1999. Overcoming radiotelemetry bias in habitat-selection studies. *Can. J. Zool.* 77: 1175-1184.
- Rominger, E.M., L. Allen-Johnson, et J.L. Oldemeyer. 1994. Arboreal lichen in uncut and partially cut subalpine fir stands in woodland caribou habitat. northern Idaho and Southeastern British Columbia. *For. Ecol. Manage.* 70: 195-202.
- Samson, C., et J. Huot. 1998. Movements of female black bears in relation to landscape vegetation type in southern Québec. *J. Wildl. Manage.* 62: 718-727.
- Saperstein, L. 1996. Winter forage selection by barren-ground caribou: effects of fire and snow. *Rangifer, Spec. Issue* 9: 237-238.
- SAS Institute Inc. 1989. SAS/STAT user's guide. SAS Institute Inc., Cary, N.C.
- Schaefer, J.A. 1996. Canopy, snow, and lichens on woodland caribou range in southeastern Manitoba.. *Rangifer, Spec. Issue* 9: 239-244.
- Schaefer, J.A., et W.O. Pruitt. 1991. Fire and woodland caribou in southeastern Manitoba. *Wildl. Monogr.* 116: 1-39.
- Schwartz, C.C., et A.W. Franzmann. 1989. Bears, wolves, moose, and forest succession: some management considerations on the Kenai Peninsula, Alaska. *Alces* 25: 1-10.
- Sebbane, A., R. Courtois, S. St-Onge, L. Breton, et P.-É. Lafleur. 2002. Utilisation de l'espace et caractéristiques de l'habitat du caribou forestier de Charlevoix, entre

- l'automne 1998 et l'hiver 2001. Société de la faune et des parcs du Québec. 59 p.
- Seip, D.R. 1991. Predation and caribou populations. *Rangifer*, Spec. Issue 7: 46-52.
- Seip, D.R. 1992. Factors limiting woodland caribou populations and their interrelationships with wolves and moose in southeastern British Columbia. *Can. J. Zool.* 70: 1494-1503.
- Sirois, L. 1997. Distribution and dynamics of Balsam fir (*Abies balsamea* [L.] Mill.) at its northern limit in the James Bay area. *Écoscience* 4: 340-352.
- Smith, K.G., E.J. Ficht, D. Hobson, D., T.C. Sorenson, et D. Hervieux. 2000. Winter distribution of woodland caribou in relation to clear-cut logging in west-central Alberta. *Can. J. Zool.* 78: 1433-1440.
- 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. *J. Wildl. Manage.* 61: 622-633.
- Sulyma, R., D.S. Coxon. 2001. Microsite displacement of terrestrial lichens by feather moss mats in late seral pine-lichen woodlands of northcentral British Columbia. *Bryologist* 104: 505-516.
- Timmermann, H.R. 1998. Use of mixedwood sites and forest cover by woodland caribou. Ontario Ministry of Natural Resources, Thunder Bay, Ontario. 15 p.
- Webb, E.T. 1998. Survival, persistence and regeneration of the reindeer lichens, *Cladonia stellaris*, *C. rangiferina*, and *C. mitis* following clearcut logging and forest fire in northwestern Ontario. *Rangifer*, Spec. Issue 10: 41-47.
- White, G.C., et R.A. Garrott. 1990. Analysis of wildlife radio-tracking data. Colorado state University. Department of Fishery and Wildlife Biology. 383 p.

Tableau 1. Principales caractéristiques des habitats inventoriés dans le site d'étude en juin 1999 et différences entre les milieux perturbés et non perturbés. Feuillu_M = feuillus et mélangés mûrs et en régénération; Rég_rés = régénération résineuse.

	Milieux perturbés (FR)				Milieux non perturbés (NF)			P
	Ouvert	Lande	Feuillu_M	Rég_rés	Tourbière	Résineux	Lichens	NF vs. FR
	N=25	N=4	N=14	N=5	N=16	N=46	N=26	
Strate arborescente (DHP ≥ 9cm)								
ST ^a résineux (m ² /ha)	0,1 ± - ^{bcd}	0,1 ±0,1	4,5 ± 1,6	1,0 ±0,6	0,1 ±0,1	18,0 ± 1,1	8,9 ± 1,2	**
ST feuillus (m ² /ha)	0,1 ± 0,1 ^d	-	3,3 ± 1,5	0,1 ± 0,1	-	0,8 ± 0,2	<0,1 ± -	N.S.
DHP des épinettes (cm)	-	-	17,3 ± 1,5	10,0 ± 0,2	-	18,5 ± 0,7	12,8 ± 0,4	N.S.
Hauteur (m)	-	4,7 ± 0,5	10,4 ± 1,4 ^h	4,2 ± 0,5	4,5 ± 1,8	12,4 ± 0,4	10,1 ± 0,5	**
Âge (années)	-	-	50,1 ± 10,1 ^h	26,6 ± 3,4	103,0 ± -	92,3 ± 5,1	78,7 ± 6,0	**
Couvert vertical (%)	1,8 ± 0,7	2,5 ± 2,5	49,3 ± 10,9 ^h	18,8 ± 6,7	0,5 ± 0,5	53,9 ± 3,1	22,8 ± 3,1	**
Strate arbustive (2 ≤DHP< 9 cm)								
Gaulis ^e résineux (tiges/ha)	280 ± 80	1500 ± 819	1200 ± 534	2720 ± 535	375 ± 191	2130 ± 276	1492 ± 303	**
Gaulis feuillus (tiges/ha)	80 ± 57	-	1179 ± 308	480 ± 388	12,5 ± 12,5	535 ± 176	7,7 ± 7,7	N.S.

Tableau 1 (suite).

Rég. rés. ^f (tiges/ha)	1040 ± 206	7250 ± 2804	3518 ± 1289	6400 ± 1851	2306 ± 548	7723 ± 837	3792 ± 790	**
Brout (tiges/ha)	1744 ± 541	400 ± 283	14021 ± 3093	7200 ± 3937	1038 ± 518	2613 ± 398	792 ± 226	*
Couvert latéral (%)	24,5 ± 2,7	49,1 ± 10,7	67,5 ± 5,0	69,1 ± 8,6	18,9 ± 3,6	64,9 ± 2,9	40,6 ± 3,6	N.S.
Recouvrement au sol (%) ^g								
Lichens terrestres	2,7 ± 1,8	8,1 ± 4,4	8,7 ± 5,1	18,0 ± 7,3	0,6 ± 0,4	4,4 ± 1,4	70,6 ± 4,3	**
Mousses	32,1 ± 5,7	80,8 ± 3,8	43,8 ± 6,9	63,4 ± 11,5	83,6 ± 5,6	79,6 ± 2,8	26,3 ± 4,5	**
Éricacées	8,6 ± 3,3	28,9 ± 12,1	7,5 ± 3,0	44,8 ± 1,0	16,4 ± 3,9	14,4 ± 2,8	25,1 ± 4,4	N.S.
Plantes herbacées	6,5 ± 1,8	20,5 ± 12,3	11,7 ± 3,9	2,3 ± 0,7	12,7 ± 3,9	9,2 ± 1,6	16,2 ± 4,1	N.S.
Graminées	2,2 ± 1,6	3,6 ± 2,5	3,3 ± 3,2	-	38,0 ± 7,3	0,9 ± 0,8	0,1 ± 0,1	N.S.
Litière / débris	34,5 ± 5,1	6,9 ± 2,4	37,6 ± 8,2	13,4 ± 2,9	3,3 ± 1,6	13,1 ± 1,9	2,0 ± 0,6	**
Sol nu / roche	25,0 ± 6,5	2,1 ± 2,1	5,1 ± 3,5	4,4 ± 3,4	1,4 ± 0,8	0,8 ± 0,3	0,3 ± 0,2	**
Lichens terrestres (kg/ha)	176 ± 116	724 ± 436	470 ± 257	1001 ± 330	103 ± 76	437 ± 135	5119 ± 349	**
Lichens arboricoles (kg/ha)	-	-	0,2 ± 0,1	-	-	5,4 ± 0,9	3,3 ± 1,1	**

^a Surface terrière; ^b Moyenne ± erreur type; ^c Valeur nulle ou négligeable; ^d Quelques arbres résiduels; ^e tiges de 2-9 cm; ^f Tiges < 2 cm; ^g Le total peut excéder 100 % parce que certaines plantes en surplombent d'autres; ^h surestimé, mesuré sur les arbres résiduels.

* = $P < 0,05$; ** = $P < 0,01$; N.S. = non significatif; test non paramétrique de Wilcoxon.

Tableau 2. Altitude moyenne ($\pm$ erreur type (nombre de caribous)) des caribous en fonction de la période de l'année dans les trois hardes étudiées.

Harde	Mise bas	Rut	Hiver	Points aléatoires
HARDE26	601 ^a $\pm$ 10 (26)	553 ^b $\pm$ 9 (30)	504 ^b $\pm$ 9 (25)	562 $\pm$ 1 (6526)
HARDE12	549 ^a $\pm$ 11 (28)	513 ^b $\pm$ 9 (23)	446 ^c $\pm$ 11 (24)	490 $\pm$ 2 (2599)
HARDE42	504 ^a $\pm$ 9 (34)	515 ^a $\pm$ 8 (35)	518 ^a $\pm$ 8 (31)	499 $\pm$ 2 (1094)

^{a,b,c} Différences entre les périodes : les moyennes portant une même lettre ne diffèrent pas significativement.

Tableau 3. Évaluation de la valeur des différentes classes d'habitat en terme de nourriture et de couvert de fuite pour le caribou et l'orignal d'après l'inventaire de végétation de juin 1999 et rôle attendu pour le caribou.

Habitat	Nourriture		Couvert		Rôle pour le caribou	
	Caribou	Orignal	Caribou	Orignal	Nourriture	Prédation
Milieux perturbés						
Milieu ouvert	---	--	---	---	---	--- ^a
Lande sans lichen	+	--	+	+	+	+
Feuillu ou mélangé	++	+++	++	++	-	--- ^b
Régénération résineuse	++	++	++	++	++	- ^c
Milieux non perturbés						
Eau	---	+	---	---	---	+++ ^d
Tourbière	+	--	---	---	+ ^e	+++ ^f
Résineux sans lichen	++	-	+++	+++	++	+++
Résineux avec lichens	+++	--	++	++	+++	+

^a Peu de couvert latéral, utilisé par l'ours noir.

^b Milieux très attractif pour l'orignal, donc susceptibles d'attirer le loup.

^c Assez attractifs pour l'orignal.

^d Les plans d'eau facilitent la fuite et donne accès à des îles.

^e Surtout comme nourriture printanière et estivale (graminées).

^f Peu propice à l'orignal.

Tableau 4. Sélection exercée par le caribou forestier à l'échelle du domaine vital, et sur une base saisonnière à l'intérieur du domaine vital, en fonction du rôle que peuvent jouer les différentes classes d'habitat.

Habitat	Rôle pour le caribou ^a	À l'échelle du domaine vital	À l'intérieur du domaine vital		
			Mise bas	Rut	Hiver
Milieux perturbés					
Milieu ouvert	-	--	---	---	--
Lande sans lichen	C	--	--	-	- +
Feuillu ou mélangé	-	---	--	--	- +
Régénération résineuse	C	--	--	+	- +
Milieux non perturbés					
Eau	P	+++	---	---	--
Tourbière	P	++	+	+++	++
Résineux sans lichen	P	+++	+++	+++	++
Résineux avec lichens	A	++	++	+++	+++

^a A = alimentation; C = compromis entre l'alimentation et l'évitement des prédateurs; P = évitement des prédateurs; - = aucune valeur.

Titre des figures

Figure 1. Aire utilisée par les trois hardes étudiées et localisation des sites de marquage des 68 caribous femelles suivies par télémétrie entre 1998 et 2001. Les superficies fragmentées sont identifiées en gris et les plans d'eau en noir.

Figure 2. Habitats disponibles en 1997: A) dans l'aire fréquentée par les trois hardes de caribous; B) selon l'altitude dans l'ensemble du site d'étude. L'aire disponible correspond au polygone convexe 95 % délimité à partir de l'ensemble des localisations télémétriques des caribous d'une harde donnée. Rég_rés. = régénération résineuse; Feuillu_M = feuillu ou mélangé mûr ou en régénération.

Figure 3. Préférences d'habitat à l'échelle du domaine vital annuel par rapport à l'habitat disponible chez les trois hardes de caribou forestier étudiées entre 1998 et 2001. Les indices ont été standardisés pour sommer à l'unité (indice standardisé de Manly *et al.* 1993). Lichens = résineux avec lichens; Rég_rés. = régénération résineuse; Feuillu_M = feuillu ou mélangé mûr ou en régénération.

Figure 4. Influence des pertes d'habitat et de la fragmentation sur les préférences d'habitat à l'échelle du domaine vital annuel. a) les caribous ont été classés en deux catégories selon l'importance des milieux perturbés dans leur domaine vital pluri-annuel (peu : <20 %; très : ≥ 20 %); les préférences b) pour les résineux sans lichen et c) pour les milieux ouverts non régénérés sont illustrées en fonction du pourcentage de milieux perturbés dans le domaine vital pluri-annuel.

Figure 5. Préférences d'habitat à l'intérieur du domaine vital annuel durant la mise bas, le rut et l'hiver chez les trois hardes de caribou forestier étudiées entre 1998 et 2001. Les indices ont été standardisés pour sommer à l'unité (indice standardisé de Manly).
Rég_rés. = régénération résineuse; Feuillu_M = feuillu ou mélangé mûr ou en régénération.

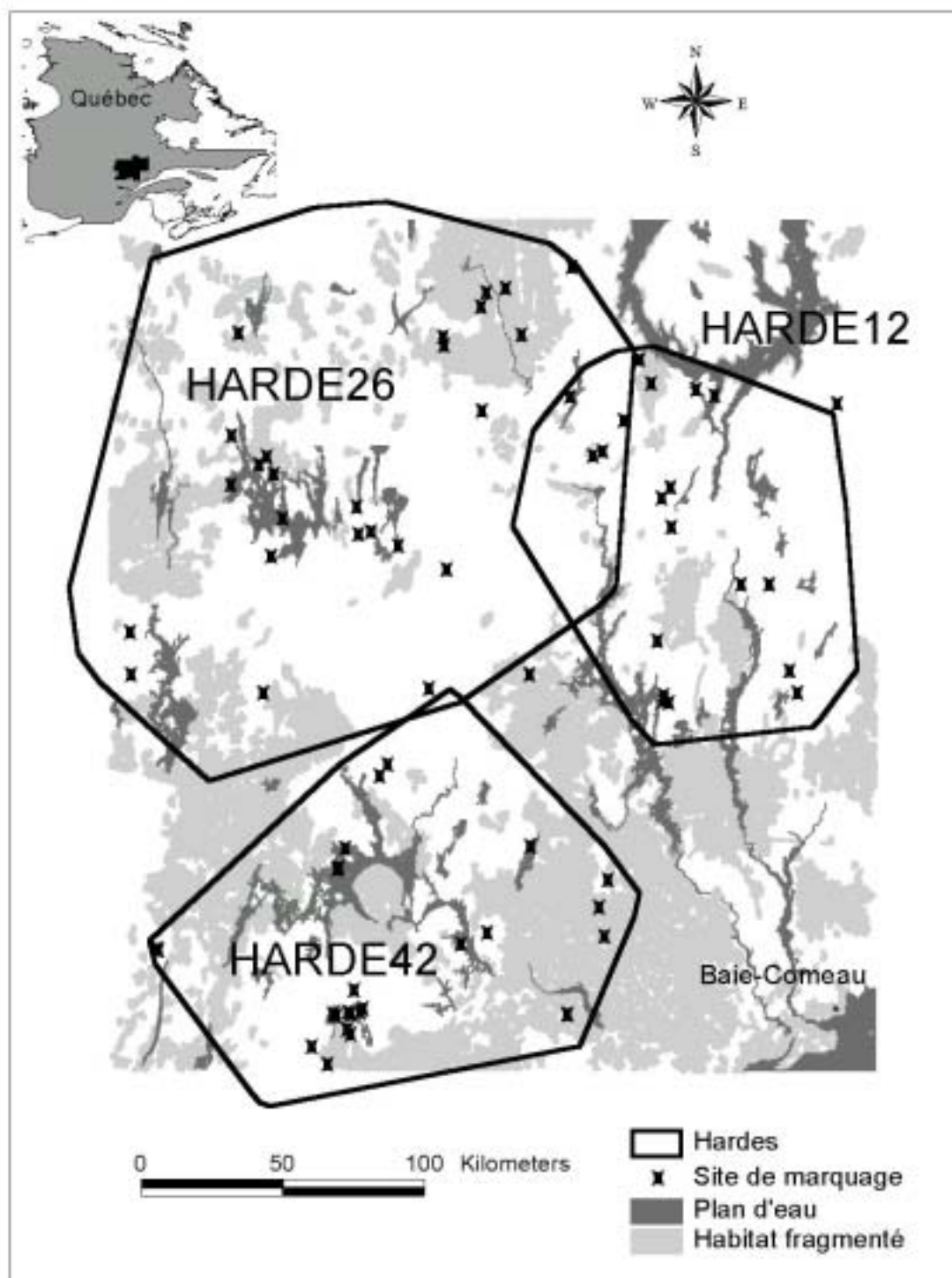


Figure 1.

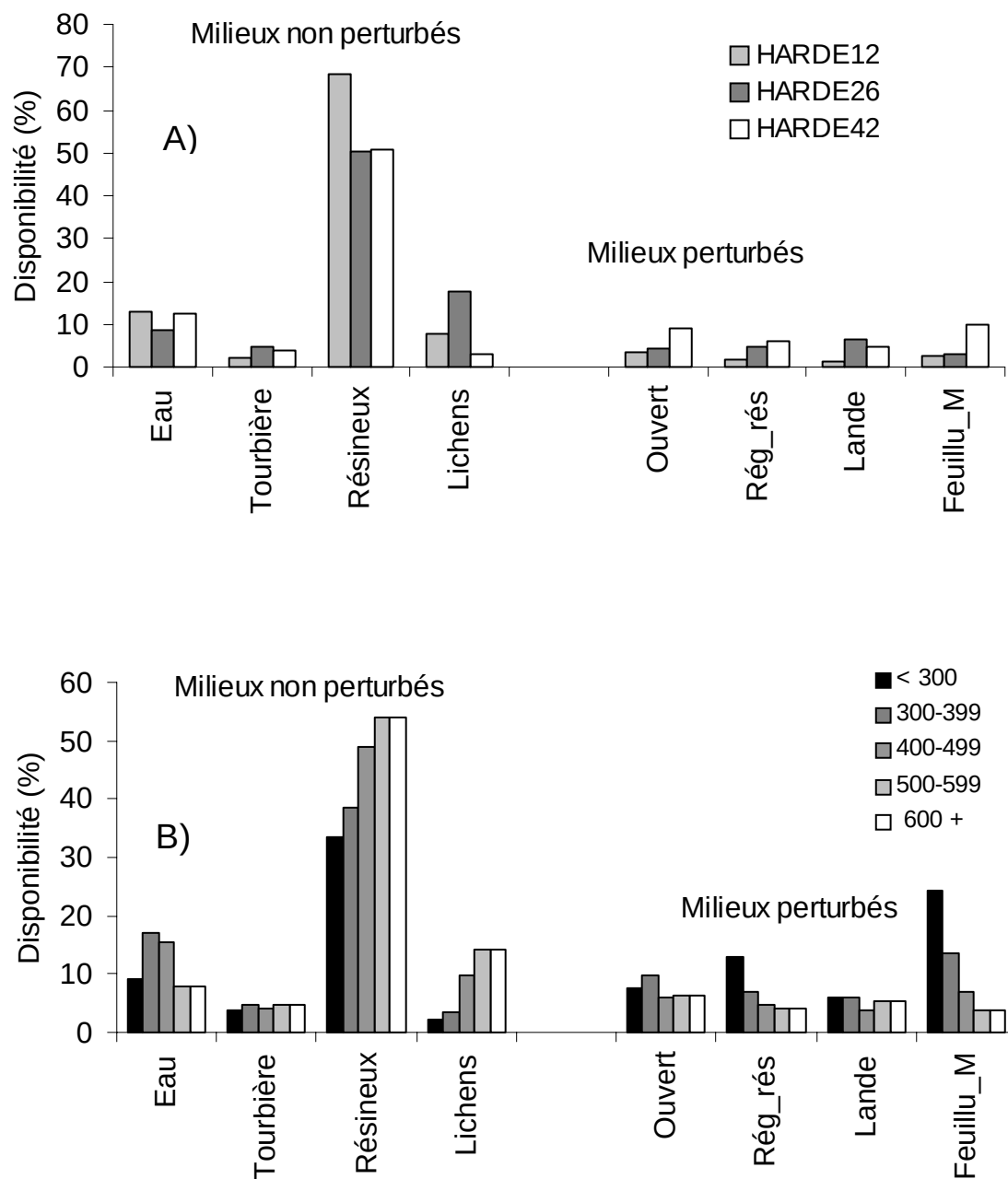


Figure 2.

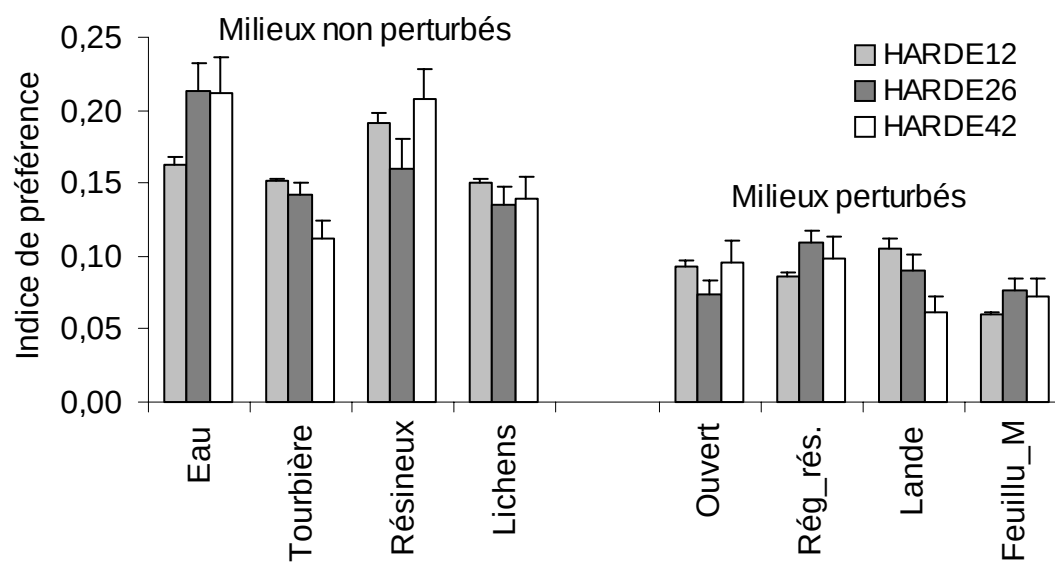


Figure 3.

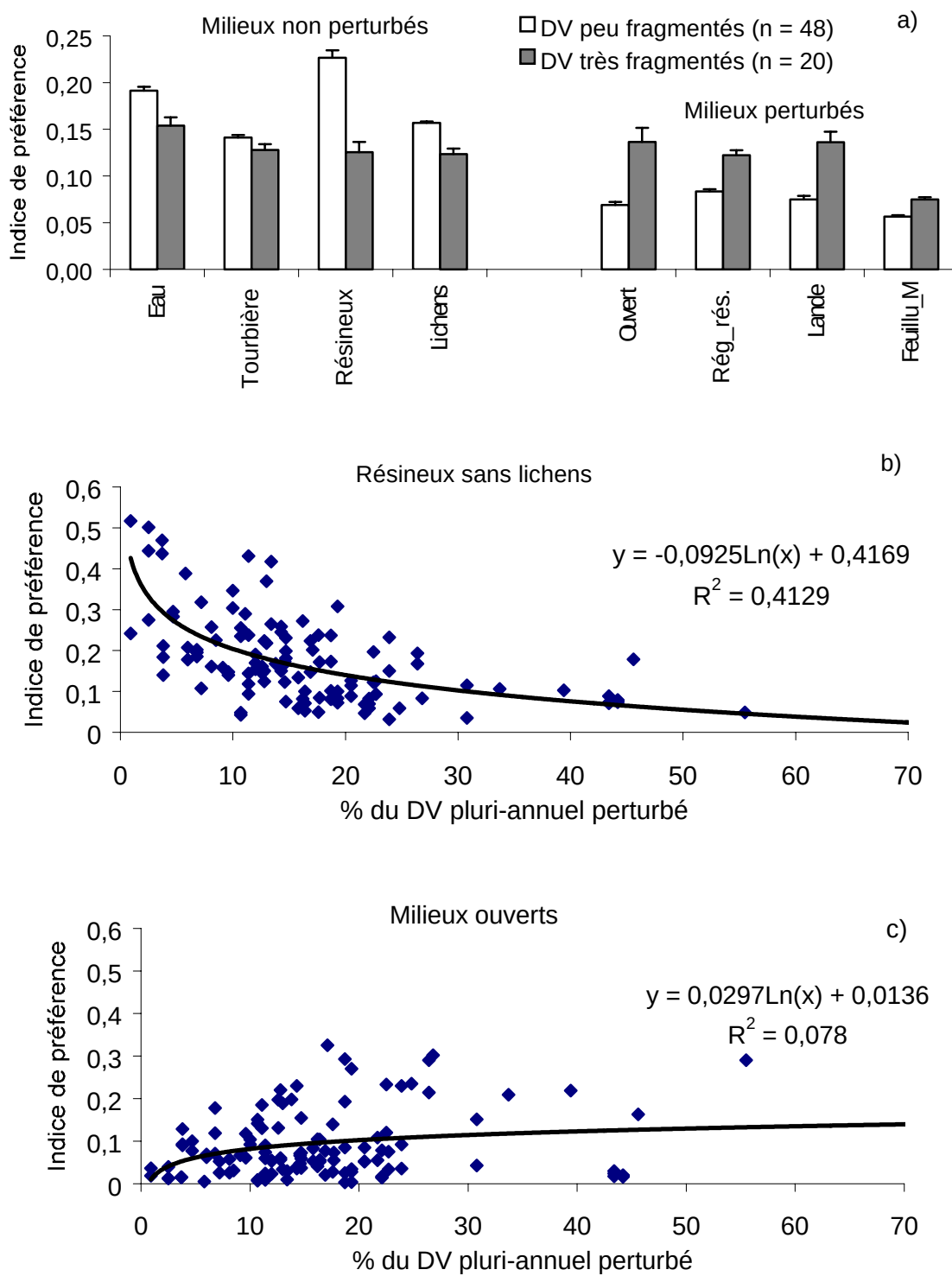


Figure 4.

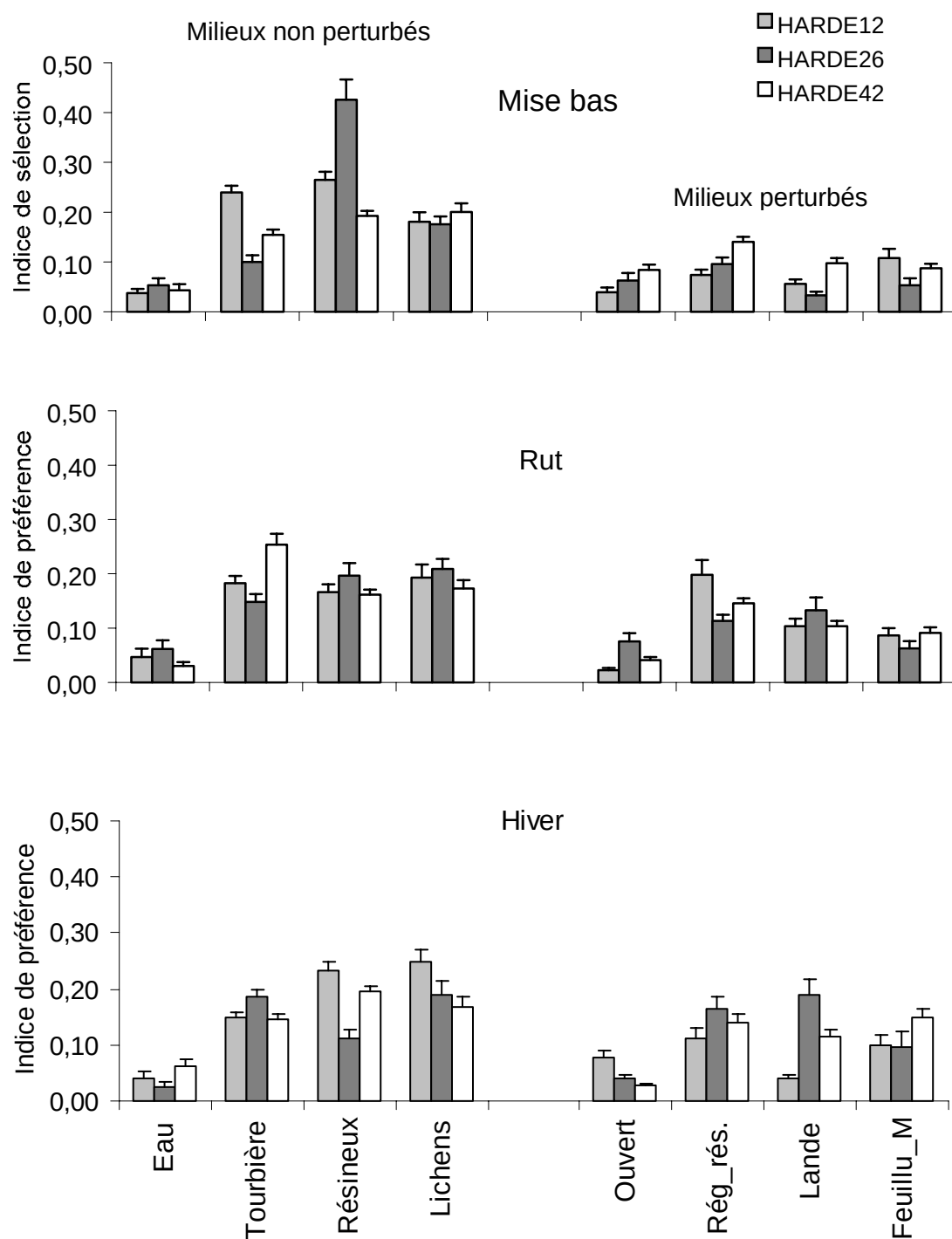


Figure 5.

Annexe 1. Caractéristiques retenues pour la classification des habitats à partir des images Landsat.

Habitat (code alphanumérique) ^a	Codes numériques		Stade de développement des arbres	Hauteur	Couvert vertical des arbres	Lichens
Eau (EA)	1 ^a	1 ^b	N/A			
Nuage (NU) ^c	12	-	N/A			
Milieu ouvert non régénéré (OV)	2	2	Sol nu ou couvert de graminées Présence de débris et de mousses Parfois un peu de régénération	-	Très ouvert ($\leq 10\%$)	Rares
Brûlis non régénéré (BR)	3	2	Arbres debout Milieu pas ou peu régénéré		Très ouvert ($\leq 10\%$)	-
Tourbière (TB)	4	4	Pas de grands arbres Parfois quelques épinettes rabougries Parfois graminées ou linaigrettes	≤ 3 m (si présents)	Très ouvert ($\leq 10\%$)	-
Régénération feuillue ou mélangée (RF)	5	5	Gaulis (diamètre < 9 cm) de 2-6 m de hauteur Feuillus généralement dominants	2-6 m	Très ouvert ($\leq 10\%$)	-
Milieu ouvert régénéré ou chablis (OR) ^d	6	-	Quelques arbres matures parfois présents Petits arbres et arbustes $< 1-1,5$ m Encore présence de sol nu et/ou graminées	1-1,5 m	Très ouvert ($\leq 10\%$)	Rares
Régénération résineuse (RR)	7	7	Gaulis de 2-6 m de hauteur Diamètre < 9 cm	2-6 m	Ouvert ($\leq 10\%$)	Rares
Résineux mûr dense sans lichen (RS)	8	8	Grands arbres résineux Diamètre ≥ 9 cm, souvent $\geq 11-12$ cm	≥ 7 m	Assez fermé (60-100 %)	-
Résineux jeune ou ouvert sans lichen (RO)	9	8	Arbres de taille moyenne (diamètre 6-12 cm) Peu denses Sol couvert de mousses, parfois avec éricacées	6-10 m	Assez ouvert (40-60 %)	Pas ou peu
Lande / lande boisée avec lichens	10	13	Pas ou peu d'arbres Généralement peu d'éricacées	-	Très ouvert (10-30 %)	Oui ($\geq 40\%$)
Lande / lande boisée sans lichen (LS)	11	11	Pas ou peu d'arbres (diamètre 6-12 cm) Sol couvert de mousses, parfois avec éricacées	6-7 m (si présents)	Très ouvert (10-30 %)	Pas ou peu ($\geq 40\%$)
Résineux ouvert avec lichens (RL)	13	13	Quelques arbres résineux, généralement assez petits Diamètre 9-12 cm, souvent avec éricacées	6-7 m	Assez ouvert (40-60 %)	Oui ($\geq 40\%$)
Feuillu ou mélangé mûr (FM)	14	5	Grands arbres feuillus et résineux Diamètre ≥ 9 cm	≥ 7 m	Assez fermé (40-100 %)	-
Urbain (UR) ^c	15	-	-	-	-	-

^a Codes retenus pour les cartes numérisées, lesquelles comprenaient 15 classes dont 12 ont été retenues pour les analyses (les classes NU, OR et UR ont été exclues).

^b Code numérique utilisé lors des analyses (8 classes d'habitat).

^c Classe non retenue dans les analyses.

^d Classe disponible sur l'image Landsat mais absente du site d'étude.

Annexe 2. Matrice de concordance entre la carte des habitats obtenue à partir de la classification d'images Landsat et les observations effectuées sur le terrain dans le site d'étude. La description des codes est fournie à l'annexe 1.

		Habitat selon les données de terrain												Taux de concordance	Remarques
		BR	FM	LL	LS	OR	OV	RF	RL	RO	RR	RS	TB		
S e l o n c a r t e	BR	5												5/5 (100%)	
	FM		1					1						1/2 (50%)	Très rare dans le site d'étude
	LL			7								1		7/8 (88%)	1 site (RS) situé dans une zone de nuage
	LS				1								1	1/2 (50%)	
	OR													—	Inclus dans OV
	OV						9							9/9 (100%)	
	RF		1	1	1			7						7/10 (70%)	Souvent zones hétérogènes (vieilles coupes)
	RL								15					15/15 (100%)	
	RO								1	8		1		8/10 (80%)	Chevauchement entre RO, RS et RL
	RR									1	4			4/5 (80%)	
	RS				1			1		2		18		18/22 (82%)	LS dans une zone nuageuse
	TB			2			1						11	11/14 (79%)	OV dans une zone nuageuse
	Total													86/102 (84%)	

Notes :

- Un voile nuageux dans la partie sud-ouest du site d'étude fait paraître certaines landes sans lichen (anciennes coupes mal régénérées) comme des tourbières.
- Des nuages sont présents à l'ouest du réservoir Péribonka et au sud du réservoir Manic V. Les ombres projetées engendrent des erreurs de classification.
- Les anciennes coupes de la partie centre-sud semblent mal régénérées ce qui crée des milieux très hétérogènes (mélange de LL, LS, RF, RR) difficiles à classer.

CHAPITRE 8

MODÉLISATION DES INTERACTIONS ENTRE LE CARIBOU, L'ORIGNAL ET LE LOUP DANS LA FORÊT BORÉALE¹

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 devrait augmenter également, indépendamment du caribou accroissant ainsi les risques de prédation sur cette espèce qui pourrait même être éliminée 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'orignaux. À cet effet, nous avons élaboré un modèle qui met en relation une population de caribous régularisée par l'abondance des lichens terrestres mais limitée par la prédation, une population d'orignaux régularisée par la nourriture et la prédation et une population de loups régularisée par l'abondance de l'orignal. En présence de chasse du caribou et de

¹ Courtois, R., et J.-P. Ouellet (en préparation)

l'original, 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. Selon notre modèle, la meilleure approche consiste à maintenir une densité d'originaux faible par des mesures appropriées de gestion des populations et de l'habitat. Ceci préviendrait l'expansion de la population de loups et la prédation du caribou.

Abstract

Regulating and limiting factors of caribou populations vary regionally. In the tundra, this species appears to be regulated by food, either because wolf is absent or because migrations of caribou allow it to escape predation during part of the year. In the boreal forest, the main limiting factors are hunting and predation. However, because of the low caribou densities, no regulation mechanism seems to exist between caribou and wolf, this last species being sustained by moose. On the other hand, if moose abundance increases, wolf should increase equally, independently of caribou that could experience higher predation rate and could be eliminated in presence of high wolf densities. We have tried to identify conditions that allow to maintain viable caribou populations in presence of moose. To do so, we have built a model that puts in relationship a caribou population regulated through food competition but limited by predation, a moose population regulated by food and predation and a wolf population regulated by moose abundance. At actual caribou and moose hunting rates, the model shows that wolf trapping does not allow to maintain the caribou population unless a very intensive control is undertaken. In

absence of trapping, the cessation of caribou hunting allows 3-fold increase in abundance in the long term if the moose population does not increase. According to our model, the best management measure consists in maintaining a low moose density by appropriate population and habitat management measures. This would prevent the expansion of wolf population and predation of caribou.

Introduction

L'hypothèse d'exploitation des écosystèmes 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 pour la nourriture. 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 d'exploitation des

écosystèmes puisque les facteurs régulateurs varient entre les écotypes. Dans la toundra, le milieu est 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 la nourriture et répondent à un modèle de Verhulst (croissance logistique; Caughley 1977). 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 km² ont été observés sur l'île Coats, 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 surutilisation 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).

Dans la toundra continentale, les populations de caribous semblent également régularisées par la nourriture. 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 en présence 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 1998) ou d'hiver (Ouellet *et al.* 1994, 1996, 1997) ce qui affecte le taux de conception, la mortalité 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 du milieu quant aux ressources alimentaires 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 en 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 1 à 3 individus par 100 km² (Seip 1991; Courtois *et al.* 2002), et beaucoup sont en déclin en Amérique du Nord (AWCCDC 1996). Ceci indique que les populations de caribous forestiers ne sont pas actuellement régularisées 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. L'abondance du loup serait dépendante de celle de 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 n'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 sur les populations de caribous 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 *et al.* 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'études 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 de la régression historique de son aire de répartition consécutive aux modifications d'habitat (Schaefer 2003), d'autant plus que la densité du caribou est très faible en forêt boréale, que sa mortalité peut augmenter (voir chapitre 6) et que ses stratégies d'utilisation de l'habitat sont altérées dans des environnements 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. Les résultats obtenus aideront à orienter les stratégies de gestion des populations d'orignaux, de loups et de caribous dans la forêt boréale.

Méthodes

Les simulations décrivent les changements d'abondance du caribou, de l'orignal et du loup dans un site d'étude fictif de 1 000 km² où ces trois populations interagissent. Le modèle est basé sur quatre postulats : (1) 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); (2) les populations de loups sont régularisées par l'abondance de l'orignal (Messier 1994); (3) 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); (4) il n'y a pas d'immigration ni d'émigration des individus ou ces deux sources de variation s'équivalent.

Paramètres de la population de caribous

Les variables du modèle et les conditions initiales ont été établies à partir des données publiées. 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 (r) 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 de caribous au temps t , N_0 = nombre en 1967 (temps 0), 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 à 20 caribous par 100 km² (Crête et Manseau 1996; Arsenault *et al.* 1997). La densité hivernale initiale 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 chez les adultes (Gingras et Malouin 1993; Courtois *et al.* 2001, 2002).

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 orignaux par 100 km² (Gingras *et al.* 1989). La capacité de support de l'habitat a été estimée à 84 orignaux 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).

Estimation de la population de loups

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/km² (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 de 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 (1986) 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 = $4,766 + 0,699 \text{ loups par } 1000 \text{ km}^2$; $r^2 = 0,73$). 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 de faire varier les taux de prélèvement par la chasse de l'orignal et du caribou ainsi que le taux de piégeage du loup. Ces mortalités ont été considérées additives aux mortalités naturelles. Le modèle a été élaboré à l'aide du logiciel Stella 4.0 (annexe 1).

Simulations réalisées

Des simulations préliminaires portant sur les populations de caribous et d'orignaux prises isolément ont été réalisées à l'aide du modèle de Verhulst où la population est régularisée par l'influence de la capacité de support du milieu sur le taux de naissance ($N_{t+1} = N_t \cdot r \cdot [1 - N_t/KCC]$; où N_t et N_{t+1} = effectifs au temps t et $t+1$ respectivement, r = taux de naissance maximum 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 sur un horizon de 100 ans. 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 successivement 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 stochastiques de l'environnement.

Résultats

Modèle de Verhulst chez le caribou et l'orignal

Dans notre site fictif de 1 000 km², 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 cet effectif 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, 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 9 caribous. Avec un tel prélèvement, 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 0,5K après 28 ans et ne dépasse pas 112 caribous après 100 ans.

En absence de mortalité, les 30 originaux initiaux permettent d'atteindre la capacité de support (840 originaux) en 62 ans. Le rendement maximum soutenu (52 originaux) 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 originaux après 100 ans. En ajoutant des mortalités par chasse de 9 %, la population ne compte que 234 originaux (0,28 K) après 100 ans.

Modèle de prédation chez l'original

Dans le modèle de prédation, la population de loups est soutenue par la population d'originaux et la régularise. L'abondance des loups augmente en fonction de l'abondance de l'original mais le taux de prédation s'accroît également proportionnellement à l'abondance de la proie. En absence de chasse selon ce modèle, la population d'originaux plafonne à 650 individus (Messier 1995). À ce moment, la densité du prédateur atteint 2,58 loups par 100 km² (Messier 1994).

Modèle complet : interdépendance des populations

Chasse de l'original 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 5 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 (2 caribous). Le déclin est entamé lorsque la densité de l'orignal et du loup atteignent respectivement 7,6 et 0,32 individus par 100 km².

Arrêt de la chasse du caribou, sans piégeage du loup

L'arrêt de la chasse du caribou n'influence pas les tendances des populations d'originaux 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 originaux/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).

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).

Chasse intensive de l'orignal, sans piégeage du loup

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).

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 inférieur à ceux des simulations précédentes. Cette situation est plus favorable au caribou. En présence de chasse de l'orignal (9 %), 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. Les effectifs de cette espèce se stabilisent généralement aux environs de 50 à

60 individus (figure 5b). Si, en plus, l'environnement fait diminuer la natalité du caribou aléatoirement jusqu'à 20 % par année, ses effectifs baissent aux environs 35 individus (figure 5c).

Points d'équilibre du modèle complet

Le point d'équilibre théorique pour ce 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 6a). De plus, même s'il n'y a pas de rétroaction entre le caribou et le loup, le système se stabilise à environ 3 à 5 caribous par 100 km² (figure 6b). 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.

Discussion

Le modèle orignal-loup-caribou propose 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. Malgré cela, 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. Des 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 ou 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 (Banfield 1974).

Néanmoins, nous avons vérifié l'effet d'un mécanisme de rétroaction caribou – loup en considérant que la capacité de support pour le loup dépendait de la biomasse totale de cervidés (1 caribou équivalant à 0,29 orignal dans l'équation de Messier 1994) et en utilisant le scénario 2. Par rapport au scénario original et après 100 ans, la population de loup est 2 % plus élevée ce qui diminue la population d'orignaux de 14 % et celle de caribou de 6 %. L'impact du loup se manifeste surtout au niveau de l'orignal probablement parce que cette espèce constitue sa proie principale.

Le modèle suggère que la mortalité naturelle et la mortalité anthropique sont additives. Ce postulat est probablement valide pour les cervidés. Cependant, il se peut que le piégeage du loup soit en partie compensatoire (Fuller 1989). Le prélèvement de loups laisse en effet plus de nourriture pour les survivants ce qui pourrait accroître leur survie. Nous n'avions toutefois pas de données empiriques pour quantifier cet effet. Il faut dire en outre que si le piégeage est important, les meutes, plus petites, risquent d'être moins efficaces à la chasse ce qui annulerait l'effet bénéfique de l'accroissement de la biomasse de proie par prédateur.

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 et le modèle de Kuller (1989) donne une estimation de 0,48 loup par 100 km² alors que celui 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 réelle. Cependant, si les densités prédites par Larivière *et al.* (2000) et Fuller (1989) s'avéraient exactes, 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 caribous 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 (Fuller 1989). Tel que montré antérieurement, ceci aurait peu 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) et Fancy *et al.* (1994), l'évolution des populations d'orignaux et de caribous est peu sensible à la structure d'âge mais dépend grandement du taux de recrutement, qui lui est fortement influencé par la productivité, l'importance relative et la survie des femelles adultes 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 de la Faune et des Parcs 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. Deshayes. 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.
- Banfield, A.W.F. 1974. Les mammifères du Canada. Les Presses de l'université Laval. 406 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. *Animal Behavior* 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.
- Caughley, G. 1977. Analysis of vertebrate populations. John Wiley and Sons.
- 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, Québec. 48 p.
- Courtois, R., M. Crête, et F. Barnard. 1993. Productivité et dynamique d'une population

d'originaux du sud de la taïga québécoise. Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche. Québec, 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, 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, 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 and Alpine Research* 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.

Fancy, S.G., K.R. Whitten, et D.E. Russell. 1994. Demography of the Porcupine caribou herd, 1983-1992. Can. J. Zool. 72: 840-846.

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.

Fuller, T.K. 1989. Population dynamics of wolves in north-central Minnesota. Wildlife Monographs 105: 1-41.

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. Sept-Îles, 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. Sept-Îles, 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. Biological Conservation 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. Le Henaff, 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, Québec. 48 p.
- 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. *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.
- Ouellet, J.-P., S. Boutin, et D.C. Heard. 1994. Responses to simulated grazing and browsing of vegetation available to caribou in the Arctic. *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. Mulders. 1997. A comparison of body condition and reproduction of caribou on two predator-free Arctic island. *Canadian Journal of Zoology* 75: 11-17.
- 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. 2003. Long-term range recession and the persistence of caribou in the taïga. *Conserv. Biol.* 17: 1435-1439.
- Schaefer, J.A., et F. Messier. 1991. The implications of environmental variability on caribou demography: theoretical consideration. *Rangifer*, Special 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.

Titre des figures

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 %) mais sans piégeage du loup.

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.

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 %).

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.

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.

Figure 6. Diagramme représentant les points d'équilibre entre A) l'orignal et le loup et B) entre le loup et le caribou d'après la simulation de la figure 5C.

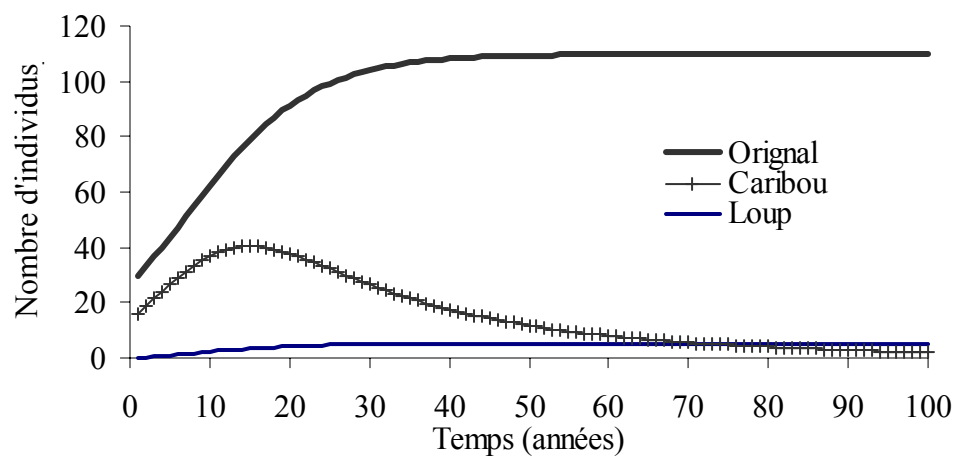


Figure 1.

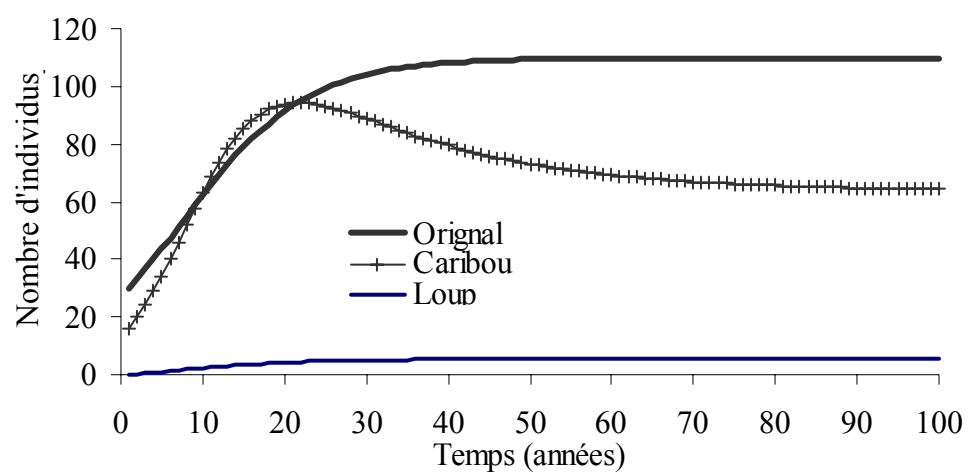


Figure 2.

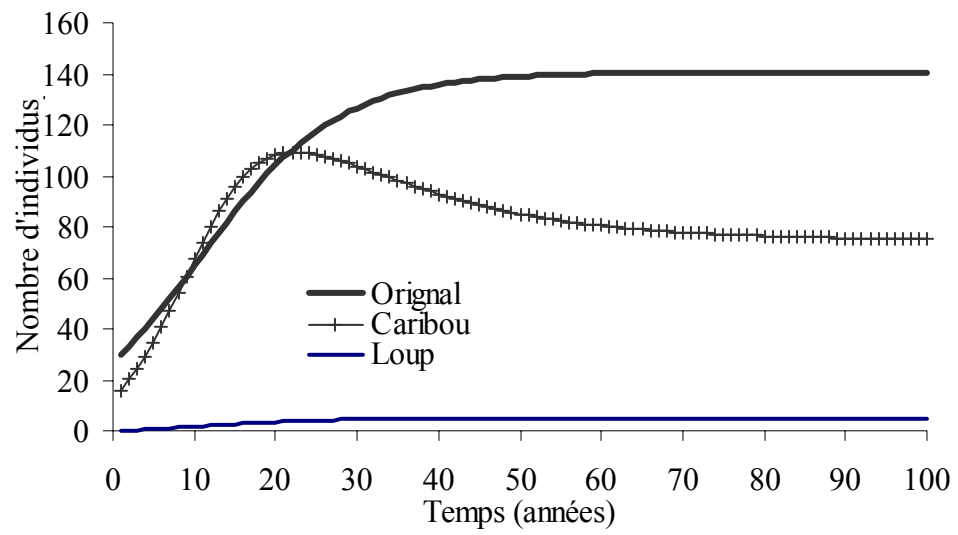


Figure 3.

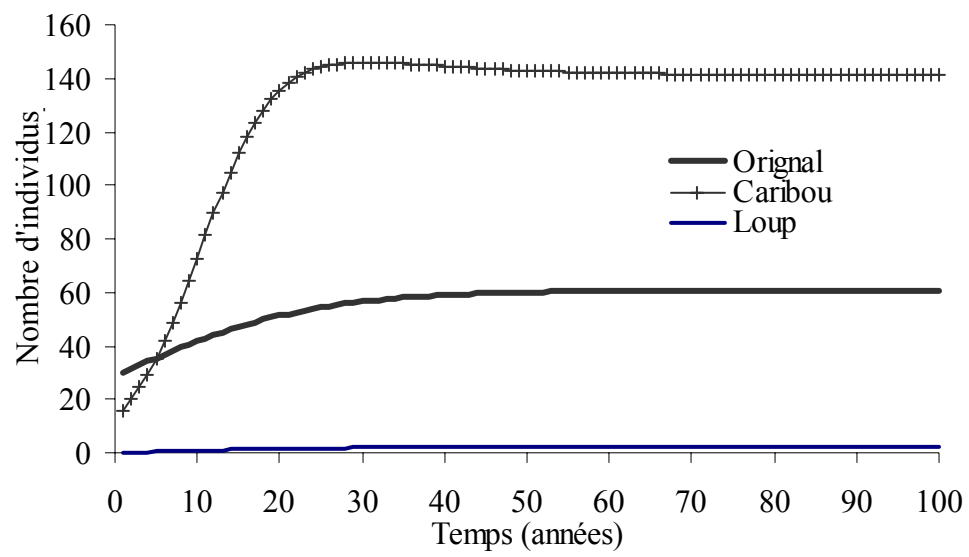


Figure 4.

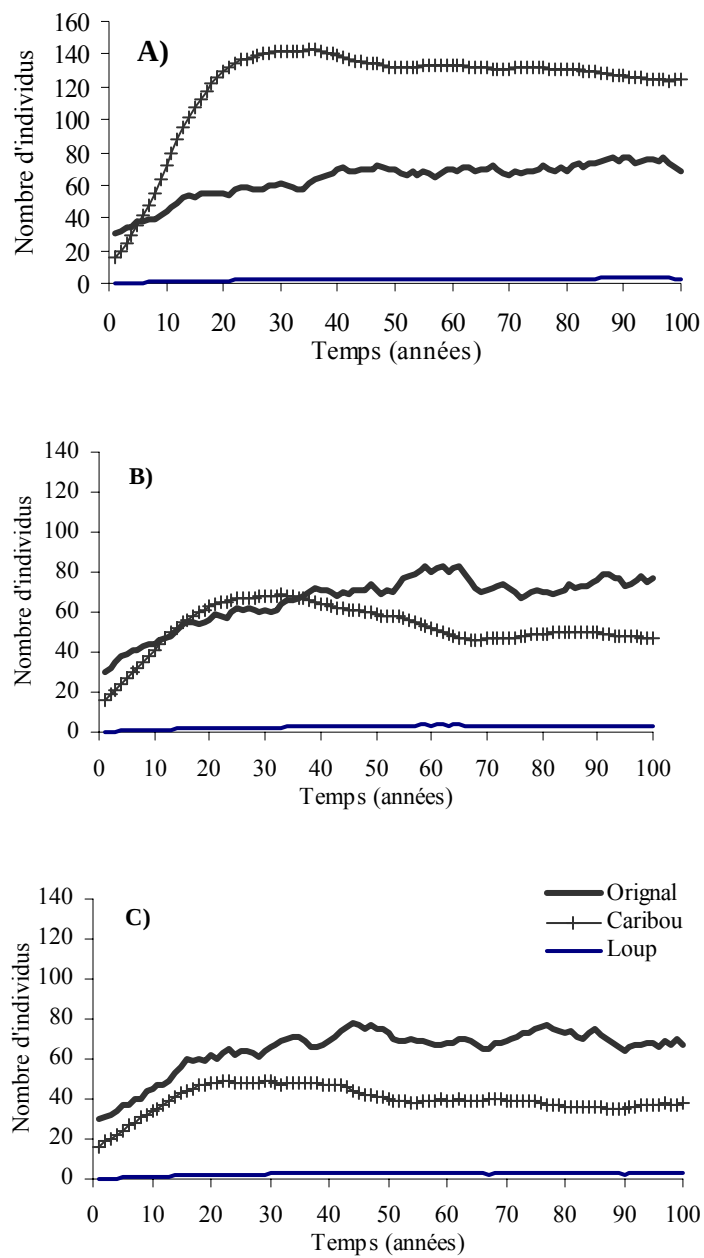


Figure 5.

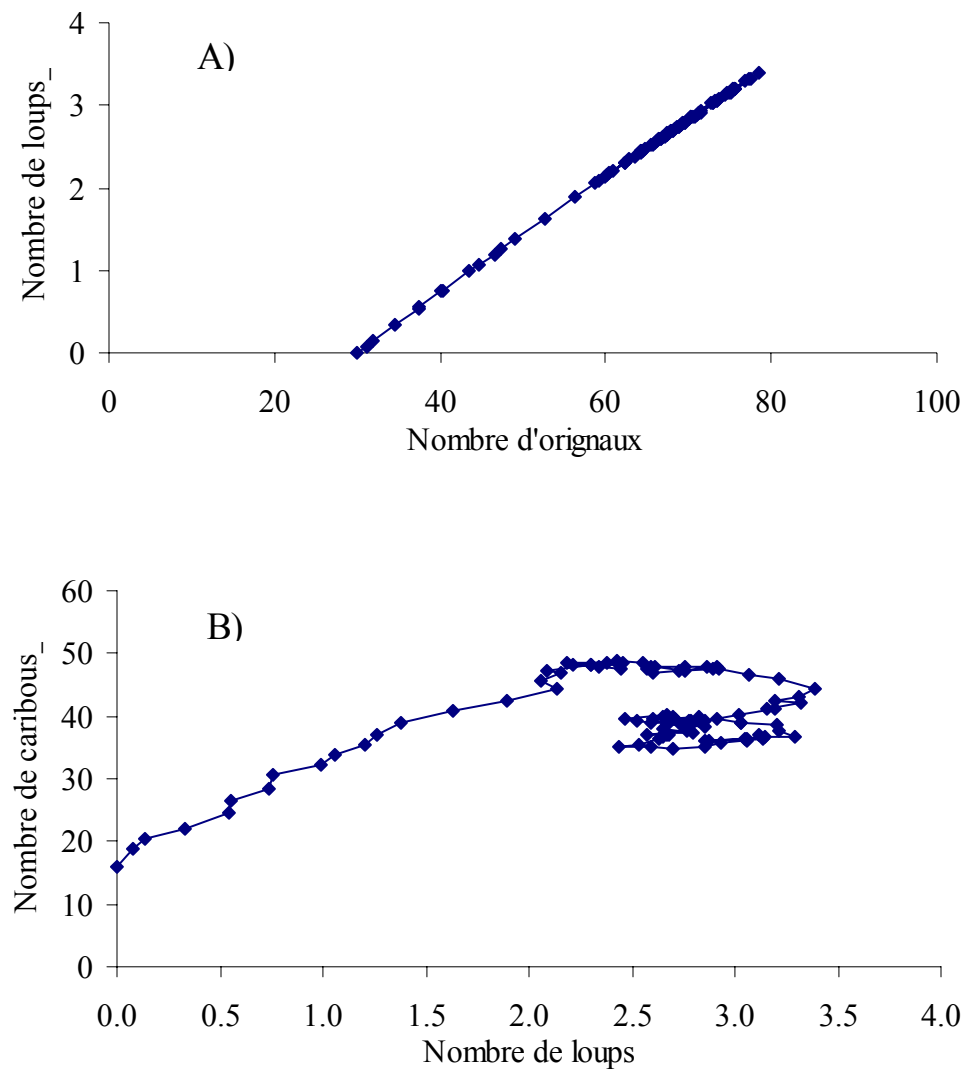
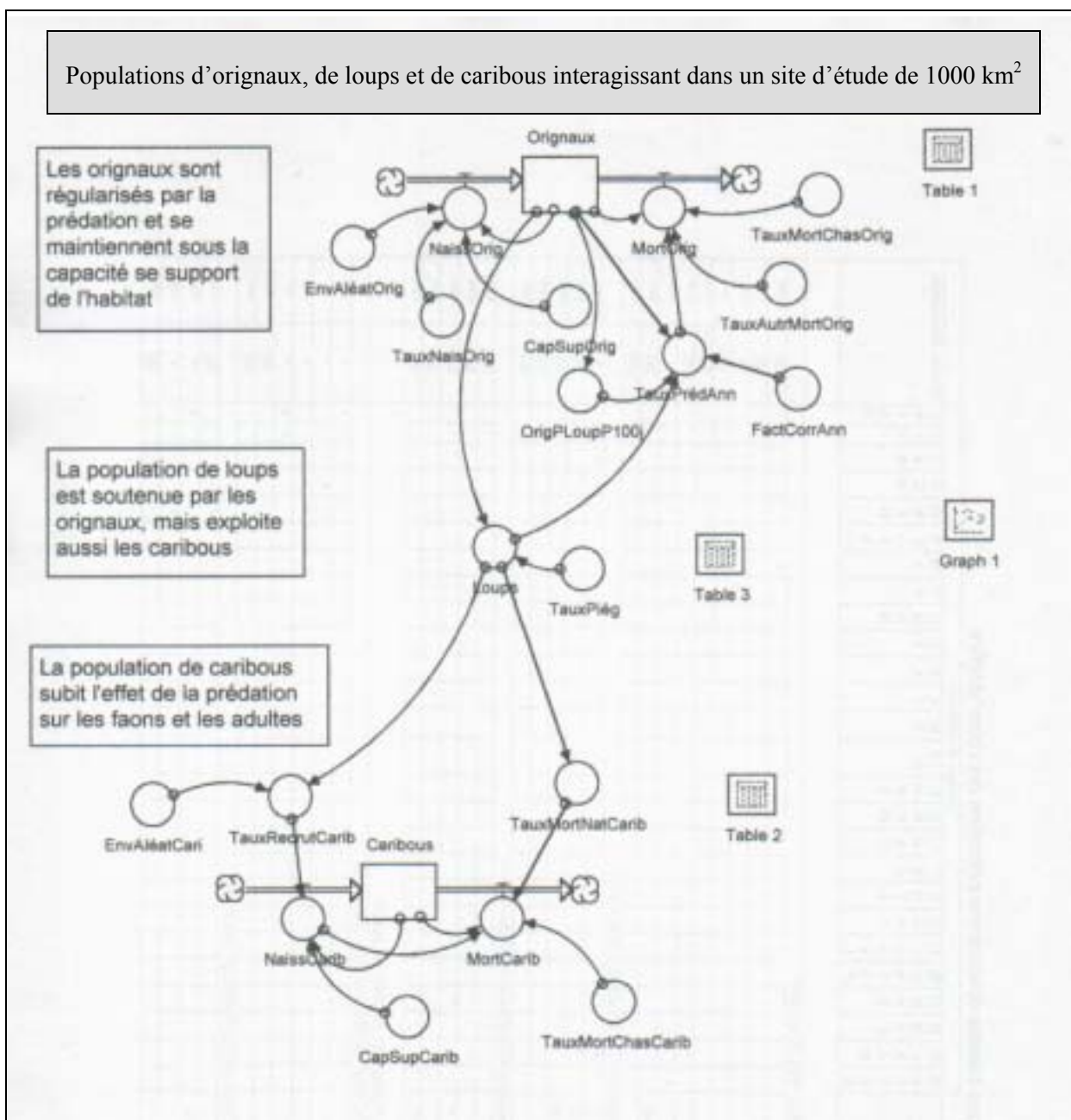


Figure 6.

Annexe 1. Modèle Stella décrivant les relations entre l'original, le loup et le caribou. Les rectangles représentent les réservoirs (populations), les flèches identifient les sources (naissances) et les puits (mortalités) alors que les cercles présentent les paramètres (variables) influençant les sources et les puits. Les simulations ont testé l'effet du taux de mortalité par la chasse chez le caribou (TauxMortChasCarib) et l'original (TauxMortChasOrig), du taux de mortalité du loup par le piégeage (TauxPiég) et l'effet des variables environnementales sur le taux de reproduction de l'original (EnvAléalOrig) et du caribou (EnvAléalCari). Les autres paramètres et équations sont tirés de la littérature scientifique (voir méthodes).



CHAPITRE 9

LIGNES DIRECTRICES POUR L'AMÉNAGEMENT FORESTIER¹

Résumé

Le caribou forestier utilise principalement les forêts résineuses de structure irrégulière des régions où le cycle des feux est très long. Il est vulnérable à la prédation, à la chasse et aux dérangements d'origine anthropique. Ses stratégies d'utilisation de l'espace et des habitats visent à réduire les impacts de ces facteurs limitatifs. Il occupe de grands domaines vitaux et effectue de grands déplacements. Il évite les milieux fragmentés par la coupe et les perturbations naturelles. Il utilise différents habitats mais surtout les forêts résineuses matures et surannées moins propices aux autres cervidés, au loup et à l'ours noir. Pour établir son domaine vital annuel, il préfère des sites comportant de grands plans d'eau, des résineux mûrs avec et sans lichens et des tourbières. En hiver, les peuplements à lichens terrestres constituent des sites d'alimentation privilégiés. Durant les autres saisons, il choisit des habitats lui offrant un compromis entre la recherche de nourriture, l'évitement des prédateurs et la recherche de partenaires pour la reproduction. Le caribou est généralement fidèle aux sites utilisés sur une base saisonnière. Une revue de la littérature montre que les stratégies d'aménagement de l'habitat du caribou varient selon l'écotype et la région concernés. Pour l'écotype forestier, nous recommandons une approche écosystémique basée sur la protection de

¹ Courtois, R., J.-P. Ouellet, S. de Bellefeuille, C. Dussault, et A. Gingras (en préparation).

grands massifs forestiers, la concentration des coupes forestières dans de grands blocs d'aménagement et le maintien de la connectivité des habitats. Les blocs de protection permettent de conserver un habitat minimum à court terme, les blocs d'aménagement favorisent la reconstitution d'habitats propices à moyen terme et le maintien des activités forestières alors que la connectivité des habitats facilite les mouvements saisonniers et la dispersion du caribou. À l'intérieur des blocs d'aménagement, nous proposons de s'inspirer du régime des perturbations naturelles ayant cours dans la pessière à mousses. La mise en application de cette stratégie exigera de circonscrire l'aire où le caribou sera de prime importance pour l'aménagement forestier, de délimiter des blocs de protection, des blocs d'aménagement et des sites propices aux déplacements, d'identifier des moyens pour maintenir la structure irrégulière des forêts, d'appliquer la gestion adaptative pour ainsi implanter la gestion écosystémique.

Abstract

The forest-dwelling caribou preferably uses coniferous forests of irregular structure in regions where the forest fire cycle is very long. The caribou is vulnerable to predation, hunting and disturbance due to anthropogenic activities. Its strategies of space and habitat use are oriented towards diminishing the impact of these limiting factors. Caribou occupies large home ranges and undertakes extensive movements. Fragmented areas are avoided and various habitats are used but especially those that are less suitable for other cervids, wolves and black bears. For home range establishment, sites comprising large water bodies, mature and post-mature conifer stands with or without lichens and wetlands are preferred. In winter, stands supporting terrestrial lichens constitute prime

value feeding sites. In other seasons, habitats providing trade-offs between food supply, predator avoidance and search for sexual partners are used. Fidelity to habitats used on a seasonal basis is common. A literature review shows that caribou habitat management strategies vary according to the ecotype and to the region under concern. For the forest-dwelling ecotype, we suggest an ecosystemic approach based on protection of large forested blocks, concentration of forest cutting in large cutting blocks and maintenance of habitat connectivity. Protected blocks are aimed at maintaining minimum suitable habitats over the short term. Cutting blocks are oriented towards regenerating caribou habitats over the long term while maintaining forest activities, and habitat connectivity favours movements among seasonal habitats and ensure spacing. Within the cutting blocks, we suggest to inspire from the natural perturbations that occur in the spruce-moss forests. The application of this strategy will require to set the boundaries of the management area where the caribou will be a main focus in forest management, to delimit protected blocks, cutting blocks and connectivity between habitats, to identify means to maintain the irregular structure of the forest, to apply adaptive management, and thus to experiment ecosystem management.

Principaux besoins du caribou forestier

Le caribou forestier utilise les forêts de structure irrégulière où le cycle des feux est très long (200-500 ans; Courtois *et al.* 2001b). Le caribou est très vulnérable à la prédation, à la chasse et aux dérangements d'origine anthropique (Bergerud 1974; Seip 1991, 1992; Dyer *et al.* 2001; présente étude) et l'espace semble la principale variable lui permettant de subsister en présence de prédateurs (Bergerud *et al.* 1984). Ses stratégies

d'utilisation de l'espace et des habitats visent à réduire les impacts de ces facteurs limitatifs. Les domaines vitaux sont de grande superficie et le caribou effectue de grands déplacements (Courtois *et al.* 2002). Les résineux mûrs avec ou sans lichens, les tourbières et les sites comportant de grands plans d'eau sont préférés pour l'établissement du domaine vital (voir chapitre 7). Le caribou utilise différents habitats mais surtout les forêts résineuses matures et surannées moins propices pour les autres cervidés, le loup et l'ours noir. En hiver, les peuplements à lichens constituent des sites d'alimentation privilégiés (Johnson 2000). Durant les autres saisons, il choisit des habitats lui offrant un compromis entre la recherche de nourriture, l'évitement des prédateurs et la recherche de partenaires pour la reproduction (chapitre 7). Le caribou est généralement fidèle aux sites utilisés sur une base saisonnière. Les coupes par petits blocs dispersés (<60 ha; 2-3 passes réalisées lorsque la régénération a atteint 2-3 m) ou avec rétention de petits îlots de forêt ne se sont pas avérées propices au caribou (Hervieux *et al.* 1996; Stuart-Smith *et al.* 1997). Ces pratiques ne permettent pas de reconstituer les peuplements d'origine et elles favorisent la régénération en essences feuillues, contribuant ainsi à l'implantation de l'orignal et du loup et à l'augmentation de la prédation du caribou (Bergerud 1974, Stuart-Smith *et al.* 1997, Rettie et Messier 1998, Seip 1998, chapitre 7).

Aménagement forestier pour les caribous toundique et montagnard

La revue de littérature effectuée par de Bellefeuille (2001) montre que les stratégies d'aménagement de l'habitat du caribou varient selon l'écotype et la région concernés (figure 1). L'écotype toundrique est surtout caractérisé par des migrations et des fluctuations d'abondance de très grandes amplitudes. Il est généralement régularisé

par la nourriture d'été (Crête et Manseau 1996). Les stratégies d'aménagement de l'habitat (principalement proposées en Alaska), visent surtout à éviter d'entraver les déplacements du caribou et à faciliter sa recherche de sites de protection contre les insectes piqueurs (Pollard *et al.* 1996; Cronin *et al.* 1998).

Les caribous montagnards effectuent des migrations altitudinales entre la toundra alpine, où ils se regroupent en automne et en hiver, et les peuplements résineux des plus basses altitudes où ils se dispersent durant le reste de l'année (Seip 1992; Ouellet *et al.* 1996; Mosnier 2003). Ils se nourrissent principalement de lichens arboricoles pendant la saison hivernale (Seip 1992; Ouellet *et al.* 1996; Johnson 2000). Les stratégies d'aménagement de leur habitat visent à maintenir des paysages dominés par les vieilles forêts de structure inéquienne (Stevenson *et al.* 1991; Simpson *et al.* 1997; Seip 1998; Anonyme 1999). À cet effet, des coupes partielles ou des coupes totales de petite superficie sont préconisées. On vise également à maintenir la connectivité entre les forêts matures (Mosnier 2003).

Aménagement forestier pour le caribou forestier

Certaines populations de caribous forestiers vivent toute l'année dans des environnements dominés par des tourbières. C'est le cas notamment dans le nord de l'Alberta et de la Saskatchewan (Stuart-Smith *et al.* 1997; Rettie *et al.* 1997) et dans certaines régions du Québec-Labrador (Brown *et al.* 1986; Paré 1987; Paré et Brassard 1994). Dans de tels milieux, on préconise de maintenir la connectivité des complexes marécageux, de conserver des bandes de protection autour des tourbières et de protéger les habitats d'hiver en imposant des contraintes quant aux périodes et à l'importance des

prélèvements de matière ligneuse (Stuart-Smith *et al.* 1997; Chamberland *et al.* 2000).

La majorité des populations de caribous forestiers vivent toute l'année dans la forêt boréale. Ces caribous se regroupent à l'automne et à l'hiver, généralement dans ou à proximité de sites offrant de bonnes concentrations de lichens terrestres (Johnson 2000, présente étude) et ils se dispersent dans la forêt boréale au printemps et à l'été.

Deux stratégies ont été proposées pour le caribou forestier vivant dans la forêt boréale (figure 2). La première consiste à identifier les habitats prioritaires, soit les sites de mise bas, de rut et d'hivernage et à localiser les principales voies de déplacement entre les habitats prioritaires afin de maintenir de larges bandes boisées autour et entre ces derniers (Cumming 1992; Cumming *et al.* 1996). On suggère également d'éviter la construction de routes à proximité des milieux protégés. Cette stratégie est basée sur la prémisse que les caribous sont fidèles aux habitats prioritaires. Elle a été suggérée pour des endroits où les faibles densités de caribous justifieraient difficilement des aménagements plus intensifs.

La deuxième approche, beaucoup plus largement acceptée, consiste à s'inspirer des processus naturels de perturbation de la forêt (Racey *et al.* 1997, 1999; Simpson *et al.* 1997; Seip 1998; de Bellefeuille 2001). Cette stratégie présuppose que le caribou forestier est adapté aux perturbations naturelles de la forêt boréale (feux, épidémies d'insectes et chablis) et qu'il pourra s'adapter à des interventions forestières qui les imitent. Il s'agit essentiellement d'effectuer des coupes forestières qui émulent la structure, la taille, la forme et la répartition des perturbations naturelles sur une base régionale (Bergeron *et al.* 1999, 2002; de Bellefeuille 2001; Bergeron *et al.* 2002).

Pour s'inspirer des perturbations naturelles, il faut en connaître les principales

caractéristiques. D’abord, les incendies de forêt se caractérisent par trois axes de variation : leur cycle, leur superficie et leur sévérité (Gauthier *et al.* 2001; Bergeron *et al.* 2002). Pour généraliser à l’ensemble des perturbations, il faudrait ajouter leur origine (feu, insectes, chablis). Dans la forêt boréale, ces quatre axes de variabilité créent des paysages modelés par les grands feux où l’on retrouve de grands blocs de forêts matures et surannées, entrecoupés de nombreuses petites perturbations, de même que de grands blocs de forêts jeunes comportant plusieurs îlots de vieux peuplements épargnés par les perturbations.

Un zonage du territoire en trois catégories a été proposé pour maintenir les caractéristiques naturelles de la forêt et, par ricochet, sa biodiversité (Hunter 1996; Potvin 1998; Bergeron *et al.* 1999; Hunter 1999; Gauthier *et al.* 2001). On suggère d’abord de conserver des aires protégées pour maintenir des peuplements dépassant l’âge d’exploitation. Ensuite, on propose de délimiter des zones d’aménagement extensif où les caractéristiques naturelles de structure, d’âge, de composition et d’agencement spatial des peuplements serait maintenues. À cet effet, on conseille de mettre à profit des techniques sylvicoles qui s’inspirent du régime naturel des perturbations et qui tiennent compte des contraintes socio-économiques (approche écosystémique). Finalement, on propose d’identifier des zones sous aménagement intensif où l’on chercherait à accroître la productivité forestière afin de compenser les pertes occasionnées par la protection intégrale des aires protégées.

Stratégie proposée pour le caribou forestier au Québec

C’est une stratégie semblable que nous préconisons pour l’aire de répartition du

caribou forestier. Nous proposons de protéger une partie des habitats saisonniers du caribou et de favoriser le maintien de ses déplacements (figure 2). Les moyens retenus sont l'identification et la protection de grands blocs de résineux matures reliés entre eux afin de faciliter les déplacements. Les blocs de protection devraient être délimités en tenant compte de la fréquentation du territoire par le caribou à l'aide d'inventaires ou de la télémétrie. À l'extérieur des blocs de protection, nous proposons de concentrer les coupes et de favoriser la régénération résineuse. De plus, nous suggérons une planification à plusieurs échelles afin d'intégrer les interventions provinciales, régionales et locales aussi bien que celles qui ont cours au niveau du site d'intervention. À cet effet, nous énonçons sept lignes directrices qui pourront orienter l'élaboration des plans d'aménagement forestier.

Première ligne directrice : délimiter l'aire à aménager pour le caribou forestier

Au Québec, les normes d'exploitation forestière visent principalement la protection des cours d'eau, de la régénération et des sols (MRN 1996). De même, les restrictions sur la taille et la répartition des coupes dans le paysage forestier (coupe mosaïque) favorisent la production d'habitats propices à l'orignal et aux espèces de bordure. Cependant, le caribou est mal adapté à ce type d'intervention forestière. La première étape de la planification des aménagements forestiers devrait donc consister à délimiter l'aire à aménager dans une optique de protection du caribou afin d'y appliquer des normes différentes de celles utilisées pour l'aire de répartition de l'orignal.

La majeure partie des observations de caribou forestier sont localisées dans la pessière à mousses, particulièrement là où le cycle des feux de forêt est le plus long

(Courtois *et al.* 2001b). Nous proposons donc de retenir la limite méridionale de ce domaine bioclimatique pour délimiter l'aire à caribou. Le *Règlement sur les normes d'interventions dans les forêts du domaine public* actuel devrait s'appliquer au sud de cette limite alors que l'approche décrite ci-après s'appliquerait au nord, là où l'on retrouve le caribou forestier. Les limites précises pourraient être adaptées régionalement pour tenir compte des contraintes et des particularités propres à chaque région.

Deuxième ligne directrice : délimiter des blocs de protection

Une superficie d'au moins 2700 km² (2700-13296 km²) est jugée nécessaire pour protéger l'intégrité écologique d'une forêt boréale et de sa faune (Gurd *et al.* 2001; Bélanger 2002). C'est toutefois le réseau des aires protégées dont le Québec désire se doter qui aura comme rôle premier de préserver la biodiversité. L'aménagement de l'habitat du caribou vise à assurer sa persistance à long terme.

Les caribous ont des domaines vitaux de plusieurs centaines de kilomètres carrés et le territoire de l'ensemble des individus d'une harde donnée couvre entre 10 000 et 15 000 km² (chapitre 6). L'aménagement de l'habitat du caribou doit donc être planifié à petite échelle sur une base régionale. Les blocs de protection du caribou visent à maintenir une partie des habitats, principalement ceux utilisés en hiver, pour permettre à cette espèce de survivre à court et à moyen terme (0-60 ans) en attendant que les aires coupées puissent de nouveau subvenir à ses besoins. Autour de ces blocs, la forêt sera aménagée pour régénérer des habitats utilisables par le caribou à long terme.

Comme les caribous forestiers ont évolué dans un environnement modelé par les grands feux de forêt, que leurs grands déplacements font partie de leurs stratégies

d'évitement des prédateurs et qu'ils fréquentent majoritairement les forêts matures (Bergerud *et al.* 1984, Courtois *et al.* 2002; chapitre 7), nous croyons que les blocs de protection devraient être de grande superficie ($>100\text{-}250\text{ km}^2$) et qu'ils devraient comprendre un ensemble de peuplements inéquiens matures (80-140 ans) et relativement matures (40-100 ans; Racey *et al.* 1997). La grande taille des massifs préservés vise aussi à se prémunir contre les risques d'incendies forestiers qui continueront immanquablement de rajeunir d'importantes superficies.

Les besoins du caribou varient sensiblement sur une base saisonnière. Les blocs de protection devraient donc contenir des habitats diversifiés. Ils comprendraient d'abord des sites pour l'alimentation hivernale. Ce sont souvent des sites pauvres (sols minces, dénudés secs, eskers, dunes de sable, tourbières dans certaines régions; Racey *et al.* 1997; Stuart-Smith *et al.* 1997), avec des densités arborescentes faibles, généralement peu recherchés par l'industrie forestière (à l'exception des eskers et les dunes de sable qui sont recherchés pour l'approvisionnement en matériaux granulaires pour la voirie forestière). Les blocs de protection comprendraient aussi des habitats potentiels pour la mise bas (selon les régions: grandes tourbières, grands lacs avec des îles, chaînes de lacs bordés de résineux matures ou de tourbières) et il faudrait maintenir une bande de protection autour des sites de mise bas connus (ex. : 1000 m aménagés; Racey *et al.* 1999).

Les caribous sont sensibles aux dérangements humains et à la prédation. Les caribous vivant à proximité des voies d'accès sont plus vulnérables à la prédation (James et Stuart-Smith 2000). Il faudrait donc éviter de construire des voies d'accès dans les blocs de protection afin de limiter la fragmentation de l'habitat et d'éviter d'accroître

l'accès pour les autres cervidés, le loup et les humains. Dans la mesure du possible, les blocs de protection devraient être localisés à proximité de milieux forestiers peu susceptibles d'être exploités (accès, topographie, tourbières, landes; Anonyme 2000b; de Bellefeuille 2001) ou adjacents à de grands plans d'eau, particulièrement si ces derniers renferment des îles (Anonyme 2001; de Bellefeuille 2001) parce que celles-ci, particulièrement les petites, sont souvent peu propices aux prédateurs (Bergerud 1985).

Comme il est peu probable que le caribou s'adapte facilement à la disparition de ses sites d'hivernage et parce qu'il est souvent fidèle aux sites utilisés sur une base saisonnière (Courtois *et al.* 2002), les blocs de protection seraient délimités en utilisant les aires d'hivernage localisées au cours des inventaires aériens, lesquelles seraient entourées d'une large zone adjacente (5-10 km). Lorsque disponible, la télémétrie (ex. : 50-60 % des localisations) pourrait être utilisée pour délimiter les blocs de protection. Ceux-ci devraient avoir une superficie minimale de 100 à 250 km². Il faudrait tenir compte de la présence de lichens terrestres (photos satellitales, spatiocartes; chapitre 7), des grands plans d'eau et des îles qu'ils renferment. Il faudrait aussi inclure des sites potentiellement intéressants mais pas nécessairement utilisés présentement afin de fournir quelques sites d'hivernage alternatifs (Racey *et al.* 1997). Éventuellement, ceux-ci pourraient être utilisés par les caribous si leur site traditionnel était détruit par un incendie de forêt. L'abandon d'un site brûlé semble une adaptation du caribou (Schaefer et Pruit 1991).

Les blocs de protection doivent être vus comme des sites permettant de protéger le caribou forestier à court terme et à moyen terme. Ils pourraient faire l'objet d'aménagements forestiers lorsque les hardes commenceraient à utiliser les habitats de

remplacement régénérés dans les aires non protégées, ce qui permet de maintenir la possibilité forestière.

Troisième ligne directrice : maintenir la connectivité des habitats

Les blocs de protection devraient être interconnectés afin de favoriser les déplacements saisonniers du caribou, réduire la prédation et favoriser les échanges génétiques (Courtois *et al.* 2003, chapitre 5). Idéalement, ils devraient être reliés entre eux par les forêts résiduelles (forêts ouvertes ou trop jeunes pour être exploitées, sites inaccessibles, tourbières, etc.). Lorsque ce sera impossible, il faudra maintenir des corridors (400 m de large dans des forêts matures [<80 ans], Simpson *et al.* 1997; ou encore 2 km de large en forêt jeune [>3 m], Racey *et al.* 1997) entre les blocs de protection. L'exploitation forestière devrait être exclue des corridors de déplacement de 400 m. Des coupes partielles pourraient cependant être testées dans les corridors les plus larges. Les corridors devraient être localisés à proximité d'habitats résiduels. Lorsque possible, la télémétrie GPS pourrait être utilisée pour identifier des routes de déplacement ou les caractéristiques des sites utilisés pour les déplacements afin de localiser les corridors dans des sites déjà utilisés ou à fort potentiel pour le caribou. À défaut d'informations précises, Racey *et al.* (1999) suggèrent d'utiliser des forêts matures ou relativement matures le long des accidents naturels du terrain, comme les rivières, les chaînes de lacs, les eskers ou les crêtes rocheuses. Dans le centre du Québec, les sites situés à 400-500 m d'altitude sont préférés par le caribou (chapitre 7).

Il faut toutefois rappeler que des corridors trop étroits ou mal localisés peuvent s'avérer inutiles (Simberloff *et al.* 1992; Hannon et Schmiegelow 2002), par exemple

s'ils sont localisés dans des endroits non fréquentés par le caribou ou s'ils ne possèdent plus les caractéristiques recherchées par cette espèce. Des effets négatifs peuvent même être notés, par exemple si les corridors concentrent le caribou favorisant de la sorte la prédation (Seip et Cichowski 1996). Malgré ces réserves, nous croyons qu'il est préférable d'en conserver. Les travaux à venir permettront de déterminer leur efficacité.

Quatrième ligne directrice : concentrer les coupes dans des blocs d'aménagement

Il apparaît acceptable d'effectuer des coupes forestières sur une partie du territoire parce que le caribou n'utilise pas tous les sites apparemment propices disponibles. Ces blocs d'aménagement visent à permettre le prélèvement de matière ligneuse mais en s'assurant de régénérer des habitats propices au caribou à long terme (60-100 ans). À court terme, ces blocs d'aménagement pourront parfois servir d'habitat d'été. On devra s'assurer de retrouver à long terme une forêt similaire à celle qui existait avant aménagement. La meilleure façon d'y arriver serait de s'inspirer des perturbations naturelles. Les blocs d'aménagement devraient être de superficies variables mais généralement grandes (100-250 km²). Leur dimension devrait être calquée sur les feux qui ont sévi dans la région. Contrairement à ce qui est proposé pour les sites aménagés en fonction de l'orignal (Samson *et al.* 2002), il serait préférable de concentrer les aires d'intervention afin de créer à long terme des massifs forestiers de grande superficie peu propices à l'orignal et au loup (c.-à-d. absence de succession faisant intervenir des peuplements mélangés ou feuillus, mêmes essences forestières que dans les peuplements actuels).

Dans la pessière, le feu favorise normalement l'établissement d'une bonne

régénération de l'épinette noire, sans succession (Carleton et MacLellan 1994; Gagnon et Morin 2001). À maturité, ces peuplements s'ouvrent graduellement suite aux mortalités naturelles, à l'action des insectes et au chablis (Gauthier *et al.* 2001). Les techniques d'aménagement forestier devraient donc être choisies de façon à favoriser le rétablissement des peuplements d'origine (régénération sans succession) et à maintenir l'importance relative des divers peuplements à l'échelle du paysage. Il faudrait éviter l'enfeuillage des sites coupés pour ne pas favoriser l'orignal, le loup et l'ours noir. Des balises devraient être établies à partir des caractéristiques naturelles de la forêt (composition, âge, structure, répartition) dans chaque bloc d'aménagement.

Les pratiques forestières devraient limiter l'impact sur les lichens terrestres (ex. : coupes d'hiver). Des îlots de forêt reliés par des corridors ainsi que des chicots devraient être maintenus dans les assiettes de coupe pour favoriser les déplacements du caribou et la colonisation par les lichens arboricoles (Seip 1998). La situation qui prévaut lors des feux de forêt permettrait d'identifier la proportion de forêts à laisser dans les blocs d'aménagement. Ainsi, dans l'ouest du Québec, entre 1 et 16 % de la superficie des feux ont été préservés et 5 à 57 % sont demeurés à prédominance de cimes vertes à l'intérieur des sites brûlés (Gauthier *et al.* 2001; Bergeron *et al.* 2002). Ces valeurs sont similaires à celles notées dans des coupes concentrées réalisées dans des pessières (Potvin *et al.* 2001).

Dans les aires non protégées mais fréquentées par le caribou, il faudrait limiter l'accès aux utilisateurs (chasseurs et autres) en favorisant une récolte hivernale et la construction de chemins d'hiver temporaires.

Cinquième ligne directrice : maintenir la structure irrégulière des forêts

Dans les sites fréquentés par le caribou forestier au Québec, le cycle des feux est très long, soit entre 200 et 500 ans (Courtois *et al.* 2001b), ce qui permet aux peuplements de développer une structure inéquienne (Gauthier *et al.* 2001). Il existe plusieurs moyens pour maintenir ou permettre la restauration de cette structure. La première consiste à allonger la période de rotation. Pour déterminer la période optimale, il faudrait tenir compte du cycle des feux. Une révolution de 75 à 100 ans semble nettement trop courte car elle ne permet pas aux peuplements de développer une structure inéquienne (Gauthier *et al.* 2001). On pourrait aussi développer et mettre à profit diverses techniques de coupes partielles qui permettraient de maintenir des peuplements inéquiennes dans une certaine proportion des superficies exploitées (Bergeron *et al.* 1999, 2002). L'âge maximal d'exploitation (début de diminution du volume ligneux) devrait aussi être considéré pour fixer la période de rotation. Lorsque possible, il serait avantageux de maintenir des corridors entre les blocs de protection et les forêts résiduelles à l'intérieur des aires aménagées.

La diversification des pratiques forestières favoriserait le maintien de la structure inéquienne des peuplements âgés. À l'échelle des peuplements, plusieurs techniques traditionnelles imitent les perturbations naturelles (Pothier 2001). La coupe avec protection de la régénération et des sols suivie du scarifiage et de la plantation produit des effets similaires à ceux d'un feu dans un peuplement de pin gris. La même technique appliquée dans une sapinière s'apparente à une épidémie sévère d'insectes. Les éclaircies précommerciales et commerciales imitent les épidémies légères en laissant sur pied des arbres dominants et co-dominants. Le contrôle des incendies et la réalisation de

plantations dans certaines pessières ouvertes dégradées par des processus naturels ou anthropiques permettraient d'éviter une diminution de l'importance de l'épinette à l'échelle du paysage (Gagnon et Morin 2001). Il serait également pertinent de mettre à profit les innovations récentes. Des coupes partielles telles les CPPTM (coupes avec protection des petites tiges marchandes) ou les CPHRS (coupes avec protection de la haute régénération et des sols) pourraient accélérer le rétablissement des peuplements d'épinette (Anonyme 2000a) et permettraient d'imiter la structure et la composition des forêts âgées. Ces dernières pourraient aussi être mises à profit pour limiter l'expansion des feuillus.

Ces types de coupes doivent être agencés convenablement à l'échelle du paysage forestier. À cet effet, le tableau 1 donne quelques exemples de coupes acceptables pour les blocs d'aménagement. Par exemple, Bergeron *et al.* (1999) proposent de maintenir trois classes d'âge d'épinette (cohortes) en utilisant des techniques de coupes appropriées. Comme les pinèdes et les sapinières n'ont pas le même âge maximal d'exploitation, on devrait retrouver des pourcentages différents pour les trois cohortes de chacune de ces espèces d'arbre. La plantation d'épinettes dans les pessières à lichens ouvertes effectuée à grande échelle ne semble pas compatible avec le maintien de la composition actuelle du paysage. Pour le moment, elle ne devrait être envisagée que dans des cas spéciaux et uniquement à des fins expérimentales.

Sixième ligne directrice : faire une gestion adaptative

La gestion adaptative assume que les connaissances scientifiques sont provisoires; elle considère la gestion comme un processus itératif où les décisions sont orientées par

les résultats des actions antérieures (Holling 1978, Grumbine 1994). Nous adhérons à cette philosophie. Nous croyons que les forces et les faiblesses des lignes directrices précédentes se révéleront à l'usage. Compte tenu de l'importance des enjeux et de la complexité des phénomènes en cause, il est hautement probable que la stratégie proposée nécessitera des ajustements. Il apparaît donc important de faire un suivi forestier et faunique des interventions afin d'évaluer l'atteinte des objectifs et de prévoir des mécanismes de rétroaction qui permettraient d'apporter des correctifs lorsque nécessaire.

Le suivi des interventions forestières (coupes, régénération naturelle, entretien, plantations) permettrait de s'assurer que la composition forestière évolue dans le sens prévu. Par exemple, on pourrait vérifier si les interventions forestières permettent le rétablissement des caractéristiques forestières (régénération de forêts résineuses, composition et structure des forêts, maintien des lichens terrestres et arboricoles, évitement de l'enfeuillement). De son côté, le suivi faunique permettrait de décrire les réactions du caribou dans les sites aménagés. Plus spécifiquement, il permettrait de déterminer si la densité des populations est maintenue dans les territoires faisant l'objet de plans d'aménagement et si les caribous fréquentent les massifs forestiers et les corridors préservés, de même que les blocs aménagés. On pourrait aussi déterminer si les caribous peuvent survivre dans des sites isolés à la suite de la modification de leur habitat. Des ajustements pourraient être apportés au besoin.

Les plans d'aménagement et le suivi devraient être réalisés au sein d'équipes régionales multipartites et multidisciplinaires pour s'assurer que les plans d'aménagement respectent à la fois les besoins du caribou, de l'industrie, des usagers de la faune et des autres utilisateurs de la forêt et qu'ils maintiennent les retombées économiques

régionales.

Quelques tentatives de gestion adaptative ont été expérimentées à ce jour. Par exemple, les lignes directrices ont été utilisées pour conclure une entente administrative tripartite (faune-forêt-industrie) dans l'aire commune 093-20, sur la Côte-Nord (Anonyme 2000b) et un programme de suivi forêt-faune a été mis en place (Anonyme 2000c). Les données acquises durant ce programme permettront de vérifier le bien fondé du plan d'aménagement suggéré et de corriger ses faiblesses. D'autres projets impliquant deux ou plusieurs aires communes sont en voie de réalisation (Anonyme 2001; Lafleur *et al.* 2002). Ces initiatives devraient être encouragées.

L'approche que nous préconisons semble acceptable à court terme (5 ans) pour les gestionnaires de la forêt et de la faune aussi bien que pour l'industrie forestière. Entre temps, le plan quinquennal d'inventaires aériens (Courtois *et al.* 2001a) permettra d'identifier plus précisément les sites à protéger dans d'autres aires communes.

Des programmes de suivi permettront d'évaluer l'efficacité des mesures actuelles. À moyen terme (10-30 ans), il faudra peut-être penser à des coupes partielles à l'intérieur des blocs de protection si l'on désire maintenir la possibilité forestière. En pareil cas, nous préconiserons probablement des interventions par grands blocs, par exemple des coupes partielles sur un tiers des blocs de protection par période de 30 ans.

Septième ligne directrice : expérimenter la gestion écosystémique

À moyen terme, l'élaboration des plans d'aménagement forestier devraient s'insérer dans le cadre d'une philosophie plus globale visant une gestion durable de l'ensemble des ressources de la forêt. La gestion écosystémique apparaît actuellement la

meilleure façon d'y arriver. Cette philosophie de gestion des ressources naturelles estime que l'on fait du développement durable si l'on réussit à préserver l'intégrité et les fonctions des écosystèmes et si l'on voit l'Homme comme l'une des composantes des écosystèmes (Gerlach et Bengston 1994). La gestion écosystémique vise à protéger l'intégrité des écosystèmes naturels à long terme en intégrant les connaissances scientifiques sur les relations écologiques dans un cadre sociopolitique et des jugements de valeurs (Grumbine 1994). Il s'agit d'une approche holistique visant à satisfaire les besoins écologiques, sociaux et économiques de la société, le but ultime étant de trouver des solutions qui sont écologiquement soutenables, économiquement viables et socialement acceptables par un cycle continu de planification, d'implantation, de suivi et d'ajustements impliquant le gouvernement et l'industrie en collaboration avec les citoyens (Gilmore 1997). Ce paradigme admet qu'il n'existe pas de bonne décision mais plutôt des décisions qui semblent le mieux répondre aux besoins actuels et futurs de la société tels qu'exprimés par le processus décisionnel (Lackey 1998).

Des lignes directrices ont été élaborées pour rendre opérationnel le concept plutôt abstrait de gestion écosystémique. Pour les espèces des forêts intérieures (ex. : caribou), Irland (1994) suggère d'identifier des moyens pour maintenir les caractéristiques de la forêt primitive, par exemple en fixant des objectifs spatiaux et temporels basés sur la proportion, la répartition et la structure des forêts âgées, en limitant l'accès au territoire, en maintenant de larges blocs de forêts matures, et en mettant l'accent sur les caractéristiques du paysage, la connectivité, la fragmentation et les composantes critiques de l'habitat à l'aide d'une planification et d'une coordination (faune-forêt) soignées, de l'acquisition de données spatiales et des prescriptions plus sophistiquées. Pour la forêt

boréale de l'est du Canada, Kneeshaw *et al.* (2000) ont suggéré une série de guides basés sur la biodiversité, la productivité forestière, la conservation des sols et la protection de la faune aquatique. Bergeron *et al.* (2002) ont proposé une planification stratégique et l'application de techniques forestières permettant de maintenir la variabilité de la composition et de la structure forestières à différentes échelles du paysage.

La protection du caribou exigera également des interventions au niveau de la gestion des populations. L'arrêt de la chasse du caribou forestier minimisera l'impact direct de l'homme (chapitres 6 et 8). Une gestion adéquate de la chasse de l'orignal et de son habitat évitera l'expansion de cette espèce et de son principal prédateur, le loup. Enfin, le contrôle des prédateurs pourrait être envisagé dans le cas des hardes très précaires ou en restauration (Seip 1998) afin de favoriser sa survie à court terme en attendant de trouver les causes de sa précarité et de mettre en place des solutions permanentes. Toutefois, le contrôle des prédateurs ne doit pas être vu comme un palliatif (« *half-way technology* »; Frazer 1992) permettant de justifier l'inaction face aux changements anthropiques du paysage ou à la chasse excessive.

Liste des références

- Anonyme. 1999. Plan d'aménagement de l'aire du caribou de la Gaspésie. Ministère des Ressources naturelles et Société de la faune et des parcs du Québec. Ste-Anne-des-Monts, Québec. 21 p.
- Anonyme. 2000a. Vif intérêt pour l'aménagement s'inspirant de la nature. Info-Forêts, juin 2000: 11-14.
- Anonyme. 2000b. Plan d'aménagement de l'habitat du caribou de l'aire commune 093-20.

- Scierie Manic inc. (Kruger), Société de la faune et des parcs du Québec. Ministère des Ressources naturelles. Sept-Îles, Québec. 10 p. + cartes.
- Anonyme. 2000c. Plan d'aménagement de l'habitat du caribou de l'aire commune 093-20. Programme de suivi 2000-2005. Société de la faune et des parcs du Québec, Direction de l'aménagement de la faune de la Côte-Nord. Sept-Îles, Québec. 6 p.
- Anonyme. 2001. Plan d'aménagement du caribou forestier, Saguenay-Lac-Saint-Jean. Société de la faune et des parcs du Québec. Jonquière, Québec. Non paginé.
- Bélanger, L. 2002. Cancre de la conservation ou brigand environnemental? Le Devoir, le 31 mai 2002.
- Bergeron, Y., B. Harvey, A. Leduc, et S. Gauthier. 1999. Stratégies d'aménagement forestier qui s'inspirent de la dynamique des perturbations naturelles : considérations à l'échelle du peuplement et de la forêt. *For. Chronicle* 75: 55-61.
- Bergeron, Y., A. Leduc, B. Harvey, et S. Gauthier. 2002. Natural fire regime: a guide for sustainable management of the Canadian boreal forest. *Silva Fennica* 36: 81-95.
- Bergerud, A.T. 1974. Decline of caribou in North America following settlement. *J. Wildl. Manage.* 38: 757-770.
- Bergerud, A.T. 1985. Antipredator strategies of caribou: dispersion along shorelines. *Can. J. Zool.* 63: 1324-1329.
- Bergerud, A.T., R.D. Jaminchuk, et D.R. Carruthers. 1984. The buffalo of the North: caribou (*Rangifer tarandus*) and human development. *Arctic* 37: 7-22.
- Brown, W., J. Huot, P. Lamothe, M. Paré, G. St-Martin, et J.B. Theberge. 1986. The distribution and movement patterns of four woodland caribou herds in Quebec and Labrador. *Rangifer, Spec. Issue* 1: 43-49.

- Carleton, T.J., et P. MacLellan. 1994. Woody vegetation responses to fire versus clear-cutting logging: a comparative survey in the central Canadian boreal forest. *Écoscience* 1: 141-152.
- Chamberland, C., M. Paré, et J. Thiboutot. 2000. Plan d'aménagement du site faunique du caribou au sud de Val-d'Or, 1999-2004. Ministère des Ressources naturelles, Société de la faune et des parcs du Québec. Rouyn-Noranda, Québec. 40 p.
- Courtois, R., L. Bernatchez, J.-P. Ouellet, et L. Breton. 2003. Significance of caribou ecotypes from a genetic viewpoint. *Conservation Genetics* 4: 393-404.
- Courtois, R. A. Gingras, C. Dussault, et L. Breton. 2001a. Proposition d'un plan d'inventaires aériens du caribou forestier. Société de la faune et des parcs du Québec, Québec. 13 p.
- Courtois, R., J.-P. Ouellet, A. Gingras, C. Dussault, L. Breton, et J. Maltais. 2001b. Changements historiques et répartition actuelle du caribou au Québec. Société de la faune et des parcs du Québec, Québec. 46 p.
- Courtois, R., J.-P. Ouellet, L. Breton, A. Gingras, et C. Dussault. 2002. Effet de la fragmentation du milieu sur l'utilisation de l'espace et la dynamique de population chez le caribou forestier. Société de la faune et des parcs du Québec, Québec. 44 p.
- 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.
- Cronin, M.A., W.B. Ballard, J.B. Bryan, B.J. Pierson, et J.D. McKendrick. 1998. Northern Alaska oil fields and caribou: a commentary. *Biological Conservation* 83: 195-208.
- Cumming, H.G. 1992. Woodland caribou: facts for forest managers. *For. Chronicle* 68: 481-491.

- 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*, Spec. Issue 9: 81-94.
- de Bellefeuille, S. 2001. Le caribou forestier et la sylviculture. *Revue de littérature et synthèse de la recherche et de l'aménagement en cours au Québec*. Ministère des ressources naturelles. Québec, Québec. 91 p.
- Dyer, S.J., J.P. O'Neill, S.M. Wasel, et S. Boutin. 2001. Avoidance of industrial development by woodland caribou. *J. Wildl. Manage.* 65: 531-542.
- Frazer, N.B. 1992. Sea turtle conservation and halfway technology. *Conserv. Biol.* 6: 179-184.
- Gagnon, R., et H. Morin. 2001. Les forêts d'épinette noire du Québec: dynamique, perturbations et biodiversité. *Naturaliste can.* 125: 26-35.
- Gauthier, S., A. Leduc, B. Harvey, Y. Bergeron, et P. Drapeau. 2001. Les perturbations naturelles et la diversité écosystémique. *Naturaliste can.* 10-17.
- Gerlach, L.P., et D.N. Bengston. 1994. If ecosystem management is the solution, what's the problem? *J. Forestry* 92 (8): 18-21.
- Gilmore, D.W. 1997. Ecosystem management - A needs driven, resource-use philosophy. *For. Chronicle* 73: 560-563.
- Grumbine, R.E. 1994. What is ecosystem management? *Conserv. Biol.* 8: 27-38.
- Gurd, D. B., D. N. Thomas, et D. H. Rivard. 2001. Conservation of mammals in eastern north American wildlife reserves: how small is too small? *Conserv. Biol.* 15: 1355-1363.
- Hannon, S.J., et F.K.A. Schmiegelow. 2002. Corridors may not improve the conservation

- value of small reserves for most boreal birds. *Ecol. Appl.* 12: 1457-1468.
- Hervieux, D., J. Edmonds, R. Bonar, et J. McCammon. 1996. Successful and unsuccessful attempts to resolve caribou management and timber harvesting issues in west central Alberta. *Rangifer*, Special Issue 9: 185-190.
- Hunter, M. 1996. Benchmarks for managing ecosystems: are human activities natural? *Conserv. Biol.* 695-697.
- Holling, C.S (ed.). 1978. Adaptive environmental assessment and management. John Willey and Sons, NewYork.
- Hunter, M.L. (ed.). 1999. Maintaining biodiversity in forest ecosystems. Cambridge 12 University Press, Cambridge, UK.
- Irland, L.C. 1994. Getting from here to there - implementing ecosystem management on the ground. *J. Forestry* 92 (8): 12-17.
- James, A.C., A.K. Stuart-Smith. 2000. Distribution of caribou and wolves in relation to linear corridors. *J. Wildl. Manage.* 64: 154-159.
- Johnson, C.J. 2000. A multi-scale behavioural approach to understand the movements of woodland caribou. PhD Thesis, University of Northern British Columbia. 210 p.
- Kneeshaw, D.D., A. Leduc, P. Drapeau, S. Gauthier, D. Paré, R. Carignan, R. Doucet, L. Bouthilier, et C. Messier. 2000. Development of integrated ecological standards of sustainable forest mangement at an operational scale. *For. Chronicle* 76: 481-493.
- Lackey, R.T. 1998. Seven pillars of ecosystem management. *Landscape Urban planning* 40: 21-30.
- Lafleur, P.-E., R. Courtois, D. Banville, et A. Sebbane. 2002. Proposition d'un plan d'aménagement forestier pour le territoire fréquenté par le caribou de Charlevoix.

- Société de la faune et des parcs du Québec, Direction de l'aménagement de la faune et Direction de la recherche sur la faune. Charlebourg, Québec. 16 p.
- MRN. 1996. Règlement sur les normes d'intervention dans les forêts du domaine public. Ministère des Ressources naturelles du Québec. Éditeur Officiel du Québec, F-4.1, r.1001.1.
- Mosnier, A. 2003. Habitat selection and home-range dynamics of the Gaspé caribou : a hierarchical analysis. *Can. J. Zool.* 81: 1174-1184.
- Ouellet, J.-P., J. Ferron, et L. Sirois. 1996. Space and habitat use by the threatened Gaspé caribou in southeastern Québec. *Can. J. Zool.* 74: 1922-1933.
- Paré, M. 1987. Effets du remplissage d'un réservoir hydroélectrique sur la population de caribous de Caniapiscau. Mémoire de maîtrise, Université Laval. Ste-Foy, Québec. 141 p.
- Paré, M., et C. Brassard. 1994. Écologie et plan de protection de la population de caribous de Val-d'Or. Ministère de l'Environnement et de la Faune, Direction régionale de l'Abitibi-Témiscamingue. Rouyn-Noranda, Québec. 56 p.
- Pollard, R.H., W.B. Ballard, L.E. Noel, et M.A. Cronin. 1996. Parasitic insect abundance and microclimate of gravel pads and tundra within the Prudhoe Bay oil field, Alaska, in relation to use by Caribou, *Rangifer tarandus granti*. *Canadian Field-Naturalist* 110: 649-658.
- Pothier, D. 2001. Portrait de la forêt boréale québécoise. *Naturaliste can.* 125: 5-9.
- Potvin, F. 1998. La martre d'Amérique (*Martes americana*) et la coupe à blanc en forêt boréale: une approche télémétrique et géomatique. Thèse de PhD, Université Laval. 245 p.

- Potvin, F., R. Courtois, et C. Dussault. 2001. Fréquentation hivernale de grandes aires de coupe récentes par l'orignal en forêt boréale. Société de la faune et des parcs du Québec, Québec. 35 p.
- Racey, G., A. Harris, T. Armstrong, L. Gerrish, R. Schott, R. McNicol, et R. Gollat. 1997. Landscape planning for the conservation of forest dwelling woodland caribou, northwestern Ontario. Ontario Ministry of Natural Resources, Thunder Bay, Ontario. 53 p.
- Racey, G., A. Harris, L. Gerrish, T. Armstrong, J. McNicol, et J. Baker. 1999. Forest management guidelines for the conservation of woodland caribou: a landscape approach. Ontario Ministry of Natural Resources, Thunder Bay, Ontario. 69 p.
- Rettie, W.J., et F. Messier. 1998. Dynamics of woodland caribou populations at the southern limit of their range in Saskatchewan. *Can. J. Zool.* 76: 251-259.
- Rettie, W.J., J.W. Sheard, et F. Messier. 1997. Identification and description of forested vegetation communities available to woodland caribou: relating wildlife habitat to forest cover data. *For. Ecol. Manage.* 93: 245-260.
- Samson, C., C. Dussault, R. Courtois, et J.-P. Ouellet. 2002. Guide d'aménagement de l'habitat de l'orignal. Société de la faune et des parcs du Québec, Fondation de la faune du Québec et ministère des Ressources naturelles. Ste-Foy, Québec. 48 p.
- Schaefer, J.A., et W.O. Pruitt. 1991. Fire and woodland caribou in southeastern Manitoba. *Wildl. Monographs* 116: 1-39.
- Seip, D.R. 1991. Predation and caribou populations. *Rangifer, Spec. Issue* 7: 46- 52.
- Seip, D.R. 1992. Factors limiting woodland caribou populations and their interrelationships with wolves and moose in southeastern British Columbia. *Can. J.*

Zool. 70: 1494-1503.

Seip, D.R. 1998. Ecosystem management and the conservation of caribou habitat in British Columbia. *Rangifer*, Spec. Issue 10: 203-211.

Seip, D.R., et D.B. Cichowski. 1996. Population ecology of caribou in British Columbia. *Rangifer*, Spec. Issue 9: 73-80.

Simberloff, D., J.A. Farr, J. Cox, et D.W. Mehlman. 1992. Movement corridors: conservation bargains or poor investments? *Conservation Biology* 6: 493-504.

Simpson, K., E.T. Terry, et D. Hamilton. 1997. Toward a mountain caribou management strategy for British Columbia - habitat requirements and sub-population status. Ministry of Environment, Lands and Parks, Wildlife Branch, Victoria, British Columbia. 29 p.

Stevenson, S.K., K.N. Child, G.S. Watts, et E.L. Terry. 1991. The mountain caribou in managed forest program: integrating forestry and habitat management in British Columbia. *Rangifer*, Spec. Issue 7: 130-136.

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. *J. Wildl. Manage.* 61: 622-633.

Tableau 1. Exemples de modalités de coupe utilisables dans les blocs de protection.

Principaux habitats ¹	Situation actuelle		COUPES VISANT À SIMULER TROIS COHORTES D'ÉPINETTES À L'ÉCHELLE DU PAYSAGE		
	Pourcentage de la superficie	Caractéristiques secondaires	Cohorte 1 (31 % de l'aire) ²	Cohorte 2 (21 % de l'aire) ²	Cohorte 3 (47 % de l'aire) ²
Pessières fermées et pessières ouvertes sans lichen	À déterminer dans chaque bloc aménagé	Régénération d'EPN Inéquienne	CPRS ou CPPTM	Cp, CPPTM, CPHRS, CPRS	Coupe sélective
		Régénération de SAB Inéquienne	Éclaircie précommerciale pour favoriser l'EPN ou Ct, scarifiage, plantation	Cp, CPPTM, CPHRS, CPRS	Coupe sélective
Pessières ouvertes avec lichens	À déterminer dans chaque bloc aménagé	Sur moraine : Équienne Marcottes peu abondantes	Ct, scarifiage, plantation envisageable sur un certain pourcentage de ces pessières	Aucune intervention	Aucune intervention
		Sur substrat dur : Équienne Marcottes peu abondantes	Aucune intervention	Aucune intervention	Aucune intervention
Pinèdes grises fermées et ouvertes sans lichen	À déterminer dans chaque bloc aménagé	Équienne Pas de régénération pré-établie	Ct, scarifiage, plantation	Aucune intervention	Aucune intervention
Pinèdes grises ouvertes avec lichens	À déterminer dans chaque bloc aménagé	Équienne Sur moraine	Ct, scarifiage, plantation envisageable sur un certain pourcentage de ces peuplements	Aucune intervention	Aucune intervention
Sapinières	À déterminer dans chaque bloc aménagé	Inéquienne	CPRS ou Ct, scarifiage, plantation	Cp, CPPTM, CPHRS, CPRS	Coupe sélective
En régénération	À déterminer dans chaque bloc aménagé	-	Entretien pour favoriser le peuplement d'origine	Entretien pour favoriser le peuplement d'origine	Entretien pour favoriser le peuplement d'origine
Tourbières et autres	À déterminer	-	Aucune intervention; bandes de protection, corridors		
Plans d'eau	À déterminer	-	Bandes riveraines		

¹En tout temps, les blocs de protection devront être interconnectés.

²En supposant un cycle de feu de 400 ans et un âge maximal d'exploitation de 150 ans (Bergeron *et al.* 1999).

Lexique : EPN = épinette noire; SAB = sapin baumier; cp = coupe partielle; Ct = coupe totale; CPRS = coupe avec protection de la régénération et des sols; CPPTM = coupe avec protection des petites tiges marchandes; CPHRS = coupe avec protection de la haute régénération et des sols.

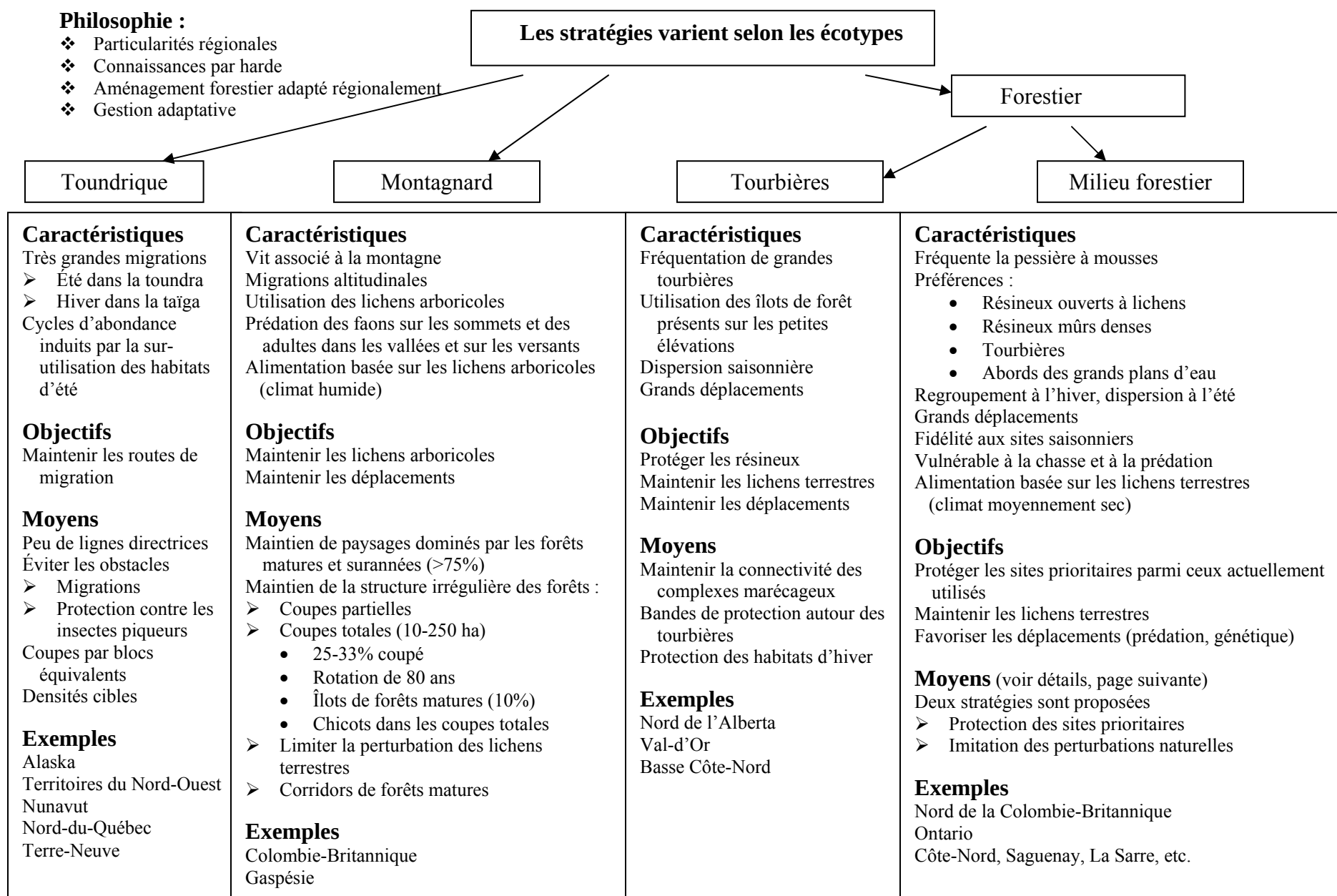


Figure 1. Synthèse des stratégies d'aménagement forestier rencontrées dans la littérature scientifique pour les différents écotypes de caribou.

Stratégie basée sur la protection des habitats prioritaires

Postulat

- Les densités de caribous ne justifient pas des aménagements intensifs

À l'échelle provinciale

- Aucune

À l'échelle régionale

- Aucune

À l'échelle des aires d'aménagement

- Identifier les aires utilisées par le caribou
- Maintenir une zone de protection de 3 km autour des aires d'hivernage

À l'échelle du site

- Protéger les aires de mise bas
- Corridors de déplacement
- Remplacer les aires d'hivernage lorsqu'elles deviennent inadéquates

Sources d'information

- Inventaires du caribou
- Suivi des interventions (gestion adaptative)

Stratégie basée sur l'imitation des perturbations naturelles

Postulats

- L'habitat est dynamique : feux, chablis, insectes
- Le caribou est adapté au régime de perturbations naturelles
- La capacité de support du milieu est élevée

À l'échelle provinciale (L1 et L7)^a

- Délimiter une zone d'aménagement pour le caribou (pessière à mousses)
- Créer des aires protégées pour le maintien de la biodiversité (parcs, etc.)

À l'échelle régionale (L7)

- Définir des objectifs de conservation (faune-forêt)
- Décrire la nature, la taille, la forme et la répartition des perturbations
- S'inspirer de la répartition et de la structure créées par les feux

À l'échelle des aires d'aménagement (3000-7000 km²)

- Identifier les principaux sites à protéger (L2)
 - Sites connus : hivernage, mise bas, rut (inventaire, télémétrie)
 - Sites potentiels (cartographie forestière, satellitaire)
- Protéger une partie des habitats actuels (L2)
 - Blocs de protection (100-250 km²) et zone tampon
 - Alimentation hivernale (lichens terrestres)
 - Mise bas (résineux mûrs, tourbières, plans d'eau)
 - Rut (tourbières, résineux à lichens)
 - Zone de protection autour des sites de mise bas connus (1000 m)
 - Réseau routier construit à l'extérieur des blocs de protection
- Favoriser les déplacements en maintenant la contiguïté des habitats (L3)
 - Corridors de déplacement (400 m de large dans des forêts matures [<80 ans] ou 2 km de large en forêt jeune [>3 m])
 - Localiser les corridors à proximité d'habitats résiduels
 - Éviter la fragmentation (juxtaposition de petites coupes)
- Régénérer des habitats utilisables à moyen terme (L4)
 - Aires d'aménagement (coupes et aménagements concentrés)
 - Maintenir la composition des paysage forestiers
 - Tenir compte du cycle des feux (200-500 ans)
 - Tenir compte de l'âge maximal d'exploitation
 - Utiliser des techniques de coupe variées (CPPTM, CPHR, CPRS)
 - Former les opérateurs de machinerie forestière
- Quantifier les habitats actuellement disponibles (L5)
 - Composition, structure, répartition
- Éviter l'expansion de l'orignal et du loup (L7)
 - Gestion conjointe du caribou, de l'orignal et du loup
 - Favoriser la régénération résineuse
 - Contrôle des prédateurs pour les hardes menacées

À l'échelle du site (L5)

- Régénérer la composition et la structure des peuplements
- Favoriser la régénération résineuse: éviter la succession (enfeuillage)
- Minimiser l'accès aux blocs forestiers (accès temporaires)

Sources d'information

- Inventaires du caribou (L6)
- Inventaire des habitats (cartes écoforestières, photos satellites) (L6)
- Suivi des interventions (gestion adaptative) (L6)

Figure 2. Deux stratégies d'aménagement des habitats du caribou forestier dans la forêt boréale d'après la littérature scientifique. ^a L1 à L7 identifient les lignes directrices appuyées par les énoncés.

CHAPITRE 10

CONCLUSION GÉNÉRALE : IMPLICATIONS POUR LA CONSERVATION DU CARIBOU FORESTIER

Principaux résultats obtenus

Le projet de recherche que nous avons réalisé visait à acquérir les connaissances de base nécessaires pour protéger le caribou forestier et son habitat (chapitre 1). Il fait suite aux observations anecdotiques et aux résultats publiés suggérant que le caribou forestier serait en diminution (Bergerud 1974; Mallory et Hillis 1998) et que les pertes d'habitat et la fragmentation du milieu pouvaient accélérer son déclin (chapitre 2).

La cartographie à petite échelle des observations de caribous a permis d'identifier les principales aires fréquentées par le caribou forestier (chapitre 3). Ce travail a aussi montré que cet écotype était intimement lié à la pessière à mousses, principalement là où le cycle des feux est très long, de l'ordre de 200 à 500 ans. Ces sites sont donc moins susceptibles de comporter des habitats fragmentés par les incendies forestiers. Ces résultats permettront de circonscrire l'aire où l'on devra adopter des pratiques forestières propices au caribou.

À une échelle plus régionale, l'analyse des résultats d'inventaires antérieurs a montré qu'il était nécessaire de trouver et de recenser tous les principaux groupes de caribous pour obtenir une estimation d'abondance précise. Une technique d'inventaire a été proposée (chapitre 4) et a servi à mettre sur pied un programme d'inventaires aériens

qui permettra de localiser les sites utilisés par les principales populations et d'estimer leur abondance (Courtois *et al.* 2001), des données essentielles pour la gestion des forêts et des hardes.

La génétique moléculaire a montré que les caribous forestiers étaient distincts des écotypes toundrique et montagnard et qu'ils forment une métapopulation (chapitre 5). Les échanges entre les populations sont par conséquent importants pour maintenir la diversité génétique. Celle-ci était d'ailleurs inférieure dans les hardes isolées. Toutefois, le taux d'hétérozygotie et le nombre moyen d'allèles par locus demeurent dans les limites observées chez d'autres populations de caribous ainsi que pour d'autres espèces. Nous concluons qu'à court terme, les principaux risques pour la conservation sont liés à la dynamique des populations locales.

Un inventaire aérien et la télémétrie ont montré l'influence de la coupe sur l'utilisation de l'espace et la dynamique de population (chapitre 6). La télémétrie appuie les analyses génétiques en montrant que les populations sont isolées mais qu'elles entretiennent des échanges occasionnels. La connectivité des habitats est nécessaire pour maintenir ces échanges. En présence de milieux fragmentés, les caribous augmentent leurs déplacements, agrandissent la superficie de leurs domaines vitaux et diminuent leur fidélité aux domaines vitaux annuels et saisonniers. Le taux de mortalité des caribous augmente lorsque leur domaine vital est entouré de milieux fragmentés, la stratégie d'évitement des prédateurs étant alors compromise.

Le caribou forestier sélectionne son habitat de façon hiérarchique (chapitre 7). À l'échelle de son domaine vital, il choisit des habitats qui permettent de diminuer les risques de prédation. À l'intérieur de son domaine vital, sur une base saisonnière, il

sélectionne les habitats qui lui offrent un compromis entre l'évitement des prédateurs, la recherche de nourriture et la rencontre de partenaires pour la reproduction. La fragmentation du milieu réduit la capacité du caribou à sélectionner ses habitats. La continuité spatiale d'habitats favorables est donc nécessaire pour que le caribou puisse sélectionner des habitats répondant à ses besoins d'évitement des prédateurs.

Un modèle de simulation a montré que les meilleurs moyens disponibles à court terme pour faire accroître les populations de caribous forestiers étaient de contrôler les prélèvements anthropiques du caribou et de maintenir des densités faibles d'orignaux à l'aide de mesures de gestion faunique et forestière appropriées (chapitre 8).

Finalement, les connaissances acquises sur le caribou forestier ont été mises à profit pour suggérer une stratégie d'aménagement forestier pour la pessière à mousses, où se retrouvent la majorité des caribous forestiers (chapitre 9). En terme de conservation, nos résultats montrent que la conservation du caribou forestier exigera une gestion intégrée des populations de caribous, d'orignaux et de loups accompagnée de mesures visant la protection et l'aménagement de son habitat.

En conclusion, notre étude montre que les pertes d'habitat et la fragmentation du milieu nuisent au caribou forestier. Celui-ci est surtout abondant dans les forêts résineuses surannées. La continuité d'habitats propices est nécessaire pour maintenir sa diversité génétique. Le caribou évite les milieux fragmentés et la mortalité augmente lorsque son domaine vital est entouré de milieux fragmentés. Finalement, la fragmentation du milieu réduit sa capacité à sélectionner les habitats propices, ce qui compromet ses stratégies d'évitement des prédateurs.

Dans les sections qui suivent, nous résumons les principaux résultats obtenus et

décrivons leurs principales implications pour la conservation du caribou forestier et la gestion de ses populations et de ses habitats. Finalement, nous proposerons un plan d'intervention et de recherche pour orienter les gestionnaires et les chercheurs.

Aire de répartition

La limite méridionale de l'aire de répartition du caribou a beaucoup diminué à la fin du 19^e siècle, vraisemblablement à cause de l'action combinée de la chasse et de la prédation (St. Cyr 1873; Moisan 1956; Bergerud 1974; Martin 1980; Guay 1983; Gingras *et al.* 1989). La régression s'est probablement poursuivie durant les années 1960 et 1970 à l'est du 62^e méridien (chapitre 3) et au sud de la Baie-James jusqu'au début des années 1990 (Cumming et Beange 1993). L'écotype forestier est maintenant présent de façon discontinue, principalement entre le 49^e parallèle dans l'est du Québec, le 50^e parallèle dans l'ouest et le 55^e parallèle au nord. Au sud du 49^e parallèle, on ne retrouve plus que trois petites hardes forestières. Au Québec, le nombre de caribous forestiers pourrait difficilement dépasser 3 000 individus si l'on se base sur les estimations de la densité et de l'aire de répartition. Les données actuelles sont insuffisantes pour identifier les causes exactes des diminutions récentes d'effectifs bien que la chasse et la prédation semblent les causes proximales.

Le caribou forestier se retrouve presque exclusivement dans la forêt boréale (85 %) bien que deux hardes vivent en marge de la forêt mélangée. Son aire de répartition principale couvre 234 538 km², principalement à l'est du 72^e méridien, dont un peu plus du tiers ($\approx 64\,400\text{ km}^2$) semble fréquenté de façon intensive. Les principales aires utilisées sont intimement liées à la pessière à mousses, particulièrement dans l'Est du

Québec où le cycle des feux est très long (200-500 ans). Les résultats sur la répartition permettront de délimiter l'aire où les populations de grande faune et leurs habitats devront être gérés en fonction du caribou.

Technique d'inventaire

À cause de sa faible densité, il semble impossible d'estimer précisément l'abondance du caribou forestier sans effectuer une couverture exhaustive des sites à fort potentiel. Une telle approche s'avère également nécessaire pour localiser les sites utilisés par les principales hardes dans le but de protéger et d'aménager leur habitat. Nous avons décrit une méthode d'inventaire en deux phases, inspirée de l'approche développée par Bergerud (1963), qui permet d'estimer, à coût abordable, le nombre de caribous et les aires utilisées en hiver. Cette approche a permis de mettre sur pied un programme quinquennal d'inventaires aériens qui a débuté à l'hiver 2003 (Courtois *et al.* 2001). Les populations localisées feront l'objet de plans de gestion et les aires utilisées devraient être incluses dans des plans d'aménagement forestier.

Génétique moléculaire

La classification moderne du caribou a été établie par Banfield (1961). Celle-ci regroupe dans la même sous-espèce (caribou des bois, *Rangifer tarandus caribou*) tous les caribous vivant en forêt boréale. Compte tenu de l'isolement physique de la population montagnarde et de la co-occurrence occasionnelle des écotypes forestier et toundrique, nous avons émis l'hypothèse que ces deux derniers écotypes constituent une seule métapopulation, génétiquement distincte du caribou montagnard, et que les

populations forestières isolées géographiquement présentent une moins grande diversité génétique à cause de la consanguinité.

La génétique moléculaire a permis de montrer que les trois écotypes de caribous présents au Québec constituent des entités génétiques distinctes auxquelles il faudrait appliquer des mesures de conservation spécifiques. Contrairement à ce qui est accepté depuis Banfield (1961), nous suggérons de considérer les trois écotypes comme des sous-espèces distinctes. Selon le concept de la conservation évolutive adaptative (« *adaptive evolutionary conservation* »; Fraser et Bernatchez 2001), les écotypes devraient à tout le moins être reconnus comme des unités évolutives importantes (« *evolutionary significant unit* »; Ryder 1986).

Les populations de l'écotype forestier semblent former une métapopulation. Les échanges génétiques occasionnels, probablement dus aux sous-adultes en dispersion, permettent de maintenir une diversité génétique élevée. Bien que la situation actuelle ne soit pas alarmante, nos résultats montrent que l'isolement entraîne une diminution de la diversité génétique. En conséquence, nous estimons qu'il est primordial de maintenir les échanges entre les populations grâce à des aménagements forestiers adéquats.

Deuxièmement, nous croyons nécessaire d'adopter des mesures qui favoriseront l'accroissement des populations locales. À cet effet, la Société de la faune et des parcs du Québec entend reconnaître le caribou forestier comme une espèce vulnérable ce qui favorisera l'élaboration d'un plan de rétablissement.

Utilisation de l'espace et dynamique de population

Seip (1991) avait proposé que les coupes forestières augmentaient la mortalité du

caribou en le concentrant dans les habitats résiduels, en diminuant sa capacité de dispersion et en augmentant la fréquentation du territoire pour divers types d'usages, y compris la chasse légale et illégale. Cette suggestion a été reprise à plusieurs occasions (Bergerud 1996; Cichowski 1996; Stuart-Smith *et al.* 1997; Rettie et Messier 1998; Racey *et al.* 1999), toutefois sans tests formels. Nous avons donc effectué un inventaire de végétation, un inventaire aérien du caribou et avons suivi par télémétrie 68 femelles provenant de trois hardes pour tester l'hypothèse que le caribou n'est pas limité par la nourriture et que les pertes d'habitat et la fragmentation du milieu par la coupe forestière et les feux de forêt augmentent l'impact des facteurs limitatifs, principalement la chasse et la prédation, en altérant les modes d'utilisation de l'espace (superficie des domaines vitaux, importance des déplacements, philopatrie).

Nos résultats sur l'organisation spatiale des hardes, la capacité de support de l'habitat, l'utilisation de l'espace et la dynamique de population appuient cette hypothèse. Conformément aux résultats de Schaefer *et al.* (2001), une organisation spatiale hiérarchique a été mise en évidence par l'analyse de groupement diffus (« *Fuzzy analysis* »). Dans un site d'étude de 42 539 km² situé dans le centre-est du Québec, trois hardes (utilisant 10 000-15 000 km²) ont été identifiées chacune composée de trois dèmes (500-10 000 km²). Les domaines vitaux étaient très grands (200-800 km²) et variaient entre les hardes.

La capacité de support du milieu était élevée (4,1-7,7 caribous/100 km²), les lichens terrestres pouvant supporter 3-4 fois plus de caribous qu'il n'y en avait, une constatation appuyée par un taux de gestation de l'ordre de 100 % chez les femelles adultes. Par contre, les lichens arboricoles ne pouvaient vraisemblablement servir que de

nourriture d'appoint (0,2-0,3 caribou/100 km²).

D'après l'inventaire aérien et la télémétrie, les caribous fréquentaient très peu les paysages fragmentés par la coupe et les feux de forêt. En présence de tels milieux ils se déplaçaient davantage, avaient des domaines vitaux plus grands et montraient moins de fidélité à leurs domaines vitaux saisonniers et annuels, probablement parce que les paysages fragmentés ne répondaient pas adéquatement à leurs besoins. Deux des hardes étaient plutôt stables alors que l'autre semblait décroître légèrement. Les hardes étudiées n'étaient pas régularisées par la compétition intra-spécifique pour la nourriture, leur dynamique étant dictée par l'action combinée de la chasse et de la prédation dont l'importance relative variait entre les hardes. Cependant, la mortalité totale n'était influencée par les milieux fragmentés que si ces derniers entouraient les domaines vitaux.

La télémétrie appuie les résultats des analyses génétiques en montrant que les populations sont séparées mais que des échanges occasionnels se produisent si la fragmentation du milieu n'entrave pas les déplacements du caribou. Ces résultats montrent l'importance d'assurer la connectivité des habitats lors des travaux d'aménagement forestier tel que proposé antérieurement (Bergerud *et al.* 1984; Seip 1991; Racey *et al.* 1999).

Préférences d'habitats

Bergerud *et al.* (1990) avaient suggéré que le caribou sélectionnait son habitat de façon hiérarchique. Rettie et Messier (2000) ont proposé qu'il puisse exister un lien entre la hiérarchie de sélection des habitats et les facteurs limitatifs. À l'échelle de leur domaine vital, les caribous pourraient choisir des habitats leur permettant de diminuer les

risques associés aux principaux facteurs limitatifs alors que la sélection à plus fine échelle pourrait permettre de combler des besoins plus spécifiques de leur cycle vital. Nous avons utilisé la télémétrie (68 femelles adultes) pour tester cette hypothèse en étudiant les préférences d'habitat selon une approche hiérarchique dans trois hardes fréquentant des sites fragmentés. De plus, nous avons émis l'hypothèse que la fragmentation du milieu réduisait l'efficacité des stratégies d'utilisation des habitats.

Nos résultats sur la sélection des habitats appuient ces deux hypothèses. Les caribous sélectionnent leurs habitats de façon hiérarchique. Pour établir leurs domaines vitaux annuels, ils préféraient les résineux sans lichen, les sites comportant des plans d'eau, les milieux à lichens et les tourbières, des milieux peu fréquentés par l'orignal, le loup et l'ours noir. Les milieux fragmentés, favorables à l'orignal et aux prédateurs, étaient évités. À l'intérieur du domaine vital annuel, les préférences d'habitat ne différaient que légèrement entre les hardes et variaient selon la période de l'année. De plus, les caribous se retrouvaient à des altitudes plus élevées durant la mise bas que durant le reste de l'année.

Nos résultats suggèrent qu'à l'échelle du domaine vital, la sélection d'habitat est associée à la diminution des risques de prédation alors qu'à l'intérieur du domaine vital, elle paraît orientée vers la satisfaction de besoins saisonniers spécifiques (prédation, alimentation, reproduction). Lorsque les habitats fragmentés occupent plus de 20 % de l'aire utilisée, la sélection d'habitat à l'échelle du domaine vital n'existe pratiquement plus. En conséquence, la continuité d'habitats favorables paraît nécessaire pour que le caribou puisse sélectionner des habitats répondant à ses besoins d'évitement des prédateurs, de recherche de nourriture et de rencontre de partenaires pour la reproduction.

Modélisation des relations entre l'orignal, le loup et le caribou

Compte tenu de sa faible abondance, de sa faible productivité et de sa fragilité face aux modifications de son environnement, le maintien du caribou en forêt boréale ne paraît pas assuré. Nous avons construit un modèle qui met en relation une population de caribou limitée par la prédation (selon le modèle Bergerud et Elliot 1986), une population d'orignaux, régularisée par la nourriture et la prédation et une population de loup régularisée par l'abondance de l'orignal (selon les modèles de Messier 1994), auxquelles ont été ajoutés des facteurs stochastiques influençant la productivité de l'orignal (Crête et Courtois 1987) et du caribou (Schaefer et Messier 1991). Le modèle de simulation a montré que les meilleurs moyens, à court terme, pour faire accroître les populations de caribous forestiers étaient de limiter les prélèvements anthropiques et d'appliquer des mesures de gestion permettant de contraindre l'expansion des populations d'orignaux. La chasse sportive a été arrêtée récemment. Il faudrait aussi contrôler la chasse d'alimentation et le braconnage, gérer les habitats pour éviter d'accroître leur attrait pour l'orignal et les prédateurs, et limiter l'accès pour les humains et les prédateurs. Un aménagement adéquat de l'habitat est aussi essentiel au maintien du caribou.

Lignes directrices pour l'aménagement forestier

En nous basant sur les résultats obtenus et sur une revue de la littérature (entre autres : Simpson *et al.* 1997; Seip 1998; Racey *et al.* 1999; de Bellefeuille 2001), nous recommandons de gérer la pessière à mousses, le sous-domaine bioclimatique le plus utilisé par le caribou forestier, selon une approche écosystémique. Nous suggérons la protection de grands blocs forestiers interconnectés et la concentration des coupes

forestières dans de grands blocs d'aménagement. Les blocs de protection permettront de conserver un habitat minimum à court terme alors que les corridors de déplacement faciliteront les mouvements saisonniers et la dispersion du caribou. Les blocs d'aménagement favoriseront la reconstitution d'habitats propices à moyen terme tout en permettant de maintenir les activités forestières. À l'intérieur des blocs d'aménagement nous proposons de s'inspirer du régime des perturbations naturelles ayant cours dans la pessière à mousses afin de maintenir la composition et la structure des forêts ainsi que la répartition des perturbations à l'échelle du paysage. La mise en application de cette stratégie exigera de circonscrire l'aire à aménager pour le caribou, de délimiter des blocs de protection et des blocs d'aménagement tout en maintenant la connectivité des habitats afin de faciliter les déplacements du caribou. La stratégie demandera d'identifier des moyens pour maintenir la structure irrégulière des forêts, d'appliquer la gestion adaptative et d'expérimenter la gestion écosystémique.

Mesures de conservation

L'abondance du caribou forestier diminue depuis plus de 100 ans (St. Cyr 1873; Bergerud 1974; Martin 1980). Nul doute que sa conservation exigera des efforts concertés. Il faudra agir simultanément sur la dynamique des populations du caribou, de l'orignal et du loup ainsi que sur la gestion des habitats.

Le tableau 1 reprend les idées énoncées à la fin du chapitre 2 et il identifie les actions réalisées ainsi que celles qui devraient être complétées dans une optique de conservation du caribou forestier. La chasse sportive a été arrêtée en 2001 mais les prélèvements autochtones se poursuivent. Le braconnage ne paraît pas répandu bien qu'il

puisse exister à certains endroits. De plus, les caribous sont parfois harcelés par des motoneigistes.

Des menaces indirectes sont associées à l'exploitation forestière, lesquelles semblent confirmées par la coïncidence de la limite sud de l'aire de répartition du caribou et de la limite septentrionale des activités de récolte forestière (Schaefer 2003). Ces menaces comprennent notamment l'accroissement de l'accessibilité et par le fait même, une pression accrue par les villégiateurs. Également, des pratiques sylvicoles inappropriées peuvent conduire à l'établissement de feuillus et compromettre l'équilibre orignal-loup-caribou au détriment du caribou. De même, la production de lichens (terrestres et arboricoles) est diminuée puisque le cycle de révolution des peuplements est raccourci. Enfin, on assiste graduellement à une diminution marquée de l'importance des forêts âgées inéquiennes, une situation très problématique pour le caribou qui recherche activement les forêts âgées (chapitres 3 et 7). L'impact négatif des coupes pourrait être amoindri par une protection accrue du caribou (contre les humains et les prédateurs), par la création d'aires protégées et par l'adoption de pratiques sylvicoles visant à préserver la répartition, la composition et la structure de la forêt d'origine, conditions qui favoriseraient les déplacements des caribous et le maintien des échanges entre les hardes (Caughley 1994; Holt et Hochberg 1997; présente étude).

Compte tenu de sa fragilité, la Société de la faune et des parcs du Québec entend faire reconnaître le caribou forestier comme une espèce vulnérable. Un programme d'inventaires aériens a été instauré pour estimer l'abondance des hardes et délimiter les aires qu'elles utilisent. Des plans de gestion devraient être élaborés pour les hardes exploitées. Le plan de gestion du caribou nordique devrait tenir compte de la possibilité

de récolter accidentellement des caribous forestiers et il devrait mettre de l'avant des mesures pour minimiser les risques de prélèvements. L'aire de répartition continue devrait être identifiée réglementairement et des normes d'aménagement forestier spécifiques devraient y être appliquées pour favoriser le caribou. La définition de troupeau dans la réglementation actuelle devrait être revue pour tenir compte de la répartition réelle des caribous forestiers et de leurs comportements saisonniers. Les caractéristiques des habitats fréquentés durant la mise bas, le rut et l'hiver devraient être précisées dans les règlements. Des plans d'aménagement forestier devraient être élaborés pour le territoire fréquenté par chaque harde. Jusqu'à présent, les populations de grande faune étaient gérées indépendamment les unes des autres et la même stratégie de gestion des forêts était appliquée partout au Québec. Notre projet montre l'importance de gérer simultanément l'orignal, le loup et le caribou. Dans l'aire de répartition continue du caribou forestier, le plan de gestion de l'orignal devrait identifier des densités cibles et des modes de gestion compatibles avec le maintien du caribou. La forêt devrait être gérée de façon à tenir compte du caribou forestier. Finalement, le public devrait être informé de la situation précaire du caribou forestier.

Au terme de notre travail, quelques thèmes d'étude nous apparaissent prioritaires. D'abord, la survie à long terme du caribou semble intimement reliée aux relations que cette espèce entretient avec l'orignal, le loup et possiblement l'ours noir. Les impacts de la gestion de la forêt (présente étude) et des populations de la grande faune (Sebbane *et al.* 2002) sur les relations interspécifiques sont encore mal compris et ne seront révélés que par des études à long terme. La dynamique de population des cervidés est fortement influencée par la survie des femelles et des faons (Fancy *et al.* 1994; Michel *et al.* 1994)

lesquels sont très vulnérables durant la dispersion printanière (Sebbane *et al.* 2002; présente étude). Pourtant, les causes exactes de mortalité demeurent mal connues. En terme de génétique des populations, une étude réalisée à l'échelle Nord-Américaine aiderait à préciser la classification du caribou des bois. De même, un échantillonnage des captures hivernales permettrait de déterminer si la chasse du caribou toundrique s'effectue en partie sur le caribou forestier. À moyen terme, il est probable que le maintien de la possibilité forestière exigera des aménagements à l'intérieur des blocs de protection retenus pour le caribou forestier. Il y aurait avantage à expérimenter diverses techniques de coupes partielles et à vérifier leur impact sur la sélection de l'habitat par le caribou, sur sa dynamique de population et sur la reconstitution de la composition et de la structure des forêts. Finalement, il nous a semblé qu'il n'existait pas de consensus au sein de la communauté scientifique quant aux méthodes à privilégier pour étudier la sélection d'habitat. La façon de déterminer les échelles d'observation, la disponibilité et l'utilisation ainsi que les méthodes d'analyse diffèrent grandement entre les études. Malheureusement, les choix faits par les chercheurs risquent d'affecter les résultats. Les balises présentées par Wiens (1989), Johnson (2000), Schaefer *et al.* (2001) et Girard *et al.* (2002, 2003) devraient être utilisées pour réaliser des études comparatives chez diverses espèces.

Liste des références

- Banfield, A.W.F. 1961. A revision of the reindeer and caribou genus *Rangifer*. Natl. Mus. Can. Bull. 277. 137 p.
- Bergerud, A.T. 1963. Aerial census of caribou. J. Wildl. Manage. 27: 438-449.

- Bergerud, A.T. 1974. Decline of caribou in North America following settlement. *J. Wildl. Manage.* 38: 757-770.
- Bergerud, A.T. 1996. Evolving perspectives on caribou population dynamics, have we got it right yet? *Rangifer*, Spec. Issue 9: 95-116.
- Bergerud, A.T., et J.P Elliot. 1986. Dynamics of caribou and wolves in Northern British Columbia. *Can. J. Zool.* 64: 1515-1529.
- Bergerud, A.T., R. Ferguson, et H.E. Butler. 1990. Spring migration and dispersion of woodland caribou at calving. *Anim. Behav.* 39: 360-369.
- Bergerud, A.T., R.D. Jaminchuk, et D.R. Carruthers. 1984. The buffalo of the North: caribou (*Rangifer tarandus*) and human development. *Arctic* 37: 7-22.
- Caughley, G. 1994. Directions in conservation biology. *J. Anim. Ecol.* 63: 215-244.
- Cichowski, D. 1996. Managing woodland caribou in West-Central British Columbia. *Rangifer Spec. Issue 9*: 119-126.
- Courtois, R. A. Gingras, C. Dussault, et L. Breton. 2001. Proposition d'un plan d'inventaires aériens du caribou forestier. Société de la faune et des parcs du Québec, Québec, 13 p.
- Crête, M., et R. Courtois. 1997. Limiting factors might obscure population regulation of moose (*Cervidae: Alces alces*) in unproductive forests. *J. Zool.* 242: 765-781.
- Cumming, H.G., et D.B. Beange. 1993. Survival of woodland caribou in commercial forests of northern Ontario. *For. Chron.* 69: 579-588.
- de Bellefeuille, S. 2001. Le caribou forestier et la sylviculture: revue de littérature et synthèse de la recherche et de l'aménagement en cours au Québec. Ministère des ressources naturelles. Québec, Québec. 86 p.

- Fancy, S.G., K.R. Whitten, et D.E. Russell. 1994. Demography of the Porcupine caribou herd, 1983-1992. *Can. J. Zool.* 72: 840-846.
- Fraser, D.J., et L. Bernatchez. 2001. Adaptive evolutionary conservation: towards a unified concept for defining conservation units. *Mol. Ecol.* 10: 2741-2752.
- Gingras, S., S. Lirette, et C. Gilbert. 1989. *Le club Triton*. Les Éditions Rapides-Blancs Inc. 300 p.
- Girard, I., J.-P. Ouellet, R. Courtois, C. Dussault, et L. Breton. 2002. Effects of sampling effort based on GPS telemetry on home range size estimations. *J. Wildl. Manage.* 66: 1290-1300.
- Girard, I., J.-P. Ouellet, R. Courtois, C. Dussault, et A. Caron. 2003. Effect of sampling effort on habitat selection analysis. En préparation.
- Guay, D. 1983. *Histoires vraies de la chasse au Québec*. VLB Éditeur. Montréal, Québec. 268 p.
- Holt, R.D., et M.E. Hochberg. 1997. When is biological control evolutionarily stable (or is it)? *Ecology* 78: 1673-1683.
- Johnson, C.J. 2000. A multi-scale behavioural approach to understand the movements of woodland caribou. PhD Thesis, University of Northern British Columbia. 210 p.
- Mallory, F.F., et T.L. Hillis. 1998. Demographic characteristics of circumpolar caribou populations: ecotypes, ecological constraints/releases, and population dynamics. *Rangifer, Spec. Issue* 10: 49-60.
- Martin, L.-P. 1980. *Histoire de la chasse au Québec*. Boréal Express. Montréal, Québec. 273 p.
- Messier, F. 1994. Ungulate population models with predation: a case study with North

American moose. *Ecology* 75: 478-488.

Michel, M.-D., R. Courtois, et J.-P. Ouellet. 1994. Simulation de l'effet de différentes stratégies d'exploitation sur la dynamique des populations d'orignaux. Ministère de l'Environnement et de la Faune. Québec, Québec. 48 p.

Moisan, G. 1956. Le caribou de Gaspé I. Histoire et distribution. *Naturaliste Can.* 83: 225-234.

Racey, G., A Harris, L. Gerrish, T. Armstrong, J. McNicol, et J. Baker. 1999. Forest management guidelines for the conservation of woodland caribou: a landscape approach. Ontario Ministry of Natural Resources, Thunder Bay, Ontario. 69 p.

Rettie, W.J., et F. Messier. 1998. Dynamics of Woodland caribou populations at the southern limit of their range in Saskatchewan. *Can. J. Zool.* 76: 251-259.

Rettie, W.J., et F. Messier. 2000. Hierarchical habitat selection by woodland caribou: its relationship to limiting factors. *Ecography* 23: 466-478.

Ryder, O.A. 1986. Species conservation and systematics: the dilemma of subspecies. *Trends Ecol. Evol.* 1: 9-10.

Schaefer, J.A. 2003. Long-term range recession and the persistence of caribou in the taïga. *Conserv. Biol.* 17: 1435-1439.

Schaefer, J.A., et F. Messier. 1991. The implications of environmental variability on caribou demography: theoretical consideration. *Rangifer, Spec. Issue* 7: 53-59.

Schaefer, J.A., A.M. Veitch, F.H. Harrington, W.K. Brown, J.B. Theberge, et S.N. Luttich. 2001. Fuzzy structure and spatial dynamics of a declining woodland caribou population. *Oecologia* 126: 507-514.

Sebbane, A., R. Courtois, S. St-Onge, L. Breton, et P.-É. Lafleur. 2002. Utilisation de

l'espace et caractéristiques de l'habitat du caribou forestier de Charlevoix, entre l'automne 1998 et l'hiver 2001. Société de la faune et des parcs du Québec, Québec. 59 p.

Seip, D.R. 1991. Predation and caribou populations. *Rangifer*, Spec. Issue 7: 46-52.

Seip, D.R. 1998. Ecosystem management and the conservation of caribou habitat in British Columbia. *Rangifer*, Spec. Issue 10: 203-211.

Simpson, K., E.T. Terry, et D. Hamilton. 1997. Toward a mountain caribou management strategy for British Columbia - habitat requirements and sub-population status. Ministry of Environment, Lands and Parks. Victoria, British Columbia. 29 p.

St. Cyr, D.N. 1873. Le renne du nord. *Naturaliste Can.* 5: 16-32.

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. *J. Wildl. Manage.* 61: 622-633.

Wiens, J.A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Func. Ecol.* 3: 385-397.

Tableau 1. Résumé de la problématique du caribou forestier au Québec et principales solutions suggérées.

La répartition actuelle, la densité et les effectifs totaux sont mal connus • Le devenir des petites hardes isolées est incertain • La dynamique de population n'est connue que pour quelques hardes • L'aire de répartition continue se situe dans les secteurs où le cycle des feux est très long ➤ <i>Réaliser le programme d'inventaires pour localiser les hardes</i> ➤ <i>Reconnaître l'aire de répartition continue comme zone d'aménagement forestier du caribou</i> ➤ <i>Décrire la structure des peuplements forestiers utilisés</i> ➤ <i>Suivre par télémétrie les principales hardes</i> L'écotype forestier est vulnérable • Il vit en petits groupes isolés et en faible densité • Son recrutement est faible et son taux de mortalité est élevé • Il est très vulnérable à la prédation • Il est sensible aux modifications d'habitat • La récolte potentielle n'est connue que pour quelques hardes • Il est peut-être surexploité à cause de la cohabitation avec le caribou toundrique • Il est spécifique génétiquement • Les impacts de l'écotourisme sont peu documentés ➤ <i>Reconnaître le caribou forestier comme une espèce vulnérable</i> ➤ <i>Quantifier la récolte autochtone</i> ➤ <i>Évaluer l'impact de la chasse d'hiver du caribou toundrique (captures accidentelles)</i> ➤ <i>Maintenir les programmes de contrôle du braconnage</i> ➤ <i>Élaborer des plans de gestion pour les hardes exploitées</i> ➤ <i>Tenir compte de la situation du caribou forestier dans le plan de gestion de l'original</i> ➤ <i>Sensibiliser le public à la situation précaire du caribou forestier</i> Les habitats diffèrent sur une base saisonnière • Les habitats saisonniers n'ont pas été décrits dans les règlements ➤ <i>Reconnaître l'importance d'aménager l'habitat par grands blocs</i> ➤ <i>Dans le Règlement sur les habitats fauniques, reconnaître l'importance des forêts résineuses matures, des milieux à lichens et des tourbières</i> ➤ <i>Idem pour le Règlement sur les normes d'intervention dans les forêts du domaine public</i> Les coupes forestières modifient le comportement et la survie du caribou • Elles ont une influence sur l'utilisation de l'espace, les déplacements et la survie • L'impact de la présence des autres cervidés n'est pas encore bien compris • L'influence des coupes sur l'abondance des prédateurs est encore mal connu ➤ <i>Entamer une étude traitant des relations caribou-original-loup</i> Les normes de protection de l'habitat sont inopérantes • La plupart des groupes n'atteignent pas 50 caribous • La localisation des pessières et des pinèdes à lichens n'est pas connue ➤ <i>Réviser la notion de troupeau dans le Règlement sur les habitats fauniques</i> ➤ <i>Réviser le Règlement sur les normes d'interventions dans les forêts du domaine public</i> ➤ <i>Cartographier les milieux à lichens</i> ➤ <i>Élaborer des plans d'aménagement forestier pour chaque harde</i>
--