

Direction de la recherche sur la faune

**EFFET DE LA FRAGMENTATION DU MILIEU SUR L'UTILISATION DE
L'ESPACE ET LA DYNAMIQUE DE POPULATION
CHEZ LE CARIBOU FORESTIER**

par

Réhaume Courtois
Jean-Pierre Ouellet
Laurier Breton
André Gingras
Claude Dussault

Société de la faune et des parcs du Québec
Université du Québec à Rimouski

Mars 2002

Dépôt légal – Bibliothèque nationale du Québec, 2002
ISBN : 2-550-39050-4

RÉSUMÉ

Nous avons testé l'hypothèse que la fragmentation du milieu par la coupe forestière et les feux de forêt augmente l'impact des facteurs limitant l'abondance du caribou forestier (*Rangifer tarandus caribou*) en le concentrant dans les habitats résiduels, en augmentant la prédation par l'entremise d'un accroissement de la biomasse des proies alternatives et en facilitant l'accès au territoire pour les chasseurs. À cet effet, nous avons utilisé un inventaire aérien, la télémétrie (68 femelles et mâles adultes) et un inventaire des lichens terrestres et arboricoles dans une site d'étude de 42 500 km² de la forêt boréale québécoise. Une organisation spatiale hiérarchique a été mise en évidence par l'analyse de groupement diffus (« Fuzzy analysis »). Trois hardes (populations), occupant chacune entre 10 000 et 15 000 km² ont été identifiées. Chaque harde comprenait trois dèmes qui fréquentaient des aires de 500 à 10 000 km², l'aire fréquentée était corrélée à l'effectif des dèmes. La capacité de support du milieu était élevée, les lichens terrestres pouvant 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 % chez les femelles adultes. Par contre, les lichens arboricoles ne pouvaient vraisemblablement servir que de nourriture d'appoint. D'après l'inventaire aérien et la télémétrie, les caribous fréquentaient peu les milieux fragmentés. En présence de tels milieux, les caribous 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 importance relative variait entre les hardes. Le lien causal avec la fragmentation du milieu a été démontré uniquement lorsque le domaine vital des caribous était complètement entouré de milieux fragmentés. En situation moins drastique, les caribous réagissaient à la fragmentation en modifiant leurs stratégies d'utilisation de l'espace pour éviter les milieux fragmentés ce qui leur permettait probablement de diminuer les risques de mortalité.

TABLE DES MATIÈRES

	Page
RÉSUMÉ	iii
LISTE DES TABLEAUX	vii
LISTE DES FIGURES	ix
1. INTRODUCTION	1
2. SITE D'ÉTUDE	4
3. MÉTHODES	6
3.1 Inventaire, marquage et télémétrie	6
3.2 Carte des habitats	7
3.3 Inventaire des habitats	9
3.4 Domaines vitaux	9
3.5 Organisation spatiale des caribous	10
3.6 Analyses statistiques	10
4. RÉSULTATS	12
4.1 Organisation spatiale et dynamique de population à l'échelle des hardes	12
4.2 Organisation spatiale et dynamique de population à l'échelle des dèmes	13
4.3 Utilisation de l'espace, productivité et survie à l'échelle individuelle	14
4.4 Biomasse de lichens	17
5. DISCUSSION	18
5.1 Organisation spatiale	18
5.2 Capacité de support	19
5.3 Facteurs limitatifs et impacts de la fragmentation du milieu	22
6. IMPLICATION POUR LA GESTION	26
REMERCIEMENTS	28
LISTE DES RÉFÉRENCES	29

LISTE DES TABLEAUX

	Page
Tableau 1. Résultats de l'inventaire aérien réalisé dans le site d'étude en février et mars 1999.	35
Tableau 2. Superficie des réseaux de pistes (km ²) de caribou et d'orignaux dans le site d'étude lors de l'inventaire de 1999. Les valeurs ont été standardisées par 1000 km ² d'habitat.	35
Tableau 3. Distance moyenne (\pm erreur type) entre le site de récolte sportive et le plus proche milieu fragmenté ou la plus proche route et comparaison avec des coordonnées aléatoires dans l'aire utilisée par chacune des hardes de caribou.	36
Tableau 4. Distance (km) entre deux domaines vitaux d'années successives dans les trois hardes étudiées.	37
Tableau 5. Nombre de femelles adultes gestantes lors des captures de caribou durant les hivers 1998, 1999 et 2000.	37
Tableau 6. Nombre de faons/100 femelles chez les femelles suivies par télémétrie à la fin de l'hiver dans les trois hardes étudiées.	38
Tableau 7. Cause de mortalité et taux de survie des femelles adultes suivies par télémétrie dans le site d'étude entre janvier 1998 et mars 2001.	38
Tableau 8. Nombre de sites inventoriés et pourcentage de recouvrement, épaisseur et biomasse du tapis de lichens par type d'habitat dans le site d'étude.	39
Tableau 9. Nombre de thalles par arbre et biomasse (kg/ha) de lichens arboricoles par type d'habitat dans le site d'étude.	40

LISTE DES FIGURES

		Page
Figure 1.	Localisation du site d'étude et site de marquage des caribous suivis par télémétrie.....	41
Figure 2.	Délimitation des hardes et des dèmes dans le site d'étude d'après les analyses de groupement sur les localisations télémétriques des caribous marqués. Les réseaux de pistes trouvés lors de l'inventaire aérien sont également identifiés.....	42
Figure 3.	Effet (A) de l'importance des milieux fragmentés, (B) de la densité de l'original et (C) du taux d'exploitation sur la densité du caribou et (D) effet de la récolte d'original (indice de la fréquentation par les chasseurs) sur les taux d'exploitation du caribou à l'échelle des neuf dèmes du site d'étude.....	43
Figure 4.	Biomasse de lichens terrestres (A) et arboricoles (B) disponible dans l'aire utilisée par les trois hardes de caribou étudiées, par catégorie d'habitat identifié sur les images satellitales. EA = plan d'eau; BR = brûlis récent; OV = milieu ouvert; TB = tourbière; LS = lande sans lichen; RF = régénération feuillue; FM = feuillu et mélangé; RR = régénération résineuse; RO = résineux ouvert sans lichen; RS = résineux mûr dense; RL = résineux ouvert à lichens; LL = lande à lichens.....	44

1. INTRODUCTION

La conservation de l'écotype forestier du caribou des bois (*Rangifer tarandus caribou*) n'est pas assurée en Amérique du Nord. Son aire de répartition a diminué considérablement au cours du dernier siècle et ses effectifs, sa densité et son recrutement sont très faibles (Bergerud 1974, Cumming et Beange 1993, Courtois *et al.* 2001a). Les données fragmentaires actuelles suggèrent que la décroissance se serait poursuivie au cours des dernières décennies (Bergerud 1988, Mallory et Hillis 1998, Courtois *et al.* 2001a).

Le caribou est très vulnérable à la prédation et aux prélèvements humains, ces deux facteurs étant généralement invoqués pour expliquer les changements d'abondance chez le caribou forestier (Seip 1991, 1992; Cumming et Beange 1993; Dyer *et al.* 2001). Il est généralement reconnu que la prédation constitue le principal facteur limitant l'abondance des populations (Bergerud et Elliot 1987, Seip 1992, Stuart-Smith *et al.* 1997, Rettie et Messier 1998) et que la chasse serait une cause additive (Edmonds 1988). Cependant, l'Homme pourrait influencer grandement l'équilibre entre les prédateurs et le caribou en modifiant directement l'abondance des premiers par le piégeage (Bergerud et Elliot 1986) ou celle de la proie par la chasse (Bergerud 1974, Cichowski 1996) ou encore en changeant la qualité du milieu (AWCCSDC 1996, Edmonds 1991, Cichowski 1996, Cumming *et al.* 1996). D'ailleurs, les effets indirects des modifications d'habitats sur la chasse et la prédation ont maintes fois été invoqués pour expliquer les difficultés du caribou forestier (Martin 1980; Seip 1991, 1992; Cumming et Beange 1993; Jolicoeur 1993; Schaefer *et al.* 1999). Par exemple, la succession végétale qu'engendre la coupe forestière permet l'établissement des espèces de bordure, dont l'orignal (*Alces alces*). Il peut s'en suivre un accroissement des populations de loups (*Canis lupus*) à la suite de l'augmentation de la biomasse de cervidés, d'où augmentation de la prédation du caribou. De même, la coupe pourrait concentrer le caribou dans les habitats résiduels favorisant la prédation et la chasse (AWCCSDC 1996, Cumming *et al.* 1996, Rettie et Messier 1998; Seip et Brown 1996).

Les changements d'habitats pourraient donc être la cause ultime des déclin du caribou en favorisant la prédation (loup et ours noir) et la chasse. Cette hypothèse semble être appuyée par des travaux récents qui montrent que l'aire utilisée par les caribous en hiver diminue en présence de coupes et que les caribous évitent les sites nouvellement déboisés (Stevenson *et al.* 1991, Chubbs *et al.* 1993, Smith *et al.* 2000) ou ceux influencés par les activités humaines (Dyer *et al.* 2001). De même, plusieurs indices portent à croire que les populations déclinent en présence de coupes forestières (Cumming et Beange 1993). On peut donc se questionner sur la possibilité de maintenir le caribou en présence de milieux perturbés par la coupe forestière.

Les effets directs de la chasse (Bergerud 1967, 1974; Follinsbee 1979) et de la prédation (Bergerud et Elliot 1986, Seip 1992, Stuart-Smith *et al.* 1997, Rettie et Messier 1998) ont été démontrés mais le lien causal avec les modifications environnementales fait toujours défaut. Une telle démonstration peut être difficile à réaliser chez une espèce vivant en faible densité et exhibant des déplacements importants, ce qui limite le nombre d'observations et complexifie le suivi. En outre, il se peut qu'il existe une hiérarchie des phénomènes, certains processus pouvant résider dans des domaines différents (Wiens 1989). On sait, par exemple, que les caribous forestiers se regroupent en automne et en hiver et se dispersent durant la mise bas et l'été (Brown *et al.* 1986). Il semble toutefois que les individus sont fidèles à leur domaine vital (Brown *et al.* 1986, Edmonds 1988, Schaefer *et al.* 2001) et s'associent avec les mêmes congénères d'une année à l'autre. Les réactions individuelles peuvent être déduites de celles du groupe en hiver contrairement à ce qui se produit durant la mise bas et l'été alors que le groupe est disloqué. Il est donc requis d'identifier objectivement et d'étudier plusieurs échelles spatiales et temporelles pour mettre en évidence les phénomènes d'intérêt (Johnson 2000; Apps *et al.* 2001).

Dans ce travail, nous étudions l'effet de la fragmentation du milieu par la coupe forestière et les feux de forêts sur l'utilisation de l'espace et la dynamique de population. Nous avons testé l'hypothèse que la fragmentation du milieu par la coupe forestière et les feux de forêt augmente l'impact des facteurs limitant l'abondance du caribou forestier (*Rangifer tarandus caribou*) en le concentrant dans les habitats résiduels, en augmentant

la prédation par l'entremise d'un accroissement de la biomasse des proies alternatives et en facilitant l'accès au territoire pour les chasseurs. (Seip et Cichowski 1996). Cette hypothèse a été testée à l'aide de six prédictions : (P₁) que la production annuelle de lichens est suffisante pour soutenir les populations de caribous autant dans les milieux fragmentés (FR) que non fragmentés (NF); (P₂) que le taux de gestation des femelles adultes est élevé et ne diffère pas entre NF et FR; (P₃) que la densité du caribou est plus faible dans FR; (P₄) que la taille des groupes et la dispersion des femelles sont plus restreintes en présence de FR; (P₅) que les domaines vitaux et les déplacements sont moins grands dans FR; (P₆) que FR augmente le taux de prédation, le taux d'exploitation par la chasse et la mortalité des faons. Les prédictions ont été vérifiées en examinant trois échelles spatiales, la population, le dème (Wells et Richmond 1995) et l'individu. Trois sources d'observations ont été utilisées dans un site d'étude comprenant des milieux fragmentés et non fragmentés. Un inventaire aérien a permis d'évaluer l'effet de FR sur la densité, la structure de population et l'importance de la récolte anthropique à l'échelle de la population et du dème; un suivi télémétrique a servi à vérifier l'effet de FR sur les domaines vitaux, les déplacements, la taille des groupes et la survie à l'échelle individuelle; finalement, un inventaire des habitats a permis de comparer la capacité de support entre les populations, autant dans FR que NF.

2. SITE D'ÉTUDE

Le site d'étude est situé au Saguenay et sur la Côte-Nord du Québec ($\approx 70^\circ$ W 50° N) et couvre environ $42\,500\text{ km}^2$, dans l'aire de répartition continue du caribou forestier (Courtois *et al.* 2001a). Les peuplements résineux fermés (43 % du site d'étude), les résineux ouverts avec (8 %) et sans (13 %) lichens et les peuplements en régénération (15 %) couvrent la majeure partie du territoire alors que le reste du site est occupé par des plans d'eau (12 %), des peuplements feuillus (6 %) et des tourbières (4 %).

Le site d'étude est toutefois hétérogène spatialement. Sa partie centrale est principalement 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 du site d'étude ont fait l'objet de coupes forestières depuis une quinzaine d'années et un important feu de forêt (2400 km^2) a sévi dans la partie sud-est (figure 1).

Le territoire est caractéristique du Bouclier Canadien avec un relief ondulé, dominé par 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 km^2 (Courtois *et al.* 2001b). Jusqu'à l'automne 2000, entre 300 et 600 permis de chasse sportive étaient émis annuellement au nord du 50° parallèle, ce qui rapportait une récolte d'environ 40-60 caribous (Munro *et al.* 2001), dont les trois quarts provenaient du site d'étude. Plus au sud, le caribou est chassé exclusivement par les autochtones qui rapportent annuellement

environ 15 prises. L'orignal ($4,3/100 \text{ km}^2$), le loup et l'ours noir (*Ursus americanus*) sont présents en faible densité dans le site d'étude (Gingras *et al.* 1989, Larivière *et al.* 2000).

3. MÉTHODES

3.1 Inventaire, marquage et télémétrie

Le caribou a été inventorié en février et mars 1999 à l'aide d'un plan d'échantillonnage en deux phases (Courtois *et al.* 2001b). Le site d'étude a d'abord été couvert systématiquement en avion, à 200 m d'altitude et à 200 km/h selon des virées nord-sud, distantes de 2,1 km, afin de repérer les réseaux de pistes. Ceux-ci ont par la suite été visités en hélicoptère, le lendemain, afin de confirmer l'espèce (caribou, orignal), de dénombrer les caribous et de les classier (faons, mâles et femelles adultes) d'après la taille, les bois et la présence de la tache vulvaire. L'estimation de population a été corrigée en utilisant un taux de visibilité de 85 %, établi à l'aide de caribous marqués (Courtois *et al.* 2001b). Les réseaux de pistes de caribous et d'originaux ainsi que la localisation des bêtes ont été cartographiés lors de l'inventaire. Ces données ont, par la suite, été numérisées afin de les superposer aux cartes d'habitat.

Soixante-treize caribous (68 femelles et 5 mâles adultes) ont été capturés au lance-filet (Potvin et Breton 1988) et munis de colliers émetteurs VHF. Les premiers marquages (26 femelles et 3 mâles; 29 janvier – 16 avril 1998) ont été réalisés en survolant des aires d'hivernement connues. Trente femelles ont été ajoutées en 1999 (22 février – 29 mars) afin de remplacer les animaux morts et de distribuer les colliers dans toute l'aire d'étude, proportionnellement à l'abondance notée lors des inventaires aériens. À l'hiver 2000 (31 mars – 16 avril), 12 femelles et 2 mâles additionnels ont été munis de colliers émetteurs parmi les animaux accompagnant les femelles marquées.

Malgré des différences potentielles entre les sexes pour l'utilisation de l'habitat (Jakimchuk *et al.* 1987) et l'importance des mâles pour la dispersion, les femelles ont été privilégiées pour obtenir des informations plus détaillées sur la productivité, la mortalité des faons et estimer plus précisément le taux de mortalité du principal segment de la population. Des échantillons de sang ont été prélevés lors des captures pour estimer le taux de gestation des femelles à l'aide du test PSPB (Russell *et al.* 1998) et évaluer la

diversité génétique à l'aide des microsatellites de l'ADN nucléaire (Courtois *et al.* 2002). Les animaux ont été suivis par télémétrie, en avion (Cessna 185, 206, 310, 337, 402 et Navajo 350 : 90 % des localisations) ou en hélicoptère (Astar 350 et Bell 206 : 10 %), ce qui a permis de recueillir 3667 localisations télémétriques 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 repérages]). La taille des groupes (incluant l'animal marqué) était estimée à partir de l'aéronef lorsque les caribous marqués étaient visibles du haut des airs (31,3 % des repérages). Le dernier repérage hivernal était réalisé en hélicoptère pour dénombrer et classer les groupes accompagnant les femelles marquées afin d'estimer le pourcentage de faons dans la population à la fin de l'hiver.

Les colliers étaient munis de détecteurs de mouvement ce qui permettait d'identifier les animaux morts. Les colliers émettant en option mortalité étaient récupérés dès que possible. Une autopsie sommaire était réalisée et la cause probable de mortalité était déterminée par l'inspection de la carcasse et de son environnement immédiat. La prédation était présumée lorsque l'action de loups ou d'ours noirs était évidente (ossements disloqués, broyés ou dispersés, marques de dents, présence de sang) ou lorsque seulement le collier émetteur était retrouvé (Schaefer *et al.* 1999, 2001). Les animaux tués par des chasseurs étaient rapportés aux stations d'enregistrement obligatoire.

3.2 Carte des habitats

Les habitats du site d'étude ont été identifiés à partir d'images satellitales Landsat TM, 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 à partir du pourtour des coupes forestières et des 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 (rééchantillonnage 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 12 catégories d'habitats (plan d'eau, milieu ouvert non régénéré, brûlis récent, tourbière, régénération feuillue ou mélangée, régénération résineuse, résineux mûr dense, résineux ouvert sans lichen, lande sans lichen, lande à lichens, résineux ouvert avec lichens, feuillu ou mélangé mature) selon la nature et l'ouverture du couvert forestier déduit des signatures spectrales. Les images ont été post-classifiées pour homogénéiser la carte et regrouper les peuplements < 2 ha. Les catégories d'habitats ont été validées à partir de photos aériennes 1:15 000 et d'inventaires sur le terrain. Trois tests ont été utilisés pour évaluer l'exactitude de la classification. Nous avons d'abord comparé la pureté des sites (vérifiés par le cartographe) qui ont servi à générer les signatures spectrales (matrice de confusion), ce qui a donné un taux de concordance de 86 %. Deuxièmement, les données prises sur le terrain ont été confrontées aux habitats identifiés sur la carte ce qui suggérait un taux de concordance de 84 %. Finalement, on a comparé les données de terrain aux habitats présents dans un tampon de 100 m autour des coordonnées des sites visités. Dans les 102 cas examinés, les habitats inventoriés se retrouvaient dans le tampon de 100 m et ces habitats dominaient dans 84 % des cas (86 sites sur 102). La carte a été complétée en y ajoutant le réseau hydrographique, les routes et les chemins forestiers.

Les divers milieux ont été regroupés en habitats perturbés (ouvert non régénéré, brûlis, régénération feuillue, mélangée ou résineuse, lande sans lichen, feuillu ou mélangé) ou non perturbés (plan d'eau, tourbière, résineux mûr dense, résineux ouvert sans lichen, lande avec lichens, résineux ouvert avec lichens) selon leur composition et leur catégorie d'âge. Le site d'étude a alors été divisé en milieux fragmentés (FR) et non fragmentés (NF), les premiers comprenant les milieux perturbés > 100 ha ainsi qu'une zone tampon de 500 m autour de ces derniers. Les animaux présents dans FR de même que ceux dont le domaine vital (DV) comportait ≥ 20 % de milieux perturbés ou qui était entouré par FR étaient considérés appartenir aux milieux fragmentés. Le seuil de 20 % a été retenu en considérant l'importance relative de FR dans le site d'étude au début du projet (20,7 %).

3.3 Inventaire des habitats

NF et FR ont été divisés en parcelles de 100 km² dont huit ont été tirées au hasard pour y inventorier les habitats, à raison de 16 sites d'échantillonnage (polygone forestier) par parcelle, tirés au hasard parmi ceux situés à moins de 500 m d'un accès aérien. La composition forestière (prisme de facteur 2), le couvert vertical (interception), le couvert latéral, le brout disponible pour l'original et la couverture au sol ont été évalués à cinq stations par site d'échantillonnage selon la méthodologie décrite par Potvin (1998). La biomasse de lichens terrestres a été estimée en mesurant le pourcentage de recouvrement au sol 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. La biomasse par thalle a été évaluée en recueillant 20 thalles à la troisième station de chaque site d'échantillonnage. Au laboratoire, ces échantillons ont été triés au genre, séchés à 60 °C pendant 24 heures, puis pesés à $\pm 0,0001$ g. De plus, les lichens du genre *Bryoria* ont été identifiés à l'espèce dans 20 échantillons tirés au hasard. La biomasse par hectare a été estimée en appliquant la biomasse moyenne par thalle à la densité des arbres par site d'échantillonnage.

3.4 Domaines vitaux

La superficie des aires utilisées durant la mise bas, le rut et l'hiver a été estimée pour les caribous ayant été repérés neuf fois ou plus à chaque période, en utilisant le polygone convexe (Eddy 1977) avec 100 % des localisations (Hooge et Eichenlaub 1977). La même technique a été retenue pour estimer les DV annuels et multi-annuels des caribous repérés respectivement 10 et 20 fois ou plus. Au-delà de ces seuils, il n'y avait pas de relation significative entre le nombre de localisations et la superficie du DV (mise bas : $F_{[1,86]} = 0,00$, $P = 0,9808$; rut : $F_{[1,84]} = 0,18$, $P = 0,6756$; hiver : $F_{[1,79]} = 0,86$, $P = 0,3577$; annuel : $F_{[1,114]} = 0,81$, $P = 0,3701$; multi-annuel : $F_{[1,54]} = 1,74$, $P = 0,1930$). Cependant, les valeurs obtenues étaient manifestement sous-estimées puisque la superficie du DV

estimée à l'aide du polygone convexe augmente en fonction du nombre de localisations (White et Garrott 1990, Girard *et al.* sous presse). 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.* sous presse).

3.5 Organisation spatiale des caribous

Il y avait un fort chevauchement entre les DV des différents caribous mais l'organisation spatiale semblait hiérarchique (montrait différents niveaux d'organisation). Les caribous ont d'abord été regroupés en hardes (échelle de 10 000 –15 000 km²) à l'aide d'une analyse de groupement diffus (« fuzzy analysis »; logiciel FuzME : Minasny et McBratney 2000) réalisée sur le centroïde de l'ensemble des localisations de chaque animal et en employant la métrique de Mahalanobis pour donner un poids équivalent aux coordonnées x et y du centroïde. Un coefficient d'incertitude (m) de 1,30 a été retenu afin d'obtenir des groupes assez exclusifs. Les indices de confusion (FPI) et d'entropie (MPE) ont été utilisés pour déterminer le nombre de groupes à retenir dans la classification, le nombre de groupe optimum étant celui qui minimise simultanément les deux indices. La même technique a été employée avec la distance euclidienne (m = 1,3) entre les centroïdes afin d'identifier des groupes plus fortement associés (échelle de 500-10 000 km²), appelés dèmes (Wells et Richmond 1995). L'aire utilisée par chaque harde et chaque dème a été délimité en créant un polygone convexe avec 95% des localisations réalisées dans chaque groupe.

3.6 Analyses statistiques

Les caractéristiques des populations (abondance, densité, structure de population, taux d'exploitation [récolte]/[population hivernale+récolte] et λ) ont été établies à l'échelle des hardes et des dèmes. Pour les hardes, λ ($[1-M]/[1-R]$; Bergerud et Elliot 1986) a été estimé à partir du pourcentage de faons (R), obtenu par inventaire aérien et du taux de mortalité des adultes (M), évalué par télémétrie (Heisey et Fuller 1985). L'effet de FR sur la récolte sportive a été testé par harde, en calculant la distance moyenne entre les sites

d'abattage et le plus proche milieu fragmenté et en comparant (test de t) cette valeur à celles obtenues en tirant un nombre équivalent de localisations aléatoires.

À l'échelle des dèmes, λ a été estimé à partir du nombre de faons par 100 femelles (Bergerud 1996). La relation entre la densité du caribou et sa productivité (% faons à l'hiver), d'une part, et l'importance relative des milieux fragmentés, la densité de l'orignal, la récolte d'originaux et le taux d'exploitation du caribou a été vérifiée à l'aide de corrélations de Pearson.

À l'échelle des individus, l'effet des variables explicatives (année, saison, % FR, harde, dème et leurs interactions) sur la superficie du DV, les déplacements et la taille des groupes a été testé à l'aide de l'analyse de variance à plusieurs facteurs (Proc Gln, SAS Institute Inc. 1999). La normalité des résidus a été vérifiée à l'aide du test de Shapiro-Wilk. Les données ont été transformées sous forme logarithmique lorsque nécessaire. L'effet de FR sur la survie des caribous marqués a été vérifié à l'aide de la procédure Lifetest (SAS Institute Inc. 1999) en catégorisant les individus selon l'importance des milieux fragmentés (peu : < 20 %; beaucoup : \geq 20 %) dans leur DV multi-annuel. Le même test a servi à comparer la survie des caribous dont le DV était entouré de milieux fragmentés par rapport à celle des autres individus. La distance entre le site de mise à mort et le plus proche FR et la plus proche route a été calculée et comparée à la distance séparant le centroïde du DV et les mêmes milieux à l'aide d'un test de t apparié.

Pour les caribous suivis sur deux ou trois ans, la fidélité aux DV saisonniers et annuels a été estimée en calculant la distance entre le centroïde des DV fréquentés durant deux années subséquentes (distance inter-annuelle) et en comparant cette valeur à celle séparant les DV saisonniers de saisons différentes d'une même année (distance inter-saisons). L'effet de FR sur la fidélité au DV a été testé à l'aide de l'analyse de variance à plusieurs facteurs telle que décrite antérieurement. Dans toutes les analyses, seules les femelles adultes ont été retenues, les quelques mâles marqués semblant se déplacer davantage que les femelles.

4. RÉSULTATS

4.1 Organisation spatiale et dynamique de population à l'échelle des hardes

Les caribous étaient répartis dans trois sites principaux lors de l'inventaire aérien (figure 2). Les principaux réseaux de pistes étaient localisés en périphérie du réservoir Manouane, au nord-est du site d'étude, auxquels se greffaient quelques petits groupes satellites, localisés principalement à l'ouest du réservoir Pérignonka. D'autres aires de concentration ont été localisées au sud du réservoir Manicouagan (nord-est) et au pourtour du réservoir Pipmuacan (sud), principalement constituées d'une série de petits réseaux de pistes épars.

Avec la métrique de Mahalanobis, l'analyse de groupement était optimisée (FPI = 0,08023; MPE = 0,09158) avec trois groupes, correspondant aux trois aires de concentration identifiées à l'aide des réseaux de pistes (figure 2). Ces groupes, nommées d'après leur localisation par rapport aux principaux plans d'eau du site d'étude (Manouane, Manicouagan et Pipmuacan), correspondent à trois populations (hardes) au sens de Wells et Richmond (1995) puisqu'ils rassemblent des individus génétiquement distincts (Courtois *et al.* 2002), vivant dans des aires spécifiques et dont la démographie diffère. La taille des hardes a été estimée à 358, 181 et 134 caribous pour les hardes Manouane, Manicouagan et Pipmuacan respectivement (tableau 1). Les densités étaient plus basses et les taux d'exploitation étaient plus élevés dans les hardes Manicouagan et Pipmuacan. Par contre, le taux de recrutement était plus faible dans la harde Manouane.

L'importance des aires fragmentées différait entre les trois hardes, l'aire occupée par la harde Pipmuacan étant plus fragmentée (FR = 42 % de la superficie) que celles des hardes Manouane (26 %) et Manicouagan (12 %). Lors de l'inventaire aérien, 566 caribous (99 %) ont été localisés dans NF. Seulement deux faons dans la harde Manicouagan et deux mâles et deux faons dans la harde Pipmuacan ont été trouvés dans FR. On retrouvait des réseaux de pistes de caribous dans FR mais en densité très

inférieure à celle notée dans NF (tableau 2). Par contre, pour l'original, les réseaux de pistes étaient presque aussi développés dans FR que NF.

D'après la récolte sportive enregistrée entre 1995 et 1999, les prélèvements s'effectuaient généralement dans NF et ce, autant pour le caribou (NF : $2,84 \pm 0,53$ caribous /1000 km²; FR : $0,06 \pm 0,02$; $t = 5,23$, $P = 0,0001$) que pour l'original (NF : $15,00 \pm 1,22$ original /1000 km²; FR : $3,87 \pm 0,87$; $t = 6,38$, $P = 0,0001$). Par rapport à des coordonnées aléatoires, les caribous étaient récoltés plus près de FR dans la harde Manicouagan et plus près d'une route dans la harde Manouane (tableau 3). Quant à lui, l'original était généralement récolté plus près de FR ou d'une route.

Considérant le taux de recrutement des hardes et les taux de mortalité estimés à partir de la télémétrie (voir ci-après), le modèle de Bergerud et Elliot (1986) prédisait que la harde Manouane était probablement en légère décroissance ($\lambda = 0,952$) alors que les deux autres étaient à peu près stables (Manicouagan $\lambda = 0,990$; Pipmuacan : $\lambda = 1,017$). Le modèle de Bergerud (1996), basé uniquement sur le taux de recrutement, donnait des résultats presque identiques (Manouane : $\lambda = 0,948$; Manicouagan : $0,990$; Pipmuacan : $1,080$).

4.2 Organisation spatiale et dynamique de population à l'échelle des dèmes

En utilisant la métrique Euclidienne pour réaliser le groupement, les indices de confusion et d'entropie étaient minimisés (FPI = 0,04875; MPE = 0,04183) avec neuf groupes, à raison de trois groupes par harde (figure 2). Ceux-ci ont été assimilés à des dèmes (groupes d'individus plus semblables génétiquement entre eux que par rapport à d'autres individus et montrant un certain isolement spatial; Wells et Richmond 1995), parce que les membres des groupes étaient fréquemment ensemble et étaient probablement composés d'individus apparentés, tel qu'observé par Jolicoeur *et al.* (2002). Les dèmes comportaient entre 7 et 227 caribous ($64,7 \pm 24,3$; $n = 9$) et fréquentaient des territoires de 571 à 10 386 km², ($4 160 \pm 1 072$ km², $n = 9$), les plus grands dèmes occupant des territoires plus vastes (superficie en km² = $2004,9 + 33,3 \bullet$ caribous; $P = 9,34$; $P = 0,02$).

À l'échelle des dèmes, la densité et la superficie des réseaux de pistes du caribou n'étaient pas influencées par FR (figure 3a) ni par la densité des réseaux de pistes d'orignal, un indice de la densité de la population (Crête *et al.* 1986; figure 3 b). La densité du caribou était par contre très fortement influencée par le taux d'exploitation du caribou, lequel était relié à la récolte d'originaux par unité de surface (figures 3c et 3d). Ce dernier indice représente le niveau de fréquentation par les chasseurs puisque les permis de chasse du caribou étaient émis à des chasseurs qui fréquentaient le site d'étude principalement pour traquer l'orignal. La densité et la superficie des réseaux de pistes de caribous étaient aussi corrélées au pourcentage de résineux ouverts ($r = 0,70$, $P = 0,0358$ et $r = 0,78$; $P = 0,01$ respectivement; $n = 9$) dans l'aire utilisée par les dèmes. Le pourcentage de faons et le nombre de faons par 100 femelles n'étaient pas corrélés à l'importance relative de FR ($P > 0,05$).

D'après le modèle de régression de Bergerud (1996), les dèmes les plus septentrionaux (B, F et G) étaient en décroissance ($\lambda = 0,908-0,953$). Les dèmes C et H étaient stables ($\lambda = 1,008$ et $1,024$) alors que les quatre autres étaient en croissance ($\lambda = 1,130-1,249$).

4.3 Utilisation de l'espace, productivité et survie à l'échelle individuelle

La superficie des DV multi-annuels était de $1189 \pm 159 \text{ km}^2$ ($n = 55$) alors qu'elle était de $495 \pm 50 \text{ km}^2$ (115) pour les DV annuels. Les DV saisonniers étaient de superficie équivalente ($P = 0,8874$) durant l'hiver (29 ± 8 [80]) et la mise bas (42 ± 7 [87]), mais étaient plus grands durant le rut (56 ± 8 [85]) que durant les deux autres périodes ($P = 0,0007$).

Les superficie des DV multi-annuels était influencée par le dème auquel appartenait les caribous ($F_{[7,54]} = 2,47$; $P = 0,0357$), une augmentation étant généralement notée du sud vers le nord. La superficie s'accroissait aussi en fonction de l'importance de FR dans le domaine vital ($F_{[1,54]} = 7,77$; $P = 0,0085$; pente = $0,0210$; $t = 2,79$; $P = 0,0085$). Les DV annuels montraient les mêmes tendances, soit des différences inter-dèmes ($F_{[7,114]} = 3,56$; $P = 0,0025$) et une augmentation de la superficie en fonction de FR ($F_{[1,114]} = 6,61$; $P =$

0,0123; pente = 0,0184; $t = 0,0064$). Le dème d'appartenance influençait aussi le DV saisonnier des individus ($F_{[7,251]} = 4,20$; $P = 0,0002$). Cependant, une interaction a été notée entre les dèmes et FR ($F_{[8,251]} = 3,23$; $P = 0,0018$); la superficie des DV saisonniers n'augmentait en fonction de FR que chez les caribous des dèmes B, C et I.

Les mâles avaient des domaines vitaux semblables à celui des femelles durant la mise bas (mâles : $34,8 \pm 6,0 \text{ km}^2$, (5); $F_{[1,91]} = 1,81$; $P = 0,2382$) et l'hiver (mâles : $14,6 \pm 8,2 \text{ km}^2$, (6); $F_{[1,85]} = 0,05$; $P = 0,8303$), mais ils fréquentaient des territoires beaucoup plus grands que les femelles durant le rut (mâles : $145,1 \pm 43,3 \text{ km}^2$, (6); $F_{[1,90]} = 8,29$; $P = 0,0050$), ce qui leur donnait des DV annuels ($1522 \pm 342 \text{ km}^2$, (9); $F_{[1,130]} = 11,38$; $P = 0,0010$) et multi-annuels ($3590 \pm 1424 \text{ km}^2$, (4); $F_{[1,64]} = 8,06$; $P = 0,0061$) plus grands.

Les caribous étaient relativement fidèles aux DV puisque la distance entre les DV de saisons différentes d'une même année était généralement plus grande que celle entre les DV d'une même saison mais d'années successives (tableau 4). La fidélité était plus prononcée durant le rut que durant l'hiver ($P = 0,0174$), les autres saisons ne différant pas ($P > 0,05$). La distance entre les DV annuels était positivement reliée à FR ($F_{[1,56]} = 4,89$; $P = 0,0331$; pente = 0,0740; $t = 2,21$; $P = 0,0331$). La distance entre les DV saisonniers variait entre les hardes ($F_{[1,125]} = 4,32$; $P = 0,0413$) et dépendait de l'interaction entre FR et les dèmes ($F_{[8,125]} = 2,39$; $P = 0,0243$), la relation entre la superficie du DV et FR n'étant significative que pour le dème B.

Les distances parcourues entre deux localisations différaient selon la période ($F_{[2,255]} = 3,57$; $P = 0,0300$). Elles étaient plus faibles durant l'hiver ($2,5 \pm 1,1 \text{ km}$) que durant la mise bas ($3,5 \pm 1,1 \text{ km}$) ou le rut ($4,2 \pm 1,1 \text{ km}$). On notait une interaction entre FR et le dème ($F_{[8,255]} = 4,22$; $P = 0,0001$), la distance entre deux localisations n'augmentant en fonction de FR que pour les dèmes B, C, F, I.

La taille des groupes dépendait de la période ($F_{[2,287]} = 7,67$; $P = 0,0006$) et variait entre les dèmes ($F_{[7,287]} = 2,08$; $P = 0,0466$). Les plus grands groupes étaient observés à l'hiver ($6,6 \pm 1,1$ caribou), les plus petits durant la mise bas ($1,5 \pm 1,1$) alors que des valeurs

intermédiaires étaient observées durant le rut ($3,5 \pm 1,1$). Les plus grandes valeurs moyennes (5-7 caribous) ont été enregistrées dans les dèmes A, C et D.

Des prélèvements de sang ont été effectués sur 55 femelles entre 1998 et 2000. Quinze d'entre elles avaient des DV comportant $\geq 20\%$ de milieux perturbés. Leur taux de gestation a été de 100 %, un taux qui ne diffère pas significativement (test exact de Fisher : $P = 0,5540$; $dl = 1$) de celui trouvé chez les femelles vivant dans NF (92,5 %; tableau 5). Le nombre de faons par 100 femelles dans les groupes accompagnant les femelles marquées était élevé dans la harde Manicouagan, intermédiaire dans celle du Pipmuacan et faible dans la harde Manouane (tableau 6). On ne notait pas de différence significative entre les groupes de femelles ayant des DV fortement ou faiblement fragmentés (Manouane : $\chi^2 = 0,16$; $P = 0,6847$ $dl = 1$; Manicouagan : $\chi^2 = 0,30$; $P = 0,5868$ $dl = 1$; $\chi^2 = 0,09$; $P = 0,7669$; $dl = 1$).

Parmi les 68 femelles marquées, 23 sont mortes durant l'étude, les principales causes étant la prédation (7 mortalités), la chasse (6) et les mortalités naturelles indéterminées (5). Une femelle a été braconnée et la cause de mortalité n'a pu être déterminée dans quatre cas. Les mortalités naturelles étaient plus importantes en avril (4) et mai (3) alors que la chasse avait lieu principalement en septembre (4). Les mortalités naturelles dominaient dans les hardes Manouane et Pipmuacan alors que les causes anthropiques étaient plus importantes que les causes naturelles dans la harde Manicouagan. Le taux de mortalité des femelles adultes a varié entre 12,8 % et 20,0 % selon les hardes (tableau 7).

L'espérance de vie des caribous ne différait pas entre NF ($721,5 \pm 36,8$ jours-collier; $n = 48$ femelles) et FR ($584,0 \pm 63,1$ jours-collier; $n = 20$; $\chi^2 = 0,45$; $P = 0,5043$; $dl = 1$). Par contre, les animaux dont le DV était entouré de milieux perturbés vivaient significativement moins longtemps ($469,0 \pm 117,1$ jours-collier, $n = 6$; 3 cas de prédation et 1 mortalité naturelle indéterminée chez les 6 caribous concernés) que ceux fréquentant des DV non entourés de milieux perturbés ($720,1 \pm 33,4$ jours-collier, $n = 62$; $\chi^2 = 6,15$; $P = 0,0132$; $dl = 1$). Les sites de mortalité n'étaient pas situés plus près de FR ou d'une route que ne l'était le centroïde du domaine vital des animaux morts (FR : $t = 0,71$; $P =$

0,4836; route : $t = -0,49$; $P = 0,6315$).

4.4 Biomasses de lichens

À l'exclusion des brûlis récents, tous les types d'habitats comportaient des lichens terrestres, mais en quantité variable (tableau 8). Les plus grandes biomasses étaient notées dans les landes à lichens et les résineux ouverts à lichens mais des biomasses relativement importantes (586-1001 kg/ha) ont été enregistrées dans tous les peuplements ouverts (landes et résineux ouverts sans lichen, sites en régénération). La majeure partie de la biomasse était présente dans les résineux ouverts à lichens (26-54 % selon la harde), les résineux ouverts sans lichen (15-25 %), et, dans une moindre mesure, dans les landes à lichens (6-12 %) et les résineux mûrs denses (8-17 %; figure 4a). La biomasse totale de lichens terrestres a été estimée à $1,47 \pm 0,12 \times 10^6$ tonnes, $0,64 \pm 0,05 \times 10^6$ t, $0,51 \pm 0,06 \times 10^6$ t dans la partie inventoriée et fréquentée par les hardes Manouane, Manicouagan et Pipmuacan respectivement, soit 96,4, 66,7 et 54,4 t/km² d'habitats terrestres respectivement. Les milieux perturbés du site d'étude comportaient à eux seuls $1,78 \pm 0,19 \times 10^6$ t de lichens terrestres (85,2 t/km²).

On retrouvait des lichens arboricoles dans toutes les catégories d'habitat. Cependant, la densité des arbres était très faible dans plusieurs des milieux si bien que les biomasses de lichens arboricoles étaient très faibles, sauf dans les résineux mûrs denses et les résineux ouverts (avec et sans lichens terrestres) où l'on en retrouvait environ 5-6 kg/ha dont 65-90 % appartenaient au genre *Bryoria* (tableau 9). La biomasse totale était de $6,26 \pm 0,94 \times 10^3$ t dans la harde de Manouane, de $4,29 \pm 0,67 \times 10^3$ t pour la harde Manicouagan et $3,06 \pm 0,48 \times 10^3$ t dans l'aire utilisée par la harde Pipmuacan (par km² d'habitats terrestres : 0,41; 0,45 et 0,33 t respectivement). Les genres *Bryoria* (72,0 %) et *Usnea* (19,4 %) étaient les mieux représentés suivis des lichens foliacés (4,3), des genres *Alectoria* (4,0 %), *Pseudevernia* (0,1 %) et *Evernia* (0,2 %). Six espèces de *Bryoria* ont été trouvées dans les 20 échantillons triés à l'espèce : *B. trichodes* (47 %), *B. nadvornikiana* (22 %), *B. furcellata* (19 %), *B. frucescens* (9 %), *B. lanestris* (4 %), *B. capillaris* (< 1 %).

5. DISCUSSION

5.1 Organisation spatiale

Les caribous se déplacent beaucoup si bien que tout le site d'étude était fréquenté. Cependant, les individus semblaient fidèles à leurs domaines vitaux annuels et saisonniers. Par conséquent, chaque caribou limitait son utilisation de l'espace à certaines parties du site d'étude et s'associait prioritairement à certains groupes sociaux. Chez les femelles suivies par télémétrie, la fidélité au domaine vital était particulièrement évidente durant le rut si bien que les hardes semblaient composées de sous-groupes, lesquels peuvent être assimilés à des dèmes (Wells et Richmond 1995) parce qu'ils étaient semi-isolés et que nous soupçonnons qu'ils étaient constitués de femelles plus ou moins apparentées tel qu'il a été observé dans la harde de Charlevoix (Jolicoeur *et al.* 2002).

Ainsi, nos résultats mettent en évidence une organisation hiérarchique pour le caribou forestier tel que suggéré par Schaefer *et al.* (2001). Des analyses génétiques montrent que les caribous forestiers sont distincts des écotypes toundrique et montagnard mais que les hardes forestières se ressemblent (Courtois *et al.* 2002). Des différences génétiques sont perceptibles entre les hardes mais les flux géniques sont assez élevés entre les hardes les plus rapprochées dans l'espace. En conséquence, nous suggérons que tous les caribous forestiers de la péninsule Québec-Labrador forment une métapopulation, c'est-à-dire un ensemble de populations (hardes), ayant chacune sa dynamique propre, mais reliées aux autres par des individus qui se dispersent (Lindenmayer et Lacey 1995) ou par ceux qui se reproduisent parfois dans une population, parfois dans une autre (Wells et Richmond 1995). Au Québec, la métapopulation fréquenterait actuellement $\approx 234\,500\text{ km}^2$, principalement entre la rivière Saguenay et le Labrador, dont $64\,400\text{ km}^2$ seraient utilisés de façon intensive (Courtois *et al.* 2001a).

Les membres de la métapopulation pourraient être les hardes ou les dèmes. Wiens (1989) propose d'utiliser les discontinuités spatiales pour définir des domaines d'étude et d'intervention. Wells et Richmond (1995) suggèrent que les populations doivent être

séparées spatialement, génétiquement ou démographiquement. La télémétrie montre que les discontinuités spatiales sont nettement plus prononcées entre les hardes qu'entre les dèmes, peu d'individus chevauchant plusieurs hardes. Le nombre d'immigrants est suffisant pour assurer un certain brassage génétique entre les hardes (Courtois *et al.* 2002), mais manifestement trop faible pour influencer leur dynamique de population. La harde devrait donc constituer la population.

Trois populations (hardes), ont été identifiées dans notre site d'étude, chacune formée de trois dèmes qui occupent un espace particulier (voir aussi Schaefer *et al.* 2001). Les dèmes dépendent vraisemblablement l'un de l'autre, ne serait-ce que pour la reproduction. Nous avons observé que les mâles se déplacent 2-3 fois plus que les femelles durant le rut. Ils doivent donc jouer un rôle majeur pour limiter la consanguinité au sein des dèmes.

5.2 Capacité de support

Les lichens terrestres doivent recouvrir 40-50 % du sol pour être détectés sur les images satellitales (C. Seuthé, comm. pers.). Un inventaire terrestre est donc nécessaire pour évaluer correctement leur importance dans les divers habitats d'un site d'étude. Notre inventaire a montré que les landes à lichens, les résineux ouverts avec lichens et sans lichen et même les résineux en régénération supportent des biomasses de lichens terrestres comparables à celles présentes dans le nord du Québec (moyenne : 1223 kg/ha; écarts : 316-5849 kg/ha, selon le site; Crête *et al.* 1990) ou en Alberta (1350 kg/ha; Cumming 1992). Ces milieux sont par conséquent les plus propices aux caribous durant la période hivernale.

Un caribou consomme environ 5 kg de lichens par jour entre octobre et mars et environ 3,5 kg/j en septembre et avril (1135 kg/an); de plus, ils en détruisent environ 10 fois plus qu'il n'en consomme lorsqu'ils creusent dans la neige (Cumming 1992, Arseneault *et al.* 1997). Considérant un taux d'accroissement annuel de la biomasse lichénique de 1 % (Arseneault 1997), la capacité de support des lichens terrestres serait d'environ 1299

caribous ($7,7/100 \text{ km}^2$) dans la partie inventoriée de l'aire utilisée par la harde Manouane alors qu'elle serait de 565 et 447 caribous pour les hardes Manicouagan et Pipmuacan ($5,1$ et $4,1/100 \text{ km}^2$ respectivement). En utilisant les mêmes taux de consommation et de croissance que pour les lichens terrestres mais sans perte causée par le creusage, les lichens arboricoles pourraient supporter 55, 38 et 27 caribous dans les mêmes hardes.

Nos résultats montrent que la capacité de support du milieu dépasse largement les besoins actuels du caribou (P_1). Cette constatation est appuyée par le taux de gestation des femelles qui avoisinait 100 %, même dans les milieux perturbés (P_2). Toutefois, presque toute la biomasse utilisable en hiver était constituée de lichens terrestres ce qui met en évidence la nécessité de maintenir ces milieux. La biomasse de lichens arboricoles dans les résineux du site d'étude (3-4 kg/ha), nos meilleurs peuplements, était inférieure à celle fournie par les arbres renversés par le vent (7,5 kg/ha) dans les aires occupées par le caribou montagnard du sud de la Colombie-Britannique (Rominger et Oldemeyer 1991). À cet endroit, la biomasse accessible est de l'ordre de 15 kg/ha, si l'on tient compte de celle fournie par les arbres debout.

Dans le parc de la Gaspésie, au Québec, où les caribous montagnards se nourrissent de lichens arboricoles (Ouellet *et al.* 1996), Arseneau *et al.* (1997) ont trouvé des biomasses de lichens arboricoles variant entre 11 et 1306 kg/ha selon l'altitude, l'abondance maximale étant notée à des élévations similaires à celles de notre site d'étude. La biomasse variait aussi selon la hauteur de l'arbre, la strate 4-6 m étant la plus productive, normalement inaccessible aux caribous. Les lichens arboricoles disponibles aux caribous (2-4 m dans le parc de la Gaspésie) représentaient ≈ 15 % de la biomasse totale, soit ≈ 190 kg/ha. Les différences entre les sites d'études ne sont pas strictement comparables parce que les méthodes d'estimation diffèrent entre les études et parce que nous n'avons pas quantifié la biomasse provenant des arbres renversés. Cependant, ces comparaisons suggèrent fortement l'impossibilité de maintenir les caribous de notre site d'étude uniquement avec les lichens arboricoles, d'autant plus que ceux-ci constituent au mieux 0,5 % de la biomasse des lichens terrestres.

Alectoria sarmentosa, une espèce tolérante à l'ombre et requérant des taux d'humidité élevés, dominait dans les sapinières du parc de la Gaspésie alors que nos pessières supportaient surtout les genres *Bryoria*, héliophile, et *Usnea*, plus ubiquiste (Arseneau *et al.* 1997). Les différences entre les sites doivent provenir des conditions d'éclairage et d'humidité induites par le port très différent du sapin et de l'épinette et par un climat beaucoup plus maritime en Gaspésie.

Dans le nord de la Colombie-Britannique, les caribous forestiers recherchent avant tout les sites comportant des lichens terrestres (Johnson 2000). Par contre, les arbres offrant une biomasse de *Bryoria* spp. supérieure à la moyenne étaient utilisés (arbres utilisés : $4,9 \pm 0,74$ g entre 1 et 2 m; arbres échantillonnés aléatoirement : $2,3 \pm 0,24$ g). À des densités d'arbres résineux comparables aux nôtres (875 ± 70 /ha [29 peuplements résineux]), ceci représenterait une biomasse disponible de 2,0 kg/ha et les caribous rechercheraient les peuplements offrant 4,3 kg/ha, des valeurs similaires à celles que nous avons trouvées dans les résineux mûrs. Sans suffire aux besoins du caribou, ceux-ci peuvent fournir une nourriture d'appoint intéressante, lorsque les conditions nivales (épaisseur de neige, verglas) limitent l'accès aux lichens terrestres (Vandal 1985).

Les lichens terrestres (*Cladina* spp., *Cladonia* spp., *Cetraria*, spp., *Parmelia* spp.) ou arboricoles (*Alectoria* spp., *Bryoria* spp., *Evernia*, spp., *Usnea* spp.) constituent la base du régime alimentaire du caribou (Gauthier *et al.* 1989, Timmermann 1998). Ils sont riches en hydrocarbures digestibles, mais contiennent peu de protéines (Bergerud 1972). Les besoins en protéines sont comblés par des suppléments alimentaires trouvés dans des plantes à feuillage persistant ou dans des ramilles décidues (*Carex* spp., *Eriophorum* spp., *Ledum* spp., *Vaccinium* spp., *Cornus* spp., *Linaea* spp., *Equisetum* spp., etc.). Durant l'été, pratiquement toutes les plantes vertes peuvent être utilisées (Gauthier *et al.* 1989, Timmermann 1998). Leur disponibilité ne devrait donc pas limiter la capacité de support du milieu dans notre aire d'étude.

5.3 Facteurs limitatifs et impacts de la fragmentation du milieu

La chasse et la prédation étaient les principaux facteurs limitatifs dans notre site d'étude (P₃) et la densité du caribou était nettement plus basse dans les milieux perturbés (P₄). Cependant, l'importance des facteurs limitatifs variait entre les hardes. Les mortalités naturelles, principalement la prédation, dominaient dans les hardes Manouane et Pipmuacan alors que la chasse était la principale cause de mortalité dans la harde Manicouagan. La première était probablement moins fréquentée par les chasseurs si l'on se fie à la récolte d'originaux (Manouane : 0,382 original/100 km²/an; Manicouagan : 0,476; Pipmuacan : 0,966) et à la densité des chemins forestiers (tableau 1). D'autre part, la chasse sportive du caribou était interdite dans la harde Pipmuacan. Cette dernière semblait en croissance, principalement grâce à une productivité très élevée durant l'année de l'inventaire. La télémétrie a toutefois montré une baisse importante au cours du dernier hiver. De plus, la récolte autochtone est mal connue si bien que cette harde est probablement dans un état précaire également. De plus, les taux d'accroissement sont probablement surestimés puisque les taux de mortalité ont été évalués à partir des femelles seulement. Or, chez les cervidés, celles-ci ont habituellement un taux de mortalité inférieur à celui des mâles (Paloheimo et Fraser 1981, Boer 1988).

Les résultats à l'échelle des hardes aussi bien qu'à l'échelle des dèmes (figure 3) montrent l'impact considérable de la chasse sur les populations. Cependant, la prédation est peut-être une cause de mortalité plus importante. Sept cas ont été notés, soit un de plus que pour la chasse et le braconnage et, une partie des cinq causes indéterminées est probablement due à la prédation. Les densités de loups du site d'étude ne sont pas connues. Seulement trois loups ont été vus lors de l'inventaire aérien (< 0,1/100 km²) mais ce recensement est incomplet. Par ailleurs, les enquêtes de Larivière *et al.* (2000) auprès des chasseurs d'originaux suggèrent une densité de 0,85 loup par 100 km² dans la réserve faunique de Port-Cartier – Sept-Îles, située à environ 20 km de la limite est de notre site d'étude. En se basant sur la densité d'originaux de la même réserve, l'abondance du loup serait estimée à 0,22 /100 km² à l'aide du modèle de Messier (1994). Selon le même modèle, elle serait de 0,11/100 km² dans un site d'étude voisin (Crête et Courtois

1997) et de 0,10/100 km² dans l'ensemble de la Côte-Nord (Gingras *et al.* 1989). Des estimations de 0,1-0,2 loup/100 km² sont probablement assez près de la réalité puisque la densité était de 0,36 loup/100 km² dans le sud-ouest du Québec où l'on retrouvait 17 orignaux/100 km² (Messier et Crête 1985), une densité de proie quatre fois supérieure à celle estimée sur la Côte-Nord (Gingras *et al.* 1989). Bergerud et Elliot (1986) mentionnent que les hardes de caribou déclinent lorsqu'il y a < 15 % de faons dans une population ou si l'on retrouve > 0,65 loup/100 km². Les données disponibles suggèrent qu'en absence de chasse, le caribou pourrait se maintenir dans au moins deux des trois hardes étudiées puisque la productivité y est supérieure et l'abondance du loup probablement inférieure aux seuils identifiés par Bergerud et Elliot (1986).

L'inventaire aérien, la télémétrie et la localisation des sites de récolte sportive ont montré que les caribous utilisent peu les milieux perturbés. À titre d'exemple, c'est le dème A (lac Portneuf) qui fréquentait le plus les milieux fragmentés mais seulement 6 % des localisations y ont été faites dans ces milieux. Par contre, les caribous utilisaient l'espace différemment en présence de milieux fragmentés. Ils augmentaient leurs déplacements et la superficie de leurs domaines vitaux, et diminuaient leur fidélité aux DV. La faible occurrence des caribous dans les milieux fragmentés et leur propension à éviter les sites aménagés (Dyer *et al.* 2001) portent à croire qu'ils évitent ces milieux lorsqu'ils le peuvent. La concentration du caribou dans les habitats résiduels telle que nous l'avions prédit (P₄ et P₅) ne se produit qu'en situation extrême, lorsque le DV d'un caribou est complètement entouré de milieux fragmentés. C'est aussi dans cette seule circonstance que fut noté un impact sur la survie des caribous, le recrutement n'étant pas non plus influencé par FR (P₆). En pareil cas, les caribous sont confinés aux îlots de forêts résiduelles et sont alors plus vulnérables à la prédation (4 cas sur 5), aux mortalités naturelles (1 cas) et, éventuellement, à la chasse. En situation moins drastique, on observe des modifications comportementales (augmentation de la superficie des DV et des déplacements, diminution de la fidélité aux DV) qui permettent probablement d'éviter les milieux fragmentés. C'est probablement ce qui explique pourquoi la localisation des sites de mise à mort chez les caribous suivis par télémétrie n'était pas influencée par FR ou par la présence d'une route. La récolte sportive suggère que FR favorise l'accès pour les

chasseurs, mais cette constatation est beaucoup plus évidente pour l'orignal que pour le caribou. Cependant, les caribous évitent les milieux fragmentés qui deviennent par conséquent dépourvus de caribous.

Nos données sur l'orignal sont fragmentaires si bien qu'il est impossible de prédire avec certitude l'influence de ce cervidé sur l'abondance du loup et la prédation du caribou. Cependant, nous n'avons pas noté de relation inverse entre les indices d'abondance de l'orignal et la densité du caribou, ni à l'échelle des hardes, ni à celle des dèmes. Dans notre site d'étude, la biomasse de l'orignal est probablement trop faible pour maintenir des populations de loups stables et trop peu variable entre les dèmes pour noter des différences dans la réponse numérique du loup. En outre, le territoire des meutes doit couvrir celui de plusieurs dèmes de caribous. De plus, Cumming *et al.* (1996) ont montré que l'orignal et le caribou pouvaient co-exister dans un même territoire, à condition que le caribou se réfugie dans des sites où l'orignal et le loup sont peu abondants et à condition que la biomasse de caribous ne puisse, à elle seule, suffire à soutenir le loup. Messier (1985) mentionne que le loup ne peut maintenir des effectifs stables lorsque l'on retrouve < 20 orignaux/100 km², en absence d'autres cervidés. En supposant une masse moyenne de 400 kg pour l'orignal (Banfield 1974), ceci correspond à une biomasse de 8000 kg/100 km². Comme un caribou adulte pèse environ 100 kg (Banfield 1974), la biomasse critique serait atteinte à une densité d'environ 80 caribous/100 km², soit une densité environ 50 fois plus élevée que celle que nous avons notée. À court terme, il est peu probable qu'une réponse numérique du loup soit notée même si la densité du caribou augmentait. La réponse du loup viendra des fluctuations d'abondance de l'orignal, à cause de la biomasse plus importante due à sa taille et à sa densité supérieure.

Conformément à notre hypothèse, les hardes étudiées étaient limitées par la chasse et la prédation et non par la compétition intra-spécifique pour la nourriture. Par contre, le lien causal avec la fragmentation du milieu n'a été démontré qu'en situation extrême, lorsque le domaine vital des caribous est complètement entouré de milieux fragmentés. En situation moins drastique, les caribous réagissent à la fragmentation en modifiant leurs stratégies d'utilisation de l'espace pour éviter les milieux fragmentés ce qui leur permet

probablement de diminuer les risques de mortalité. Par contre, les changements comportementaux suggèrent probablement que le caribou perçoit un plus grand risque dans ces milieux.

6. IMPLICATION POUR LA GESTION

Puisqu'il y a moins d'échanges entre les hardes qu'entre les dèmes, les premières devraient constituer l'unité de gestion faunique, à laquelle des objectifs de conservation spécifiques (ex. population minimale, taux de prélèvement, etc.) devraient être assignés. Par ailleurs, comme les dèmes utilisent plus intensivement certaines parties du territoire, ces aires pourraient être utilisées pour identifier des cibles d'habitat en terme de composition et de structure, afin d'assurer la pérennité de la nourriture et de l'abri et pour favoriser des déplacements fréquents entre les dèmes d'une même harde et des échanges occasionnels entre les hardes. La vérification de l'atteinte des objectifs de conservation nécessiterait la mise sur pied d'un programme de suivi des populations et de leur habitat.

Nos résultats montrent que le caribou forestier est très sensible à l'exploitation ce qui justifie la décision des gestionnaires d'arrêter la chasse sportive en 2001 et d'entamer des discussions pour limiter la chasse de subsistance. Dans le site d'étude, la densité de l'orignal est probablement de l'ordre de 4,3-7,0 individus/100 km² (Gingras *et al.* 1989; Dussault 1998). Bergerud (1996) estime que les hardes de caribou sont généralement stables à environ 6 caribous/100 km² et que le recrutement se stabilise alors à $\approx 15\%$. Dans le secteur Pipmuacan, la stratégie de gestion serait de maintenir voire diminuer légèrement les populations d'originaux afin d'assurer le maintien du caribou et, éventuellement, d'accroître ses effectifs. Une densité cible de l'ordre de 3-5 caribous/100 km² serait un objectif de gestion réaliste, compte tenu de la capacité de support des lichens terrestres (4,1-7,7 caribous/100 km²), et compatible avec les connaissances actuelles sur l'orignal et le loup.

Le caribou évite les milieux fragmentés (Chubbs *et al.* 1993, Smith *et al.* 2000, présente étude) et, en certaines circonstances, ceux-ci peuvent influencer sa dynamique de population. En conséquence, des modifications permanentes de l'habitat amèneraient certainement la disparition du caribou telle qu'elle a été observée, sur une échelle historique, dans la partie sud de son aire de répartition. Par contre, le caribou semble s'adapter à des modifications temporaires. Les feux de forêt sont l'agent perturbateur

naturel des forêts nordiques. Leur récurrence est d'environ 75 à 250 ans (> 9000 ans dans la toundra arbustive) dans la partie ouest du Québec, dépendamment des conditions climatiques (température, humidité) et de la densité du couvert forestier (Payette *et al.* 1989). Dans l'aire de répartition continue du caribou forestier, les feux sont beaucoup moins fréquents, de l'ordre de 200-500 ans (Gauthier *et al.* 2001). Le caribou a évolué dans cet environnement et s'y est bien adapté. Il pourrait probablement s'adapter aux coupes forestières à condition de maintenir la majorité des peuplements à lichens actuels, d'éviter d'y construire des routes permanentes, de remettre rapidement en production les routes et sentiers utilisés pour l'exploitation forestière, de gérer l'exploitation forestière selon une révolution d'une centaine d'années, d'éviter de confiner le caribou à des aires restreintes et de gérer l'habitat de façon à maintenir l'accès aux lichens terrestres et l'interconnexion entre les dèmes et les hardes. De plus, il faudrait maintenir l'abondance du loup et de l'orignal à leurs niveaux actuels et éviter de concentrer le caribou dans des sites restreints où sa biomasse et celle de l'orignal dépasseraient le seuil identifié précédemment.

REMERCIEMENTS

Les auteurs sont redevables aux nombreux collaborateurs qui ont participé à l'inventaire aérien, aux travaux de marquage, à la télémétrie et à l'inventaire des habitats. En particulier, nous désirons signaler l'importante contribution de Claude Bourgeois, Denis Guay, Bruno Rochette, Sylvain St-Onge et Réjean Tremblay qui ont effectué la majeure partie des repérages télémétriques. Sylvain St-Onge a également coordonné les inventaires de végétation. Marc DeBlois a produit la carte des habitats et Marie-Josée Arseneau a identifié les lichens arboricoles. À ces personnes, de même qu'à toutes les autres qui ont participé à différentes phases du projet, malheureusement trop nombreuses pour être mentionnées nommément, 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 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

- 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.
- ARSENEAU, M.-J., L. SIROIS, et J.-P. OUELLET. 1997. Effects of altitude and tree height on the distribution and biomass of fruticose arboreal lichens in and old growth balsam fir forest. *Écoscience* 4: 206-213.
- ARSENEAULT, D., N. VILLENEUVE, C. BOISMENU, Y. LEBLANC, et J. DESHAYE. 1997. Estimating lichen biomass and caribou grazing on the wintering grounds of northern Québec: 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 p.
- BANFIELD, A.W.F. 1974. Les mammifères du Canada. Les Presses de l'Université Laval. Québec. 406 p.
- 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. 1996. Evolving perspectives on caribou population dynamics, have we got it right yet?. *Rangifer Spec. Issue.* 9: 95-115.
- BERGERUD, A.T., et J.P. ELLIOT. 1986. Dynamics of caribou and wolves in Northern British Columbia. *Can. J. Zool.* 64: 1515-1529.
- BOER, A. 1988. Mortality rates of moose in New Brunswick: a life table analysis. *J. Wildl. Manage.* 52: 21-25.
- BOURBONNAIS, N., A. GINGRAS, et B. ROCHETTE. 1997. Inventaire aérien du caribou dans une portion de la zone de chasse 19 (partie est) en mars 1993. Ministère de l'Environnement et de la Faune. Direction régionale de la Côte-Nord, Sept-Îles, Québec. 24 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.
- CICHOWSKI, D. 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, Sept-Îles, Québec. 15 p.
- 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.
- COURTOIS, R. L. BERNATCHEZ, J.-P. OUELLET, et L. BRETON. 2002. Les écotypes de caribou forment-ils des entités génétiques distinctes? Société de la faune et des parcs du Québec, Direction de la recherche sur la faune, Québec. 35 p.
- COURTOIS, R., A. GINGRAS, C. DUSSAULT, L. BRETON, et J.-P. OUELLET. 2001b. Développement d'une technique d'inventaire aérien adaptée au caribou forestier. Société de la faune et des parcs du Québec. Rapport 8028. Québec. 22 p.
- COURTOIS, R., J.-P. OUELLET, A. GINGRAS, C. DUSSAULT, L. BRETON, et J. MALTAIS. 2001a. Changements historiques et répartition actuelle du caribou au Québec. Société de la faune et des parcs du Québec. Rapport 8027. Québec, QC. 44 p.
- CRÊTE, M., et 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., L.-P. RIVEST, H. JOLICOEUR, J.-M. BRASSARD, et F. MESSIER. 1986. Predicting and correcting helicopter counts of moose with observations made from fixed-wing aircraft in southern Québec. *J. Appl. Ecology* 23: 751-761.
- 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. Chron.* 68: 481-491.
- CUMMING, H.G., et D.B. BEANGE. 1993. Survival of woodland caribou in commercial forests of northern Ontario. *For. Chron.* 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.
- 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. 8 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.
- 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.
- 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, et P. DRAPEAU. Les perturbations naturelles et la diversité écosystémique. *Nat. Can.* 125(3):10-17.
- GAUTHIER, L., R. NAULT, et 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., 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, Service de l'aménagement et de l'exploitation de la faune. 26 p.
- GINGRAS, A., A. 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, Direction de la gestion des espèces et des habitats. Québec. 58 p.
- GIRARD, I., J.-P. OUELLET, R. COURTOIS, C. DUSSAULT, et L. BRETON. Sous presse. Effects of sampling effort based on GPS telemetry on home range size estimations. *J. Wildl. Manage.*
- HEISEY, D.M., et T.K. FULLER. 1985. Evaluation of survival and cause-specific mortality rates using telemetry data. *J. Wildl. Manage.* 49: 668-674 .

- HOOGE, P.N., et B. EICHENLAUB. 1977. 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, et L.G. SOPUCK. 1987. Differential habitat use and sexual segregation in the Central Arctic caribou herd. *Can. J. Zool.* 65: 534-541.
- 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.
- JOLICOEUR, H., R. COURTOIS, et A. BEAUMONT. 2002. Le caribou de Charlevoix, une décennie après sa réintroduction, 1978-1981. Société de la faune et des parcs du Québec, Direction de la recherche sur la faune, Québec. (en préparation).
- 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.
- LARIVIÈRE, S., H. JOLICOEUR, et M. CRÊTE. 2000. Status and conservation of the gray wolf (*Canis lupus*) in wildlife reserves of Québec. *Biol. Conserv.* 94: 143-151.
- LINDENMAYER, D.B., et 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., 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. 273 p.
- 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., et M. CRÊTE. 1985. Moose-wolf dynamics and the natural regulation of moose populations.. *Oecologia* 65: 503-512.
- MINASNY, B., et A.B. McBRATNEY. 2000. FuzME version 2.1. Australian Centre for Precision Agriculture, University of Sidney, NSW 2006.
- MUNRO, D., L. GIGNAC, G. LAMONTAGNE, et 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. 64 p.

- 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.
- PALOHEIMO, J.E., et 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. Mémoire de maîtrise, Université Laval. 141 p.
- PAYETTE, S, C. MORNEAU, L. SIROIS, et M. DESPONT. 1989. Recent fire history of the northern Québec biomes. *Ecology* 70: 656-673.
- 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, 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.
- 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.
- ROMINGER, E.M., et J.L. OLDEMEYER. 1991. Arboreal lichen on windthrown 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, et 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.
- 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., et K. BROWN. 1996. Introduction to the population ecology of North American caribou. *Rangifer, Spec. Issue* 9 : 11-12.
- SEIP, D.R., et D.B. CICHOWSKI. 1996. Population ecology of caribou in British Columbia. *Rangifer, Spec. Issue* 9: 73-80.

- SCHAEFER, J.A., A.M. VEITCH, F.H. HARRINGTON, W.K. BROWN, J.B. THEBERGE, et 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, et S.N. LUTTICH. 2001. Fuzzy structure and spatial dynamics of a declining woodland caribou population. *Oecologia* 126 : 507-514.
- SMITH, K.G., E.J. FICHT, D. HOBSON, 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.
- 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.
- TIMMERMANN, H.R. 1998. Use of mixedwood sites and forest cover by woodland caribou. Ontario Ministry of Natural Resources, Thunder Bay, ON. 15 p.
- VANDAL, D. 1985. Écologie comportementale du caribou du parc des Grands-Jardins. Mémoire de Maîtrise, Université Laval. 128 p.
- WELLS, J.V, et 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., et R.A. GARROTT. 1990. Analysis of wildlife radio-tracking data. Colorado State University. Department of Fishery and Wildlife Biology. 383 p.
- WIENS, J.A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Func. Ecol.* 3 : 385-397.

Tableau 1. Résultats de l'inventaire aérien réalisé dans le site d'étude en février et mars 1999.

Paramètre	Manouane	Manicouagan	Pipmuacan
Population totale ^a	358 ± 54	181 ± 27	134 ± 20
Mâles/100 femelles	65,3 ± 3,3	75,4 ± 3,9	52,2 ± 6,0
Faons/100 femelles	20,9 ± 3,1	33,3 ± 4,9	38,2 ± 5,9
% faons	11,9 ± 1,9	16,0 ± 2,5	20,2 ± 3,8
Densité/100 km ²	2,1 ± 0,32	1,6 ± 0,24	1,2 ± 0,18
Récolte recensée	26	9	17
Taux d'exploitation (%)	6,8	4,7	11,3
Longueur des chemins (km/100 km ²)	1,04	3,82	16,44

^a Estimant un taux de visibilité de 85 % avec un intervalle de confiance de 15 % à $\alpha = 0,10$ (Courtois *et al.* 2001a).

Tableau 2. Superficie des réseaux de pistes (km²) de caribou et d'orignaux dans le site d'étude lors de l'inventaire de 1999. Les valeurs ont été standardisées par 1000 km² d'habitat.

Harde	Caribou		Orignal ^a	
	Fragmenté	Non fragmenté	Fragmenté	Non fragmenté
Manouane	0,39	4,17	0,60	0,68
Manicouagan	0,00	1,89	0,05	0,13
Pipmuacan	0,17	1,21	0,47	0,65

^a Les valeurs sont sous-estimées en raison de la technique d'inventaire (virées aux 2,1 km) mais comparables entre les deux types de milieux.

Tableau 3. Distance moyenne (\pm erreur type) entre le site de récolte sportive et le plus proche milieu fragmenté ou la plus proche route et comparaison avec des coordonnées aléatoires dans l'aire utilisée par chacune des hardes de caribou.

Espèce récoltée Harde	Distance d'un milieu fragmenté (km)			Distance d'une route (km)		
	Récolte	Aléatoire	<i>P</i>	Récolte	Aléatoire	<i>P</i>
Caribou						
Manouane (95) ^a	4,23 \pm 0,43	5,13 \pm 0,53	0,1856	25,14 \pm 1,48	32,47 \pm 1,68	0,0013
Manicouagan (64)	4,85 \pm 0,45	6,96 \pm 0,83	0,0277	13,55 \pm 1,07	15,77 \pm 1,50	0,2314
Pipmuacan (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
Orignal						
Manouane (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
Manicouagan (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
Pipmuacan (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 Nombre d'observations.

Tableau 4. Distance (km) entre deux domaines vitaux d'années successives dans les trois hardes étudiées.

	Manouane	Manicouagan	Pipmuacan
Mise bas	14,6 ± 3,5 (15) ^a	15,9 ± 4,5 (18)	10,2 ± 3,1 (14)
Rut	15,7 ± 3,4 (13)	9,9 ± 2,3 (15)	5,0 ± 0,8 (13)
Hiver	34,9 ± 7,8 (13)	16,9 ± 6,3 (12)	12,2 ± 3,0 (13)
Annuel	21,0 ± 2,6 (24)	17,6 ± 3,8 (18)	8,5 ± 2,8 (15)
Inter-saison	27,4 ± 3,2 (56)	18,9 ± 1,8 (59)	9,2 ± 0,9 (77)

^a Moyenne ± erreur type (*n*)

Tableau 5. Nombre de femelles adultes gestantes lors des captures de caribou durant les hivers 1998, 1999 et 2000.

Harde	1998	1999	2000	Total
Manouane	- / -	8 / 8	2 / 2	10 / 10
Fragmenté	-	3 / 3	2 / 2	100 % (5) ^a
Non fragmenté	-	5 / 5	-	100 % (5)
Manicouagan	9 / 9	8 / 8	2 / 2	19 / 19
Fragmenté	1 / 1	1 / 1	-	100 % (2)
Non fragmenté	8 / 8	7 / 7	2 / 2	100% (17)
Pipmuacan	5 / 5	13 / 14	5 / 7	23 / 26
Fragmenté	5 / 5	2 / 2	1 / 1	100 % (8)
Non fragmenté	-	11 / 12	4 / 6	83 % (18)

^a () = nombre de femelles testées.

Tableau 6. Nombre de faons/100 femelles chez les femelles suivies par télémétrie à la fin de l'hiver dans les trois hardes étudiées.

Harde	2000	2001
Manouane	30,6 (36) ^a	32,8 (67)
Fragmenté	27,3 (11)	30,0 (40)
Non fragmenté	32,0 (25)	37,0 (27)
Manicouagan	50,0 (16)	65,4 (26)
Fragmenté	20,0 (5)	75,0 (4)
Non fragmenté	63,6 (11)	63,6 (22)
Pipmuacan	50,0 (18)	35,1 (54)
Fragmenté	75,0 (4)	33,3 (12)
Non fragmenté	42,9 (14)	35,7 (42)

^a () = nombre de femelles observées lors du repérage des femelles marquées.

Tableau 7. Cause de mortalité et taux de survie des femelles adultes suivies par télémétrie dans le site d'étude entre janvier 1998 et mars 2001.

Harde	Nombre de mortalités			Taux de survie ± erreur type
	Naturelle	Anthropique	Indéterminée	
Manouane				
Été	3	1	1	0,89 ± 0,05
Hiver	-	-	1	0,98 ± 0,02
Annuel				0,87 ± 0,05
Manicouagan				
Été	2	5	0	0,83 ± 0,06
Hiver	-	-	1	0,97 ± 0,03
Annuel				0,80 ± 0,06
Pipmuacan				
Été	5	1	0	0,87 ± 0,05
Hiver	2	-	1	0,93 ± 0,04
Annuel				0,81 ± 0,06

Tableau 8. Nombre de sites inventoriés et pourcentage de recouvrement, épaisseur et biomasse du tapis de lichens par type d'habitat dans le site d'étude.

Habitat	N	Pourcentage de recouvrement	Épaisseur (cm) ^a	Biomasse (kg/ha)
Brûlis récent	7	— ^b	—	—
Milieu ouvert	18	4 ± 3	0,6 ± 0,3 ^c	245 ± 159
Tourbière	16	—	0,4 ± 0,3	103 ± 76
Lande sans lichen	4	8 ± 4	3,1 ± 1,7	724 ± 436
Régénération feuillue	11	11 ± 6	1,1 ± 0,5	586 ± 321
Feuillu et mélangé	3	—	0,3 ± 0,3	46 ± 46
Régénération résineuse	5	18 ± 7	3,1 ± 0,6	1001 ± 330
Résineux ouvert sans lichen	17	9 ± 3	2,7 ± 0,8	887 ± 332
Résineux mûr dense	29	2 ± 1	0,8 ± 0,2	172 ± 54
Résineux ouvert à lichens	16	57 ± 4	8,1 ± 0,4	4223 ± 335
Lande à lichens	10	91 ± 3	9,1 ± 0,7	6553 ± 456

^a Dans les parcelles contenant des lichens.

^b Valeur nulle ou négligeable.

^c Moyenne ± erreur type.

Tableau 9. Nombre de thalles par arbre et biomasse (kg/ha) de lichens arboricoles par type d'habitat dans le site d'étude.

Habitat	Thalles/arbre	<i>Bryoria</i>	<i>Usnea</i>	<i>Alectoria</i>	<i>Pseudevernia</i>	<i>Evernia</i>	Foliacées
Brûlis récent (7) ^a	1,2 ± 1,0 ^b	-	-	-	-	-	-
Milieu ouvert (18)	3,7 ± 2,8	0,02 ± 0,02	< 0,01	< 0,01	< 0,01	< 0,01	< 0,01
Tourbière (16)	11,8 ± 4,0	0,01 ± 0,01	< 0,01	< 0,01	< 0,01	< 0,01	< 0,01
Lande sans lichen (4)	12,2 ± 4,5	-	-	-	-	-	-
Régénération feuillue (11)	3,6 ± 1,7	0,02 ± 0,02	< 0,01	< 0,01	< 0,01	< 0,01	< 0,01
Feuillu et mélangé (3)	11,5 ± 9,9	0,27 ± 0,23	0,38 ± 0,38	< 0,01	< 0,01	< 0,01	< 0,01
Régénération résineuse (5)	0,2 ± 0,2	-	-	-	-	-	-
Résineux ouvert sans 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
Résineux mûr dense (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
Résineux ouvert à lichens (16)	60,4 ± 10,3	4,35 ± 1,66	0,05 ± 0,02	-	0,01 ± 0,01	< 0,01	0,35 ± 0,21
Lande à lichens (10)	44,8 ± 13,7	1,04 ± 0,78	-	-	< 0,01	-	0,02 ± 0,02

^a Nombre de site d'échantillonnage.

^b Moyenne ± erreur type.

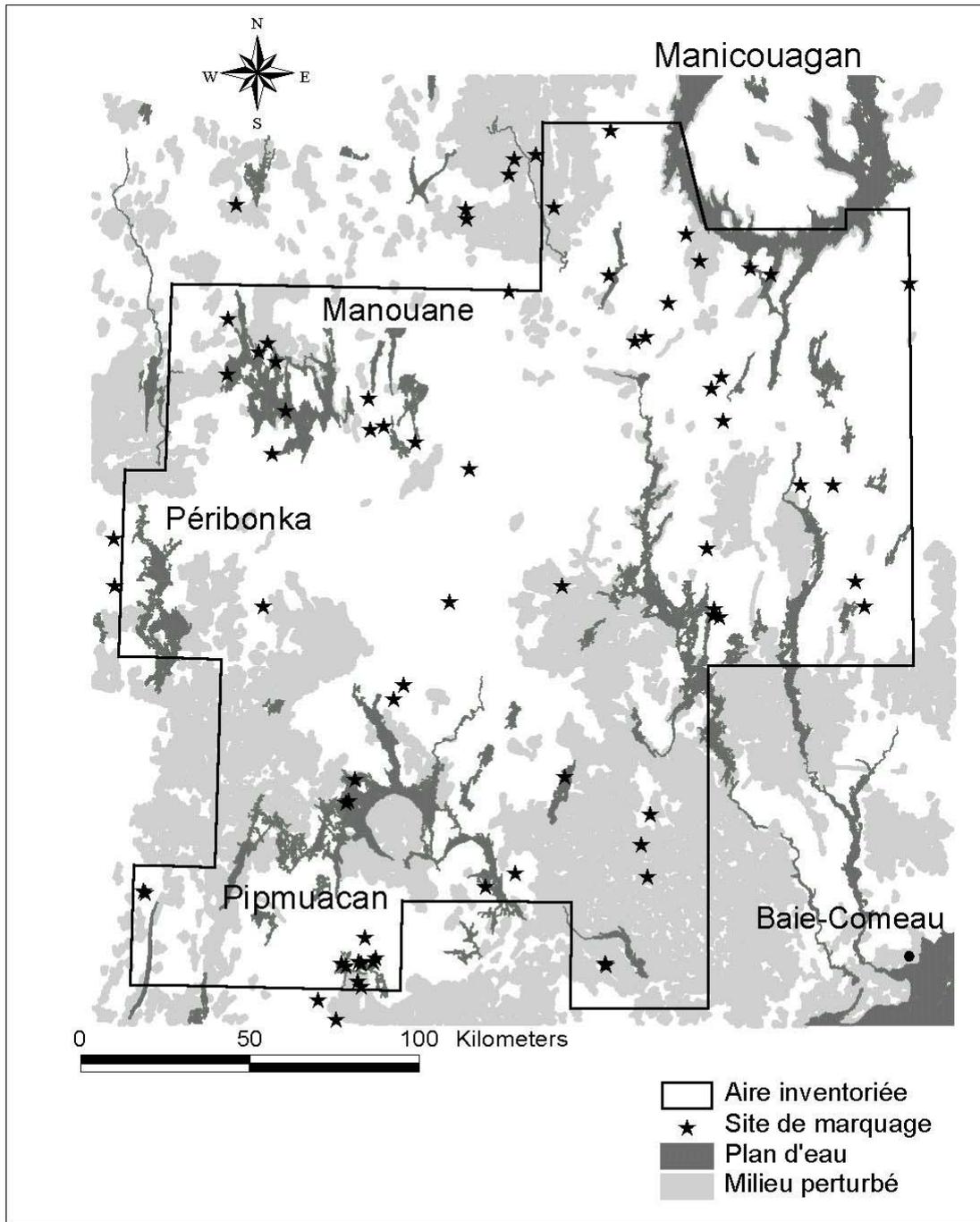


Figure 1. Localisation du site d'étude et site de marquage des caribous suivis par télémétrie (étoiles). Les milieux fragmentés sont en gris et les plans d'eau en noir.

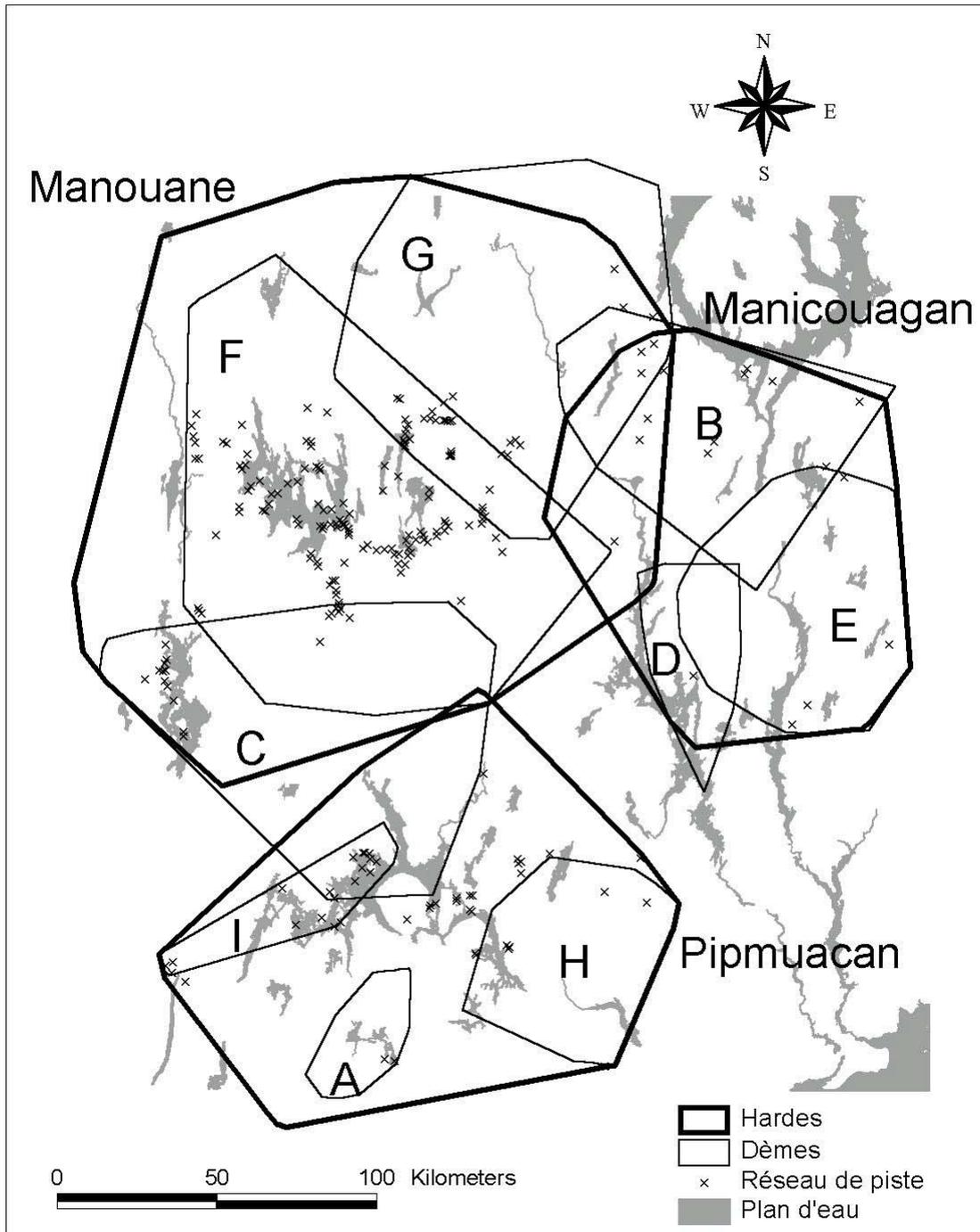


Figure 2. Délimitation des hardes et des dèmes dans le site d'étude d'après les analyses de groupement sur les localisations télémétriques des caribous marqués. Les réseaux de pistes trouvés lors de l'inventaire aérien sont également identifiés.

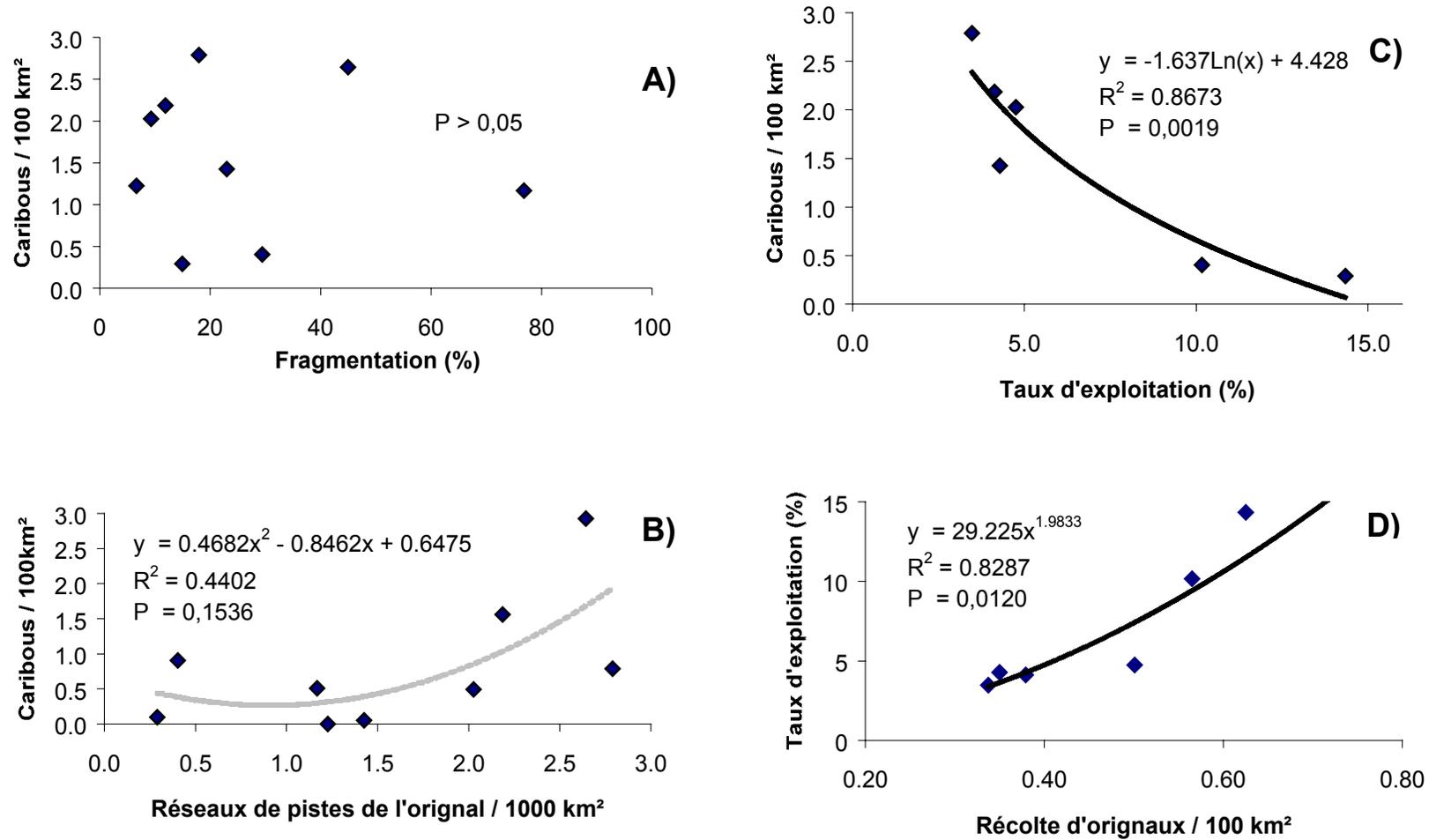


Figure 3. Effet (A) de l'importance des milieux fragmentés, (B) de la densité de l'orignal et (C) du taux d'exploitation sur la densité du caribou et (D) effet de la récolte d'orignal (indice de la fréquentation par les chasseurs) sur les taux d'exploitation du caribou à l'échelle des neuf dèmes du site d'étude.

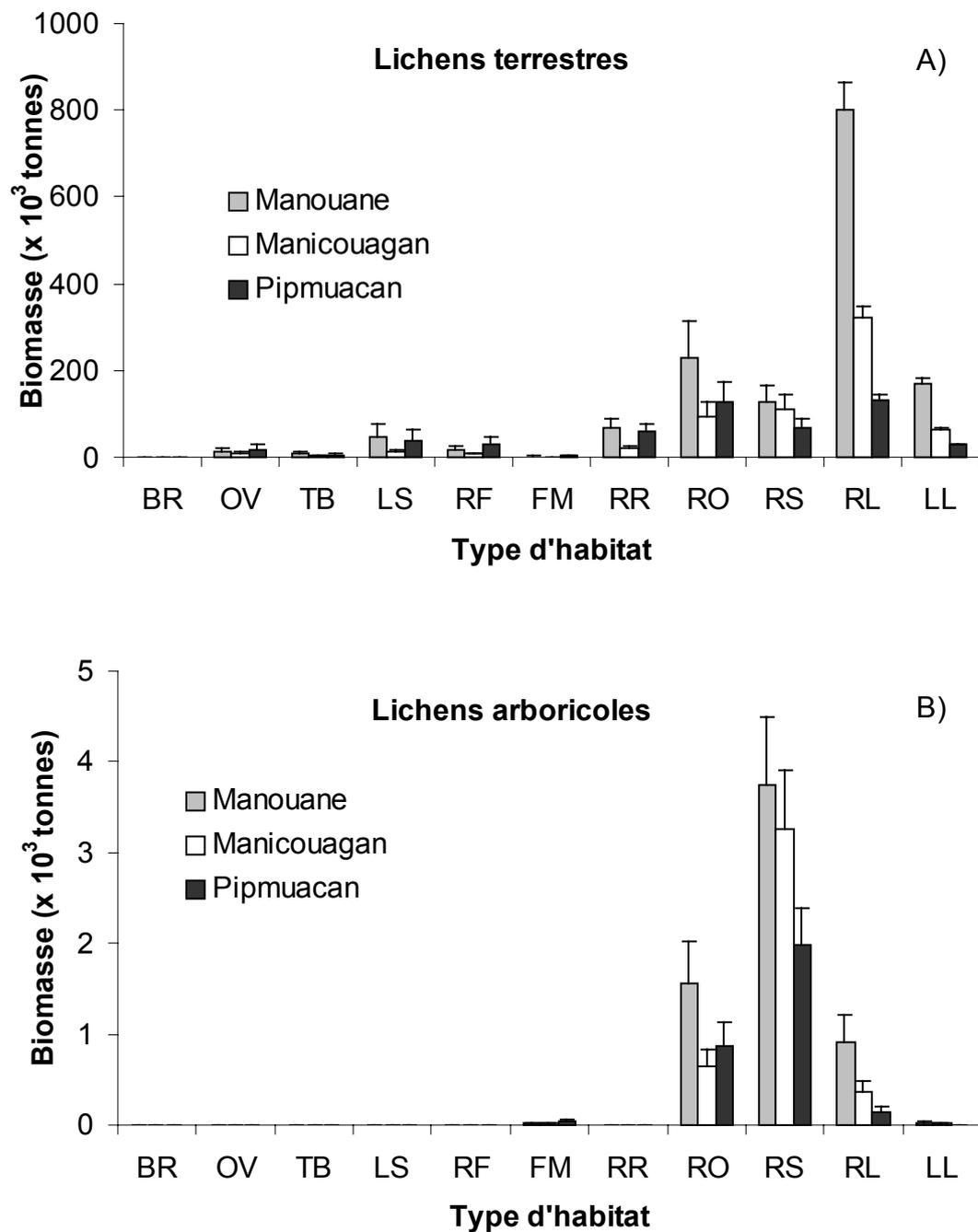


Figure 4. Biomasse de lichens terrestres (A) et arboricoles (B) disponible dans l'aire utilisée par les trois hardes de caribou étudiées, par catégorie d'habitat identifié sur les images satellitales. EA = plan d'eau; BR = brûlis récent; OV = milieu ouvert; TB = tourbière; LS = lande sans lichen; RF = régénération feuillue; FM = feuillu et mélangé; RR = régénération résineuse; RO = résineux ouvert sans lichen; RS = résineux mûr dense; RL = résineux ouvert à lichens; LL = lande à lichens.