







# **Démographie et viabilité de la population de caribous de la Gaspésie-Atlantique**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en Gestion de la faune et ses habitats

en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR

© **Jonathan Frenette**

**Mars 2017**



**Composition du jury :**

**Luc Sirois, président du jury, Université du Québec à Rimouski**

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

**Fanie Pelletier, codirectrice de recherche, Université de Sherbrooke**

**Louis Imbeau, examinateur externe, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue**

Dépôt initial le 19 décembre 2016

Dépôt final le 3 mars 2017



UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI  
Service de la bibliothèque

Avertissement

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



## REMERCIEMENTS

Je voudrais d'abord remercier mon directeur de recherche, Martin-Hugues, pour sa présence continuelle tout au long de ce processus qu'est la maîtrise. Tu as toujours su être présent et disponible pour m'aider, m'appuyer et me guider dans cette expérience et je crois que c'est là les plus grandes qualités d'un directeur de recherche. Je sais que tu t'investis énormément pour l'accomplissement de tes étudiants et saches que cela est grandement apprécié.

Je voudrais ensuite remercier ma co-directrice, Fanie. Tes lumières et suggestions tout au long du cheminement ont toujours su viser juste. Tu as la capacité de voir une question d'un angle nouveau qui m'a permis de me remettre en question à plusieurs reprises mais ultimement de m'améliorer.

La forme est de remercier son directeur et co-directrice en premier, par contre, si la forme était de remercier les personnes les plus essentielles à l'accomplissement du projet, il y aurait tout en haut de la liste : Ariane, ma copine. Sans elle, je n'aurais probablement jamais mis un terme à cette maîtrise pour multiples raisons. Sa présence, son écoute, son soutien, sa compréhension et sa folie m'ont permis de tenir bon jusqu'au bout et je considère cela comme le meilleur des atouts que l'on puisse avoir dans la vie. De plus, un merci tout particulier à ma famille qui a été, et est encore à ce jour, un pilier constant dans ma vie, une oreille attentive, à la compréhension infinie, qui a toujours su être là à tous les moments, faciles et difficiles, de ma vie.

Viennent ensuite tout les membres du labo St-Laurent avec qui j'ai partagé ces années : Fred, Math, Alex, Alex(e), Virginie, Rémi, Marie-Audrey, Pascal, Esmá, Jé, Christine et bien d'autres. De plus, nous avons la chance à l'UQAR de partager nos bureaux avec d'autres belles gangs, soit les Bêty, Berteaux et cie. Merci à Phil et Vince

pour les parties de pêche et les nombreuses heures à ce demander qu'est-ce qu'on fait en biologie et pourquoi faire une maîtrise.... Merci à Flo et Marie-Pier pour votre complicité et votre écoute continuelle. Merci à Jé pour les nombreuses heures de chasse et de piégeage au cours des dernières années et des prochaines. Ce genre de défi qu'est la maîtrise est difficilement surmontable, je crois, sans l'écoute et la compréhension de collègues et amis. Je tiens donc à vous remercier sincèrement tous d'avoir été là à différents moments à votre façon. Tous ensemble vous m'avez grandement aidé à accomplir mon but.

Je tiens à remercier sincèrement les partenaires financiers qui ont été essentiels à la réalisation de ce projet: les Fonds de Recherche du Québec – Nature et Technologies, la Fondation Canadienne pour l'Innovation, le Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Environnement Canada, la Société des Établissements de Plein Air du Québec, le Conseil de Recherche en Sciences Naturelles et en Génie du Canada (CRSNG), EnviroNord – le programme de formation FONCER du CRSNG en sciences environnementales nordiques, le Centre d'Études Nordiques, l'Université du Québec à Rimouski, la Fondation de la Faune du Québec et le Consortium en foresterie Gaspésie-Les-Îles. Je tiens également à remercier les professeurs Louis Imbeau (UQAT) et Luc Sirois (UQAR) pour les commentaires émis sur une version préliminaire de ce mémoire.

En dernier lieu, un énorme merci à la superbe équipe d'enseignants, chargés de cours et auxiliaires d'enseignement sans qui cette aventure n'aurait certainement pas été aussi chaleureuse. Un merci tout spécial à Alain Caron pour sa patience et disponibilité sans faille. Je crois sincèrement que la qualité des productions dans le domaine de la biologie à l'UQAR (bacc, études gradués, etc.) est augmentée de beaucoup grâce à Alain Caron. Un merci bien spécial.

## RÉSUMÉ

La très grande majorité des populations nord-américaines de caribous des bois (*Rangifer tarandus caribou*) sont en déclin. Les modifications anthropiques de leurs habitats sont identifiées comme une des causes majeures du déclin des populations occupant les limites des forêts boréales aménagées. Ces modifications sont souvent identifiées comme altérant les interactions prédateur-proie, ce qui affecterait négativement le caribou par un phénomène de compétition apparente. La population de caribous de la Gaspésie-Atlantique est une population relique, isolée et est désignée en voie de disparition selon la Loi sur les espèces en péril au Canada. Cette étude avait comme objectifs de 1) documenter les paramètres démographiques de cette population, 2) quantifier les changements induits par les modifications d'habitats dans les interactions interspécifiques, 3) évaluer les impacts potentiels d'une variété de stratégies de conservation applicables aux populations affectées par la compétition apparente. Pour atteindre ces objectifs, nous avons utilisé les données télémétriques, d'inventaires aériens et de prélèvements fauniques recueillies sur une période de 30 ans. Nous avons utilisé des analyses démographiques afin de répondre aux deux premiers objectifs. Nous avons utilisé les analyses de viabilité de population pour répondre au dernier objectif. Nos résultats indiquent que le pourcentage de faons à l'automne dans la population est très variable annuellement. Ces variations interannuelles sont principalement influencées par l'abondance régionale du coyote (*Canis latrans*), un des deux principaux prédateurs dans ce système. L'abondance régionale du coyote est, par contre, indissociable à celle de l'orignal (*Alces americanus*) et de l'ours noir (*Ursus americanus*). De plus, nos résultats suggèrent que les modifications d'habitat seraient la cause ultime à l'origine de ces modifications d'interactions interspécifiques. Nous avons identifié le contrôle intensif du coyote comme étant la stratégie de conservation ayant le meilleur potentiel de diminuer la probabilité d'extinction de cette population sur un horizon de 50 ans. Les stratégies de conservation combinant la restauration d'habitat et le contrôle de coyote produisent des résultats similaires aux stratégies faisant uniquement intervenir le contrôle de coyote, tout en diminuant la quantité de coyote à prélever. Nos résultats consolident l'hypothèse stipulant que le caribou est menacé par la compétition apparente et que l'incorporation des interactions interspécifiques propres à un système d'étude est un outil supplémentaire pour développer des stratégies de conservation bien adaptées.

Mots clés : compétition apparente, caribou, prédation, interactions interspécifiques, coyote, modifications d'habitat, analyse de viabilité de population, conservation



## ABSTRACT

The vast majority of North American woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) populations are declining. Anthropogenic habitat modifications are identified as a major cause of the decline of populations inhabiting the limits of managed boreal forests. These changes are often identified as altering predator-prey interactions, which negatively affect caribou through apparent competition. The Atlantic-Gaspésie caribou is a relict, isolated population and is recognized as endangered under the Canadian Species at Risk Act. The objectives of this study were to 1) document the demographic parameters of this population, 2) quantify the changes induced by habitat changes in interspecific interactions and 3) assess the potential impacts of a variety of conservation strategies on a population affected by the apparent competition. To achieve these objectives, we used telemetric data, aerial surveys and samples collected over a period of 30 years. We used demographic analyses to meet the first two objectives and population viability analyses to meet the latter one. Our results indicate that the proportion of calves observed during fall in the population is highly variable annually. These interannual variations are mainly influenced by the regional abundance of the coyote (*Canis latrans*), one of two main predators in this system. The regional abundance of the coyote is closely linked to the abundance of moose (*Alces americanus*) and black bear (*Ursus americanus*). In addition, our results suggest that habitat changes would be the ultimate driver supporting these changes in species interactions. We identified the intensive predator control of coyotes as the conservation strategy yielding the greatest potential of reducing the probability of extinction of this population over a 50-year horizon. Conservation strategies combining habitat restoration and coyote control produce similar results to strategies that only involve coyote control, while decreasing the ultimate amount of coyotes removed from the system. Our results support the hypothesis that caribou is threatened by apparent competition and that the incorporation of interspecific interactions specific to a study system is an additional tool to develop efficient conservation strategies.

*Keywords:* apparent competition, caribou, predation, interspecific interactions, coyote, habitat modifications, population viability analyse, conservation



## TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	VII
RÉSUMÉ.....	IX
ABSTRACT.....	XI
TABLE DES MATIÈRES.....	XIII
LISTE DES TABLEAUX.....	XV
LISTE DES FIGURES.....	XVII
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
CHAPITRE 1 Linking habitat modifications, predators and alternative prey to explain recruitment variations of an endangered caribou population.....	12
ABSTRACT.....	12
RÉSUMÉ.....	13
INTRODUCTION.....	15
METHODS.....	17
RESULTS.....	22
DISCUSSION.....	24
CONCLUSION.....	29
REFERENCES.....	30
CHAPITRE 2 Impacts de différentes stratégies de conservation sur la viabilité de la population de caribous de la Gaspésie-Atlantique.....	49
RÉSUMÉ.....	49
ABSTRACT.....	51
INTRODUCTION.....	52

MÉTHODES..... 55

RÉSULTATS ..... 64

DISCUSSION ..... 66

IMPLICATIONS POUR LA CONSERVATION ..... 70

RÉFÉRENCES ..... 72

CONCLUSION GÉNÉRALE..... 84

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES ..... 92

## LISTE DES TABLEAUX

Table 2.1 Covariates used to explain number of calves per 100 adult females during the aerial survey of the Atlantic-Gaspésie caribou population. Mean and range [min:max] of each covariate are shown. ....	41
Table 2.2 Mean annual ( $\pm$ SD) survival rates of adult females and males of the Atlantic-Gaspésie caribou population between 1988 and 2015. Multiannual ( $\pm$ SD) rate are shown for each of the three periods (1988-1991, 1999-2009, 2014-2015) of intensive monitoring programs. Female survival rates were calculated for each group (Albert, McGerrigle, Logan) and for the entire population (Park). Male survival rates are only shown for the entire population (Park). Sample sizes (n) used are shown. ....	42
Table 2.3 Candidate models used to explain variations in the number of calves per 100 adult females during the aerial surveys conducted between 1984 and 2012 in the Atlantic-Gaspésie caribou population. Degree of freedom (df; including double interactions) and distance from the most parsimonious model using the Akaike Information Criterion correct for small sample size ( $\Delta$ AICc) are shown. ....	44
Table 2.4 Estimates of regression coefficients ( $\beta$ ) and 95% confidence interval (95% CI) of the most parsimonious model used to explain variations in the number of calves per 100 adult females during the aerial surveys conducted between 1984 and 2012 in the Atlantic-Gaspésie caribou population. Model includes moose ( <i>MooRAI</i> ), coyote ( <i>CoyRAI</i> ) and black bear ( <i>BearRAI</i> ) proxys of regional abundance and all two-way interactions. Coefficients for which the 95%CI does not include zero are shown in bold. ....	45
Tableau 3.1 Valeurs des paramètres utilisés dans les scénarios d'analyses de viabilité de populations HexSim pour chacun des trois groupes. ....	79
Tableau 3.2 Valeurs ( $\pm$ écart-type) utilisées pour calculer le nombre de faons femelles : femelle adulte attendue en fonction des différents scénarios de conservation appliqués à la population de caribous de la Gaspésie. ....	80

Tableau 3.3 Probabilité d’extinction des 3 secteurs (McGerrigle, Albert et Logan) formant la population de caribous de la Gaspésie-Atlantique sur un horizon de 50 ans selon 6 différents scénarios. La différence entre la probabilité d’extinction de chaque modèle et celle du modèle utilisant les valeurs de recrutement estimées en conservant les conditions actuelles du système (scénario #2) est présentée à titre d’indicatif de performance de chaque modèle. .... 83

## LISTE DES FIGURES

Figure 1.1 Représentation schématique des différents niveaux de réponses aux impacts anthropiques sur la faune selon la magnitude relative et l'échelle spatio-temporelle de l'effet (tiré de St-Laurent <i>et al.</i> 2012).....	2
Figure 2.1 Location of the study area (upper-left insert) and of the distribution range (delineated with a 95% minimal convex polygon) of the three groups found in the Atlantic-Gaspésie caribou population.....	38
Figure 2.2 Number of caribous observed during the annual aerial surveys of the Atlantic-Gaspésie caribou population between 1984 and 2012 (adapted from St-Laurent <i>et al.</i> 2009 and Lalonde 2015). The shaded areas represent the two predator control program periods (1990-1996; 2001-2016). The solid line represents a linear regression between the number of individuals observed and years.....	39
Figure 2.3 Number of calves per 100 adult females observed during the annual aerial surveys conducted between 1984 and 2012 in the Atlantic-Gaspésie caribou population. The shaded areas represent two predator control program periods (1990-1996; 2001-2016).....	40
Figure 2.4 Correlations between the different components of the apparent competition mechanism threatening the Atlantic-Gaspésie caribou. Solid lines represent linear regressions fitted between the two components. Adjusted-R <sup>2</sup> (Adj.r <sup>2</sup> ) and significance of the relationships are shown. Significativity of the relationships are as follow: <0.0001 = ***; < 0.001 = ** 0.01; <0.05 = *.....	43
Figure 2.5 Respective proportion of the explained variance (based on adj-R <sup>2</sup> =71.7) in the number of calves per 100 adult females ratio as a function of moose, coyote and bear proxys of regional abundance and their intersections following variance partitioning.....	46
Figure 2.6 Predicted number of calves per 100 adult females in the Atlantic-Gaspésie caribou population as a function of A) coyote proxy of regional abundance, for five levels of moose regional abundance, B) coyote proxy of regional abundance, for five	

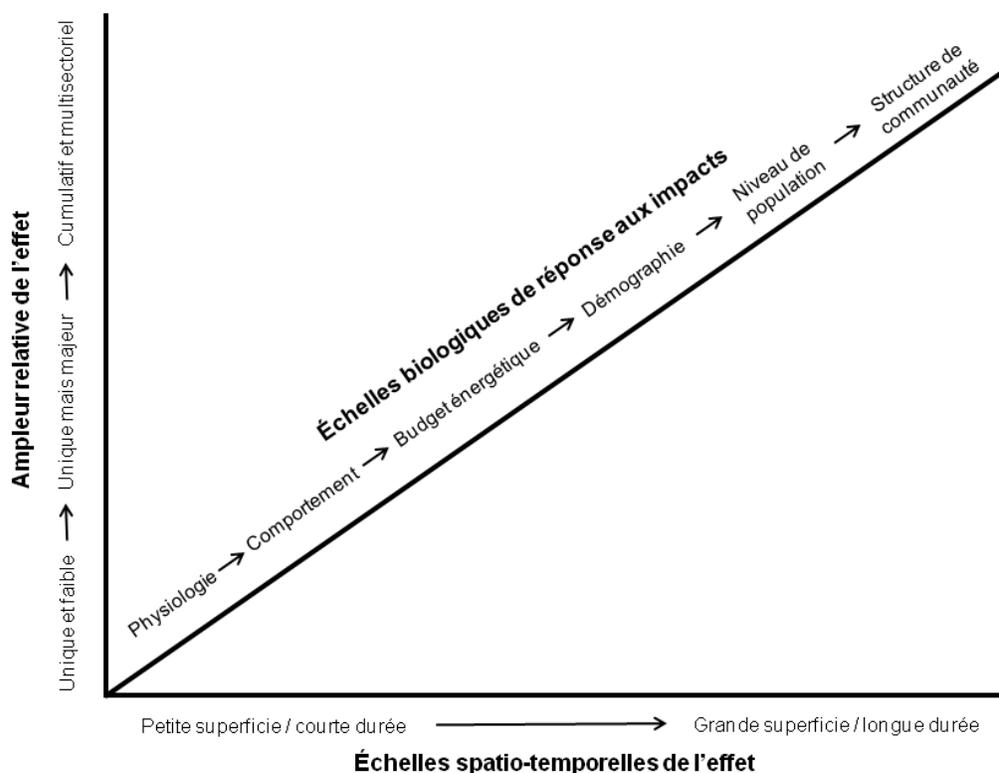
levels of bear regional abundance and C) bear proxy of regional abundance, for five levels of moose regional abundance.....	47
Figure 3.1 Représentation schématique du modèle d'analyse de viabilité utilisé pour modéliser la dynamique de la population de caribou de la Gaspésie sous la plateforme HexSim.....	78
Figure 3.2. Évolution temporelle de A) la proportion de coupes 6-20 ans, du proxy d'abondance de B) l'orignal, C) du coyote et D) de l'ours noir dans l'aire d'étude entre 1984-2012. Les encadrés pointillés représentent la période plus précise d'intérêt de 6 ans entre 2007-2012. ....	81
Figure 3.3 Probabilité d'extinction pour les secteurs McGerrigle et Albert/Logan de la population de caribous Gaspésie-Atlantique sur un horizon de 50 ans selon a) les valeurs de recrutement simulées en conservant les variables indépendantes à leur niveau actuel et selon b) c) d) e) quatre scénarios de conservation. ....	82

## INTRODUCTION GÉNÉRALE

### *L'importance des modifications d'habitat*

Que ce soit par la perte, la fragmentation et l'altération, les modifications d'habitat sont actuellement souvent identifiées comme étant l'une des plus grandes menaces à la biodiversité (Sih et al. 2000; Groom et al. 2006; Primack 2012). Ces modifications sont présentes dans pratiquement tous les biomes, incluant en forêt boréale (Sanderson et al. 2002). Bien que certaines modifications d'habitats soient d'origines naturelles (p.ex. feux de forêt, chablis), depuis l'intensification de l'aménagement forestier induit par la mécanisation, la majorité des modifications d'habitat dans la forêt boréale sont d'origine anthropique, telles que les coupes forestières, les routes et le développement industriel (McRae et al. 2001). La notion d'habitat étant un concept propre à l'espèce (*lib. species-specific*; Hall *et al.* 1997), les réponses biologiques face à des perturbations de nature anthropique peuvent donc différer selon les espèces, mais également selon l'ampleur relative ainsi que l'échelle spatio-temporelle de l'effet de la perturbation. Johnson & St-Laurent (2011) ont suggéré un cadre théorique encadrant les différentes réponses biologiques selon un gradient hiérarchique non linéaire (Figure 1.1). Le premier mécanisme de réponse à une perturbation se situe souvent au niveau de la modification du comportement individuel, par exemple un déplacement pour éviter une perturbation ou un obstacle (Blumstein et al. 2005; Leblond et al. 2013). Ces modifications comportementales peuvent par la suite entraîner une modification physiologique chez l'individu telle une hausse du rythme cardiaque ou du cortisol sanguin (Wikelski & Cook 2006; Thiel et al. 2008). Si la modification anthropique est trop sévère ou prolongée, la réponse biologique peut ensuite se répercuter à un niveau supérieur comme une modification au niveau nutritionnel et/ou énergétique, par exemple la quantité de calories ingérées ou le ratio de temps passé en vigilance versus en alimentation (Bélanger & Bédard 1990; Bradshaw *et al.*

1998). Lorsque les besoins énergétiques d'un animal ou un groupe d'animaux ne sont pas comblés, on peut alors observer des conséquences sur la démographie, au niveau des taux vitaux (survie, reproduction; Phillips & Alldredge 2000; Wittmer *et al.* 2007). Au niveau populationnel, de telles modifications peuvent influencer la distribution des individus dans l'espace ainsi que la dynamique d'une population, pouvant même influencer sa persistance (Wittmer *et al.* 2010; Tian *et al.* 2011).



**Figure 1.1** Représentation schématique des différents niveaux de réponses aux impacts anthropiques sur la faune selon la magnitude relative et l'échelle spatio-temporelle de l'effet (tiré de St-Laurent *et al.* 2012)

Ultimement, une modification dans la distribution des individus d'une espèce peut influencer d'autres espèces et même une chaîne trophique complète (Hebblewhite *et al.*

2005). Il importe donc de faire le lien entre ces différents mécanismes et de les documenter lorsqu'on s'intéresse à la démographie et à la viabilité d'une population animale.

Pour que des stratégies de conservation soient efficaces, elles doivent être bien conçues et s'appuyer sur des connaissances précises des populations ciblées, entre autre sur les réponses aux modifications de leurs habitats (Morris & Doak 2002). Quoique très utiles pour comprendre les impacts des modifications d'habitats, les réponses aux modifications observées à des niveaux biologiques inférieurs (réponses physiologiques, comportementales et énergétiques) peuvent être dispendieuses, complexes et difficiles à quantifier, en plus d'être fréquemment très invasives pour les animaux (Johnson & St-Laurent 2011). D'autre part, lorsqu'une population ou une espèce est menacée par des modifications d'habitat, les gestionnaires veulent souvent compter sur un moyen efficace de prédire les changements populationnels et éventuellement évaluer diverses stratégies de conservation. Dans de telles situations, les taux vitaux s'avèrent être un niveau de réponse biologique à prioriser puisqu'ils peuvent être mesurés par des méthodes accessibles et fiables (p. ex. télémétrie). D'ailleurs, les performances individuelles des individus d'une population sont ultimement reflétées dans les taux vitaux de la population, lesquels sont reliés aux modifications d'habitat (Morris & Doak 2002). De plus, les taux vitaux influencent directement la dynamique et la structure des populations et permettent de calculer, entre autre, son taux d'accroissement annuel ( $\lambda$ ; Gibbs 2000; Caswell 2001; Morris & Doak 2002) ce qui permet entre autre de faire différents scénarios prédictifs de la dynamique populationnelle.

### ***Analyses de viabilité des populations***

La biologie de la conservation est un champ multidisciplinaire qui a émergé à la fin des années 1980. Celle-ci a pour objectif d'étudier les impacts anthropiques sur les espèces, les communautés et les écosystèmes afin d'augmenter leur conservation à long terme (Soulé 1985; Primack 2012). D'un point de vue pratique, la biologie de la conservation tend à développer des approches et des outils pour prévenir l'extinction ainsi que restaurer et conserver des populations ou des espèces (Soulé 1985; Primack 2012).

Cette discipline est souvent reconnue comme une discipline où il y a urgence d'agir puisqu'elle s'attarde à des problématiques d'espèces à statut précaire (p. ex. : espèces menacées, en voie d'extinction). Cela implique souvent la prise de décisions avant même de connaître toutes les informations nécessaires à l'élaboration de solutions (Soulé 1985). Un élément clé dans la gestion d'une espèce à statut précaire est la compréhension des processus liés à son déclin, entre autres en modélisant sa viabilité dans le temps et en identifiant les facteurs limitant la croissance des populations (Lande 1988; Shaffer 1990; Possingham *et al.* 1993; Akçakaya & Sjögren-Gulve 2000). Parmi eux, il s'avère prioritaire d'identifier les segments de population les plus à risque (Morris & Doak 2002).

À l'émergence de la biologie de la conservation, les analyses de viabilité de population (ci-après AVP) ont été créées afin de statuer sur ces différentes questions (Beissinger & McCulloch 2002; Morris & Doak 2002). Cette méthode est depuis devenue un outil central dans la conception de plans de gestion (Akçakaya & Sjögren-Gulve 2000) et est reconnue comme étant un des outils les plus puissants disponibles en biologie de la conservation (Reed *et al.* 2002). Concrètement, l'AVP consiste à modéliser la dynamique d'une population afin d'estimer la taille future, le risque d'extinction ainsi que le temps avant l'extinction probable d'une population (Boyce 1992; Akçakaya & Sjögren-Gulve 2000; Brook *et al.* 2000; Beissinger & McCulloch 2002; Morris & Doak 2002). Les AVPs utilisent les données relatives aux traits d'histoire de vie et aux fluctuations des taux de croissance d'une population, habituellement représentées sous forme de modèle matriciel (Coulson *et al.* 2001). Ce type d'analyse sert à concevoir des hypothèses, à analyser des données, à projeter les tendances démographiques et aide à prendre des décisions de gestion éclairées (Boyce 1992; Beissinger & McCulloch 2002). Selon les objectifs fixés et les données disponibles, plusieurs niveaux de complexité d'AVPs peuvent être utilisés, allant des plus simples modèles analytiques déterministes aux modèles de métapopulations stochastiques spatialement explicites (Beissinger & Westphal 1998). Ces derniers incluent l'ensemble des variables utilisées dans les types d'analyses moins complexes en plus des variables caractérisant la structure du paysage et les capacités de dispersion de l'espèce ou de la population étudiée (Beissinger & Westphal 1998). Les analyses de viabilité de

population ont souvent été critiquées par la communauté scientifique (*p.ex.* Shaffer 1990; Akçakaya & Sjögren-Gulve 2000; Brook *et al.* 2000; Coulson *et al.* 2001), notamment au niveau du manque de précision des données démographiques utilisées (Boyce 1992; Beissinger & Westphal 1998). Ce type d'analyses doit donc d'être utilisé avec précaution (Boyce 1992; Morris & Doak 2002). Ainsi, il apparaît primordial d'utiliser les informations les plus justes relativement à la situation de la population pour laquelle on tente de modéliser la viabilité (Boyce 1992; Brook *et al.* 2000; Coulson *et al.* 2001; Reed *et al.* 2002). Chaque cas étant unique, l'exactitude et la précision des paramètres démographiques et des analyses utilisées doivent être bien adaptées à la population d'intérêt (Reed *et al.* 2002; Coulson *et al.* 2001; Beissinger & Westphal 1998).

Plusieurs facteurs, tant écologiques que génétiques, peuvent influencer la viabilité d'une espèce (Morris & Doak 2002). On les regroupe généralement en quatre familles soit : (1) l'histoire de vie d'une espèce, (2) les conditions environnementales moyennes, (3) la stochasticité environnementale et (4) la stochasticité démographique (Morris & Doak 2002). Indirectement, ces quatre groupes de facteurs influencent les taux vitaux (c.-à-d. fertilité, recrutement et survie) et donc le taux de croissance d'une population, ce qui déterminera son potentiel risque d'extinction (Morris & Doak 2002). Les AVPs appliquées à des espèces longévives ayant un statut de conservation particulier sont souvent de type 'démographique' (Morris & Doak 2002). Dans ce type d'analyse, la dynamique de la population n'est pas représentée par un effectif total mais plutôt par des taux vitaux structurés par classes; leur contribution relative à la dynamique totale de la population est ainsi prise en compte (Morris & Doak 2002).

### ***La situation du caribou des bois***

En Amérique du Nord, le caribou des bois (*Rangifer tarandus caribou*), une sous-espèce de caribou inféodée à la forêt boréale, représente un exemple criant d'actualité d'une espèce négativement influencée par d'importantes modifications de son habitat. Occupant la zone boréale du Canada (Banfield 1961; Røed *et al.* 1991), le caribou des bois est considéré comme une espèce indicatrice de l'intégrité et de la connectivité de la forêt

boréale dans l'ensemble de son aire de répartition (Rempel *et al.* 2004). Il est, de plus, souvent identifié comme une espèce « parapluie » dont la conservation favoriserait celle d'autres espèces associées à la forêt non perturbée (Bichet *et al.* 2016).

Au cours des dernières décennies, les perturbations anthropiques de l'habitat du caribou des bois, principalement l'exploitation des ressources naturelles et les activités récréotouristiques, ont initié un déclin généralisé dans la grande majorité des populations nord-américaines (Vors & Boyce 2009; Festa-Bianchet *et al.* 2011). Il a été suggéré que la conversion de l'habitat préférentiel du caribou des bois (i.e. forêt résineuses matures) en peuplement de début de succession par les modifications anthropiques a généré une impressionnante hausse de la quantité et de la qualité d'habitats favorables pour d'autres cervidés comme l'orignal (*Alces americanus*; Rempel *et al.* 1997; Potvin *et al.* 2005) et le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*; Côté *et al.* 2004). L'augmentation d'abondance de ces proies, très productives en réponse aux modifications d'habitat, est reconnue comme ayant stimulé une réponse numérique des prédateurs, notamment le loup gris (*Canis lupus*), un important prédateur du caribou (Schwartz & Franzmann 1991; Ballard *et al.* 2000; Latham *et al.* 2011a). De plus, les peuplements forestiers en régénération sont reconnus comme favorisant l'abondance de baies, arbustes et plantes herbacées, des sources de nourriture importantes pour l'ours noir (*Ursus americanus*; Mosnier *et al.* 2008; Lesmerises *et al.* 2015). Ce dernier est reconnu comme un autre prédateur important du caribou, principalement au niveau des faons (Crête & Desrosiers 1995; Pinard *et al.* 2012; Leclerc *et al.* 2014). Aussi, plusieurs structures linéaires reliées à l'exploitation industrielle forestière et minière (p. ex. : routes, lignes sismiques) constituent des corridors facilitant les déplacements des prédateurs dans le paysage (James & Stuart-Smith 2000; Whittington *et al.* 2005; Lesmerises *et al.* 2013) et favorisent les rencontres avec les proies (Whittington *et al.* 2005). Combiné à la perte directe et fonctionnelle d'habitat (Polfus *et al.* 2011) induite par les modifications d'habitat, l'augmentation d'abondance des prédateurs résulte en un accroissement des probabilités de rencontre et conséquemment du risque de mortalité pour le caribou (Latham *et al.* 2011a; Peters *et al.* 2013). L'orignal entre ainsi en compétition indirecte avec le caribou par l'entremise de prédateurs communs, un phénomène nommé

compétition apparente (Holt 1977, 1984) et observé chez bon nombre de populations de caribou des bois (Bergerud & Elliot 1986; Seip 1992; Wittmer *et al.* 2005a).

Depuis quelques décennies, le caribou est l'une des espèces animales sauvages les plus étudiées dans le monde. Plusieurs travaux ont caractérisé les impacts des modifications d'habitat sur les comportements de sélection d'habitat et d'utilisation de l'espace. Ils ont démontré que le caribou modifiait ses déplacements afin d'éviter certaines perturbations anthropiques, notamment les routes (Leblond *et al.* 2013), les habitations (Polfus *et al.* 2011), les infrastructures industrielles (Dyer *et al.* 2001) et les coupes forestières (Courtois *et al.* 2008). Ces changements de comportement induisent donc une perte fonctionnelle d'habitat qui force les caribous à utiliser des habitats suboptimaux (Dyer *et al.* 2001; Polfus *et al.* 2011). Plus récemment, des travaux se sont intéressés aux impacts des perturbations sur la démographie et plus précisément sur la dynamique des populations, notamment au niveau des relations prédateurs-proies (Wittmer *et al.* 2005b; Gustine *et al.* 2006; Latham *et al.* 2011b), des taux vitaux (survie adulte : Wittmer *et al.* 2007; Losier *et al.* 2015; survie juvénile : Pinard *et al.* 2012; Leclerc *et al.* 2014) et de la viabilité des populations (Wittmer *et al.* 2010).

### ***Le cas spécifique du caribou de la Gaspésie-Atlantique***

Parmi les populations de caribous des bois, la population de caribous de la Gaspésie-Atlantique (ci-après caribou de la Gaspésie) est reconnue « en voie de disparition » au niveau canadien (Gouvernement du Canada, 2015). De plus, cette population est reconnue comme l'une des 12 unités désignables de caribous, c.-à-d. un élément de biodiversité irremplaçable au Canada (COSEPAC 2011), en plus d'être identifiée comme une unité de conservation prioritaire pour le caribou au Québec (Yannic *et al.* 2016). Autrefois très répandue dans le nord-est de l'Amérique du Nord, la population gaspésienne représente maintenant le vestige des troupeaux qui occupaient jadis la Nouvelle-Angleterre et l'Est du Canada (Bergerud & Mercier 1989; Ouellet *et al.* 1996). En 1953, la population était estimée entre 500 à 1000 individus (Moisan 1957) puis de seulement 250 à 330 caribous au début des années 1980 (Gauthier 1980). La perte

d'habitats préférentiels, la chasse intensive ainsi qu'une épizootie inconnue (1920-1928) ont fortement contribué à la diminution historique des effectifs de la population (Moisan 1957; St-Laurent *et al.* 2009). Actuellement, les inventaires aériens estiment le nombre de caribous à ~100 individus et ceux-ci semblent restreints principalement aux limites du parc national de la Gaspésie et à sa périphérie immédiate (Lalonde 2015). Plus précisément, la population de la Gaspésie semble être subdivisée en trois groupes répartis sur les sommets des monts McGerrigle, Albert et Logan, et entre lesquels très peu d'échanges semblent survenir (Ouellet *et al.* 1996; Mosnier *et al.* 2003).

Les coupes forestières et les diverses formes d'utilisations anthropiques du territoire ont contribué à l'enfeuillement d'une partie non négligeable du Bas-Saint-Laurent et de la péninsule gaspésienne (Boucher *et al.* 2009), particulièrement en périphérie du parc national de la Gaspésie (Boudreau 2017). Comme chez la quasi-totalité des populations de caribou des bois en Amérique du Nord (Rettie & Messier 1998; Wittmer *et al.* 2005a, 2007; Vors & Boyce 2009; Festa-Bianchet *et al.* 2011), l'hypothèse soutenue est que cette conversion du paysage a stimulé une hausse d'abondance des proies principales des prédateurs carnivores, en l'occurrence l'original et le cerf de Virginie, qui ont à leur tour soutenu une réponse numérique des prédateurs. Depuis l'extirpation du loup gris de la péninsule gaspésienne au début du 20<sup>e</sup> siècle, l'ours noir et plus récemment, le coyote (*Canis latrans*), semblent avoir comblé en partie la niche écologique de prédateur apical dans ce système prédateurs – proies (St-Laurent *et al.* 2009). La prédation, indirectement amplifiée par les coupes forestières, apparaît ainsi comme le facteur proximal du déclin des populations de caribou de la Gaspésie (St-Laurent *et al.* 2009). À ce jour, la viabilité de cette population est grandement compromise et il importe de trouver rapidement un équilibre viable entre la conservation du caribou de la Gaspésie et le développement socio-économique de la péninsule gaspésienne.

## ***Problématique***

L'hypothèse que la hausse de pression de prédation déclenchée par les modifications d'habitat dans un contexte de compétition apparente soit la cause du déclin d'une majorité des populations de caribous des bois au Canada est presque unanimement acceptée dans la communauté scientifique (p. ex. : Wittmer *et al.* 2007; Vors & Boyce 2009; Latham *et al.* 2011b). Par contre, peu d'études, à ma connaissance, se sont basées sur un jeu de données suffisamment robuste et étendu dans le temps pour quantifier les effets à long terme des modifications anthropiques d'habitat sur la démographie du caribou. Un des seuls jeux de données permettant de telles analyses est celui de Wittmer *et al.* (2007) qui ont utilisé des populations de caribous montagnards de l'Ouest canadien et ont montré que la survie adulte des femelles était négativement liée à la hausse du pourcentage de forêts de moins de 40 ans dans l'aire d'étude. La survie des femelles adultes et le recrutement de faons sont reconnus comme les deux segments clé chez plusieurs grands herbivores (Gaillard *et al.* 2000). Bien que souvent suggéré, à ma connaissance, aucune étude n'a encore fait ce lien avec le recrutement des faons chez le caribou.

Suite à leurs analyses démographiques, Wittmer *et al.* (2010) ont analysé la viabilité de 10 populations de caribous montagnards sur un horizon de 200 ans dans l'Ouest canadien. Leurs résultats suggéraient de fortes probabilités d'extinction pour la quasi-totalité des populations. Le même exercice a récemment été réalisé à l'aide de modèles stochastiques avec la population de caribou de la Gaspésie, et les conclusions soulignaient la grande précarité de la population, tout en soulevant la nécessité de mettre à jour ses paramètres vitaux afin d'obtenir une estimation plus précise des trajectoires de viabilité (Lesmerises 2012). Récemment, les gestionnaires de cette population ont émis l'intérêt de comprendre et de caractériser les impacts potentiels d'une panoplie de scénarios de conservation pouvant être appliquée afin d'identifier les meilleures stratégies à adopter pour rétablir cette population en voie de disparition.

### *Objectifs et survol des résultats*

L'objectif principal de cette étude était de mieux comprendre la démographie de la population de caribous de la Gaspésie dans un contexte de compétition apparente et d'estimer la viabilité de la population selon plusieurs stratégies de conservation. Pour ce faire, le projet est divisé en deux chapitres. L'objectif du premier chapitre était de documenter les estimés des taux vitaux de la population de caribous de la Gaspésie et de mesurer l'impact respectif des composantes du mécanisme de compétition apparente en Gaspésie. L'objectif du deuxième chapitre était de produire une analyse de viabilité de la population et d'en estimer la viabilité suivant différents scénarios d'aménagement du territoire et de gestion de la population.

Basée sur l'ensemble des connaissances de la population de caribous de la Gaspésie-Atlantique, mes hypothèses pour le premier chapitre étaient 1) que la survie des femelles adultes ne serait pas très élevée, mais stable temporellement, 2) que le recrutement des faons serait très variable annuellement et 3) que ces variations interannuelles seraient affectées par la compétition apparente observée en Gaspésie et ultimement initiées par les modifications d'habitats. Dans le deuxième chapitre, tenant compte des résultats du premier chapitre, j'avais émis comme hypothèses que 1) les scénarios diminuant le plus la probabilité d'extinction allaient être ceux liés à une diminution forte et soutenue de la pression de prédation et que 2) compte tenu de la précarité de la population, les scénarios impliquant la restauration d'habitat allaient devoir être combinés à une baisse de la pression de prédation pour s'avérer efficaces.

Les résultats du premier chapitre démontrent que la survie annuelle moyenne des femelles adultes en Gaspésie depuis 1988 est relativement élevée ( $0,90 \pm 0,08$  (écart-type)) et qu'elle est stable temporellement. Par contre, entre 1984 et 2012, le nombre de faons par 100 femelles observés dans la population est quant à lui très variable annuellement ( $30,91 \pm 13,98$  (écart-type)). Ces variations interannuelles sont majoritairement reliées à l'abondance régionale du principal prédateur, le coyote, mais également à celle de la proie principale du système, l'orignal, ainsi qu'à celle de l'autre prédateur, l'ours noir. Les résultats suggèrent

également que l'ensemble des changements dans les interactions prédateurs-proies est initié par les modifications d'habitats, en l'occurrence la hausse de la proportion du territoire occupé par les jeunes peuplements en régénération (âgés de 6-20 ans). Les résultats du deuxième chapitre suggèrent que le scénario de conservation le plus prometteur, c.-à-d. diminuant le plus la probabilité d'extinction sur un horizon de 50 ans, est le contrôle soutenu et intensif du principal prédateur (coyote), à un niveau toutefois plus élevé que ce qui est actuellement réalisé. Or les scénarios de conservation faisant intervenir conjointement le contrôle de coyotes et la restauration d'habitat produisent également de très bons résultats et avaient comme principaux avantages de diminuer le nombre de coyotes à prélever puisque l'abondance régionale de ce dernier était indirectement diminuée par la restauration d'habitat.

De façon générale, nos résultats concordent bien avec l'hypothèse que les populations de caribous des bois sont menacées par les modifications d'habitats, par l'intermédiaire de la compétition apparente. Or, dans le cas de la population de la Gaspésie-Atlantique, ce mécanisme impacte particulièrement le recrutement des faons et le prédateur principal est le coyote, plutôt que le loup. De plus, nos résultats montrent l'importance d'analyser et d'adapter les stratégies de conservation à chaque population, puisque chacune d'elle fait face à des défis différents.

**CHAPITRE 1**  
**LINKING HABITAT MODIFICATIONS, PREDATORS AND ALTERNATIVE PREY**  
**TO EXPLAIN RECRUITMENT VARIATIONS OF AN ENDANGERED CARIBOU**  
**POPULATION**

**ABSTRACT**

Habitat loss, fragmentation and alteration are frequently identified as important threats to biodiversity, inducing major changes in structure and composition of species community and interspecific interactions. North American woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) populations suffer from habitat modifications and a vast majority are currently declining. It has been suggested that conversion of old-growth coniferous forests into early-seral stages have increased cervids abundance, thus stimulating a numerical responses of predator populations and ultimately threatening caribou populations by an apparent competition mechanism. Using long-term dataset of the Atlantic-Gaspésie caribou population (1984-2016), we quantified interspecific interaction modifications induced by apparent competition between coyote (*Canis latrans*), moose (*Alces americanus*), black bear (*Ursus americanus*) and caribou. We also documented adult survival and calf recruitment rate and analysed temporal trends in population size in the last three decades. Interannual variations in autumn calf recruitment were mostly affected by regional abundance of coyotes, which was highly correlated with moose and black bear abundances. Increase in coyote abundance in the Gaspé peninsula following anthropogenic habitat modifications seems to be the main mechanism responsible of the current decline in the Atlantique-Gaspésie caribou population. Our analyses revealed some impacts of habitat changes and the complexity of trophic cascades that result.

## RÉSUMÉ

La perte, la fragmentation et l'altération d'habitat sont fréquemment identifiées comme de grandes menaces à la biodiversité, induisant entre autres des changements majeurs de structure et de composition des communautés fauniques ainsi que dans les interactions interspécifiques. En Amérique du Nord, les populations de caribou des bois (*Rangifer tarandus caribou*) sont impactées par les modifications de leurs habitats et la grande majorité de celles-ci sont en déclin. Il a été suggéré que la conversion des forêts matures en jeunes peuplements puisse avoir généré une augmentation des abondances d'autres cervidés, stimulant ainsi une réponse numérique des prédateurs et menaçant ultimement le caribou par un mécanisme de compétition apparente. Nous avons bénéficié d'un suivi de 30 ans de la population de caribous de la Gaspésie-Atlantique (1984-2016) pour quantifier les changements induits dans les interactions interspécifiques par la compétition apparente entre le coyote (*Canis latrans*), l'orignal (*Alces americanus*), l'ours noir (*Ursus americanus*) et le caribou. Nous avons utilisé ce suivi pour quantifier les taux de survie adulte et de recrutement de la population ainsi que pour analyser les tendances démographiques au cours des trois dernières décennies. Les variations interannuelles du recrutement automnal de faons dans la population sont principalement liées à l'abondance régionale de coyote, qui sont elles-même étroitement liées à l'abondance régionale d'orignaux et d'ours noir. L'augmentation d'abondance des coyotes dans la péninsule gaspésienne, stimulée par les modifications d'habitats, semble être le mécanisme responsable du déclin actuel du caribou de la Gaspésie. Nos analyses montrent certains impacts des modifications d'habitats et la complexité des cascades trophiques qui en découlent.

J'ai rédigé cet article en collaboration avec Martin-Hugues St-Laurent, mon directeur de recherche, et Fanie Pelletier, ma codirectrice. Cet article sera soumis sous peu en vue de publication à la revue scientifique *Animal Conservation*. Les résultats ont aussi été partiellement publiés dans un rapport en français réalisé pour Environnement Canada (Frenette & St-Laurent, 2016)<sup>1</sup>. Les résultats ont également été divulgués lors d'une présentation orale au congrès annuel de la SQEBC, à Québec,

---

<sup>1</sup> Frenette, J. & St-Laurent, M.-H. 2016. Acquisition de connaissances nécessaires à la désignation de l'habitat essentiel du caribou des bois, population de la Gaspésie-Atlantique – Rapport intérimaire 2016. Rapport scientifique présenté à Environnement Canada – Service Canadien de la Faune, Rimouski (Québec). 47 p. + iii.

en novembre 2015. En tant que premier auteur du présent article, j'ai également contribué à élaborer les hypothèses de recherche, j'ai réalisé les analyses démographiques et rédigé les différentes versions des textes. Martin-Hugues St-Laurent et Fanie Pelletier ont été impliqués dans l'ensemble des étapes essentielles à la réalisation de ce projet, soit son élaboration (idée originale, objectifs et hypothèses), sa supervision, sa rédaction et son financement.

## INTRODUCTION

Anthropogenic habitat loss, fragmentation and alteration (hereafter referred to as habitat modifications) are frequently identified as one of the biggest threat to biodiversity (Saunders *et al.* 1991; Sih *et al.* 2000; Groom *et al.* 2006; Primack 2012). Human-induced habitat modifications are known to impact population abundance, distribution, demography (growth and mortality rates) and viability (Groom *et al.* 2006; Johnson & St-Laurent 2011). Depending on their habitat requirements, species will respond differently to modifications (Robinson *et al.* 1992; St-Laurent *et al.* 2009a), but the one that rely on a particular habitat or resources will usually be negatively impacted by disturbances. Thus, decreases in preferential habitat availability often trigger a decline in population abundance (Fahrig 2003). However, habitat modifications can also enhance habitat quality for species associated with disturbed, early-seral habitats, thus supporting increases in population abundance or even range expansions (Andr en 1994). Thus, direct and indirect consequences of habitat modifications have the capacity to alter the entire food-web structure as well as the interspecific interactions (*e.g.* Hebblewhite *et al.* 2005; Hinz *et al.* 2009), a concept known as trophic cascade (Carpenter *et al.* 1985).

In North America, woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) is a good example of a species suffering from severe habitat modifications, especially following the accelerating pace of human-induced disturbances observed during the past decades. Human-induced habitat changes are believed to have initiated a worldwide decline in *Rangifer* populations (Vors and Boyce 2009) and most of the North-American caribou populations are currently declining (Festa-Bianchet *et al.* 2011). Among these, the Atlantic-Gasp sie caribou population (hereafter referred to as Gasp sie caribou) has been designated as endangered under the Species at Risk Act (Government of Canada 2015), besides being identified as one of the 12 Designable Units for caribou in Canada, *i.e.* an irreplaceable component of Canada's biodiversity (COSEWIC 2011) and an important management unit of caribou in Qu bec (Yannic *et al.* 2016).

Loss of preferential habitat (*e.g.* mature coniferous stand), intensive hunting and an unknown epizootic mortality (1920-1928) had contributed to the historical decline of this population (Moisan 1957; St-Laurent *et al.* 2009b). Nowadays, similarly to other caribou populations in North America (*e.g.* Vors and Boyce 2009; Wittmer *et al.* 2005, 2007), anthropogenic disturbances occurring in preferential habitats is considered as the ultimate cause of the decline, triggering an increase in predation pressure (*i.e.* proximal cause; St-Laurent *et al.* 2009b). Since the extirpation of gray wolves

(*Canis lupus*) from the Gaspésie peninsula in the early 1900s, black bear (*Ursus americanus*) and, more recently, coyotes (*Canis latrans*) have filled the niche once occupied by this apex predator in this large-mammal specific food web. It has been suggested that conversion of caribou preferential habitat (i.e. old-growth coniferous forest) into early-seral stages have triggered a strong increase of suitable habitats for other cervids such as moose (*Alces americanus*) (Rempel *et al.* 1997; Potvin *et al.* 2005) and white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) (see the synthesis presented by Côté *et al.* 2004). Those cervids are two of the main prey species for wolves, but also for coyotes and bears, which often prey on caribou calves and moose and deer fawns (Crête and Desrosiers 1995). Increased abundance of these major, more productive, prey species in response to disturbances has been shown to trigger a numerical response of predators (Schwartz & Franzmann 1991; Ballard *et al.* 2000; Latham *et al.* 2011a). As a result, encounter rate and mortality risk increased for caribou (Latham *et al.* 2011b; Peters *et al.* 2013), an alternative prey that is most vulnerable than moose. Prey species that share common predators are considered to be in apparent competition (Holt 1977), an unstable relationship when both preys are in sympatry and exhibit contrasted productivity. Indeed, coexistence is often compromised by the exacerbated predation pressure on the less productive prey (caribou) by predators that are supported by the most productive prey (moose, deer) (Holt 1977, 1984). Apparent competition has been identified as one major component of the mechanisms linking range disturbances and caribou decline in North America (e.g. Seip 1992; Wittmer *et al.* 2005, 2007; Vors and Boyce 2009; DeCesare *et al.* 2010). Quantifying the respective contribution of each component (e.g. habitat modifications, predators, prey) of apparent competition on species demography following long-term anthropogenic modifications is a complex task that has rarely been achieved, especially for large mammals.

We studied the endangered Atlantic-Gaspésie caribou population to evaluate the impacts of long-term habitat modifications on caribou demography, with a particular focus on the different components of the apparent competition hypothesis. While most studies have linked human-induced landscape changes to caribou demography using short-term monitoring, we used a 30-year monitoring dataset to quantitatively demonstrate the interspecific interactions triggered by habitat modifications in a system where moose and deer are in apparent competition with an isolated caribou herd, and then documented the population trends and temporal changes in vital rates (i.e. adult survival and calf recruitment) over 3 decades. We investigated the impacts of habitat disturbances (i.e. proportion of altered habitat) on the temporal variation in vital rates and explored the influence of different covariates representing the apparent competition hypothesis (i.e. abundance indices of predators and alternative

prey). According to the apparent competition hypothesis, we expected that an increase in the proportion of altered habitats will trigger an increase in prey and predator abundances and will consequently be negatively related to calf recruitment.

## METHODS

### *Study Area*

The Gaspésie caribou is a relict of the herds once occupying the south shore of the St. Lawrence River (eastern Quebec, Canada), as well as New-England and the Maritimes (Bergerud & Mercer 1989; Ouellet *et al.* 1996). This population is now confined mostly to the Gaspésie National Park, an 802 km<sup>2</sup> protected area where most of the industrial activities are prohibited (*e.g.* forest management, mining), and its immediate surrounding (Mosnier *et al.* 2003; Lalonde 2015). In addition to park protection, since 2001, the *Règlement sur les espèces fauniques menacées ou vulnérables et leurs habitats* (E-12.01, r. 0.2.3) has resulted in the designation of a legal habitat of 1035 km<sup>2</sup> overlapping the park (Fig. 1) in which the habitat requirements of the Gaspésie caribou population have to be considered when planning industrial activities, especially logging.

Population distribution range varies in size annually but generally occupies an area of ~1640 km<sup>2</sup>, and most of the caribou locations (91%) are found inside park boundaries (Ouellet *et al.* 1996). In 1953, the population was estimated to ~500-1000 individuals (Moisan 1957) but declined to only 250-330 at the beginning of the 1980s (Gauthier 1980); it is currently estimated to only ~100 individuals (Lalonde 2015). Based on telemetry data, the population appears spatially divided into three groups (namely Albert, McGerrigle and Logan) as almost no exchange was documented between them during the past 25 years (Ouellet *et al.* 1996; Mosnier *et al.* 2003; St-Laurent *unpublished data*, Fig. 1).

Habitats used by the caribou are part of the balsam fir – white birch and balsam fir – yellow birch bioclimatic domains. Outside the boundaries of the Gaspésie National Park, logging and other anthropogenic disturbances are common and have contributed to the conversion of coniferous-dominated stands into mixed/deciduous-dominated stands in many parts of the Gaspésie peninsula (Boucher *et al.* 2009). Surrounding areas now support some of the highest moose density in Québec (47.6 ind./10km<sup>2</sup>; Lamoureux *et al.* 2007) and are also suitable to bears (Mosnier *et al.* 2008) and coyotes (Boisjoly *et al.* 2010). In addition, forest management gave access to most of the territory via

an important forest road network which was recognized to facilitate predator movements and their access to alpine areas where female caribou calve (Gaudry 2013). Favoured by the extirpation of wolves and the increase of early-seral habitats, coyote colonized the south of the Québec Province during the 40's and the Gaspésie peninsula at the beginning of the 70's (George 1976; Larivière & Crête 1992). White-tailed deer have been present in the study area for many decades, but since the mid 80's their abundance increased and their distribution range expanded, making them more commonly found close to the caribou range.

### ***Monitoring and capture***

Since 1984, standardized annual aerial surveys have been conducted each year in late October / early November from helicopter, when animals are gathered for the rutting period, making them easy to locate and observe in open habitats (*e.g.* bare summits, alpine tundra, bogs). Composition, size and location of each group of caribou as well as sex and age classes (6-months-old calves vs. adults) of each individual were noted. Sex is sometime difficult to identify from the air so many animals were classified as unknown. For Albert and McGerrigle groups, we calculated an observed sex-ratio based on the annual surveys during which a minimum of 10 individuals of each sex have been identified. This minimum number of individuals was arbitrarily decided considering the small size of each group and our willingness to retain as much annual estimates as possible. Adults for which sex was not assessed were randomly reclassified according to sex-ratio previously calculated in the population (~1:1) which correspond to similar ratio observed in other caribou populations (*e.g.* Schaefer *et al.* 1999: 61% females; Stuart-Smith *et al.* 1997: 53.5% females). We were unable to calculate a sex-ratio for the Logan group considering the small number of individuals counted and the low detection rate in this area, so we used the 1:1 ratio for this group too,

Aerial surveys can be biased because of imperfect detection (Caughley 1974) associated with tree and shrub cover (Anderson & Lindzey 1996), and detection probability is usually adjusted using correction factors empirically calculated for each survey. In our study area, detection probability was empirically estimated between 1999-2005 ( $\beta = 0.88$ : McGerrigle, 0.80: Albert, 0.41: Logan) in the Gaspésie caribou population (*Ministère de la Forêt, de la Faune et des Parc du Québec* (MFFP), *unpublished data*, see Lalonde 2015). In the absence of systematic estimation of annual detection probability, we did not correct caribou counts and used raw survey data, then assuming that detection probability was constant through time, in accordance with the MFFP guidelines established for aerial

surveys in this region (Desrosiers & Michaud 2009; see Lalonde 2015 for more details). We believe it does not affect our results as we only used aerial survey data to estimate calf recruitment (i.e. the number of calves per 100 adult females, expressed as a ratio). According to field crew observations during aerial survey, calves (~6 months old) are almost always observed in presence of an adult female, potentially their mother. Thus, we assumed that detection rate for calves and for adult females are similar on an annual basis, and considered that aerial survey data are adequate and reliable to study calf recruitment through time.

Between 1987 and 2009, 70 adults (54 females and 16 males) have been captured and fitted with VHF telemetry radiocollars (Ouellet *et al.* 1996; Mosnier *et al.* 2003). Individuals were captured using a net gun fired from a helicopter (Potvin & Breton 1988) on mountain summits, in deep snow, to limit the risk of injuries and decrease pursuit duration. Animals were physically restrained while collaring and sex was noted; given the precarious status of the population, no tooth was extracted for age determination. VHF collars were equipped with a mortality sensor allowing a rough determination of mortality date depending on aerial survey frequency. Between 1987 and 1992 and between 1998 and 2001, animals were located all year long every 10-15 days by plane or helicopter. In 2013 and 2014, another 43 individuals were captured (12 females and 10 males in February 2013; 14 females and 7 males in February/March 2014) and fitted them with GPS/Argos collars. All capture and handling procedures were approved by the Animal Welfare Committee of the Université du Québec à Rimouski (certificate #52-13-112). In these two latter capture sessions, we distributed sampling effort in proportion of the caribou abundance currently observed in the three groups. Since 1987, every living animal has been located every year during the annual fall aerial survey. We used survey dates as the census date to determine number of individuals in each group as well as their fate (alive or dead for marked animal only).

### ***Population structure and vital rates***

We calculated adult survival and recruitment rates based on aerial survey, considering 1 year as time step, starting just after the annual aerial survey (i.e. from November to the next October). Considering the potential spatial population distribution in three groups, we calculated female survival rate using two scenarios: first by considering three groups and second, overall for the Gaspésie population. The low number of calves did not allow calculation of recruitment rate for each group so we only calculated yearly recruitment rates for the entire population.

### *Survival rate*

We used the Kaplan-Meier survival estimator (Pollock *et al.* 1989) to evaluate annual survival of adult collared caribou. We used the equation proposed by Cox and Oakes (1984) to estimate variance of the annual survival rates. Considering sample size and statistical analyses requirements, we included the data referring to a group for a given year only when at least 4 individuals were monitored using telemetry during that year. We used an R script (Wittmer *et al.* 2014) based on a MatLab code developed by Morris and Doak (2002) to correct survival estimates in order to minimize sampling variance and ensure that almost all variance left was process variance (White *et al.* 2000). We used this script to calculate a multiannual Kaplan-Meier survival rate, by replacing the *mean* function from the original code by the *wt.mean* function based on the number of individuals annually monitored as a weighting factor. We divided the database in three periods (1988-1992, 1998-2001, 2014-2015) representing three intensive capture and monitoring telemetry programs. We used those periods to evaluate temporal variation in vital rate.

### *Recruitment*

Only one empirical estimate of calf survival rate exists for the Gaspésie population, based on the VHF telemetry survey conducted on 25 calves between 1987 and 1989 (Crête and Desrosiers 1995). As no recent attempt to assess calf survival at 5-6 months old was carried out and considering that we do not have annual calving rate of females, we did not estimate calf survival. Instead, we used the calf count during fall aerial surveys as an estimation of calf recruitment rates, expressed as the number of calves standardized per 100 females (i.e. cows) in the population (hereafter referred to as recruitment). Again, we weighted this mean and variance using the number of females observed during the aerial survey (i.e. weighting factor) in the *wt.mean* and *wt.var* functions of the *stats* package (R core team 2014).

### ***Linking habitat modifications and recruitment***

In large herbivore populations, adult female survival and calf recruitment are commonly considered as vital rates having high impact on population dynamics, the former because of its high elasticity (adult female survival) and the latter because of its high variability (recruitment; Gaillard *et al.* 1998). Past and recent studies have suggested that the inter-annual variation in the calf recruitment in the Gaspésie caribou population could be the most important rate influencing population trends (*e.g.*

Ouellet *et al.* 1996). We thus explored the potential impact of habitat, competition and predation covariates that illustrates apparent competition hypothesis to explain past variation in calf recruitment. We focused our analysis on recruitment only, considering that we have an annual estimate of recruitment for the last 30 years, in contrast with adult survival. Also, calf recruitment has been suggested to be the most vulnerable segment of this population (Comité de rétablissement du caribou de la Gaspésie 2004). However, due to the high elasticity of female adult survival and its potentially high influence on population dynamics (Gaillard 2000), we argue that further analyses should be considered to link the survival of this specific segment to landscape changes.

We used digital forest map provided by the MFFP to classify clearcuts according to different age classes (0-5 year-old clearcuts, 6-20 year-old clearcuts) on an annual basis from 1984 to 2012. In our study area, these two categories have been identified as suitable habitats for coyotes (Boisjoly *et al.* 2010) and black bears (Mosnier *et al.* 2008). We calculated the annual proportion of 0-5 year-old and 6-20 year-old clearcuts in different buffer radii surrounding the caribou legal habitat (ranging from 10 to 120 km, with a 10-km increment). We determined the most parsimonious buffer radius in which considering the effect of the proportion of clear-cuts using 12 candidate models linking the calf recruitment to the proportion of the two clearcut classes. We used the Akaike Information Criterion corrected for small sample size (AIC<sub>c</sub>) to identify the most parsimonious buffer radius following Leblond *et al.* (2011); we used the proportion of clearcuts calculated in this buffer radius (i.e. 90-km) in subsequent analyses (Appendix 1). Water bodies (*e.g.* lake, river) have been removed from this calculation so the proportions of 0-5 year-old clearcuts and 6-20 year-old clearcuts within a 90-km buffer refer only to terrestrial habitats.

We used the annual records of sport hunting and trapping of moose, deer, coyotes and black bears in the region as a proxy of abundance for these alternative prey and predators. We used the number of coyotes (*Coyote regional abundance index*, hereafter CoyRAI) harvested by trappers in four *Unit of furbearers management* (UGAF 71-74) that overlap the Gaspésie peninsula, as well as the number of moose (*Moose regional abundance index*, hereafter MooRAI), white-tailed deer (*Deer regional abundance index*, hereafter DeeRAI) and black bears (*Bear regional abundance index*, hereafter BearRAI) harvested. Using harvesting data is recognized as a reliable to approximate population abundance, although they are known to underestimate lower abundance levels while overestimating higher abundances as a consequence of changes in harvesting effort (Winterhalder 1980; Cattadori *et al.* 2003). We did not have any robust data on harvesting effort for the different prey

and predator species in our system, but we considered it as relatively stable and thus considered that our hunting and trapping time series were good proxies for fluctuating abundances in our study area. Between 1990-1996 and since 2001, a predator control program has been implemented by the government as a conservation strategy, removing annually between 2 and 38 bears and 2 and 55 coyotes from the immediate surroundings of the Gaspésie National Park. We also considered as covariates the number of coyotes (*Coyotes removed*) and black bears (*Bears removed*) removed during the predator control as the proxy of the efficiency of this program.

We used multiple linear regressions to link the annual recruitment (calves : 100 cows ratio) during aerial surveys with a selection of independent covariates (Table 2.1) between 1984 and 2012. We developed a list of candidate models to assess the respective effect of covariates (Table 2.3) and used  $AIC_c$  to identify the most parsimonious model (Burnham and Anderson 2002). We include two-ways interaction terms in all models, allowing us to consider potential interaction effects between pairs of covariates. Again, we used the number of females observed as a weighting factor. We hypothesized that the interaction terms between moose and coyotes and between moose and bears correspond to the prey-predator relationships between them. We also included the interaction between coyotes and bears under the hypothesis that the abundance of those two predators may influence each other in this apparent competition mechanism. We assessed multicollinearity between independent variables using the variance inflation factor (VIF; function *vif*, R Core team) and the condition index (CI; function *colldiag*, R Core team). All models incorporating both forest variables with any other covariates all have  $VIF > 10$  and  $CI > 30$  and so forest covariates were not included in subsequent analyses. All other candidate models had a  $VIF < 6.45$  and a  $CI < 20.85$ . We used variance partitioning (see Borcard *et al.* 1992; Legendre and Legendre 2012 for more details), an approach commonly used on ecological data (*e.g.*, Anderson and Gribble 1998; St-Laurent *et al.* 2009) to discriminate between pure and shared variation (*i.e.* intersection) between groups of covariates. Variance partitioning was done using the adjusted- $R^2$  on both separate and grouped sets of predictors with a method designed for non-orthogonal effects.

## RESULTS

At the end of the '80s, annual count was ~180 caribou for the entire population, but since 2011, survey counts never exceeded 100 individuals (Figure 2.2). Between 1984 and 2012, the population

declined linearly ( $F_{(df=1;27)} = 7.74, P = 0.009; R^2 = 0.19$ ). According to the 2014 aerial survey, population size was estimated to ~100 individuals, with the largest group found in the McGerrigle group (counts of ~70 caribou), followed by Logan (~20) and Albert (~15) groups (Lalonde 2015). Adult sex ratio was ~1:1 for the 1984 – 2014 period, suggesting that ~50 females are currently distributed among the three groups.

Since 1988, 113 adults (80 females and 33 males) have been collared and monitored using telemetry for a period ranging from 1 to 16 years. During the same period, the weighted average survival rate for adult females was estimated to  $0.90 \pm 0.08$  (SD), ranging from 0.66 to 1.00 (Table 2.2). The low number of collared individuals in the Albert group was not sufficient to estimate an annual female survival rate after 2002. As the Logan range was not included in the first telemetry program (1988-1992), we were not able to calculate a survival estimate for this group before 1999. Over the entire period, survival of adult females appears slightly higher in Logan ( $0.97 \pm 0.04$ ) than in Albert ( $0.87 \pm 0.18$ ) and McGerrigle ( $0.86 \pm 0.15$ ) groups, but this difference was not statistically significant ( $H_{(df=2)}=4.49, P = 0.11$ ), as between periods ( $F_{(df=2;14)} = 3.05, P = 0.08$ ). The number of collared males was not sufficient to estimate a survival rate for this segment in each group, so the average survival rate for adult males covered the entire population and reached  $0.81 \pm 0.16$  (SD), ranging from 0.50 to 1.00 (Table 2.2); male survival rate varied significantly between telemetry programs ( $H_{(df=1)}= 4.2, P = 0.04$ ).

Between 1984 and 2012, the estimated annual recruitment rate varied between 3.9 and 63.8 calves per 100 cows for the entire population (Figure 2.3). Over this period, we did not find any linear temporal trend in recruitment ( $F_{(df=1;34)} = 0.005, P = 0.94$ ), and the multiannual mean recruitment rate was  $30.91 \pm 13.98$  (SD) calves per 100 cows. Exploratory analyses showed that an increase in the proportion of 6-20 year-old clear-cuts was correlated to an increase in the abundance proxy of moose ( $F_{(df=1;27)} = 254.9, P < 0.001; R^2=0.90$ ) and white-tailed deer ( $F_{(df=1;19)} = 5.65, P = 0.03, R^2=0.23$ ) in the study area (Figure 2.4). An increase in the abundance proxy of moose was also related to an increase in the abundance proxy of coyotes ( $F_{(df=1;27)} = 16.83, P < 0.001, R^2=0.38$ ). Recruitment rate was not linearly related to the regional abundance of coyotes ( $F_{(df=1;27)} = 2.54, P < 0.12, R^2=0.05$ ) or black bears ( $F_{(df=1;27)} = 3.86, P < 0.056, R^2=0.09$ ). Variations in calf recruitment were best explained by a model representing the apparent competition hypothesis that included only moose as alternative prey (Model 3; Table 2.3). The most parsimonious model explained 71.7% of the total variance.

Coyote and moose abundance proxies were the most important variables influencing calf recruitment (90.3% and 77.0% of explained variance, respectively), while black bear had a smaller effect (Table 2.4; Figure 2.5). However, the negative portions of variance associated with double intersections suggest that relative influence of the three species on calf recruitment was interacting. According to Legendre and Legendre (2002), negative intersection values in variation partitioning demonstrate that two or more independent variables explain more variation together than the sum of individual effect of each variable.

We found interactions between proxies of abundance for the three species, suggesting that the effect of a species (coyote, bear, and moose) on calf recruitment changed with the abundance of another species. The regional abundance proxy of coyote always had a negative effect on calf recruitment, but the slope and intercept changed with different levels of moose and bear abundances (Figure 2.6a,b). The effect of increasing bear abundance on calf recruitment changed with moose abundance, bear regional abundance proxy having a negative effect on calf recruitment only at higher moose abundance levels (Figure 2.6c). These observations explain the negative portions of variance explained by the double intersections.

## **DISCUSSION**

Our objective was to examine the relative impact of the major components of the apparent competition process on the caribou demography. We used calf recruitment rates to measure and compare the impacts of habitat modifications, prey and predator abundances. Our results suggest that habitat modifications, mainly forest harvesting, had a positive influence on prey abundance, especially for moose. High prey abundance favour numerical increase of the main predator in the study system, the coyote, which negatively influence calf recruitment. We highlight potential interspecific relations between components of the apparent competition process affecting the Gaspésie caribou population during the past decades.

### ***Relationships between habitat, prey and predators***

Coyote abundance has been identified as the major component influencing caribou calf recruitment in Gaspésie but its effects were influenced by fluctuations in moose and bear abundance, which in turn were related to habitat modifications. By replacing mature forest by early-seral forest stands (e.g. 6-20 years-old clear-cuts), habitat modifications, especially logging, created suitable

conditions to support higher moose abundances. Historically, Gaspésie peninsula was mostly covered by coniferous forest, dominated by balsam fir (Boucher *et al.* 2009), known to provide lower forage availability for ungulates but higher cover concealment from predators and snowfalls, especially during winter (Courtois *et al.* 2002; Mosnier *et al.* 2003). Since the 1930's, logging practices have induced an important conversion and forests are now dominated by early-seral forests, and mixed or deciduous cover types (Boucher *et al.* 2009). Younger regenerating stands (*e.g.* 6-20 years-old clearcuts) are known to provide higher availability and quality of forage, including shrubs, graminoids, forbs, which are used by ungulates (Bock and Van Rees 2002; Fisher and Wilkinson 2005) but also by coyotes and bears (Mosnier *et al.* 2008; Boisjoly 2010). By increasing the proportion of clear-cuts of 6-20 years-old, the habitat now provides a good trade-off between cover from predation and food availability, which are the two components driving moose habitat selection (Dussault *et al.* 2005). Forbes and Théberge (1993) also noticed that moose abundance tends to increase with the amount of cutovers in the landscape. Consequently, higher proportions of clearcuts in the study area seem to have supported increases in moose and deer abundance, along with the absence of wolves and conservative strategies for the management of big game species.

We showed that increases in moose abundance was related to increases in the abundance of coyotes but not of bears, although both are known as opportunistic and generalist predators (Bekoff and Gese 2003; Zager and Beecham 2006; Bastille-Rousseau *et al.* 2011). Indeed, bears are less relying on animal prey (except for ants and wasps; Mosnier *et al.* 2008; Lesmerises *et al.* 2015) than coyotes, which could make predator-prey relationships harder to quantify (Ballard and Larsen 1987). In Gaspésie, moose represent the major component of coyote diet (Boisjoly *et al.* 2010) while all vertebrates only represent ~10% of bear diet (Mosnier *et al.* 2008). This difference in diet could explain why no relationship was observed between moose and bear relative abundances. In North America, wolf populations were shown to be limited by prey abundance (Fuller 1989; Messier and Crête 1985), especially moose (Messier 1994). In the absence of wolf in Gaspésie, coyote has partly filled the niche of this apex predator and is now considered as the main predator of moose, although mostly preying calves or scavenging adult carcasses (Samson and Crête 1997; Boisjoly *et al.* 2010).

We suggest that increasing moose abundance support increase in coyote abundance but that abundance of coyote in the Gaspésie Peninsula is not strictly dependent of moose. Colonization of North East America by coyote was favoured by conversion of forest landscape into open agricultural lands (Larivière & Crête 1992). Moreover, many conditions such as potential hybridation with gray

wolf, natural selection and adaptation to higher quality food result in larger individuals, referred to as Eastern coyotes (Thurber & Peterson 1991; Larivière & Crête 1993). Eastern coyotes are efficient predator of adult white-tailed deer (Messier & Barrette 1979). In Eastern Québec (including the Gaspésie Peninsula), the increase in size of the white-tailed deer populations, since the beginnings of the 1970's, combined with the absence of wolf, has probably facilitated the expansion of coyote population (Larivière & Crête 1992). Coyotes are now well established in the study area and we argue that in the absence of moose, coyotes may be able to persist, but probably at lower density that what is currently observed.

Contrary to our expectation, we did not find any relationship between coyote and white-tailed deer abundances, which could be explained by very low deer abundances in our study area for most of the 1984-2012 period, but also by limitations imposed by our abundance proxy. White-tailed deer are at the northern limit of their distribution range in Gaspésie (Miller *et al.* 2003), where climatic conditions are recognized to be particularly limiting, especially snow cover depth in winter (Dumont *et al.* 1998). Vegetation type and snow condition are way more suitable to moose in our study area, making moose the main limiting factor for coyote abundance in Gaspésie, as we observed (Figure 2.4). Indeed, deer hunting in the Gaspésie peninsula was closed from 1992 to 2000 due to harsh winter conditions in the early '90s (Crête and Lemieux 1994). Thus, no deer abundance proxy was available for these years making any effect harder to detect.

### ***Calf recruitment***

Bears and canids are both recognized as important predators of newborn ungulates like moose, white-tailed deer and caribou during their first weeks of life (*e.g.* Ballard *et al.* 1991; Messier *et al.* 1986; Larsen *et al.* 1989; Bastille-Rousseau *et al.* 2011; Leclerc *et al.* 2014). Bears have been reported to be an important source of mortality for newborn ungulates before they become mobile enough to be harder to capture (Ballard *et al.* 1991; Ballard 1994; Crête and Desrosiers 1995; Linnell *et al.* 1995; Bastille-Rousseau *et al.* 2011). Canids are also identified as potential predators of newborn calves during the first weeks following birth, but the pressure they put on ungulates is usually maintained all year long (Larsen *et al.* 1989; Linnell *et al.* 1995), and generally increases during winter (Losier *et al.* 2015). Between 1988 and 1990, coyotes accounted for 64% of known causes of calf mortality in Gaspésie caribou population while black bears were responsible of 27% of the mortality events (Crête & Desrosiers 1995). Considering that predation of caribou calves by bears have been observed for a

long time in Gaspésie (Crête & Desrosiers 1995), our results suggest that predation pressure by coyotes could be additive to the predation pressure by bears. Then, the increasing coyote abundance is probably resulting in a higher predation pressure on caribou that resulted in a drastically reduced calf recruitment rate.

Bear abundance proxy was positively related to calf recruitment when moose abundances were low, which only occurred at the beginning of the study period. Indeed, moose abundances have never been higher than the 50<sup>th</sup> percentile of the moose abundance distribution before 1997, a period during which coyote abundance was also low although increasing. Since then, both coyote and moose regional abundance proxies reached their higher relative levels and the relationship between coyote abundances and caribou calf recruitment switched to a negative slope, suggesting interactions between the three species. The first phase of the predator control program started in 1990 and corresponds to the beginning of a regional increase in bear abundance. Between 1990 and 1996, 80 coyotes and 50 bears have been harvested in this governmental predator control program, which was recognized to be an efficient tool to increase the proportion of calves in the population (Pilon 1996). Nevertheless, we did not detect any effect in an *a posteriori* analysis by introducing predator control variables in our most parsimonious model. Considering that moose and coyote abundances have been steadily increasing during the study period (1984 – 2012) and that increases in coyote abundance always had a negative impact on caribou calf recruitment, it seems that historical and current predator control programs were not efficient enough to counterbalance the important increase in coyote abundance triggered by the increase in moose abundance and by the profound changes to habitat composition at the landscape scale. Covariates retained in our most parsimonious model were all mechanistically interrelated and were ultimately a cascading result of habitat modifications.

### ***Distribution and population trends***

The abundance of Gaspésie caribou had decreased greatly over the past century (Moisan 1957) and this trend is still ongoing. These caribous exhibit space use behaviour that is representative of the mountain ecotype (Courtois *et al.* 2003), using mountain summits as refuges from predation and subalpine forest for forage (Ouellet *et al.* 1996). Thus, since the beginning of the decline, caribou have been isolated in three different groups centered on highest summits (i.e. Logan, Albert and McGerrigle ranges) between which almost no exchange has been observed, suggesting the existence of three spatially isolated groups. Fragmentation of caribou populations in isolated groups has been observed in

other woodland caribou population ranges (Stuart-Smith *et al.* 1997; Rettie and Messier 1998; Wittmer *et al.* 2005), and has been recognized to increase the probability of extinction through higher sensitivity to demographic and environmental stochasticity (Caughley 1994).

Estimates of annual survival rate observed in other woodland caribou populations in North America typically range from 0.78 to 0.96 for adult females and from 0.85 to 0.95 for males (Bergerud 1971; Fuller and Keith 1981; Stuart-Smith 1997; Rettie and Messier 1998; Wittmer *et al.* 2005). In Gaspésie, multiannual population estimates for female survival rate was strongly influenced by the high survival obtained for the Logan group. Based on recent observations (Lalonde 2015) and telemetry programs (St-Laurent, *unpublished data*), the Logan group may use a contrasted strategy of predator avoidance, consisting of living at lower densities and along the entire altitudinal gradient, in comparison with the Albert and McGerrigle groups for which individuals essentially gathered on mountain summits. This strategy may allow the individuals from the Logan group to be less predictable by predators and seems to potentially have a positive effect on survival rate. Females from Albert and McGerrigle group and males from the entire population showed lower multiannual survival rates than expected based on other North American populations. Although no significant temporal decline in adult survival rate has been detected, the general declining trend observed is worrying. Coyotes are usually recognized to prey on species smaller than white-tailed deer (Bekoff and Gese 2003), but some recent evidences suggest that in eastern North America, coyotes might be able to prey on much larger prey, such as juvenile (i.e. >1.5 year-old) elk, moose and caribou (Benson and Patterson 2013). Anecdotal observations on kill sites of collared caribou in the Gaspésie population suggest that coyotes could have killed adult caribou (St-Laurent, *unpublished data*).

### ***A potential case of spillover predation***

We identified coyote as the major component influencing calf recruitment, as coyote are known to prey on caribou calves (Crête & Desrosiers 1995), even if 6-20 years old clearcuts, the most suitable coyote habitat, are almost absent from the Gaspésie National Park, the core of caribou habitat (Ouellet 1996). Mosnier *et al.* (2008) demonstrated that almost no GPS collared coyotes were using the Gaspésie National park area during caribou calving (15 May to 15 July), suggesting a spatial segregation between caribou calves and coyotes during calf vulnerability period. However, they noted that coyote and bear movement capacities were allowing predators to move into alpine habitats used by caribou during calving to prey on calves, a situation facilitated by hiking trails and forest roads at high

elevation (Gaudry 2013). Considering such evidences, Boisjoly *et al.* (2010) hypothesized that coyote predation on calves in Gaspésie was essentially a case of spillover predation (Holt 1984, Oksanen *et al.* 1992), which is supported by our results.

## CONCLUSION

Interspecific interactions are recognized as potential causes of population endangerment (Sinclair & Byrom 2006). Apparent competition is one form of interspecific interactions between two or more prey species that can compromise the persistence of the less productive prey and that is now recognized as an important threat to population viability of many endangered animal populations, such as the Sierra Nevada bighorn sheep (*Ovis canadensis californiana*) and the Vancouver island marmot (*Marmota vancouverensis*) (see de DeCesare *et al.* 2010). Development of conservation strategies for species affected by apparent competition needs to be case-specific and include interspecific interactions. When species are interacting in an apparent competition relationship, an important decrease in the principal prey is often considered as an important conservation strategy but may produce undesired outcomes, mainly due to the generalist aspect of the predators. Indeed, generalist predators may switch their predation pressure on another prey selection in response to variations in prey abundance, a phenomenon known as prey switching (Murdock 1969; Holt 1977). Prey switching is considered a fundamental component of apparent competition mechanism (Holt 1984; DeCesare *et al.* 2010) and have been observed in many ungulate species (Garrot *et al.* 2007), such as caribou (*e.g.* Bergerud 1983; Latham *et al.* 2011a). Moreover, coyote have already been observed to switch prey (Patterson *et al.* 1998) but never in a situation where caribou was threatened. In our study, the interaction linking moose and coyote abundances to caribou recruitment suggests that coyote, as a generalist predator, could adjust its predation pressure on caribou calves depending on moose abundance. Thus, recovery of species affected by apparent competition will require a multispecific perspective; moreover, interspecific interactions need to be considered when developing efficient conservation strategies.

## REFERENCES

- ANDERSON JR, C. R. & F. G. LINDZEY. 1996. Moose sightability model developed from helicopter surveys. *Wildlife Society Bulletin* 24:247-259.
- ANDERSON, M. & N. CRIBBLE. 1998. Partitioning the variation among spatial, temporal and environmental components in a multivariate data set. *Australian Journal of Ecology* 23:158-167.
- ANDRÉN, H. 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* 71:355-366.
- BALLARD, W. B. 1994. Effects of black bear predation on caribou—a review. *Alces* 30:25-35.
- BALLARD, W. B. & D. G. LARSEN. 1987. Implications of predator-prey relationships to moose management. *Swedish Wildlife Research Supplement* 1:581-602.
- BALLARD, W. B., J. S. WHITMAN, & D. J. REED. 1991. Population dynamics of moose in south-central Alaska. *Wildlife monographs* 114:3-49.
- BALLARD, W. B., P. R. KRAUSMAN, S. BOE, S. CUNNINGHAM, & H. A. WHITLAW. 2000. Short-term response of Gray Wolves, *Canis lupus*, to wildfire in Northwestern Alaska. *Canadian field-naturalist* 114:241-247.
- BASTILLE-ROUSSEAU, G., D. FORTIN, C. DUSSAULT, R. COURTOIS, & J. P. OUELLET. 2011. Foraging strategies by omnivores: are black bears actively searching for ungulate neonates or are they simply opportunistic predators? *Ecography* 34:588-596.
- BEKOFF, M. & E. M. GESE. 2003. Coyote *Canis latrans*. Pages 467-481 in G. A. Feldhamer, B. C. Thompson, and J. A. Chapman, editors. *Wild mammals of North America: biology, management, and conservation*. JHU Press.
- BENSON, J. & B. PATTERSON. 2013. Moose (*Alces alces*) predation by eastern coyotes (*Canis latrans*) and eastern coyote × eastern wolf (*Canis latrans* × *Canis lycaon*) hybrids. *Canadian Journal of Zoology* 91:837-841.
- BERGERUD, A. T. 1971. The population dynamics of Newfoundland caribou. *Wildlife monographs* 25:3-55.
- BERGERUD, A. T. 1983. Prey switching in a simple ecosystem. *Scientific American* 249:130-141.
- BERGERUD, A. & W. MERCER. 1989. Caribou introductions in eastern North America. *Wildlife Society Bulletin* 17:111-120.
- BOCK, M. D. & K. C. VAN REES. 2002. Forest harvesting impacts on soil properties and vegetation communities in the Northwest Territories. *Canadian Journal of Forest Research* 32:713-724.
- BOISJOLY, D., J. P. OUELLET, & R. COURTOIS. 2010. Coyote habitat selection and management implications for the Gaspésie caribou. *The Journal of Wildlife Management* 74:3-11.

- BORCARD, D., P. LEGENDRE, & P. DRAPEAU. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73:1045-1055.
- BOUCHER, Y., D. ARSENEAULT, L. SIROIS, & L. BLAIS. 2009. Logging pattern and landscape changes over the last century at the boreal and deciduous forest transition in Eastern Canada. *Landscape Ecology* 24:171-184.
- BURNHAM, K. P. & D. R. ANDERSON. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. 2<sup>nd</sup> edition. Springer Science & Business Media. 488 p.
- CARPENTER, S. R., J. F. KITCHELL, & J. R. HODGSON. 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. *BioScience* 35:634-639.
- CATTADORI, I. M., D. T. HAYDON, S. J. THIRGOOD, & P. J. HUDSON. 2003. Are indirect measures of abundance a useful index of population density? The case of red grouse harvesting. *Oikos* 100:439-446.
- CAUGHLEY, G. 1974. Bias in aerial survey. *The Journal of Wildlife Management* 38:921-933.
- COMITE DE RETABLISSEMENT DU CARIBOU DE LA GASPESIE. 2004. Plan de rétablissement du caribou de la Gaspésie (2002-2012) (*Rangifer tarandus caribou*)- Mise à jour. Société de la faune et des parcs du Québec, Direction du développement de la faune, Québec. 53 p.
- COSEWIC. 2011. Designatable Units for Caribou (*Rangifer tarandus*) in Canada. Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada. Ottawa. 88 pp.
- CÔTÉ, S. D., T. P. ROONEY, J.-P. TREMBLAY, C. DUSSAULT, & D. M. WALLER. 2004. Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35:113-147.
- COURTOIS, R., L. BERNATCHEZ, J.-P. OUELLET, & L. BRETON. 2003. Significance of caribou (*Rangifer tarandus*) ecotypes from a molecular genetics viewpoint. *Conservation Genetics* 4:393-404.
- COX, D. R. & D. OAKES. 1984. Analysis of survival data. CRC Press. 212 p.
- CRÊTE, M. & A. DESROSIERS. 1995. Range expansion of coyotes, *Canis latrans*, threatens a remnant herd of caribou, *Rangifer tarandus*, in southeastern Quebec. *Canadian field-naturalist* 109:227-235.
- DeCESARE, N., M. HEBBLEWHITE, H. ROBINSON, & M. MUSIANI. 2010. Endangered, apparently: the role of apparent competition in endangered species conservation. *Animal Conservation* 13:353-362.
- DESROSIERS, A. & J. MICHAUD. 2009. Inventaire aérien du caribou (*Rangifer tarandus caribou*) de la Gaspésie, automne 2008. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec, secteur Faune Québec. Direction de l'expertise sur la faune et ses habitats et Direction de l'aménagement de la faune de la Gaspésie-Îles-de-la-Madeleine. 43 p.

- DUMONT, A., J.-P. OUELLET, M. CRETE, & J. HUOT. 1998. Caractéristiques des peuplements forestiers recherchés par le cerf de Virginie en hiver à la limite nord de son aire de répartition. *Canadian Journal of Zoology* 76:1024-1036.
- DUSSAULT, C., J. P. OUELLET, R. COURTOIS, J. HUOT, L. BRETON, & H. JOLICOEUR. 2005. Linking moose habitat selection to limiting factors. *Ecography* 28:619-628.
- FAHRIG, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34:487-515.
- FESTA-BIANCHET, M., J. RAY, S. BOUTIN, S. CÔTÉ, & A. GUNN. 2011. Conservation of caribou (*Rangifer tarandus*) in Canada: an uncertain future. *Canadian Journal of Zoology* 89:419-434.
- FISHER, J. T. & L. WILKINSON. 2005. The response of mammals to forest fire and timber harvest in the North American boreal forest. *Mammal Review* 35:51-81.
- FORBES, G. J. and J. B. THEBERGE. 1993. Multiple landscape scales and winter distribution of moose (*Alces alces*) in a forest ecotone. *The Canadian Field-Naturalist* 107:201.
- FULLER, T. K. 1989. Population dynamics of wolves in north-central Minnesota. *Wildlife monographs* 105:3-41.
- FULLER, T. K. & L. B. KEITH. 1981. Woodland caribou population dynamics in northeastern Alberta. *The Journal of Wildlife Management* 45:197-213.
- GAILLARD, J.-M., M. FESTA-BIANCHET, & N. G. YOCCOZ. 1998. Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Trends in Ecology & Evolution* 13:58-63.
- GAILLARD, J.-M., M. FESTA-BIANCHET, N. YOCCOZ, A. LOISON, & C. TOIGO. 2000. Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31:367-393.
- GARROTT, R. A., J. E. BRUGGEMAN, M. S. BECKER, S. T. KALINOWSKI, & P. WHITE. 2007. Evaluating prey switching in wolf–ungulate systems. *Ecological Applications* 17:1588-1597.
- GAUDRY, W. 2013. Impacts des structures anthropiques linéaires sur la sélection d’habitat du caribou, de l’ours noir et du coyote en Gaspésie. Mémoire M. Sc., Université du Québec à Rimouski, Rimouski, 95 p.
- GAUTHIER, C. 1980. Contribution à l’étude des caribous de la Gaspésie (tendance de la population et productivité), décembre 1980. Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche du Québec, Direction générale de la faune, Québec, 10 p.
- GEORGES, S. 1976. A range extension of the coyote in Quebec. *Canadian field-naturalist* 90:78-79.
- GOVERNEMENT OF CANADA. 2015. Species at Risk Act. URL: [http:// http://laws-lois.justice.gc.ca/eng/acts/S-15.3/page-1.html](http://laws-lois.justice.gc.ca/eng/acts/S-15.3/page-1.html) [Consulted 13 novembre 2015].

- GROOM, M. J., G. K. MEFFE, & C. R. CARROLL. 2006. Principles of conservation biology. Third edition. Sinauer Associates Sunderland. 779 p.
- HEBBLEWHITE, M., C. A. WHITE, C. G. NIETVELT, J. A. MCKENZIE, T. E. HURD, J. M. FRYXELL, S. E. BAYLEY, & P. C. PAQUET. 2005. Human activity mediates a trophic cascade caused by wolves. *Ecology* 86:2135-2144.
- HINZ, H., V. PRIETO, & M. J. KAISER. 2009. Trawl disturbance on benthic communities: chronic effects and experimental predictions. *Ecological Applications* 19:761-773.
- HOLT, R. D. 1977. Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theoretical population biology* 12:197-229.
- HOLT, R. D. 1984. Spatial heterogeneity, indirect interactions, and the coexistence of prey species. *American Naturalist* 124:377-406.
- JOHNSON, C. J. & M.-H. ST-LAURENT. 2011. Unifying framework for understanding impacts of human developments on wildlife. Pages 27-54 in D. E. Naugle, editor. Energy development and wildlife conservation in Western North America. Springer, Washington, D.C.
- LALONDE, M. 2015. Inventaire aérien de la population de caribou de la Gaspésie (*Rangifer tarandus caribou*) – Automne 2014., Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Secteur de la faune et des parcs, Direction de la gestion de la faune de la Gaspésie – Îles-de-la-Madeleine. 19 p.
- LAMOUREUX, J., A. PELLETIER, M. BELANGER & C. LAROCQUE. 2007. Inventaire aérien de l'orignal dans les réserves fauniques de Matane et de Dunière à l'hiver 2007. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de l'aménagement de la faune du Bas-Saint-Laurent, Rimouski. 30 pages.
- LARIVIÈRE, S. & M. CRÊTE. 1992. Causes et conséquences de la colonisation du Québec par le coyote (*Canis latrans*). Ministère du loisir, de la chasse et de la pêche, Direction de la gestion des espèces et des habitats. 38 p.
- LARIVIÈRE, S. & M. CRÊTE. 1993. The size of eastern coyotes (*Canis latrans*): a comment. *Journal of Mammalogy* 74:1072-1074.
- LATHAM, A. D. M., M. C. LATHAM, N. A. MCCUTCHEN, & S. BOUTIN. 2011A. Invading white-tailed deer change wolf-caribou dynamics in northeastern Alberta. *The Journal of Wildlife Management* 75:204-212.
- LATHAM, A. D. M., M. C. LATHAM, M. S. BOYCE, & S. BOUTIN. 2011B. Movement responses by wolves to industrial linear features and their effect on woodland caribou in northeastern Alberta. *Ecological Applications* 21:2854-2865.
- LARSEN, D. G., D. A. GAUTHIER, & R. L. MARKEL. 1989. Causes and rate of moose mortality in the southwest Yukon. *The Journal of Wildlife Management* 53:548-557.
- LEBLOND, M., J. FRAIR, D. FORTIN, C. DUSSAULT, J.-P. OUELLET, & R. COURTOIS. 2011. Assessing the influence of resource covariates at multiple spatial scales: an application to forest-dwelling caribou faced with intensive human activity. *Landscape Ecology* 26:1433-1446.

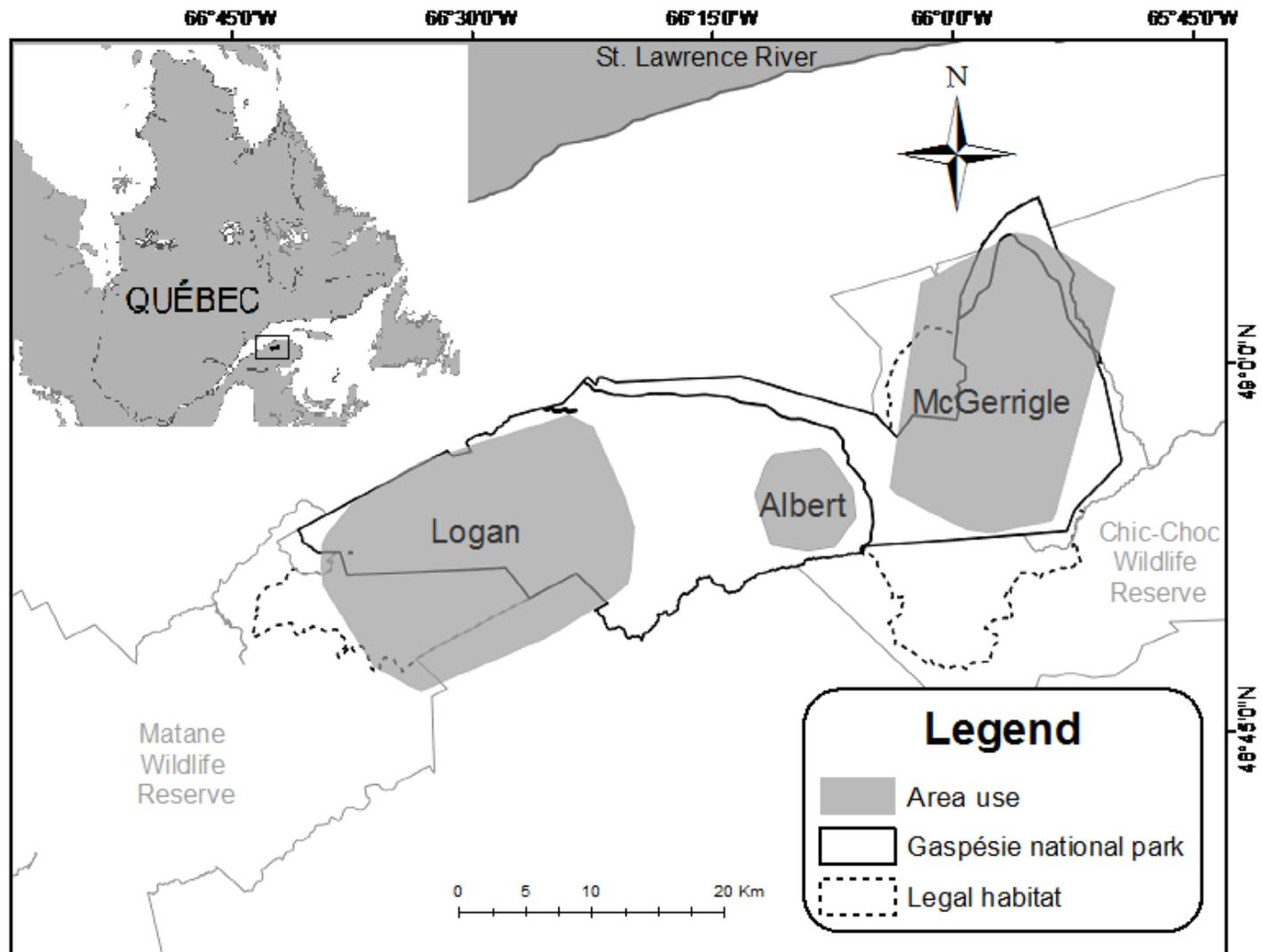
- LECLERC, M., C. DUSSAULT, & M.-H. ST-LAURENT. 2014. Behavioural strategies towards human disturbances explain individual performance in woodland caribou. *Oecologia* 176:297-306.
- LEGENDRE, P. & L. F. LEGENDRE. 2012. Numerical ecology. 3<sup>rd</sup> edition. Elsevier. 1006 p.
- LESMERISES, F. 2012. Analyse de viabilité de la population de caribou des bois (*Rangifer tarandus caribou*) de la Gaspésie. La Direction de l'expertise Gaspésie - Îles-de-la-Madeleine. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune. 28 p.
- LESMERISES, R., L. REBOUILLAT, C. DUSSAULT, & M.-H. ST-LAURENT. 2015. Linking GPS Telemetry Surveys and Scat Analyses Helps Explain Variability in Black Bear Foraging Strategies. *PLoS One* 10:e0129857.
- LINNELL, J. D., R. AANES, & R. ANDERSEN. 1995. Who killed Bambi? The role of predation in the neonatal mortality of temperate ungulates. *Wildlife Biology* 1:209-223.
- LOSIER, C. L., S. COUTURIER, M. H. ST-LAURENT, P. DRAPEAU, C. DUSSAULT, T. RUDOLPH, V. BRODEUR, J. A. MERKLE, and D. FORTIN. 2015. Adjustments in habitat selection to changing availability induce fitness costs for a threatened ungulate. *Journal of Applied Ecology* 52:496-504.
- MESSIER, F. 1994. Ungulate population models with predation: a case study with the North American moose. *Ecology* 75:478-488.
- MESSIER, F. & C. BARRETTE. 1979. Étude de la prédation du cerf de Virginie par le coyote dans le ravage d'Armstrong, Beauce sud: rapport final. Ministère du tourisme, de la chasse et de la pêche.
- MESSIER, F. & M. CRÊTE. 1985. Moose-wolf dynamics and the natural regulation of moose populations. *Oecologia* 65:503-512.
- MESSIER, F., C. BARRETTE, & J. HUOT. 1986. Coyote predation on a white-tailed deer population in southern Quebec. *Canadian Journal of Zoology* 64:1134-1136.
- MILLER, K. V., L. I. MULLER, & S. DEMARAIS. 2003. White-tailed deer *Odocoileus virginianus*. Pages 906-930 in G. A. Feldhamer, B. C. Thompson, and J. A. Chapman, editors. *Wild mammals of North America: biology, management, and conservation*. JHU Press.
- MOISAN, G. 1957. Le caribou de Gaspé III. Analyse de la population et plan d'aménagement. *Le naturaliste canadien* 84:5-27.
- MORRIS, W. F. & D. F. DOAK. 2002. Quantitative conservation biology: the Theory and Practice of Population Viability Analysis. Sinauer Associates Sunderland, Massachusetts, USA. 480 p.
- MOSNIER, A., J.-P. OUELLET, L. SIROIS, & N. FOURNIER. 2003. Habitat selection and home-range dynamics of the Gaspé caribou: a hierarchical analysis. *Canadian Journal of Zoology* 81:1174-1184.
- MOSNIER, A., J.-P. OUELLET, & R. COURTOIS. 2008. Black bear adaptation to low productivity in the boreal forest. *Ecoscience* 15:485-497.

- MURDOCH, W. W. 1969. Switching in general predators: experiments on predator specificity and stability of prey populations. *Ecological monographs* 39:335-354.
- OUELLET, J.-P., J. FERRON, & L. SIROIS. 1996. Space and habitat use by the threatened Gaspé caribou in southeastern Quebec. *Canadian Journal of Zoology* 74:1922-1933.
- PATTERSON, B. R., L. K. BENJAMIN, & F. MESSIER. 1998. Prey switching and feeding habits of eastern coyotes in relation to snowshoe hare and white-tailed deer densities. *Canadian Journal of Zoology* 76:1885-1897.
- PETERS, W., M. HEBBLEWHITE, N. DECESARE, F. CAGNACCI, & M. MUSIANI. 2013. Resource separation analysis with moose indicates threats to caribou in human altered landscapes. *Ecography* 36:487-498.
- POLLOCK, K. H., S. R. WINTERSTEIN, C. M. BUNCK, & P. D. CURTIS. 1989. Survival analysis in telemetry studies: the staggered entry design. *The Journal of Wildlife Management* 53:7-15.
- POTVIN, F. & L. BRETON, 1988. Use of a net gun for capturing white-tailed deer, *Odocoileus virginianus*, on Anticosti Island, Quebec. *Canadian Field-Naturalist* 102, 697–700.
- POTVIN, F., L. BRETON, & R. COURTOIS. 2005. Response of beaver, moose, and snowshoe hare to clear-cutting in a Quebec boreal forest: a reassessment 10 years after cut. *Canadian Journal of Forest Research* 35:151-160.
- PRIMACK, R. B. 2012. *A Primer of Conservation Biology*. Fifth edition. Sinauer Associates Inc.
- R CORE TEAM. 2014. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL : <https://www.R-project.org/>.
- REMPEL, R. S., P. C. ELKIE, A. R. RODGERS, & M. J. GLUCK. 1997. Timber-management and natural-disturbance effects on moose habitat: landscape evaluation. *The Journal of Wildlife Management* 61:517-524.
- RETTIE, W. J. & F. MESSIER. 1998. Dynamics of woodland caribou populations at the southern limit of their range in Saskatchewan. *Canadian Journal of Zoology* 76:251-259.
- ROBINSON, G. R., R. D. HOLT, M. S. GAINES, S. P. HAMBURG, M. L. JOHNSON, H. S. FITCH, & E. A. MARTINKO. 1992. Diverse and contrasting effects of habitat fragmentation. *Science* 257:524-526.
- SAUNDERS, D. A., R. J. HOBBS, & C. R. MARGULES. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5:18-32.
- SAMSON, C. & M. CRETE. 1997. Summer food habits and population density of coyotes, *Canis latrans* in boreal forests of southeastern Quebec. *Canadian field-naturalist*. 111:227-233.
- SCHAEFER, J. A., A. M. VEITCH, F. H. HARRINGTON, W. K. BROWN, J. B. THEBERGE, & S. N. LUTTICH. 1999. Demography of decline of the Red Wine Mountains caribou herd. *The Journal of Wildlife Management* 63:580-587.

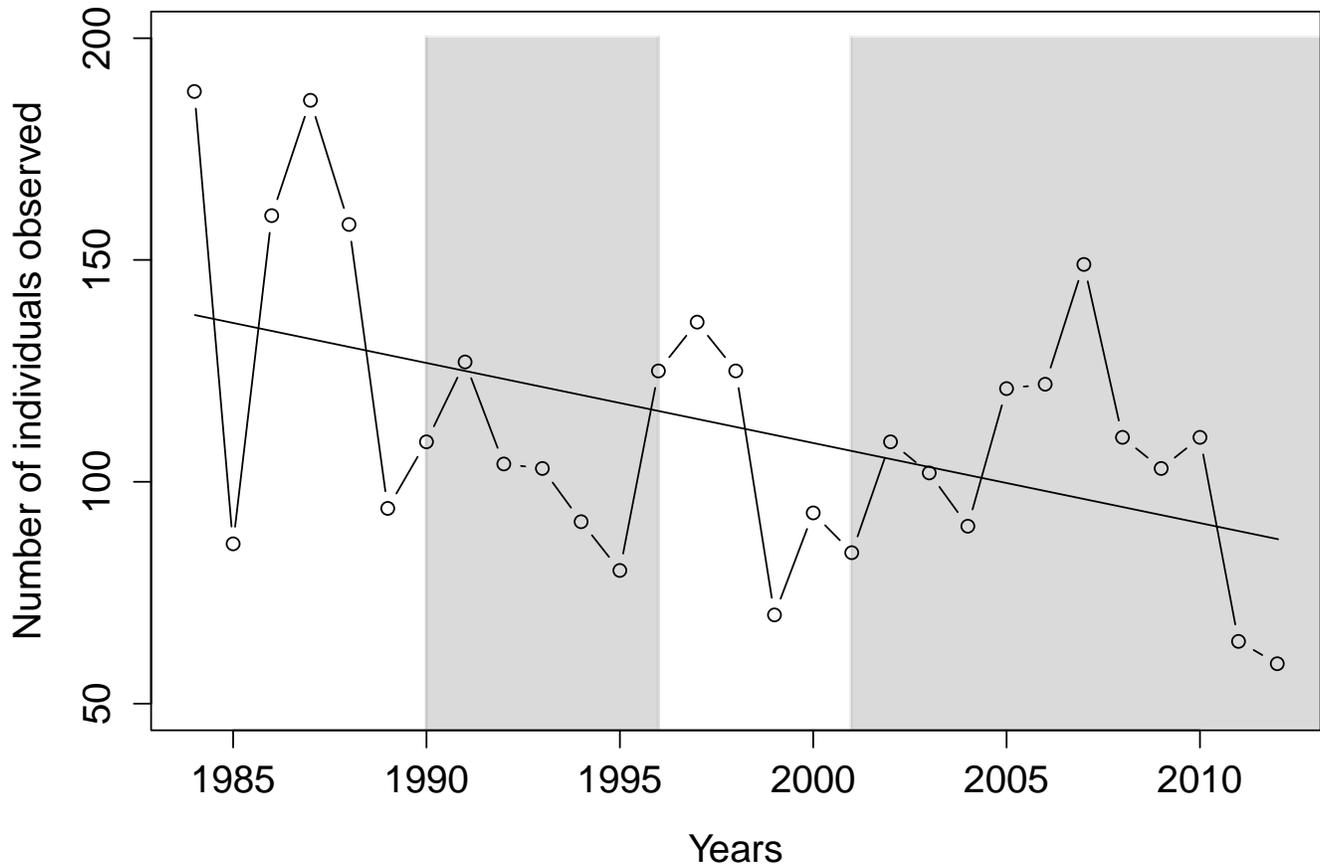
- SCHWARTZ, C. C. & A. W. FRANZMANN. 1991. Interrelationship of black bears to moose and forest succession in the northern coniferous forest. *Wildlife monographs* 113:3-58.
- SEIP, D. R. 1992. Factors limiting woodland caribou populations and their interrelationships with wolves and moose in southeastern British Columbia. *Canadian Journal of Zoology* 70:1494-1503.
- SIH, A., B. G. JONSSON, & G. LUIKART. 2000. Habitat loss: ecological, evolutionary and genetic consequences. *Trends in Ecology & Evolution* 15:132-134.
- SINCLAIR, A. & A. E. BYROM. 2006. Understanding ecosystem dynamics for conservation of biota. *Journal of Animal Ecology* 75:64-79.
- ST-LAURENT, M.-H., C. DUSSAULT, J. FERRON, & R. GAGNON. 2009a. Dissecting habitat loss and fragmentation effects following logging in boreal forest: Conservation perspectives from landscape simulations. *Biological Conservation* 142:2240-2249.
- ST-LAURENT, M.-H., J.-P. OUELLET, A. MOSNIER, D. BOISJOLY, & R. COURTOIS. 2009b. Le parc national de la Gaspésie est-il un outil de conservation efficace pour maintenir une population menacée de caribou? *Le naturaliste canadien* 133:6-14.
- STUART-SMITH, A. K., C. J. BRADSHAW, S. BOUTIN, D. M. HEBERT, & A. B. RIPPIN. 1997. Woodland caribou relative to landscape patterns in northeastern Alberta. *The Journal of Wildlife Management* 61:622-633.
- THURBER, J. M. & R. O. PETERSON. 1991. Changes in body size associated with range expansion in the coyote (*Canis latrans*). *Journal of Mammalogy* 72:750-755.
- VORS, L. S. & M. S. BOYCE. 2009. Global declines of caribou and reindeer. *Global Change Biology* 15:2626-2633.
- WHITE, G. C. 2000. Population Viability Analysis: Data Requirements and Essential Analyses. Pages 288-331 *in* L. Boitani and T. K. Fuller, editors. *Research techniques in animal ecology: controversies and consequences*. Columbia University Press, New-York.
- WINTERHALDER, B. P. 1980. Canadian fur bearer cycles and Cree-Ojibwa hunting and trapping practices. *American Naturalist* 115:870-879.
- WITTMER, H. U., B. N. MCLELLAN, D. R. SEIP, J. A. YOUNG, T. A. KINLEY, G. S. WATTS, & D. HAMILTON. 2005. Population dynamics of the endangered mountain ecotype of woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) in British Columbia, Canada. *Canadian Journal of Zoology* 83:407-418.
- WITTMER, H. U., B. N. MCLELLAN, R. SERROUYA, & C. D. APPS. 2007. Changes in landscape composition influence the decline of a threatened woodland caribou population. *Journal of Animal Ecology* 76:568-579.
- WITTMER, H. U., M. HASENBANK, L. M. ELBROCH, & A. J. MARSHALL. 2014. Incorporating preferential prey selection and stochastic predation into population viability analysis for rare prey species. *Biological Conservation* 172:8-14.

YANNIC, G., M.-H. ST-LAURENT, J. ORTEGO, J. TAILLON, A. BEAUCHEMIN, L. BERNATCHEZ, C. DUSSAULT, & S. D. CÔTÉ. 2016. Integrating ecological and genetic structure to define management units for caribou in Eastern Canada. *Conservation Genetics* 17:437-453.

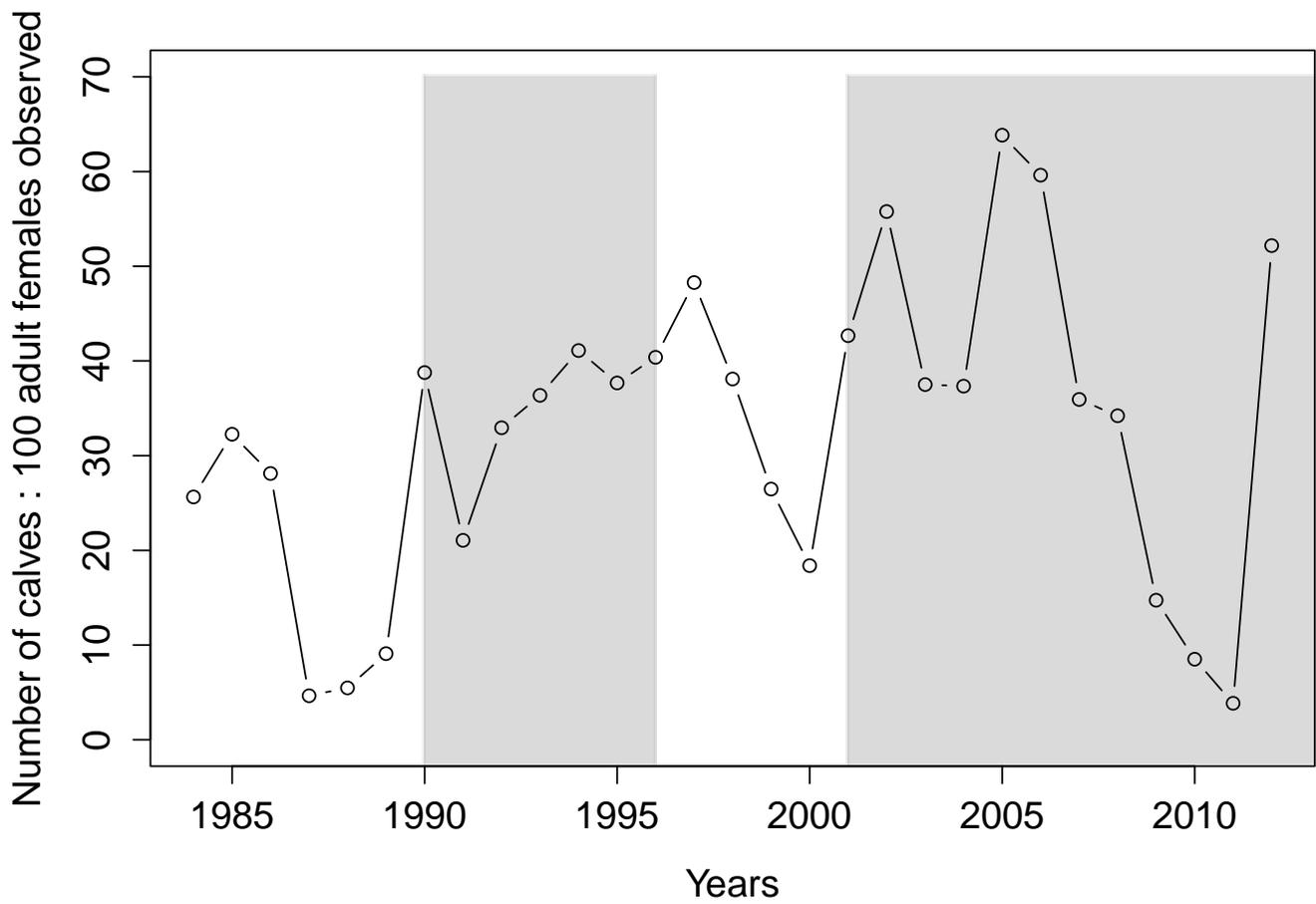
ZAGER, P. & J. BEECHAM. 2006. The role of American black bears and brown bears as predators on ungulates in North America. *Ursus* 17:95-108.



**Figure 2.1** Location of the study area (upper-left insert) and of the distribution range (delineated with a 95% minimal convex polygon) of the three groups found in the Atlantic-Gaspésie caribou population.



**Figure 2.2** Number of caribou observed during the annual aerial surveys of the Atlantic-Gaspésie caribou population between 1984 and 2012 (adapted from St-Laurent *et al.* 2009 and Lalonde 2015). The shaded areas represent the two predator control program periods (1990-1996; 2001-2016). The solid line represents a linear regression between the number of individuals observed and years.



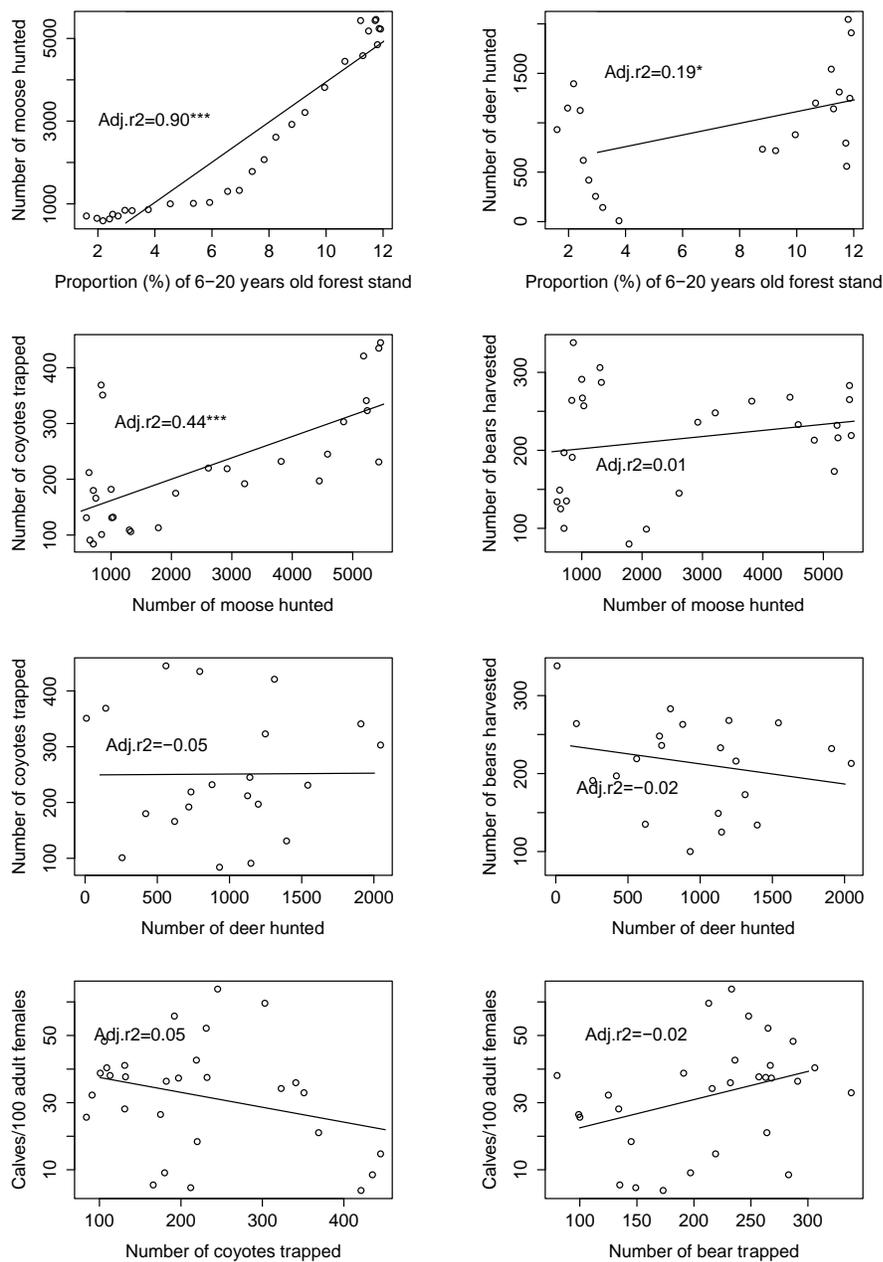
**Figure 2.3** Number of calves per 100 adult females observed during the annual aerial surveys conducted between 1984 and 2012 in the Atlantic-Gaspésie caribou population. The shaded areas represent two predator control program periods (1990-1996; 2001-2016).

**Table 2.1** Covariates used to explain number of calves per 100 adult females during the aerial survey of the Atlantic-Gaspésie caribou population. Mean and range [min:max] of each covariate are shown.

Covariates	Definition	Mean [min:max]
Proportions of habitat	Proportion of clear-cut stand of age 0-5 ( <i>CUTS 0-5</i> )	<b>3.12</b> [1.24:4.34]
	Proportion of clear-cut stand of age 6-20 ( <i>CUTS 6-20</i> )	<b>7.17</b> [1.60:11.91]
Prey abundance	Number of moose hunted ( <i>MooRAI</i> )	<b>2569.62</b> [562:5461]
	Number of deer hunted ( <i>DeeRAI</i> )	<b>958.48</b> [9:2046]
Predators abundance	Number of coyotes trapped by trappers ( <i>CoyRAI</i> )	<b>221.97</b> [84:445]
	Number of black bear hunted or trapped by trappers ( <i>BearRAI</i> )	<b>214.28</b> [80:338]
Predators control	Number of coyotes removed during predator control ( <i>Coyotes removed</i> )	<b>15.10</b> [0:55]
	Number of black bears removed during predator control ( <i>Bears removed</i> )	<b>11.69</b> [0:38]

**Table 2.2** Mean annual ( $\pm$  SD) survival rates of adult females and males of the Atlantic-Gaspésie caribou population between 1988 and 2015. Multiannual ( $\pm$  SD) rate are shown for each of the three periods (1988-1991, 1999-2009, 2014-2015) of intensive monitoring programs. Female survival rates were calculated for each group (Albert, McGerrigle, Logan) and for the entire population (Park). Male survival rates are only shown for the entire population (Park). Sample sizes (n) used are shown.

Year	Females								Male	
	Albert		McGerrigle		Logan		Park		Mean ( $\pm$ SD)	n
	Mean ( $\pm$ SD)	n	Mean ( $\pm$ SD)	n	Mean ( $\pm$ SD)	n	Mean ( $\pm$ SD)	n		
1988	0.90 (0.09)	10	1.00 (0.00)	10	-	-	0.95 (0.05)	20	-	-
1989	1.00 (0.00)	9	1.00 (0.00)	7	-	-	1.00 (0.00)	16	-	-
1990	1.00 (0.00)	12	1.00 (0.00)	8	-	-	1.00 (0.00)	20	-	-
1991	0.91 (0.08)	11	0.83 (0.14)	6	-	-	0.88 (0.07)	17	-	-
<i>Mean</i>	<b>0.95</b> (0.04)	10.5	<b>0.97</b> (0.04)	7.8	-	-	<b>0.96</b> (0.04)	18.25	-	-
1999	0.50 (0.14)	6	0.85 (0.12)	7	1.00 (0.00)	4	0.77 (0.09)	17	1.00 (0.00)	9
2000	-	-	0.75 (0.13)	8	1.00 (0.00)	4	0.87 (0.08)	15	0.82 (0.11)	11
2001	0.60 (0.17)	5	1.00 (0.00)	7	1.00 (0.00)	4	0.88 (0.08)	16	1.00 (0.00)	7
2002	-	-	1.00 (0.00)	7	0.75 (0.19)	4	0.93 (0.07)	14	0.86 (0.12)	7
2003	-	-	0.57 (0.14)	7	1.00 (0.00)	4	0.79 (0.10)	14	0.80 (0.16)	5
2004	-	-	1.00 (0.00)	4	0.86 (0.12)	7	0.86 (0.09)	14	1.00 (0.00)	4
2005	-	-	1.00 (0.00)	4	1.00 (0.00)	7	1.00 (0.00)	13	-	-
2006	-	-	-	-	1.00 (0.00)	7	1.00 (0.00)	11	-	-
2007	-	-	-	-	1.00 (0.00)	6	1.00 (0.00)	10	-	-
2008	-	-	-	-	1.00 (0.00)	4	1.00 (0.00)	7	-	-
2009	-	-	-	-	1.00 (0.00)	4	0.71 (0.14)	7	-	-
<i>Mean</i>	<b>0.55</b> (NA)	5.5	<b>0.86</b> (0.14)	6.3	<b>0.96</b> (0.04)	5	<b>0.88</b> (0.09)	12.5	<b>0.91</b> (0.08)	7.17
2014	-	-	0.50 (0.14)	6	-	-	0.66 (0.13)	9	0.50 (0.13)	8
2015	-	-	0.73 (0.12)	11	1.00 (0.00)	5	0.83 (0.08)	18	0.63 (0.14)	8
<i>Mean</i>	-	-	<b>0.65</b> (0.10)	8.5	<b>1.00</b> (0.00)	5	<b>0.77</b> (0.05)	13.5	<b>0.56</b> (NA)	8
<i>Over all</i>	<b>0.87</b> (0.18)	8.8	<b>0.86</b> (0.15)	7.08	<b>0.97</b> (0.04)	5	<b>0.90</b> (0.08)	14.0	<b>0.81</b> (0.16)	7.38



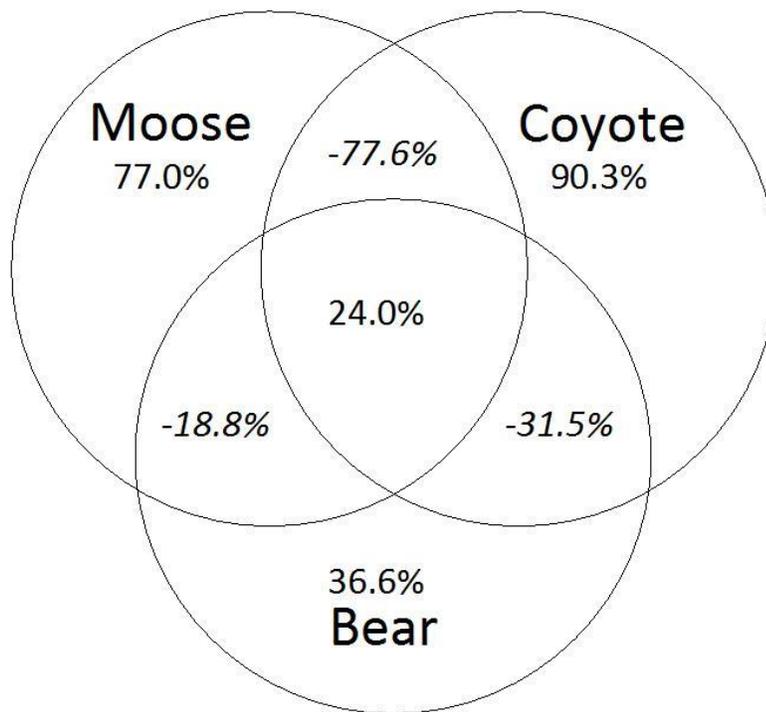
**Figure 2.4** Correlations between the different components of the apparent competition mechanism threatening the Atlantic-Gaspésie caribou. Solid lines represent linear regressions fitted between the two components. Adjusted- $R^2$  (Adj.r2) and significance of the relationships are shown. Significativity of the relationships are as follow:  $<0.0001 = ***$ ;  $<0.001 = **$   $0.01$ ;  $<0.05 = *$ .

**Table 2.3** Candidate models used to explain variations in the number of calves per 100 adult females during the aerial surveys conducted between 1984 and 2012 in the Atlantic-Gaspésie caribou population. Degree of freedom (df; including double interactions) and distance from the most parsimonious model using the Akaike Information Criterion correct for small sample size ( $\Delta\text{AICc}$ ) are shown.

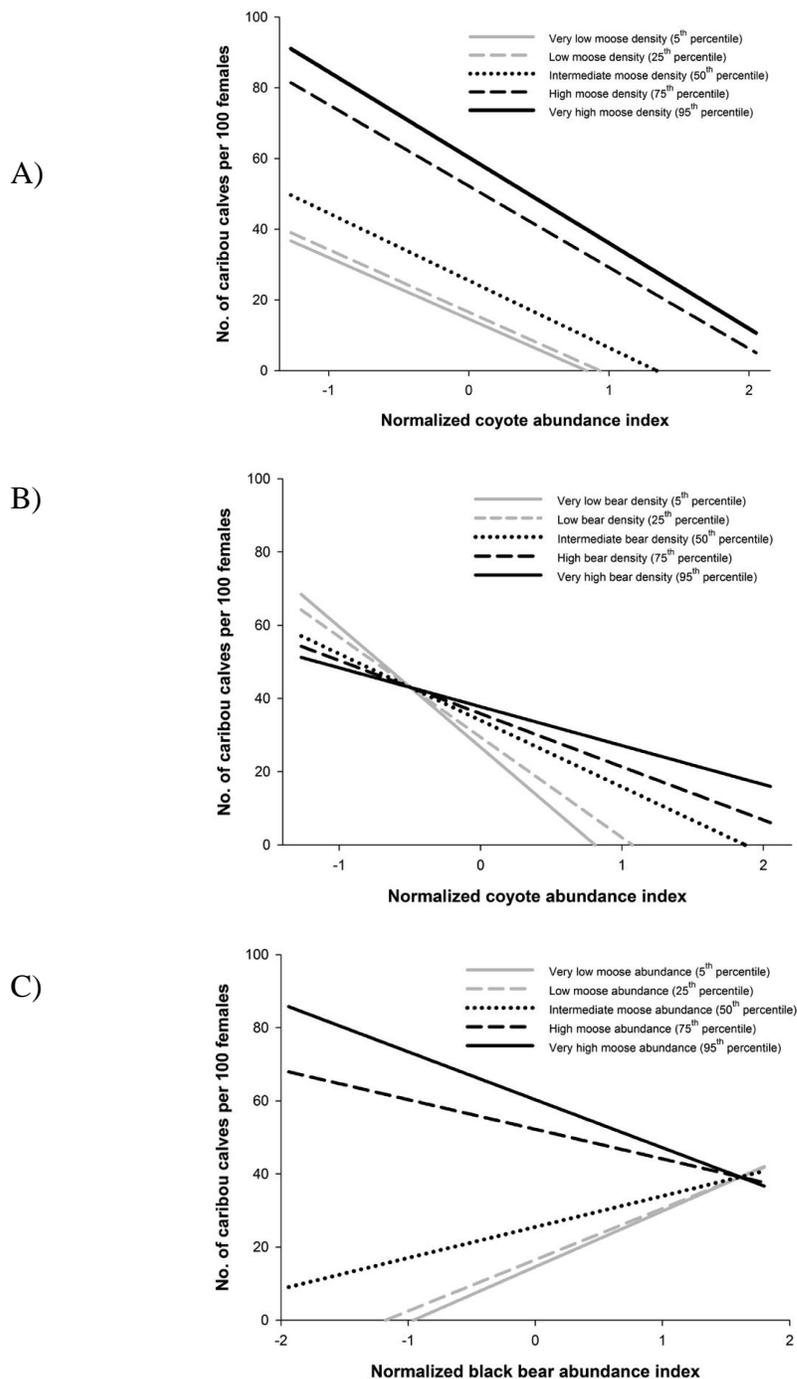
Model	Names	Variables	df	$\Delta\text{AICc}$
1	Complete	MOOSE + DEER + COY. REG. + BEARS REG. + COY.CONT. + BEARS.CONT.	22	140.67
2	Apparent competition	MOOSE + DEER + COY. REG. + BEARS REG.	12	11.78
3	Moose + Predators	MOOSE + COY. REG. + BEARS REG.	8	0.00
4	Deer + Predators	DEER + COY. REG. + BEARS REG.	8	24.25
5	Forest	CUTS 0-5+ CUTS 6-20	5	16.96
6	Predators	COY. REG. + BEARS REG	5	24.51
7	Herbivores	MOOSE + DEER	5	26.30
8	Predator control	COY. CONTROL + BEARS CONT.	5	25.98

**Table 2.4** Estimates of regression coefficients ( $\beta$ ) and 95% confidence interval (95% CI) of the most parsimonious model used to explain variations in the number of calves per 100 adult females during the aerial surveys conducted between 1984 and 2012 in the Atlantic-Gaspésie caribou population. Model includes moose (*MooRAI*), coyote (*CoyRAI*) and black bear (*BeaRAI*) proxies of regional abundance and all two-way interactions. Coefficients for which the 95%CI does not include zero are shown in bold.

Parameters	$\beta$	95% CI
Intercept	<b>34.253</b>	<b>[29.794 : 38.711]</b>
<i>MooRAI</i>	<b>18.768</b>	<b>[13.293 : 24.242]</b>
<i>CoyRAI</i>	<b>-19.549</b>	<b>[-25.109 : -13.988]</b>
<i>BeaRAI</i>	3.285	[-1.617 : 8.188]
<i>MooRAI</i> * <i>CoyRAI</i>	-3.274	[-7.506 : 0.959]
<i>MooRAI</i> * <i>BeaRAI</i>	<b>-11.464</b>	<b>[-18.624 : -4.304]</b>
<i>BeaRAI</i> * <i>CoyRAI</i>	<b>6.923</b>	<b>[2.275 : 11.570]</b>



**Figure 2.5** Respective proportion of the explained variance (based on  $\text{adj-R}^2=71.7$ ) in the number of calves per 100 adult females ratio as a function of moose, coyote and bear proxys of regional abundance and their intersections following variance partitioning.



**Figure 2.6** Predicted number of calves per 100 adult females in the Atlantic-Gaspésie caribou population as a function of A) coyote proxy of regional abundance, for five levels of moose regional abundance, B) coyote proxy of regional abundance, for five levels of bear regional abundance and C) bear proxy of regional abundance, for five levels of moose regional abundance.

**Appendix 1.** Candidate models used to determine the buffer radius (km) to consider into our models to calculate the proportion of clearcuts. Distances from the most parsimonious model using the Akaike Information Criterion correct for small sample size ( $\Delta AICc$ ) are shown.

<b>Radius (km)</b>	<b><math>\Delta AICc</math></b>
90	0.0000
80	0.0703
30	0.1322
100	0.2355
110	0.2924
120	0.4396
70	0.4482
40	0.4557
20	0.5727
60	0.5870
50	0.6048
10	1.8101

## CHAPITRE 2

### IMPACTS DE DIFFÉRENTES STRATÉGIES DE CONSERVATION SUR LA VIABILITÉ DE LA POPULATION DE CARIBOUS DE LA GASPÉSIE-ATLANTIQUE

#### RÉSUMÉ

Il est suggéré que le déclin de plusieurs populations de caribou des bois (*Rangifer tarandus caribou*) occupant la forêt boréale aménagée soit induit par un phénomène de compétition apparente. Au cours des dernières décennies, plusieurs stratégies de conservation ont été proposées pour rétablir des populations menacées par ce phénomène et certaines ont été évaluées à l'aide de modèles mathématiques, offrant toutefois des résultats mitigés liés à la difficulté d'intégrer les interactions interspécifiques régissant le mécanisme de compétition apparente. Nous avons utilisé des analyses de viabilité de population (AVPs) pour évaluer l'impact potentiel de certaines stratégies de conservation sur la probabilité d'extinction de la population de caribou de la Gaspésie-Atlantique, considérée en voie de disparition. Le recrutement des faons est reconnu comme un des segments clés de la dynamique de cette population et les variations interannuelles des effectifs de cette classe d'âge sont grandement affectées par l'abondance relative d'orignaux (*Alces americanus*), de coyotes (*Canis latrans*) et d'ours noirs (*Ursus americanus*). Nous avons utilisé un suivi détaillé des paramètres démographiques de cette population et des relations existantes entre les différentes composantes du mécanisme de compétition apparente pour modéliser l'impact de différentes stratégies de conservation sur le recrutement des faons et leur impact sur la viabilité (50 ans) de cette population. Nous avons identifié le contrôle annuel intensif et soutenu du coyote, le principal prédateur dans notre système d'étude, comme étant la stratégie diminuant le plus la probabilité d'extinction de la population. De plus, l'effet additif de la restauration d'habitat permettait de diminuer l'intensité du programme de contrôle de coyote nécessaire afin d'obtenir une faible probabilité d'extinction. Nos résultats suggèrent que l'incorporation des impacts directs et indirects des modifications d'habitat dans des AVPs représente des informations clés pour générer des simulations robustes quant à la persistance d'une population et pour orienter le choix de stratégies de conservation efficaces pour cette espèce menacée.

J'ai rédigé cet article en collaboration avec Martin-Hugues St-Laurent, mon directeur de recherche, Fanie Pelletier, ma codirectrice, ainsi que Frédéric Lesmerises. Je le traduirai sous peu en anglais afin d'être soumis à la revue scientifique *Biological Conservation*. Les résultats ont aussi été partiellement publiés dans un rapport en français réalisé pour Environnement Canada (Frenette & St-Laurent, 2016)<sup>2</sup>. En tant que premier auteur du présent article, j'ai également contribué à élaborer les hypothèses de recherche, j'ai réalisé les analyses démographiques et rédigé les différentes versions des textes. Martin-Hugues St-Laurent et Fanie Pelletier ont été impliqués dans l'ensemble des étapes essentielles à la réalisation de ce projet, soit son élaboration (idée originale, objectif et hypothèses), sa supervision, sa rédaction et son financement.

---

<sup>2</sup> Frenette, J. & St-Laurent, M.-H. 2016. Acquisition de connaissances nécessaires à la désignation de l'habitat essentiel du caribou des bois, population de la Gaspésie-Atlantique – Rapport intérimaire 2016. Rapport scientifique présenté à Environnement Canada – Service Canadien de la Faune, Rimouski (Québec). 47 p. + iii.

**ABSTRACT**

It has been suggested that the decline of woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) populations living in intensively managed boreal forest may be triggered by apparent competition. During the last three decades, many conservation strategies have been proposed to recover threatened and endangered populations affected by this mechanism. Some of these strategies have been evaluated with mathematical models, yielding mixed results associated with the difficulty of integrating interspecific interactions. We used population viability analyses (PVAs) to evaluate the potential impact of different conservation strategies on the probability of extinction of the endangered Atlantic-Gaspésie caribou population. In this population, calf recruitment is has been identified as one key segment affecting the population dynamic. Interannual variations in recruitment rates are recognized to be greatly influenced by the relative abundance of moose (*Alces americanus*), coyotes (*Canis latrans*) and black bears (*Ursus americanus*). We used a detailed monitoring of the demographic parameters of this population and of the interactions among the apparent competition components at play in this system to model the impacts of different conservation strategies on calf recruitment and population viability on 50 years. We have identified the annual intensive coyote removal, the main predator of caribou in this region, as the most promising strategy to decrease the population extinction probability. Moreover, the additive effect of habitat restoration allows decreasing considerably the intensity of the predator control needed to obtain a low extinction probability. Our results suggest that incorporating direct and indirect effects of habitat modifications into PVAs represent an effective tool to generate robust viability simulations and to orient the choice of efficient conservation strategies for endangered species.

## INTRODUCTION

Le caribou des bois (*Rangifer tarandus caribou*) est la sous-espèce du caribou (ou renne) retrouvée dans la frange boréale de l'Amérique du Nord (Banfield 1961; Røed *et al.* 1991). La quasi-totalité des populations est présentement en déclin, principalement en lien avec des modifications anthropiques d'habitats naturels et les changements climatiques (Vors & Boyce 2009; Festa-Bianchet *et al.* 2011). Plus spécifiquement, le déclin des populations occupant la forêt boréale sous exploitation industrielle est très souvent associé à un phénomène de compétition apparente (Holt 1977; Seip 1992; Wittmer *et al.* 2007). Il a été suggéré que la conversion des forêts matures en peuplements de début de succession a fait augmenter l'abondance et la qualité de nourriture favorable à d'autres cervidés tel l'orignal (*Alces americanus*) (Rempel *et al.* 1997; Dussault *et al.* 2005; Potvin *et al.* 2005) et le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) (voir la synthèse par Côté *et al.* 2004). Ces deux proies très productives supporteraient des augmentations d'abondance de leurs principaux prédateurs que sont le loup gris (*Canis lupus*), le coyote (*Canis latrans*), le grizzly (*Ursus arctos horribilis*) et l'ours noir (*Ursus americanus*) (Schwartz & Franzmann 1991; Ballard *et al.* 2000; Latham *et al.* 2011b). Le caribou décline en réponse à la hausse de la pression de prédation, n'étant pas la proie sur laquelle repose la croissance des populations de prédateurs (Wittmer *et al.* 2007). Au cours des dernières décennies, bon nombre d'études ont mis en lumière les effets des modifications d'habitat sur la démographie de certaines populations (p. ex. Latham *et al.* 2011b; Leclerc *et al.* 2014). Récemment, Wittmer *et al.* (2010) ont documenté les impacts des modifications d'habitat et la densité de population sur la viabilité de plusieurs populations de caribous montagnards de l'Ouest canadien. À ce jour, une grande partie des études ont soulevé la précarité et l'urgence d'agir afin de rétablir les populations de caribous (p. ex. Vors & Boyce 2009; Wittmer *et al.* 2010; Hervieux *et al.* 2014). Par contre, des efforts restent à investir afin d'améliorer notre compréhension de l'influence de diverses stratégies de conservation sur la viabilité des populations de caribou affectées par la compétition apparente. Par exemple, plusieurs autres composantes du mécanisme de compétition apparente (prédateurs et proies) n'ont pas encore été considérées dans des analyses de viabilité de population. Une telle compréhension peut grandement bénéficier des simulations menées à l'aide d'analyses de viabilité (Larson *et al.* 2004).

Plusieurs stratégies de conservation existent et ont parfois été testées pour contribuer au rétablissement d'espèces affectées par la compétition apparente (p. ex. contrôle des prédateurs, contrôle de proies alternatives), dont le caribou en Amérique du Nord (Wittmer *et al.* 2013). Les programmes de contrôle de prédateurs sont souvent utilisés comme stratégie principale, en visant la cause proximale du

déclin des populations de caribous (Valkenburg *et al.* 2004; Beaudesne *et al.* 2014; Hervieux *et al.* 2014). Ce type de programme peut s'avérer efficace dans certaines situations pour réduire la mortalité et augmenter, notamment, le recrutement de faons (Bergerud & Elliot 1986; Hayes *et al.* 2003; Hervieux *et al.* 2014). Par contre, quoique relativement efficace à court terme, cette stratégie de conservation est souvent considérée comme inefficace à long terme (Vors & Boyce 2009; Hervieux *et al.* 2014), entre autre à cause de la grande capacité de dispersion des prédateurs (Mosnier *et al.* 2008) et d'éventuelles réponses démographiques des prédateurs à leur contrôle (Knowlton 1972).

Une autre stratégie de conservation parfois préconisée consiste à influencer l'abondance des proies principales (p. ex. orignal et cerf de Virginie) dans le but de modifier indirectement l'abondance de prédateurs et ainsi influencer positivement les taux vitaux des populations de caribou. Cette stratégie a des effets contrastés dépendamment de la vitesse du déclin des proies principales (c.-à-d. soudain ou graduel, Serrouya *et al.* 2015). En effet, lorsqu'il est soudain, le déclin de la proie principale peut augmenter la pression de prédation sur la proie alternative considérant le délai dans la réponse numérique des prédateurs et le changement de sélection des proies par ce prédateur, (*lib.* « *prey switching* » Murdock 1969; Bergerud 1983; DeCesare *et al.* 2010; Serrouya *et al.* 2015). Par contre, lorsque le déclin des proies principales s'avère graduel, des effets positifs – voire même une stabilisation des populations de caribou – peuvent être observés (Serrouya *et al.* 2015).

En dernier lieu, certaines stratégies visent à contrer la cause ultime du déclin; à ce titre, les approches d'aménagement ou de restauration d'habitats sont très souvent considérées comme des solutions potentiellement plus efficaces à long terme pour rétablir la quasi-totalité des populations de caribou affectées par la compétition apparente (Vors & Boyce 2009; Festa-Bianchet *et al.* 2011; Environnement Canada 2011, 2012; Hervieux *et al.* 2013). Par contre, étant donné les implications socio-économiques qu'elles engendrent (p. ex. réduction de coupes forestières), ces stratégies visant l'habitat ne sont que très peu testées à grande échelle (mais voir Nellemann *et al.* 2010 sur le renne en Scandinavie). De plus, même si elle est souvent considérée comme la solution à prioriser, la restauration de l'habitat s'échelonne sur une période de temps trop longue pour être efficace seule lorsqu'une population fait face à l'extinction, faisant en sorte qu'elle est davantage appliquée de concert avec d'autres stratégies de conservation.

Parmi les outils permettant de prioriser la stratégie ou la combinaison de stratégies à mettre en œuvre, les analyses de viabilité de population (ci-après AVP) occupent une place de premier plan. Ce

sont des modèles représentant les fluctuations temporelles d'une population et qui estiment les risques associés à son extinction, suivant différents scénarios (Shaffer 1981; Boyce 1992; Akçakaya & Sjögren-Gulve 2000; Brook *et al.* 2000). Basées sur les traits d'histoire de vie de l'espèce d'intérêt, les AVPs tentent d'inclure le plus fidèlement possible les processus influençant la dynamique de la population, notamment la stochasticité, la génétique, la prédation et l'utilisation de l'habitat (Boyce 1992; Morris & Doak 2002). L'intérêt principal des AVPs n'est pas de prédire le nombre précis d'individus d'une population, mais plutôt d'identifier les facteurs environnementaux et démographiques affectant le plus sa probabilité d'extinction (Reed *et al.* 2002). De tels modèles peuvent ainsi servir à concevoir des hypothèses, à tester des scénarios de conservation, voire à orienter certaines décisions politiques (Boyce 1992; Beissinger & McCulloch 2002; Reed *et al.* 2002). Considérant l'intérêt grandissant pour les espèces menacées, les AVPs sont devenues d'importants outils de conservation au cours des dernières décennies (Morris & Doak 2002; Shaffer 2009; Wu 2009).

Dans cet article, nous avons utilisé les analyses de viabilité de population pour évaluer les impacts potentiels d'une variété de stratégies de conservation applicables à une population de caribou isolée, la population de caribous de la Gaspésie-Atlantique (ci-après caribou de la Gaspésie). Nous avons profité d'une description des différents paramètres démographiques récoltés sur cette population au cours des 30 dernières années ainsi que des interactions interspécifiques influençant les fluctuations en effectifs pour tester l'efficacité potentielle de stratégies de conservation fréquemment identifiées comme favorables au rétablissement de populations de caribou sujettes à la compétition apparente. Nous avons modélisé la viabilité de la population sur un horizon de 50 ans à l'aide des paramètres démographiques actuellement observés et l'avons comparé à différents scénarios de conservation (c.-à-d. contrôle des prédateurs, contrôle de proies alternatives et restauration de l'habitat). Combiné à des mesures temporaires (p. ex. une intensification du contrôle des prédateurs), nous nous attendions à ce que la restauration d'habitat soit la solution la plus prometteuse permettant de stabiliser le déclin et contribuer au rétablissement de cette population. Nous prédisions aussi qu'une baisse graduelle de la qualité d'habitat pour les proies alternatives (orignal et cerf de Virginie) provoquerait une réponse numérique négative des prédateurs (coyote et ours noir) et ultimement une diminution de la pression de prédation sur les faons caribous, favorisant du coup un recrutement automnal plus élevé.

## MÉTHODES

### *Caribou de la Gaspésie*

La population de caribou de la Gaspésie représente le vestige des troupeaux historiquement distribués dans le nord-est de l'Amérique du Nord et qui occupaient jadis la Nouvelle-Angleterre et l'Est du Canada (Bergerud & Mercer 1989; Ouellet *et al.* 1996). La perte d'habitats préférentiels, la chasse intensive ainsi qu'une épizootie non-identifiée (1920-1928) ont fortement contribué à la diminution historique des effectifs de la population (Moisan 1957; St-Laurent *et al.* 2009). Plus récemment, cette population a drastiquement décliné, passant de 500-1000 individus en 1953 (Moisan 1957) à seulement 250-330 caribous au début des années '80 (Gauthier 1980). Actuellement, les inventaires aériens estiment le nombre de caribous à ~100 individus et ceux-ci semblent restreints principalement aux limites du parc national de la Gaspésie et à sa périphérie immédiate (Lalonde 2015). Comme chez la quasi-totalité des populations de caribou des bois en Amérique du Nord (Rettie & Messier 1998; Wittmer *et al.* 2007; Vors et Boyce 2009), la perte d'habitats préférentiels (p. ex. forêts résineuses matures) liée aux perturbations anthropiques semble être la cause ultime du déclin du caribou de la Gaspésie, en stimulant indirectement une hausse de la pression de prédation (c.-à-d. cause proximale; St-Laurent *et al.* 2009; Chapitre 1).

Depuis l'extirpation du loup gris de la péninsule gaspésienne au début du 20<sup>e</sup> siècle, l'ours noir et plus récemment, le coyote, ont comblé la niche écologique antérieurement occupée par le loup (Chapitre 1). Depuis sa colonisation du territoire gaspésien au début des années '70 (George 1976), le coyote a su profiter de la hausse d'abondance des populations de cerfs et d'orignaux stimulées par l'augmentation de représentation des parterres de coupes en régénération (Crête & Lemieux 1994, Boisjoly *et al.* 2010; Chapitre 1). L'abondance régionale de coyotes dans l'ensemble de la péninsule gaspésienne est maintenant identifiée comme la principale variable influençant les fluctuations interannuelles du recrutement (c.-à-d. nombre de faons par 100 femelles adultes) observé à l'automne dans la population (Chapitre 1). Par contre, l'abondance régionale de coyotes est également indissociable de l'abondance régionale d'orignaux et d'ours noirs (Chapitre 1). Ultimement, ces abondances sont influencées par les modifications d'habitat à l'échelle de la péninsule gaspésienne entière (c.-à-d. la proportion de parterres de coupes 6-20 ans). Depuis maintenant plus de 30 ans, cette population fait l'objet d'un suivi rigoureux, notamment grâce à des inventaires aériens annuels (Lalonde 2015) et de plusieurs suivis télémétriques périodiques (Crête & Desrosiers 1995; Ouellet *et*

*al.* 1996, Mosnier *et al.* 2003; St-Laurent, données non publiées) qui nous permettent d'estimer plusieurs taux démographiques essentiels à la réalisation d'une AVP.

### ***Plateforme utilisée***

L'efficacité des différents scénarios de conservation quant à la viabilité de la population de caribous de la Gaspésie a été testée avec la plate-forme de modélisation spatialement explicite HexSim, plateforme basée sur l'individu (Schumaker 2015). HexSim permet de modéliser la dynamique d'espèces de plantes ou d'animaux, notamment par l'entremise d'analyses de viabilité. Depuis sa parution, cette plateforme a entre autres été utilisée pour développer des scénarios de réintroduction d'individus (Huber *et al.* 2014) ainsi que pour modéliser la dynamique métapopulationnelle d'espèces menacées (Fordham *et al.* 2014). Un modèle Hexsim consiste à imposer à une population donnée un cycle de vie composé de plusieurs évènements (*Events* dans HexSim) tels que la survie, la reproduction et l'acquisition de ressources. Les individus d'une même population peuvent être stratifiés par traits (p. ex. âge, taille) et différentes valeurs d'évènement (p. ex. survie) peuvent être appliquées aux différentes strates d'individus. Les individus simulés sont distribués sur un support spatial (*HexMap*) pouvant représenter par exemple, la qualité d'habitat ou des barrières géographiques.

Notre modèle, appliqué au caribou de la Gaspésie, est relativement simple, mais incorpore les principales caractéristiques influençant la dynamique de cette population, soit la reproduction, la survie et l'utilisation de l'espace (Figure 3.1). Par contre, il ne tient pas compte de certains autres paramètres comme la dérive génétique ou la propagation de maladies. La structure du modèle est identique pour tous les scénarios, seuls les valeurs de recrutement, de survie ainsi que le nombre initial d'individus en intrants du modèle varient. Chaque modèle a été exécuté 100 fois (itérations) pour 50 pas de temps (années). Nous avons uniquement modélisé le segment femelle de la population puisque des analyses *a priori* ont révélé un sexe ratio proche de 1:1 dans l'ensemble de la population (Chapitre 1), suggérant ainsi une présence suffisante de mâles pour féconder l'ensemble des femelles. De plus, étant donné leur statut polygyne, la persistance et le taux de croissance de la population chez les grands herbivores sont grandement fonction des taux vitaux du segment femelle (Gaillard *et al.* 2000; Gordon *et al.* 2004).

### ***Population***

La population de caribou de la Gaspésie a souvent été considérée comme étant subdivisée en trois groupes répartis sur les sommets des monts McGerrigle, Albert et Logan (Ouellet *et al.* 1996,

Mosnier *et al.* 2003). Par contre, de récentes analyses génétiques et suivis télémétriques GPS soulèvent un potentiel échange d'individus et un flux génétique entre certains des trois secteurs (Turgeon, St-Laurent & Pelletier, données non publiées) remettant ainsi en question la structure de la population. De plus, le nombre de femelles suivies par télémétrie dans le secteur Albert ne permet pas une estimation robuste du taux de survie annuel spécifique à ce secteur pour plusieurs des années depuis 1983 (Chapitre 1). Également, lors de l'inventaire aérien annuel, plusieurs difficultés associées à la détection des individus dans le secteur Logan limitent la précision de l'estimation de certains taux vitaux, notamment le recrutement automnal de faons. Ainsi, pour nos analyses, nous avons considéré la population de caribou de la Gaspésie comme une seule population, spatialement répartie dans trois secteurs (McGerrigle, Albert et Logan) afin de conserver l'effet de la stochasticité démographique associé aux populations de petits tailles.

Dans le modèle HexSim, nous avons construit trois groupes d'individus identiques. Seule la taille initiale des groupes était différente, et correspondait à la limite inférieure de l'estimation d'abondance du segment femelle issu du plus récent inventaire aérien pour chaque secteur, soit 7 (Albert), 34 (McGerrigle) et 7 femelles adultes (Logan) (Lalonde 2015; Chapitre 1, tableau 3.1). Chaque groupe simulé a ensuite été divisée en deux traits, soit l'âge et la classe d'âge. L'âge maximal a été établi à 16,5 ans, ceci étant la longévité maximale observée en Gaspésie par les suivis télémétriques. Cette valeur correspond aussi aux observations faites sur d'autres populations (17 ans; Bergerud 1971). Les individus ont été répartis en trois classes d'âge ; les individus âgés de <1,5 an ont été classés comme jeunes de l'année (*yearlings*), ceux de 1,5 – 15,5 ans ont été classés comme adultes et ceux de 15,5 – 16,5 ans ont été classés comme sénescents. La classe d'âge 'sénescents' était nécessaire pour imposer un âge maximal et forcer la « mort théorique » de l'ensemble des individus ayant potentiellement survécu jusqu'à cet âge. Au début de chaque simulation, les individus étaient répartis aléatoirement dans tous les âges à l'exception de la catégorie <1,5 an. Aucun individu de <1,5 an n'entrait dans la population à ce moment puisque les individus de cet âge étaient introduits plus tard, dans l'évènement de recrutement (voir plus bas).

HexSim permet une grande liberté quant à la paramétrisation des variables influençant l'utilisation de l'habitat et l'acquisition des ressources par les individus simulés dans un modèle (p. ex. taux de mouvement, sélection d'habitats, demande énergétique). Par contre, l'incorporation de telles notions dans les AVPs doit être basée sur des connaissances approfondies et précises des processus biologiques (p. ex. déplacement, taille de domaine vital, quête alimentaire; Morris & Doak 2002). Pour

la population de la Gaspésie, nous avons jugé que les informations existantes (p. ex. Ouellet *et al.* 1996; Mosnier *et al.* 2003), quoi que relativement bien détaillées comparativement à d'autres populations, ne nous permettaient pas d'incorporer de telles notions dans notre modèle. De plus, nous avons voulu centrer nos analyses autour du mécanisme de compétition apparente affectant le recrutement dans cette population, dans le but d'identifier des stratégies de conservation pouvant améliorer la proportion de faons observés dans la population annuellement (Chapitre 1). Ainsi, nous avons utilisé une approche conservatrice en présumant que les valeurs des paramètres d'habitat d'HexSim n'avaient pas ou peu d'impact direct sur les taux vitaux (recrutement et survie) de la population, limitant le caractère spatialement explicite de notre modèle. Or, considérant les liens entre les modifications d'habitats et l'ensemble des composantes du mécanisme de compétition apparente en Gaspésie (Chapitre 1), l'influence des modifications d'habitat est tout de même indirectement prise en compte dans nos modèles d'AVP. Dans la table de paramètres relatifs à la taille de la population et l'utilisation de l'espace dans HexSim (*Range tab*), nous avons ajusté l'ensemble des paramètres à des niveaux arbitraires de façon à ce qu'ils ne limitent pas la croissance de la population. Ainsi, nous avons imposé une limite subjectivement élevée et peu limitante de 10 000 individus maximum dans un groupe, limite au-delà de laquelle le modèle force les individus d'un groupe à se séparer. La superficie maximale rendue disponible à un individu, correspondant à la taille maximale du domaine vital, a été fixée arbitrairement à 10 000 hectares (10 000 hexagones HexSim, soit 100 km<sup>2</sup>, ce qui est représentatif des valeurs moyennes les plus grandes observées en Gaspésie, voir Mosnier *et al.* 2003) afin de ne pas limiter les individus. Les caribous avaient accès à tous les types d'habitats. De plus, nous avons arbitrairement fixé à un 1 hectare (valeur minimum HexSim) d'habitat optimal la valeur des ressources nécessaires à chaque individu pour combler les besoins nécessaires à sa survie et sa reproduction.

### ***HexMap***

Nous avons utilisé les modèles de fonctions de sélection des ressources (RSF) développés par Gaudry (2013) pour calculer la probabilité relative d'occurrence de caribou dans l'aire d'étude, suivant une résolution minimale de 1 hectare. Ainsi, une valeur près de 0 signifie une faible probabilité relative d'occurrence alors qu'une valeur près de 1 signifie une forte probabilité relative d'occurrence. Nous avons utilisé ce proxy de qualité d'habitat comme support spatial (*HexMap*) pour notre modèle d'AVP. Chaque scénario commençait par le positionnement des individus sur des aires regroupant les meilleurs habitats de la population, soit l'ensemble des parcelles HexMap présentant une valeur près de 1.

## ***Recrutement***

Chaque simulation débutait au moment de l'inventaire aérien annuel et s'échelonnait sur un pas de temps d'une année. Le premier évènement dans le cycle annuel était le recrutement de faons dans la population (*Reproduction event* dans HexSim). Cet évènement permet l'introduction d'un nombre de faons (6 mois d'âge) dans la population au moment de l'inventaire aérien. Lors de l'inventaire aérien, les individus n'ont pas été âgés, mais uniquement distingués entre les classes d'âge (faons vs adultes). Le nombre de faons (sexes confondus) par 100 femelles représentait ainsi le proxy du recrutement en automne (Chapitre 1). Le sexe ratio à la naissance chez le caribou est habituellement de 1:1 (Thomas *et al.* 1989) et reste relativement similaire à l'âge adulte (85M:100F : Stuart-Smith *et al.* 1997; 84M:100F : Fuller & Keith 1981). Des analyses *a priori* suggèrent un sexe ratio de 100M:100F dans notre jeu de données. Puisque nous ne modélisons que le segment femelle, nous avons divisé le proxy de recrutement par 2 et reporté la valeur par femelle (c.-à-d. nombre de faons femelles / femelle adulte). Le nombre de faons introduits annuellement dans la population simulée correspondait donc au nombre de faons observé dans la population lors de l'inventaire aérien.

Suivant les résultats du chapitre 1, nous avons décidé de modéliser l'effet de différents scénarios de conservation sur la variable de recrutement. Les valeurs de recrutement étaient ainsi spécifiques à chaque scénario (tableau 3.2). Les méthodes utilisées pour estimer les valeurs respectives à chaque scénario sont présentées dans la section *Scénarios de conservation*.

## ***Mouvement***

Lorsqu'un individu se retrouvait dans une parcelle de qualité sous-optimale et qu'il ne pouvait pas accéder aux ressources nécessaires à sa survie, le modèle lui laissait la possibilité de se déplacer vers une parcelle de meilleure qualité en générant un évènement de mouvement, et ce, à chaque pas de temps. Encore une fois, la paramétrisation de cet évènement visait à ne pas être limitante pour les individus et à leur donner accès à l'ensemble du territoire de l'aire d'étude, en sachant très bien que les meilleurs habitats sont concentrés dans les limites du parc national de la Gaspésie (Gaudry 2013; Bauduin *et al.* 2016). Ainsi, nous avons arbitrairement fixé le nombre de tentatives de déplacement dans la carte à 1000 (*Exploration* sous HexSim). Lors de chaque déplacement, un individu pouvait parcourir entre 0,1 km (le minimum HexSim) et 100 km, une valeur arbitrairement très élevée, afin de ne pas contraindre le modèle démographique. Ainsi, lorsqu'un individu rencontrait une parcelle d'habitat de qualité équivalente à ~50% de la valeur maximale observable, il avait la capacité de

joindre à un groupe déjà existant ou de s'établir seul. Encore une fois, nous avons arbitrairement fixé ces valeurs afin de permettre aux individus d'utiliser les habitats optimaux du parc et de ne pas leur imposer de contraintes alimentaires ou d'habitat. Ce faisant, la paramétrisation des simulations s'avère généralement souple au niveau des paramètres gérant l'utilisation de l'espace par les individus, encore une fois pour centrer l'intérêt des simulations autour du mécanisme de compétition apparente.

### *Survie*

La survie des femelles adultes utilisée pour la modélisation est celle estimée à l'aide des deux dernières campagnes de suivi télémétrique (c.-à-d. la période 1999–2015), soit une survie de  $0,90 \pm 0,08$  (écart-type; Chapitre 1). En absence de variables permettant une discrimination de la survie selon la classe d'âge (*yearlings* ou adultes), nous avons supposé que la survie de chaque classe était la même et correspondait à celle calculée sur l'ensemble des femelles marquées.

En absence d'analyses reliant la survie adulte à l'abondance des prédateurs, de proies alternatives ainsi qu'à la composition du paysage forestier (voir en exemple au chapitre 1 pour la survie des faons), nous avons postulé que nos stratégies de conservation n'influençaient pas les valeurs de survie adulte des femelles. Cette prémisse s'avère toutefois limitée, car Wittmer *et al.* (2007) ont mis en évidence un lien entre la survie de femelle caribou adulte, la densité de jeunes peuplements (1 - 40 ans) et la densité de caribous dans une population montagnarde en Colombie-Britannique. Nous sommes conscients qu'il soit peu probable que les différents scénarios de conservation testés n'aient aucun effet sur la survie des femelles adultes en Gaspésie. Toutefois, l'absence du loup gris et le caractère fortuit de la prédation par l'ours et le coyote sur des adultes (Bastille-Rousseau *et al.* 2015, 2016) nous conforte que le principal moteur de changement (c.-à-d. le recrutement) est pris en compte par notre modèle.

### *Scénarios de conservation*

Notre étude a évalué différents scénarios de conservation ayant le potentiel de freiner la tendance au déclin, voire même de potentiellement l'inverser et permettre un rétablissement de la population. Dans le chapitre 1, nous avons identifié les principales variables impliquées dans le mécanisme de compétition apparente qui permettaient d'expliquer les variations interannuelles de recrutement de faons dans la population. Ce modèle s'appuyait sur les variations d'abondance relative d'originaux, comme proie alternative, et de coyote et d'ours, comme prédateurs. Une régression

linéaire multiple permettait de prédire assez efficacement les valeurs de recrutement observées à l'aide de ces variables, et nous avons utilisé cette relation pour prédire les valeurs de recrutement attendues pour chaque scénario selon diverses combinaisons et valeurs des variables indépendantes (c.-à-d. abondance relative d'orignaux, de coyotes et d'ours, Équation 1).

**Équation 1.** Équation de la régression linéaire multiple servant à prédire le nombre de faons par 100 femelles ( $\hat{y}$ ) selon l'abondance relative régional d'orignaux ( $Ori$ ), de coyote ( $Coy$ ), d'ours noir ( $Ours$ ) ainsi que leurs interactions doubles.

$$\hat{y} = 33.0 + 18.24(Ori) - 20.14(Coy) + 3.82(Ours) - 2.72(Ori \times Coy) - 11.32(Ori \times Ours) + 7.67(Ours \times Coy) + 9.21(\varepsilon)$$

Pour chacune de ces trois variables, nous avons créé une distribution théorique normale avec une moyenne et un écart-type. Les moyennes ont été déterminées différemment selon le scénario, alors que le calcul de l'écart-type était le même pour tous les scénarios. L'évolution temporelle du paysage forestier (c.-à-d. coupes 6-20 ans) et des abondances relatives des trois espèces (orignal, coyote et ours) a beaucoup varié au cours des 30 ans du suivi (voir Chapitre 1). Ainsi, les différents écarts-types calculés sur l'ensemble du jeu de données sont trop grands pour être utilisés de façon réaliste compte tenu des niveaux actuels de ces trois variables; à titre d'exemple, il est très peu probable que l'abondance relative d'orignaux, estimée à 5432 en 2012, puisse atteindre de nouveau en quelques années la valeur observée en 1984 (707 orignaux). Il a donc été impossible d'intégrer la variabilité observée depuis 30 ans aux calculs sans générer des distributions théoriques improbables et non représentatives de la variabilité interannuelle de chacune des variables du système relativement à l'état actuel. Par contre, une certaine stabilisation des valeurs est observable dans les 6 dernières années (2007-2012) du suivi, notamment au niveau de la proportion de coupes 6-20 ans dans l'aire d'étude et de l'abondance relative d'orignaux (Figure 3.2). Nous avons donc arbitrairement utilisé l'écart-type calculé sur ces 6 années pour paramétrer les différentes distributions normales théoriques et ainsi représenter le plus fidèlement possible la variabilité naturelle observée de nos jours dans le système.

Pour chaque scénario, nous avons pigé aléatoirement 1000 valeurs de survie et 1000 valeurs de recrutement pour constituer des banques de valeurs disponibles pour ces deux évènements. Nous avons simulé la stochasticité environnementale en tirant aléatoirement à chaque pas de temps une valeur de taux vitaux parmi ces banques. De plus, nous avons simulé la stochasticité démographique en pigeant à chaque pas de temps et pour chaque individu un chiffre entre 0 et 1 et en le comparant aux valeurs de

taux vitaux pour déterminer le sort de l'évènement.

Chaque scénario présente des particularités méthodologiques permettant l'estimation d'une valeur de recrutement (Tableau 3.2). Ces différents scénarios sont résumés ci-dessous.

### ***Recrutement estimé selon les variables indépendantes à leurs niveaux actuels (#1)***

Ce scénario vise à représenter la viabilité de la population en utilisant la valeur de recrutement de faons prédit en conservant les variables indépendantes (c.-à-d. abondance relative d'orignaux, de coyotes et d'ours) du système à leurs niveaux actuels. Nous avons utilisé les moyennes calculées sur les 6 dernières années pour créer des distributions théoriques de valeurs prédites, desquelles nous avons tiré 1000 valeurs bornées entre le maximum et le minimum observés historiquement afin de créer une banque de données plausibles pour chacune des variables.

### ***Diminution régionale de coyotes (#2)***

Ce scénario vise à simuler une diminution du nombre de coyotes dans la péninsule gaspésienne par le biais d'un prélèvement accentué, que ce soit par le biais du programme de contrôle des prédateurs ou par une hausse de la pression de piégeage par les piégeurs récréatifs. Nous avons arbitrairement fixé des cibles correspondant à une diminution de 15%, 25% et 35% du proxy d'abondance régionale de coyote actuellement observé. Nous avons maintenu les valeurs d'abondance relative d'orignaux et d'ours à leurs valeurs actuelles. Tout comme pour le scénario #1, nous avons généré de nouvelles distributions normales pour l'ensemble des variables (orignal, coyote et ours) et avons pigé 1000 valeurs bornées entre le maximum et le minimum observé dans l'ensemble du jeu de données pour chacune d'elles.

### ***Diminution régionale d'orignaux (#3)***

Dans ce scénario, nous avons modifié la densité d'orignaux, la proie principale du coyote dans le système, pour simuler l'effet potentiel d'un programme de contrôle de la proie principale. Nous avons arbitrairement fixé trois cibles d'abondance d'orignaux correspondant respectivement à une baisse de 10%, 25% et 50% de la valeur actuellement observée dans le système, afin d'explorer l'effet de cette stratégie. Nous avons utilisé la forte relation linéaire existante entre le nombre d'orignaux et le nombre de coyotes dans notre système (Chapitre 1) pour prédire les valeurs d'abondance de coyotes attendues en fonction des abondances d'orignaux simulées. Afin de simuler la variabilité existante dans

les valeurs estimées d'abondance de coyote à partir du proxy d'abondance d'orignaux, nous avons calculé, pour les 1000 valeurs estimées de coyote, la valeur estimée ainsi que l'écart-type estimé pour produire une distribution normale de laquelle nous avons aléatoirement tiré une valeur.

La diminution des proies principales est reconnue pour être efficace lorsqu'appliquée de façon progressive dans un système de compétition apparente (Serrouya *et al.* 2015). Nous avons donc diminué progressivement l'abondance d'orignaux à chaque pas de temps de façon à atteindre la valeur ciblée après une période de 10 ans. Nous avons fourni au modèle une mise à jour des valeurs de recrutement à tous les pas de temps pour les 10 premiers pas d'une simulation. En absence de relation claire entre l'abondance d'ours noir et toute autre variable (Chapitre 1), nous avons conservé cette abondance relative au niveau actuel utilisé dans le scénario #2.

#### ***Restauration de l'habitat (#4)***

Sachant que les coupes 6-20 ans représentent le paramètre d'habitat le plus important pour expliquer les variations de recrutement du caribou en Gaspésie (Chapitre 1), nous avons simulé un scénario de restauration d'habitat. Or, le modèle utilisé au chapitre 1 pour estimer les valeurs de recrutement n'intégrait pas directement cette variable d'habitat. Par contre, connaissant la relation très étroite entre le pourcentage de coupes 6-20 ans et l'abondance d'orignaux en Gaspésie (chapitre 1), nous avons utilisé cette relation linéaire pour estimer l'abondance d'orignaux à chaque pas de temps en utilisant la même méthode que celle préconisée dans le scénario 3. Par la suite, les valeurs d'abondance relative de coyote ont été estimées à partir de celles d'orignaux suivant la même approche; encore une fois, l'abondance relative d'ours noir a été maintenue au niveau actuel.

Il est impossible de restaurer instantanément les massifs forestiers affectés par les coupes forestières des 20 dernières années. En effet, en arrêtant complètement la récolte forestière, il faudrait un minimum de 20 ans pour que l'ensemble du territoire gaspésien ne compte plus de peuplements issus de coupes âgées de 6 à 20 ans. Ainsi, nous avons simulé l'ensemble des scénarios de restauration d'habitat sur un horizon de 20 ans. Le territoire de l'aire d'étude comprend actuellement 11,21 % de coupes d'âge 6-20 ans. Nous avons diminué de façon linéaire et graduelle le pourcentage du territoire occupé par celles-ci jusqu'à atteindre les différentes cibles fixées arbitrairement à 9%, 7% et 5%. Malgré que le minimum de coupes d'âge 6-20 ans observé au cours du suivi était de 1,6 %, aucune valeur inférieure à 5% de coupes 6-20 ans n'a été utilisée, car des analyses *a priori* suggéraient des valeurs estimées d'abondance relative de coyotes, d'orignaux et d'ours noirs peu probable sous ce

seuil. Nous avons donc limité nos cibles de restauration d'habitat à ces trois valeurs (9%, 7% et 5% de coupes 6-20 ans dans l'aire d'étude) afin d'éviter une extrapolation erronée des variables indépendantes (c.-à-d. orignal, coyote et ours) et respecter les limites du modèle linéaire multiple servant à prédire les valeurs de recrutement.

### ***Restauration de l'habitat combinée à une diminution régionale de coyotes (#5)***

Ce scénario simule une combinaison de deux scénarios de conservation appliqués simultanément, soit une restauration d'habitat avec une cible à 9% du pourcentage du territoire occupé par les coupes 6-20 ans d'ici 20 ans et une diminution annuelle supplémentaire de 25% du proxy d'abondance régionale de coyote. Nous avons utilisé la même démarche que pour le scénario #5, mais avons multiplié la valeur de coyote estimée selon le modèle par 75% afin de soustraire 25% des coyotes prédits.

## **RÉSULTATS**

Mis à part le positionnement des individus dans le paysage au début des simulations, les modèles du groupe Albert et celui du Logan sont méthodologiquement identiques. Le modèle étant paramétré pour que les variables spatiales aient le plus faible impact possible, les résultats de probabilité d'extinction résultant des différents scénarios sont donc théoriquement identiques pour ces deux secteurs. Par souci d'espace, nous avons donc décidé de ne présenter qu'une série de résultats pour les secteurs Albert et Logan.

### ***Recrutement estimé selon les variables indépendantes à leurs niveaux actuels (#1)***

En utilisant la valeur de recrutement estimée à partir des valeurs actuelles des différentes variables indépendantes du modèle (c.-à-d. abondance relative d'originaux, de coyotes et d'ours), le modèle prédit une probabilité d'extinction de 0,29 pour le groupe des McGerrigle et de 0,72 pour les groupes Albert/Logan sur un horizon de 50 ans (Tableau 3.3; Figure 3.3). Il importe d'interpréter les résultats des scénarios de manière relative, c.-à-d. les uns par rapport aux autres, plutôt que de manière absolue; ainsi, pour le reste des scénarios, le point de référence sera le scénario #1, issu de nos modèles démographiques.

### ***Diminution régionale de coyotes (#2)***

Une diminution de la valeur de l'indice relatif d'abondance régionale de coyotes influence à la baisse la probabilité d'extinction pour les différents secteurs sur un horizon de 50 ans par rapport au scénario #1, avec une probabilité d'extinction inférieure à 0,03 pour les trois intensités de réduction des coyotes dans les McGerrigle et inférieure à 0,44 pour Albert/Logan, avec le plus grand effet obtenu suite à la réduction la plus importante (Tableau 3.3; Figure 3.3).

### ***Diminution régionale d'orignaux (#3)***

Une diminution de l'indice relatif d'abondance régionale d'orignaux influence à la baisse la probabilité d'extinction des trois secteurs (Tableau 3.3). Cette diminution de probabilité d'extinction ne semble pas être proportionnelle à la baisse de l'indice relatif d'abondance régionale d'orignaux (Figure 3.3); en effet, une diminution de 10% d'abondance d'orignaux induit une diminution de la probabilité d'extinction de 55% pour le groupe des McGerrigle et de 22% pour le groupe du Albert/Logan. L'effet le plus important est lié à une diminution de 25% d'abondance d'orignaux, qui provoque une baisse de la probabilité d'extinction de 86% pour le groupe des McGerrigle et de 20% pour le groupe du Albert/Logan. Finalement, l'effet le moins important est obtenu suite à une diminution plus draconienne de 50% de l'indice relatif d'abondance régionale d'orignaux, qui s'accompagne d'une baisse de seulement 17% pour le groupe des McGerrigle et de 0,04% pour le groupe du Albert/Logan (Tableau 3.3).

### ***Restauration de l'habitat (#4)***

Une diminution de la proportion de l'aire d'étude occupée par des parterres de coupes âgés de 6-20 ans induit des résultats variés selon les différents niveaux de coupes simulés et, fait intéressant, l'ampleur de l'effet est inversement proportionnelle au niveau de la cible. Ainsi, une cible de 9% (contrairement aux ~11,21% actuellement observé) diminue la probabilité d'extinction de 38% pour McGerrigle et de 20% pour Albert/Logan par rapport aux valeurs du scénario #1 (c.-à-d. le scénario de référence). Pousser la réduction de la proportion de coupes jusqu'à atteindre une cible de 7% influence peu la probabilité d'extinction des caribous aux monts Albert/Logan et aux monts McGerrigle, avec des diminutions respectives de la probabilité relative d'extinction de seulement 1% et 8%.

### ***Restauration de l'habitat combinée à une diminution régionale de coyotes (#5)***

L'approche la plus prometteuse identifiée parmi les scénarios testés consiste en une diminution de la proportion de coupes 6-20 ans jusqu'à l'atteinte de 9% de représentation dans l'aire d'étude combinée à une diminution supplémentaire de 25% de l'indice relatif d'abondance régionale de coyotes, en sus de la diminution intrinsèquement induite par l'abaissement de la proportion de coupes; ainsi, la probabilité d'extinction par rapport au scénario #1 diminue de manière notable, soit de 97% pour les caribous des McGerrigle et de 75% pour ceux des monts Albert/Logan. Ainsi, la probabilité relative d'extinction modélisée est minimale pour le groupe des McGerrigle, soulignant que la restauration d'habitat offre une protection supplémentaire (et pérenne) au contrôle du coyote, qui lui s'avère la stratégie la plus prometteuse lorsqu'appliquée seule, quoiqu'à un niveau beaucoup plus important que ce qui est observé présentement, tout en nécessitant d'être répétée.

## **DISCUSSION**

Nous avons utilisé les analyses de viabilité de population pour modéliser l'effet potentiel d'une diversité de stratégies de conservation appliquée à une population de caribou menacée par la compétition apparente afin d'identifier la ou les stratégies maximisant la viabilité de cette population. En s'appuyant sur notre modélisation de la probabilité d'extinction de la population d'ici 50 ans, nos résultats suggèrent que la viabilité de la population de caribous de la Gaspésie-Atlantique est maximisée par une diminution ciblée et soutenue de l'abondance régionale de coyotes à l'échelle de la péninsule gaspésienne tout entière. Cette stratégie apparaît d'autant plus efficace lorsqu'elle est employée de concert avec un scénario de restauration d'habitat. De plus, nous avons observé une certaine variabilité de réponse aux différentes stratégies de conservation en fonction des secteurs (McGerrigle vs Albert/Logan), le secteur McGerrigle réagissant généralement plus positivement et avec l'effet le plus marqué aux différents scénarios de conservation. Ces différences sont possiblement dues au faible nombre d'effectif de ces secteurs (~7 femelles adultes chacun). Ces petits effectifs augmentent le risque associé à la stochasticité démographique (Morris et Doak 2002) où des événements de mortalité pourraient influencer négativement les potentiels effets positifs de stratégies de conservation sur la probabilité d'extinction.

### ***Diminution régionale de coyotes***

Parmi les scénarios centrés sur le mécanisme de compétition apparente, ceux préconisant une diminution de l'abondance régionale relative de coyotes offraient le meilleur potentiel de diminution de la probabilité d'extinction de la population de caribous. En plus de s'attaquer à la cause proximale du déclin de la population (c.-à-d. la prédation sur les faons), les scénarios de diminution de l'abondance régionale de coyotes ciblent le principal prédateur en importance dans ce système d'étude (Crête et Desrosiers 1995; Chapitre 1). L'effet positif de la diminution d'abondance du principal prédateur sur le recrutement des faons dans un contexte de compétition apparente impliquant le caribou a été observé dans d'autres études (Hayes *et al.* 2003; Hervieux *et al.* 2014) où le principal prédateur était par contre presque exclusivement le loup gris. La réponse démographique du caribou à de tels programmes de contrôle s'avère toutefois variable, mais généralement positive, d'une étude à l'autre. À ce titre, Hayes *et al.* (2003) ont retiré près de 70% de la population de loup dans leur aire d'étude située au Yukon, stimulant une augmentation du recrutement de caribou de 15 faons par 100 femelles adultes avant contrôle à 42 faons par 100 femelles adultes après intervention, soit une augmentation de 180%. En Alberta, Hervieux *et al.* (2014) ont quant à eux retiré entre 40%-50% de la population initiale de loup sur une période de 8 années, faisant augmenter le recrutement de 12 à 19 faons par 100 femelles adultes. Le loup gris est toutefois reconnu comme un prédateur relativement productif qui répondrait à l'exploitation, tel que le contrôle de prédateur, par l'accroissement de l'immigration provenant de territoires adjacents (Peterson *et al.* 1984; Adams *et al.* 2008) mais également par une hausse de la reproduction (Smietana et Wajda 1997). La réponse du coyote au prélèvement est moins connue, mais étant un prédateur également considéré productif (Knowlton 1972; Bekoff et Gese 2003) et avec une grande capacité de dispersion (Mosnier *et al.* 2008), il est fort probable qu'il réagisse de manière analogue au loup. Or, un prélèvement inférieur à ~30-40% d'une population de loup n'affecterait pas ou peu sa démographie (Peterson *et al.* 1984). Nos résultats suggèrent des effets positifs sur le recrutement du caribou avec des retraits de coyotes aussi faibles que 15% de l'abondance régionale. Basée sur l'intensité des opérations de contrôle des prédateurs observées ailleurs (Hayes *et al.* 2003; Hervieux *et al.* 2014) et en tenant compte que nous n'avons pas testé le retrait réel d'individus, il est plausible que nos simulations surestiment l'effet bénéfique d'un retrait de coyotes en ne considérant pas la réponse fonctionnelle et numérique de ce prédateur au prélèvement.

### ***Restauration de l'habitat combinée à une diminution régionale de coyotes***

Le scénario de diminution de coupes 6-20 ans combiné à un contrôle de l'abondance des coyotes (scénario #6) s'avère un scénario alternatif offrant des résultats très prometteurs, presque comparables à ceux issus du scénario basé sur le seul contrôle de coyotes. L'avantage marqué de ce scénario repose sur la diminution du nombre de coyotes à prélever (p. ex. par un programme de contrôle des prédateurs) pour atteindre une probabilité d'extinction donnée. Dans ce scénario, une grande partie de la diminution de l'abondance régionale de coyote se fait indirectement par la diminution de la qualité d'habitat en réduisant la proportion du territoire occupé par les parterres de coupes 6-20 ans. Par contre, dans le scénario faisant uniquement intervenir la diminution d'abondance de coyote, la totalité de la réduction d'abondance régionale de coyote doit être effectuée directement par un programme de contrôle des prédateurs. En effet, en combinant le contrôle des prédateurs et la restauration d'habitat, c'est 24,8% (Tableau 3.2) de l'abondance initiale de coyote qui diminue indirectement par le biais d'une diminution du territoire occupé par les parterres de coupes 6-20 ans. Le nombre de coyotes supplémentaire à retirer annuellement pour réduire de 25% l'abondance résiduelle de coyotes correspond à seulement 17,2% du proxy de la population initiale de coyotes (Tableau 3.2). Ultimement, dans un scénario faisant conjointement intervenir une restauration d'habitat et un contrôle des prédateurs, il faudrait retirer ~ 32% moins de coyotes par rapport à un scénario faisant uniquement intervenir le contrôle de coyotes.

### ***Restauration de l'habitat et diminution régionale d'orignaux***

Nos simulations suggèrent que les scénarios favorisant uniquement une diminution de la proie principale (c.-à-d. l'orignal; scénario #3) ou de restauration d'habitat (scénario #4) se sont avérés moins performants pour diminuer la probabilité d'extinction de la population de caribous. Toutefois, pour ces deux scénarios, certains niveaux d'intervention avaient tout de même un effet notable sur la probabilité d'extinction de la population (p. ex. une diminution de 25% du proxy d'abondance d'orignaux) alors que d'autres contribuaient à fragiliser la population de caribous (p. ex. l'atteinte d'une cible de 5% du territoire occupé par les coupes 6-20 ans). Les résultats contrastés issus de ces scénarios pourraient en partie être expliqués par les relations interspécifiques complexes existantes entre les différentes composantes du système d'étude régi par un mécanisme de compétition apparente (voir les interactions mises en évidence au Chapitre 1). Par exemple, pour un scénario de restauration de l'habitat avec une

cible de 5% du territoire occupé par les parterres de coupes 6-20 ans, la valeur du proxy d'abondance d'originaux représente 28% de la valeur du scénario de référence. Or, pour ce même scénario, la valeur du proxy d'abondance de coyotes représente 56% de la valeur du scénario de référence. Ces résultats, de concert avec notre compréhension du système à l'étude et le caractère généraliste du coyote, suggèrent un potentiel mécanisme de changement de proie (*lib.* « *prey switching* »; Murdoch 1969; Holt 1977). Ainsi, à de faibles abondances d'originaux, le coyote ciblerait davantage le caribou, diminuant ainsi le recrutement observé. Ce genre de mécanisme s'observerait dans des scénarios de diminutions importantes de la représentation des parterres de coupes (p. ex. : scénario #4). La réponse numérique du principal prédateur (c.-à-d. le coyote) dans le système ne semble donc pas être proportionnelle à celle de la principale proie (c.-à-d. l'original) surtout en tenant compte que le coyote s'implantait dans la péninsule dans les premières années, ce qui peut influencer son abondance tout autant que l'abondance de proie ou les modifications d'habitat.

Le principal prédateur dans le mécanisme de compétition apparente affectant la majorité des populations de caribous des bois en Amérique du Nord est le loup gris (Bergerud 1974; Seip 1992; Wittmer *et al.* 2005). En Gaspésie, le principal prédateur est actuellement le coyote (Crête et Desrosiers 1995; Ouellet *et al.* 1996; Chapitre 1). L'extirpation du loup gris au début du 20<sup>e</sup> siècle, les modifications d'habitat et l'augmentation du cheptel de cerf de Virginie ont favorisé la colonisation de la péninsule Gaspésienne par le coyote depuis le début des années 70 (George 1976; Larivière & Crête 1992). Or, au cours des dernières décennies, l'abondance régionale de coyotes semble avoir été favorisée par l'abondance d'originaux, mais n'est probablement pas limitée par celle-ci (Chapitre 1). Les coyotes en Gaspésie se nourrissent principalement des carcasses d'originaux morts durant l'hiver ou par la chasse (Boisjoly *et al.* 2010) et non par prédation. Le coyote est un prédateur plus petit et s'attaquant à des proies de moindre taille que le loup gris (Bekoff et Gese 2003). Nous croyons que les stratégies de conservation favorisant une baisse de l'abondance de la proie principale ne produisent pas les résultats escomptés considérant que le lien entre le coyote et l'original n'est pas aussi fort qu'entre le loup et ses proies principales dans un mécanisme de compétition apparente.

Sans identifier les scénarios de restauration d'habitat comme étant plus performants que ceux de diminution de la proie principale, nous argumentons tout de même que de telles stratégies seraient plus appropriées que celles de diminution de la proie principale. Le coyote sélectionne tout au long de l'année les jeunes peuplements en régénération (p.ex. coupes 6-20 ans), consolidant un lien étroit avec les perturbations anthropiques en forêt boréale (Richer *et al.* 2002; Boisjoly *et al.* 2010). Or, une

réduction de la proportion du territoire occupée par les coupes 6-20 ans pourrait diminuer indirectement l'abondance d'originaux, mais potentiellement également de nombreux attributs favorables aux deux autres ressources alimentaires principales du coyote en Gaspésie, soit le lièvre d'Amérique (*Lepus americanus*) et les petits fruits (Boisjoly *et al.* 2010). La réduction de la proportion de territoire occupé par les coupes 6-20 ans s'attaquerait donc à la cause ultime du déclin de la population de caribous (Wittmer *et al.* 2007; St-Laurent *et al.* 2009). Cette stratégie aurait, selon nous, un meilleur potentiel que la diminution de proie principale pour diminuer l'abondance régionale de coyote dans l'aire d'étude. Notre méthodologie n'incorpore toutefois pas l'ensemble de ces composantes et ne nous permet pas de détecter l'ensemble des impacts potentiels sur la probabilité d'extinction. À titre d'exemple, un des grands attraits des forêts résineuses matures pour le caribou montagnard est sa productivité en lichens arboricoles (Stone *et al.* 2008), une ressource alimentaire d'importance en hiver (Rominger *et al.* 1996; Terry *et al.* 2000). Or, suite à un prélèvement forestier intensif, le lichen arboricole peut prendre de 90 à 100 ans avant de régénérer une biomasse équivalente à celle retrouvée avant la coupe (Stone *et al.* 2008). Cette inertie temporelle n'est pas considérée dans nos modèles et pourrait contribuer à sous-estimer les résultats des scénarios de restauration d'habitat.

## IMPLICATIONS POUR LA CONSERVATION

Nos résultats portent à recommander l'intensification rapide et immédiate du programme de contrôle de prédateurs dans la péninsule gaspésienne, plus spécifiquement au niveau des coyotes. Ce programme devra être soutenu aussi longtemps qu'une solution s'attaquant à la cause ultime du mécanisme de compétition apparente (c.-à-d. les modifications d'habitat) ne sera pas mise en place. Il a été démontré que l'abondance de prédateurs peut rapidement revenir aux valeurs observées avant contrôle suite à l'arrêt du programme de prélèvement de prédateurs (Hayes & Harestad 2000; Wittmer *et al.* 2013). Afin d'optimiser un tel programme, le retrait devrait être réalisé en priorité à proximité de l'aire de concentration des caribous (c.-à-d. l'habitat légal) afin de prélever les coyotes susceptibles d'atteindre les caribous. De plus, nous suggérons d'intensifier le prélèvement de coyotes avant et pendant la mise bas du caribou, soit de janvier à juillet, afin de diminuer la pression de prédation plus spécifiquement durant la période de vulnérabilité des faons. Également, d'autres mesures de diminution de l'abondance régionale de coyote pourraient être envisagées (p. ex. valorisation de la chasse sportive aux coyotes) afin de prévenir l'immigration potentielle de coyote dans l'aire de distribution du caribou de la Gaspésie. Sans un estimé précis de l'abondance de coyotes à l'échelle de la péninsule gaspésienne (p. ex. un programme de capture-marquage-recapture), il est pratiquement impossible d'estimer le

nombre de coyotes à prélever annuellement pour atteindre les différentes cibles utilisées dans les scénarios de conservation. Par contre, selon nos analyses et nos observations du système à l'étude, nous considérons insuffisant le nombre de coyotes actuellement prélevés et suggérons une intensification considérable du retrait de coyotes.

Notre étude a permis de démontrer les avantages des analyses de viabilité dans l'orientation de la prise de décision pour la conservation d'espèces menacées. De plus, nous avons également mis en évidence l'importance d'une méthodologie adaptée au système d'étude et aux relations interspécifiques particulières à celui-ci dans l'évaluation de scénarios de conservation.

## RÉFÉRENCES

- ADAMS, L. G., R. O. STEPHENSON, B. W. DALE, R. T. AHGOOK, & D. J. DEMMA. 2008. Population dynamics and harvest characteristics of wolves in the central Brooks Range, Alaska. *Wildlife monographs* 170:1-25.
- AKÇAKAYA, H. R. & P. SJÖGREN-GULVE. 2000. Population viability analyses in conservation planning: an overview. *Ecological Bulletins* 48:9-21.
- BALLARD, W. B., P. R. KRAUSMAN, S. BOE, S. CUNNINGHAM, & H. A. WHITLAW. 2000. Short-term response of Gray Wolves, *Canis lupus*, to wildfire in Northwestern Alaska. *Canadian field-naturalist* 114:241-247.
- BANFIELD, A. W. F. 1961. A revision of the reindeer and caribou genus *Rangifer*. Queen's Printer. 137 p.
- BASTILLE- ROUSSEAU, G., J. R. POTTS, J. A. SCHAEFER, M. A. LEWIS, E. H. ELLINGTON, N. D. RAYL, S. P. MAHONEY, and D. L. MURRAY. 2015. Unveiling trade-offs in resource selection of migratory caribou using a mechanistic movement model of availability. *Ecography* 38:1049-1059.
- BASTILLE-ROUSSEAU, G., N. D. RAYL, E. H. ELLINGTON, J. A. SCHAEFER, M. J. PEERS, M. A. MUMMA, S. P. MAHONEY, and D. L. MURRAY. 2016. Temporal variation in habitat use, co-occurrence, and risk among generalist predators and a shared prey. *Canadian Journal of Zoology* 94:191-198.
- BAUDUIN, S., E. MCINTIRE, M.-H. ST-LAURENT & S. CUMMING. 2016. Overcoming challenges of sparse telemetry data to estimate caribou movement. *Ecological Modeling* 335:24-34.
- BEAUCHESNE, D., CADOTTE, M., DUSSAULT, C. & ST-LAURENT, M.-H. 2014. Revue de littérature critique sur le contrôle des prédateurs dans un contexte de conservation du caribou forestier au Québec. Rapport scientifique présenté au ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs (MFFP), Rimouski (Québec). 44 p. + vii.
- BEISSINGER, S. R. & D. R. MCCULLOUGH ed. 2002. Population viability analysis. University of Chicago Press, London. 577 p.
- BEKOFF, M. & E. M. GESE. 2003. Coyote *Canis latrans*. Pages 467-481 *dans* G. A. Feldhamer, B. C. Thompson, and J. A. Chapman, editors. *Wild mammals of North America: biology, management, and conservation*. JHU Press.
- BERGERUD, A. T. 1971. The population dynamics of Newfoundland caribou. *Wildlife monographs* 25:3-55.
- BERGERUD, A. T. 1974. Decline of caribou in North America following settlement. *The Journal of Wildlife Management* 38:757-770.

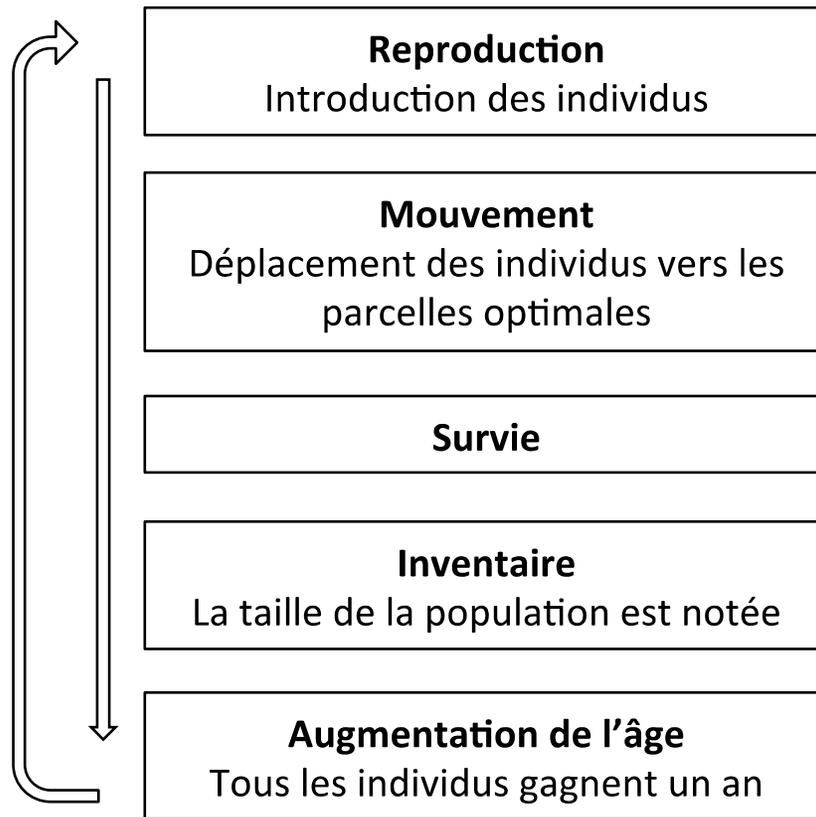
- BERGERUD, A. T. 1983. Prey switching in a simple ecosystem. *Scientific American* 249:130-141.
- BERGERUD, A. & J. ELLIOT. 1986. Dynamics of caribou and wolves in northern British Columbia. *Canadian Journal of Zoology* 64:1515-1529.
- BERGERUD, A. & W. MERCER. 1989. Caribou introductions in eastern North America. *Wildlife Society Bulletin* 17:111-120.
- BOISJOLY, D., J. P. OUELLET, & R. COURTOIS. 2010. Coyote habitat selection and management implications for the Gaspésie caribou. *The Journal of Wildlife Management* 74:3-11.
- BOYCE, M. S. 1992. Population viability analysis. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23:481-506.
- BROOK, B. W., J. J. O'GRADY, A. P. CHAPMAN, M. A. BURGMAN, H. R. AKÇAKAYA, & R. FRANKHAM. 2000. Predictive accuracy of population viability analysis in conservation biology. *Nature* 404:385-387.
- CÔTÉ, S. D., T. P. ROONEY, J.-P. TREMBLAY, C. DUSSAULT, & D. M. WALLER. 2004. Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35:113-147.
- CRÊTE, M. & R. LEMIEUX. 1994. Dynamique de population des coyotes colonisant la péninsule gaspésienne. Ministère de l'environnement et de la faune, Direction de la faune et des habitats. Québec. 33 p.
- CRÊTE, M. & A. DESROSIERS. 1995. Range expansion of coyotes, *Canis latrans*, threatens a remnant herd of caribou, *Rangifer tarandus*, in southeastern Quebec. *Canadian field-naturalist* 109:227-235.
- DeCESARE, N., M. HEBBLEWHITE, H. ROBINSON, & M. MUSIANI. 2010. Endangered, apparently: the role of apparent competition in endangered species conservation. *Animal Conservation* 13:353-362.
- DUSSAULT, C., J. P. OUELLET, R. COURTOIS, J. HUOT, L. BRETON, & H. JOLICOEUR. 2005. Linking moose habitat selection to limiting factors. *Ecography* 28:619-628.
- ENVIRONNEMENT CANADA. 2011. Évaluation scientifique aux fins de la désignation de l'habitat essentiel de la population boréale du caribou des bois (*Rangifer tarandus caribou*) au Canada : Mise à jour 2011, Ottawa. 116 p. et annexes.
- ENVIRONNEMENT CANADA. 2012. Programme de rétablissement du caribou des bois (*Rangifer tarandus caribou*), population boréale, au Canada. Série de Programmes de rétablissement de la Loi sur les espèces en péril, Environnement Canada, Ottawa. xii + 152 p.
- FESTA-BIANCHET, M., J. RAY, S. BOUTIN, S. CÔTÉ, & A. GUNN. 2011. Conservation of caribou (*Rangifer tarandus*) in Canada: an uncertain future. *Canadian Journal of Zoology* 89:419-434.
- FORDHAM, D. A., K. T. SHOEMAKER, N. H. SCHUMAKER, H. R. AKÇAKAYA, N. CLISBY, & B. W. BROOK. 2014. How interactions between animal movement and landscape processes modify local range dynamics and extinction risk. *Biology letters* 10:20140198.

- FULLER, T. K. & L. B. KEITH. 1981. Woodland caribou population dynamics in northeastern Alberta. *The Journal of Wildlife Management* 45:197-213.
- GAILLARD, J.-M., M. FESTA-BIANCHET, N. YOCCOZ, A. LOISON, & C. TOIGO. 2000. Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31:367-393.
- GAUDRY, W. 2013. Impacts des structures anthropiques linéaires sur la sélection d'habitat du caribou, de l'ours noir et du coyote en Gaspésie. Mémoire M. Sc., Université du Québec à Rimouski, Rimouski, 95 p.
- GAUTHIER, C. 1980. Contribution à l'étude des caribous de la Gaspésie (tendance de la population et productivité), décembre 1980. Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche du Québec, Direction générale de la faune, Québec, 10 p.
- GEORGES, S. 1976. A range extension of the coyote in Quebec. *Canadian field-naturalist* 90:78-7.
- GORDON, I. J., A. J. HESTER, & M. FESTA-BIANCHET. 2004. Review: the management of wild large herbivores to meet economic, conservation and environmental objectives. *Journal of Applied Ecology* 41:1021-1031.
- HAYES, R. A. AND A. S. HARESTAD. 2000. Demography of a recovering wolf population in the Yukon. *Canadian Journal of Zoology* 78:36-48.
- HAYES, R. D., R. FARNELL, R. M. WARD, J. CAREY, M. DEHN, G. W. KUZYK, A. M. BAER, C. L. GARDNER, & M. O'DONOGHUE. 2003. Experimental reduction of wolves in the Yukon: ungulate responses and management implications. *Wildlife monographs* 78:36-48.
- HERVIEUX, D., M. HEBBLEWHITE, N. DECESARE, M. RUSSELL, K. SMITH, S. ROBERTSON, & S. BOUTIN. 2013. Widespread declines in woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) continue in Alberta. *Canadian Journal of Zoology* 91:872-882.
- HERVIEUX, D., M. HEBBLEWHITE, D. STEPNIISKY, M. BACON, & S. BOUTIN. 2014. Managing wolves (*Canis lupus*) to recover threatened woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) in Alberta. *Canadian Journal of Zoology* 92:1029-1037.
- HOLT, R. D. 1977. Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theoretical population biology* 12:197-229.
- HUBER, P. R., S. E. GRECO, N. H. SCHUMAKER, & J. HOBBS. 2014. *A priori* assessment of reintroduction strategies for a native ungulate: using HexSim to guide release site selection. *Landscape Ecology* 29:689-701.
- KNOWLTON, F. F. 1972. Preliminary interpretations of coyote population mechanics with some management implications. *The Journal of Wildlife Management* 36:369-382.
- LALONDE, M., 2015. Inventaire aérien de la population de caribou de la Gaspésie (*Rangifer tarandus caribou*) – Automne 2014. Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Secteur de la faune et des parcs, Direction de la gestion de la faune de la Gaspésie – Îles-de-la-Madeleine. 19 p.

- LARIVIÈRE, S. & M. CRÊTE. 1992. Causes et conséquences de la colonisation du Québec par le coyote (*Canis latrans*). Ministère du loisir, de la chasse et de la pêche, Direction de la gestion des espèces et des habitats.
- LARSON, M. A., F. R. THOMPSON, J. J. MILLSPAUGH, W. D. DIJAK, & S. R. SHIFLEY. 2004. Linking population viability, habitat suitability, and landscape simulation models for conservation planning. *Ecological Modelling* 180:103-118.
- LATHAM, A. D. M., M. C. LATHAM, N. A. MCCUTCHEN, & S. BOUTIN. 2011a. Invading white-tailed deer change wolf-caribou dynamics in northeastern Alberta. *The Journal of Wildlife Management* 75:204-212.
- LATHAM, A. D. M., M. C. LATHAM, M. S. BOYCE, & S. BOUTIN. 2011b. Movement responses by wolves to industrial linear features and their effect on woodland caribou in northeastern Alberta. *Ecological Applications* 21:2854-2865.
- LECLERC, M., C. DUSSAULT, & M.-H. ST-LAURENT. 2014. Behavioural strategies towards human disturbances explain individual performance in woodland caribou. *Oecologia* 176:297-306.
- MOISAN, G. 1957. Le caribou de Gaspé III. Analyse de la population et plan d'aménagement. *Le naturaliste canadien* 84:5-27.
- MORRIS, W. F. & D. F. DOAK. 2002. *Quantitative conservation biology: the Theory and Practice of Population Viability Analysis*. Sinauer Associates Sunderland, Massachusetts, USA. 480 p.
- MOSNIER, A., J.-P. OUELLET, L. SIROIS, & N. FOURNIER. 2003. Habitat selection and home-range dynamics of the Gaspé caribou: a hierarchical analysis. *Canadian Journal of Zoology* 81:1174-1184.
- MOSNIER, A., D. BOISJOLY, R. COURTOIS, & J.-P. OUELLET. 2008. Extensive predator space use can limit the efficacy of a control program. *The Journal of Wildlife Management* 72:483-491.
- MURDOCH, W. W. 1969. Switching in general predators: experiments on predator specificity and stability of prey populations. *Ecological Monographs* 39:335-354.
- NELLEMAN, C., I. VISTNES, P. JORDHØY, O. G. STØEN, B. P. KALTENBORN, F. HANSSSEN, & R. HELGESEN. 2010. Effects of recreational cabins, trails and their removal for restoration of reindeer winter ranges. *Restoration Ecology* 18:873-881.
- OUELLET, J.-P., J. FERRON, & L. SIROIS. 1996. Space and habitat use by the threatened Gaspé caribou in southeastern Quebec. *Canadian Journal of Zoology* 74:1922-1933.
- PETERSON, R. O., J. D. WOOLINGTON, & T. N. BAILEY. 1984. Wolves of the Kenai peninsula, Alaska. *Wildlife Monographs* 88:3-52.
- POTVIN, F., L. BRETON, & R. COURTOIS. 2005. Response of beaver, moose, and snowshoe hare to clear-cutting in a Quebec boreal forest: a reassessment 10 years after cut. *Canadian Journal of Forest Research* 35:151-160.

- REED, J. M., L. S. MILLS, J. B. DUNNING, E. S. MENGES, K. S. MCKELVEY, R. FRYE, S. R. BEISSINGER, M. C. ANSTETT, & P. MILLER. 2002. Emerging issues in population viability analysis. *Conservation Biology* 16:7-19.
- REMPEL, R. S., P. C. ELKIE, A. R. RODGERS, & M. J. GLUCK. 1997. Timber-management and natural-disturbance effects on moose habitat: landscape evaluation. *The Journal of Wildlife Management* 61:517-524.
- RETTIE, W. J. & F. MESSIER. 1998. Dynamics of woodland caribou populations at the southern limit of their range in Saskatchewan. *Canadian Journal of Zoology* 76:251-259.
- RICHER, M.-C., M. CRÊTE, J.-P. OUELLET, L.-P. RIVEST, & J. HUOT. 2002. The low performance of forest rural coyotes in northeastern North America: inequality between presence and availability of prey. *Ecoscience* 9:44-54.
- RØED, K. H., M. A. FERGUSON, M. CRÊTE, & T. A. BERGERUD. 1991. Genetic variation in transferrin as a predictor for differentiation and evolution of caribou from eastern Canada. *Rangifer* 11:65-74.
- ROMINGER, E. M., C. T. ROBBINS, and M. A. EVANS. 1996. Winter foraging ecology of woodland caribou in northeastern Washington. *The Journal of Wildlife Management* 60:719-728.
- SCHUMAKER, N.H. 2015. HexSim (Version 3.0). U.S. Environmental Protection Agency, Environmental Research Laboratory, Corvallis, Oregon, USA. [www.hexsim.net](http://www.hexsim.net)
- SCHWARTZ, C. C. & A. W. FRANZMANN. 1991. Interrelationship of black bears to moose and forest succession in the northern coniferous forest. *Wildlife monographs* 113:3-58.
- 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.
- SERROUYA, R., M. J. WITTMANN, B. N. MCLELLAN, H. U. WITTMER, & S. BOUTIN. 2015. Using predator-prey theory to predict outcomes of broadscale experiments to reduce apparent competition. *The American Naturalist* 185:665-679.
- SHAFFER, M. L. 1981. Minimum population sizes for species conservation. *BioScience* 31:131-134.
- ŚMIETANA, W. & J. WAJDA. 1997. Wolf number changes in Bieszczady National Park, Poland. *Acta theriologica* 42:241-252.
- ST-LAURENT, M.-H., J.-P. OUELLET, A. MOSNIER, D. BOISJOLY, & R. COURTOIS. 2009. Le parc national de la Gaspésie est-il un outil de conservation efficace pour maintenir une population menacée de caribou? *Le naturaliste canadien* 133:6-14.
- STONE, I., J.-P. OUELLET, L. SIROIS, M.-J. ARSENEAU, & M.-H. ST-LAURENT. 2008. Impacts of silvicultural treatments on arboreal lichen biomass in balsam fir stands on Québec's Gaspé Peninsula: Implications for a relict caribou herd. *Forest Ecology and Management* 255:2733-274

- STUART-SMITH, A. K., C. J. BRADSHAW, S. BOUTIN, D. M. HÉBERT, & A. B. RIPPIN. 1997. Woodland caribou relative to landscape patterns in northeastern Alberta. *The Journal of Wildlife Management* 61:622-633.
- TERRY, E. L., B. N. MCLELLAN, and G. S. WATTS. 2000. Winter habitat ecology of mountain caribou in relation to forest management. *Journal of Applied Ecology* 37:589-602.
- THOMAS, D. C., S. J. BARRY, & H. P. KILIAAN. 1989. Fetal sex ratios in caribou: maternal age and condition effects. *The Journal of Wildlife Management* 53:885-890.
- VALKENBURG, P., M. E. MCNAY, & B. W. DALE. 2004. Calf mortality and population growth in the Delta caribou herd after wolf control. *Wildlife Society Bulletin* 32:746-756.
- VORS, L. S. & M. S. BOYCE. 2009. Global declines of caribou and reindeer. *Global Change Biology* 15:2626-2633.
- WITTMER, H. U., A. R. SINCLAIR, & B. N. MCLELLAN. 2005. The role of predation in the decline and extirpation of woodland caribou. *Oecologia* 144:257-267.
- WITTMER, H. U., B. N. MCLELLAN, R. SERROUYA, & C. D. APPS. 2007. Changes in landscape composition influence the decline of a threatened woodland caribou population. *Journal of Animal Ecology* 76:568-579.
- WITTMER, H. U., R. N. AHRENS, & B. N. MCLELLAN. 2010. Viability of mountain caribou in British Columbia, Canada: effects of habitat change and population density. *Biological Conservation* 143:86-93.
- WITTMER, H. U., R. SERROUYA, L. M. ELBROCH, & A. J. MARSHALL. 2013. Conservation strategies for species affected by apparent competition. *Conservation Biology* 27:254-260.
- WU, J., 2009. Ecological dynamics in fragmented landscapes. *dans* Levin, S. (Ed.), *Princeton Guide to Ecology*. Princeton University Press, Princeton, pp. 438–444.



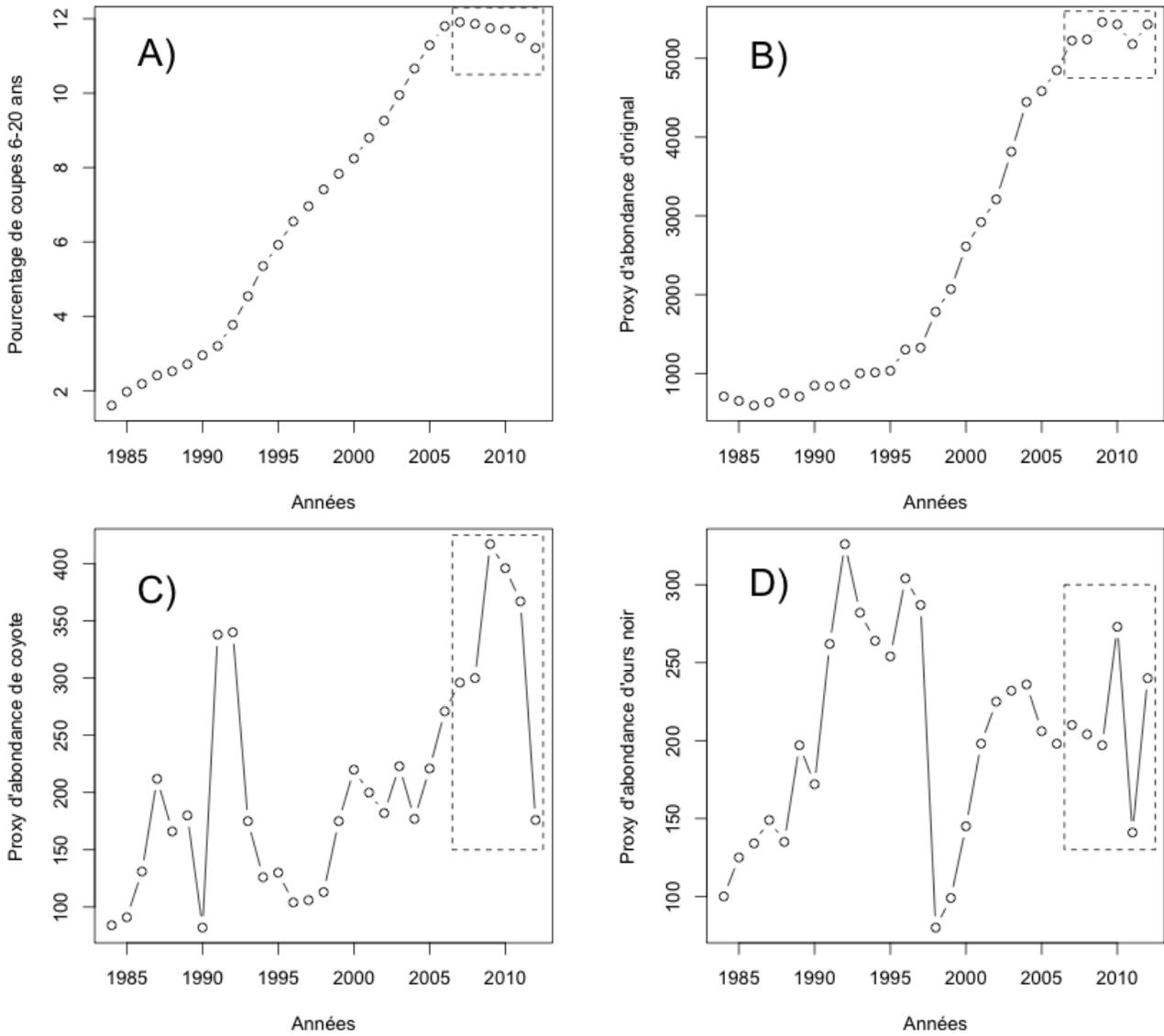
**Figure 3.1** Représentation schématique du modèle d'analyse de viabilité utilisé pour modéliser la dynamique de la population de caribou de la Gaspésie sous la plateforme HexSim.

**Tableau 3.1** Valeurs des paramètres utilisés dans les scénarios d'analyses de viabilité de populations HexSim pour chacun des trois groupes.

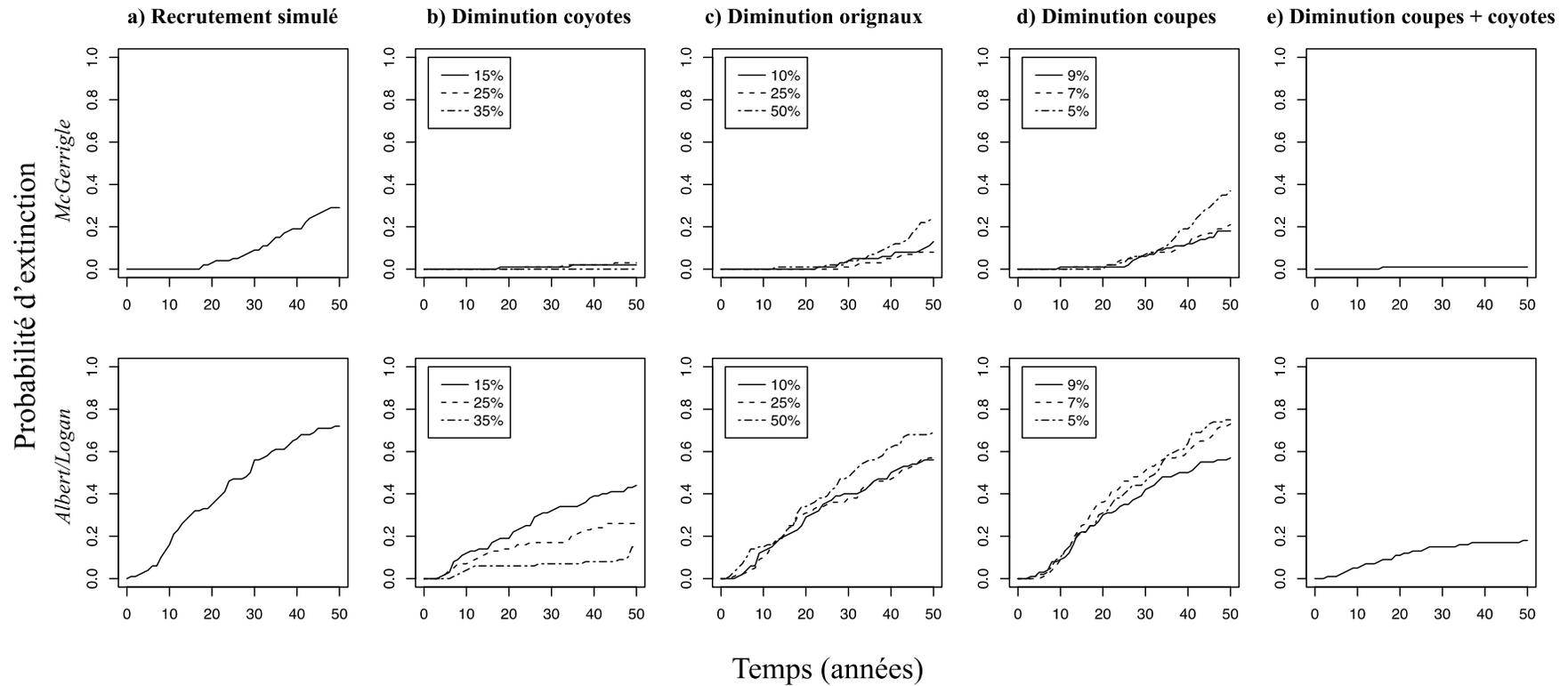
<b>Variables</b>	<b>Albert</b>	<b>Logan</b>	<b>McGerrigle</b>
Taille initiale (femelles)	7	7	34
Âge maximal	16 ans		
Classes d'âge	Juvéniles (<1,5); Adultes (1,5 - 15,5); Sénescents (15,5 - 16,5)		
Ind. Max/groupe	1 000 ind.		
Superficie disponible	10 000 hectares		
Survie adultes	0,87 ± 0,09		
Recrutement	Variables selon scénarios		

**Tableau 3.2** Valeurs ( $\pm$  écart-type) utilisées pour calculer le nombre de faons femelles : femelle adulte attendue en fonction des différents scénarios de conservation appliqués à la population de caribous de la Gaspésie.

<i>Variables</i>	<b>Scénario #1</b>	<b>Scénario #2</b>			<b>Scénario #3</b>			<b>Scénario #4</b>			<b>Scénario #5</b>
		85%	75%	65%	90%	75%	50%	9%	7%	5%	
Coupes 6-20 ans	-		-			-		9%	7%	5%	9% - 25% coy
Original	5328,67 $\pm 125,85$		5328,67 $\pm 125,85$		4795,8 $\pm 125,85$	3996,5 $\pm 125,85$	2664,33 $\pm 125,85$	3458,07 $\pm 124,91$	2496,55 $\pm 104,90$	1519,34 $\pm 136,72$	3465,38 $\pm 129,15$
Coyote régional	325,33 $\pm 88,24$	281,52 $\pm 88,24$	248,4 $\pm 88,24$	215,28 $\pm 88,24$	279,78 $\pm 23,19$	244,63 $\pm 17,91$	213,65 $\pm 14,24$	234,34 $\pm 16,31$	210,79 $\pm 14,56$	181,83 $\pm 15,58$	178,25 $\pm 11,70$
Ours régional	210,83 $\pm 44,34$		210,83 $\pm 44,34$			210,83 $\pm 44,34$		210,83 $\pm 44,34$	210,83 $\pm 44,34$	210,83 $\pm 44,34$	210,83 $\pm 44,34$
Faons femelles: femelle adulte	<b>0,17</b> $\pm 0,07$	<b>0,2</b> $\pm 0,09$	<b>0,24</b> $\pm 0,1$	<b>0,28</b> $\pm 0,1$	<b>0,18</b> $\pm 0,03$	<b>0,19</b> $\pm 0,02$	<b>0,17</b> $\pm 0,02$	<b>0,18</b> $\pm 0,02$	<b>0,16</b> $\pm 0,02$	<b>0,14</b> $\pm 0,03$	<b>0,24</b> $\pm 0,02$



**Figure 3.2.** Évolution temporelle de A) la proportion de coupes 6-20 ans, du proxy d'abondance de B) l'original, C) du coyote et D) de l'ours noir dans l'aire d'étude entre 1984-2012. Les encadrés pointillés représentent la période plus précise d'intérêt de 6 ans entre 2007-2012.



**Figure 3.3** Probabilité d'extinction pour les secteurs McGerrigle et Albert/Logan de la population de caribous Gaspésie-Atlantique sur un horizon de 50 ans selon a) les valeurs de recrutement simulées en conservant les variables indépendantes à leur niveau actuel et selon b) c) d) e) quatre scénarios de conservation.

**Tableau 3.3** Probabilité d’extinction des 3 secteurs (McGerrigle, Albert et Logan) formant la population de caribous de la Gaspésie-Atlantique sur un horizon de 50 ans selon 6 différents scénarios. La différence entre la probabilité d’extinction de chaque modèle et celle du modèle utilisant les valeurs de recrutement estimées en conservant les conditions actuelles du système (scénario #2) est présentée à titre d’indicatif de performance de chaque modèle.

Scénario	Niveau	McGerrigle	Différence au scénario #1	Albert/Logan	Différence au scénario #1
#1 <i>Recrutement actuellement estimé</i>	-	0,29	<b>0</b>	0,72	<b>0</b>
#2 <i>Diminution régionale de coyotes</i>	-15%	0,02	<b>0,27</b>	0,44	<b>0,28</b>
	-25%	0,03	<b>0,26</b>	0,26	<b>0,46</b>
	-35%	0	<b>0,29</b>	0,15	<b>0,57</b>
#3 <i>Diminution régionale d’orignaux</i>	-10%	0,13	<b>0,16</b>	0,56	<b>0,16</b>
	-25%	0,08	<b>0,21</b>	0,57	<b>0,15</b>
	-50%	0,24	<b>0,05</b>	0,69	<b>0,03</b>
#4 <i>Diminution de la proportion de coupes 6-20 ans</i>	9%	0,18	<b>0,11</b>	0,57	<b>0,15</b>
	7%	0,21	<b>0,08</b>	0,73	<b>-0,01</b>
	5%	0,37	<b>-0,08</b>	0,75	<b>-0,03</b>
#5 <i>Diminution de proportion de coupes 6-20 ans + Diminution régionale de coyotes</i>		0,01	<b>0,28</b>	0,18	<b>0,54</b>

## CONCLUSION GÉNÉRALE

Bon nombre de menaces pèsent actuellement sur le caribou (*Rangifer tarandus caribou*), mais le facteur commun semble toujours être l'activité humaine (Vors & Boyce 2009). Les modifications d'habitat qui découlent directement ou indirectement des activités industrielles sont généralement identifiées comme la cause menaçant la pérennité des populations de caribous en Amérique du Nord (p. ex. Dyer *et al.* 2001; Wittmer *et al.* 2007, 2010 ; Hervieux *et al.* 2013). De façon générale, l'ensemble des activités industrielles contribuant à l'accentuation des changements climatiques favorise, en outre, une modification à grande échelle des habitats fauniques. Étant majoritairement retrouvé en forêt boréale et souvent considéré comme une espèce nordique, le caribou, plus précisément les écotypes forestier et montagnard, se voit grandement affecté par les modifications à grande échelle de ses habitats préférentiels, c.-à-d. les forêts matures et surannées. Plusieurs auteurs suggèrent que les coupes forestières modifient régionalement et localement le territoire pour favoriser une hausse d'abondance d'autres cervidés tels que l'orignal (*Alces americanus*) et le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*; Rempel *et al.* 1997; Latham *et al.* 2011b). L'augmentation des populations de ces deux proies favorise ainsi grandement l'accroissement des populations de prédateurs tels, le loup gris (*Canis lupus*) et l'ours noir (*Ursus americanus*; Schwartz & Franzmann 1991; Ballard *et al.* 2000; Latham *et al.* 2011b). Étant une proie moins productive, le caribou se retrouve impliqué dans un mécanisme de compétition apparente initié par des modifications anthropiques de son habitat (p. ex. Seip 1992; Wittmer *et al.* 2007; Courtois *et al.* 2008; DeCesare *et al.* 2010). Le recrutement des faons et la survie des femelles adultes sont les deux paramètres de grandes importances sur la dynamique populationnelle de grands herbivores (Gaillard *et al.* 1998) comme le caribou. Il s'avère donc primordial de mieux comprendre l'impact de la

compétition apparente sur ces deux paramètres ainsi que sur la trajectoire démographique à long terme.

De plus, les modifications des interactions interspécifiques dans les réseaux trophiques sont de plus en plus identifiées comme une menace à l'autosuffisance de plusieurs espèces (Sinclair & Byron 2006). La compétition apparente représente une importante forme d'interactions interspécifiques pouvant menacer des populations (Holt 1977; DeCesare *et al.* 2010). Dans ce type de mécanisme, les effets des prédateurs peuvent être grandement amplifiés par les modifications d'habitats qui perturbent l'assemblage des proies (Kareiva *et al.* 2007; Shapira *et al.* 2008). Les effets de la compétition apparente initiés par des modifications anthropiques d'écosystèmes ont été répertoriés pour bon nombre d'espèces telles que le renard gris insulaire (*Urocyon littoralis*), le mouflon de la Sierra Nevada (*Ovis canadensis californiana*) ou bien la marmotte de l'Île de Vancouver (*Marmota vancouverensis*) (voir synthèse de DeCesare *et al.* 2010).

C'est dans cette optique que mon étude a mis en lumière une partie des impacts engendrés par les modifications d'habitats et la cascade trophique qui en découle sur la démographie et la viabilité d'une population menacée de caribou. Les informations disponibles pour les caribous en Amérique du Nord et les rennes (*R. t. tarandus*) en Europe sont substantielles et une partie considérable de l'impact des modifications anthropiques sur l'écologie du caribou et du renne est déjà documentée (p. ex. Gustine *et al.* 2006; Courtois *et al.* 2007; Vors *et al.* 2007; Serrouya *et al.* 2015). Par contre, l'acquisition de connaissances propres à chaque population locale est primordiale puisque le caribou démontre une certaine plasticité comportementale envers les contraintes du milieu où il se trouve (Gustine *et al.* 2006).

### ***Démographie et compétition apparente***

Dans le premier chapitre, nous avons comme objectif de quantifier l'impact respectif des différentes composantes du mécanisme de compétition apparente en action en Gaspésie sur le recrutement des faons dans la population. Nous avons donc porté notre

attention sur la cascade d'événements reliant les modifications d'habitats, l'abondance des principales proies et celle des prédateurs. Les résultats mis en lumière dans le premier chapitre concordent avec l'hypothèse d'autres auteurs (p. ex. Bergerud 1974; Seip 1992; Wittmer *et al.* 2007) voulant que la conversion de peuplements matures en jeunes peuplements de régénération favoriserait une hausse d'abondance de l'orignal (la proie principale dans le système). Cette augmentation stimulerait à son tour une réponse numérique des principaux prédateurs, c.-à-d. le coyote (*Canis latrans*) et l'ours noir, puis augmenterait finalement la pression de prédation opportuniste exercée sur les faons (Wittmer *et al.* 2005b; Latham *et al.* 2011b). De cette cascade d'événements découle la diminution relativement soutenue du nombre de faons observés dans la population. Les résultats issus du premier chapitre soutiennent notre prédiction. Nous allons toutefois plus loin que plusieurs études précédentes en démontrant, par un partitionnement de la variance, que l'abondance régionale de coyotes représente la composante du mécanisme de compétition apparente ayant le plus d'impact sur les variations interannuelles de recrutement dans la population. Également, tout comme d'autres auteurs, nos résultats suggèrent la présence de forts liens entre les différentes espèces impliquées dans ce mécanisme de compétition apparente (p. ex. DeCesare *et al.* 2010; Latham *et al.* 2011b; Serrouya *et al.* 2015). Latham *et al.* (2011b) ont utilisé le taux de changement de taille pour démontrer une partie des effets engendrés par la hausse majeure des activités industrielles sur des populations de caribou des bois en Alberta. Suivant l'augmentation des activités industrielles, la densité de cerf de Virginie a considérablement augmenté (par un facteur de 17,5 fois). Dans cette même période, la densité de loup gris est passée de 6 à 11,5/1 000 km<sup>2</sup>. Nos résultats concordent avec ceux de Latham *et al.* (2011b), bien que nous ayons fait ce type de lien en utilisant le recrutement. Wittmer *et al.* (2005a, 2007) ont obtenu des résultats similaires en utilisant la survie des femelles adultes dans des populations de caribous montagnards de l'Ouest canadien. Nos résultats s'arriment donc avec ceux qui suggèrent que tout comme la survie des femelles adultes, le recrutement de faons serait également grandement affecté par le mécanisme de compétition apparente qui menace les populations de caribous.

### ***Viabilité de population et stratégies de conservation***

L'objectif du second chapitre était de comparer les impacts respectifs de différentes stratégies de conservation sur la viabilité de la population de caribou de la Gaspésie. Plusieurs stratégies de conservation ont été élaborées et parfois testées au cours des dernières décennies afin de freiner ou d'inverser le déclin de certaines populations de caribous (p. ex. Hayes *et al.* 2000; Hervieux *et al.* 2014; Serrouya *et al.* 2015). Nous avons donc profité de la mise à jour des paramètres démographiques ainsi que des interactions interspécifiques mises en lumière dans le chapitre 1 pour paramétrer une analyse de viabilité de population et comparer les impacts de différentes stratégies de conservation. Nos résultats suggèrent que le contrôle intensif et soutenu de l'abondance régionale de coyotes serait la meilleure solution parmi celles testées pour diminuer la probabilité d'extinction de la population sur un horizon de 50 ans. Nos simulations concordent avec les observations empiriques faites dans d'autres aires d'études où un contrôle intensif des prédateurs a été réalisé (p. ex. Hayes *et al.* 2000; Hervieux *et al.* 2014). En s'attaquant à la cause proximale (c.-à-d. la prédation) du déclin, le contrôle des prédateurs a souvent été identifié comme efficace à court terme, mais partiellement efficace à long terme (Hervieux *et al.* 2014) étant donné la productivité des prédateurs ciblés et leur réponse démographique potentielle (Peterson *et al.* 1984; Adams *et al.* 2008; Mosnier *et al.* 2008).

Plusieurs auteurs s'entendent pour dire que la restauration d'habitat est probablement la stratégie la plus prometteuse pour renverser le déclin à long terme des populations de caribous et assurer leur autosuffisance (p. ex. Vors & Boyce 2009; Wittmer *et al.* 2010; Environnement Canada 2012), puisque cette stratégie s'applique au facteur ultime responsable du déclin. Aucun des scénarios ne faisant intervenir que la restauration d'habitat n'a toutefois été retenu comme un des scénarios permettant d'augmenter la viabilité de la population de caribou de la Gaspésie sur un horizon de 50 ans. Ce résultat – pourtant contre-intuitif – est probablement causé (du moins en partie) par la forte inertie temporelle associée aux modifications de la matrice forestière. En effet, considérant l'état actuel de la matrice forestière autour de l'habitat légal du caribou de la Gaspésie et le temps

requis pour revenir à des conditions d'habitats matures, plusieurs années seraient nécessaires avant d'observer un impact clair et marqué de stratégies de restauration de l'habitat employées seules sur la démographie de cette population (Environnement Canada 2012). Cependant, nous avons identifié certains scénarios combinant des stratégies de restauration d'habitat et de diminution d'abondance de prédateurs comme étant de bonnes alternatives. En effet, la combinaison de ces deux stratégies a comme principal avantage de diminuer la proportion de coyotes à prélever annuellement pour réduire l'abondance régionale de ces derniers.

Le caractère généraliste et opportuniste du prédateur apical que représente le coyote semble rendre les stratégies de restauration d'habitat et de diminution de la proie principale moins performantes qu'espéré lorsqu'utilisées seules (Chapitre 2). Or, le coyote semble aujourd'hui bien implanté dans la péninsule gaspésienne et ce dernier semble dépendre moins de l'abondance de la proie principale que le loup gris l'est dans d'autres régions de l'aire de répartition continue de l'espèce. Ainsi, nous avons identifié le contrôle d'abondance du coyote comme étant inévitable dans de futures stratégies de conservation du caribou de la Gaspésie.

### ***Implications pour la gestion du caribou de la Gaspésie***

Bien que nos résultats soient d'un grand intérêt pour la conservation d'espèces menacées par la compétition apparente et pour l'analyse de la dynamique de population en général, une des principales motivations derrière la réalisation de ce projet était le rétablissement et la conservation de la population de caribous de la Gaspésie-Atlantique. Nous avons identifié la baisse ciblée d'abondance de coyotes comme étant la meilleure stratégie de conservation pour espérer inverser à court terme la tendance au déclin de cette population. Or, nous avons également identifié la hausse historique de la proportion du territoire occupé par les jeunes parterres de coupes comme la cause ultime du déclin et croyons donc fermement que le rétablissement à long terme de cette population vers l'autosuffisance doit impérativement passer par la restauration de son habitat. De plus, le contrôle du coyote devra perdurer en parallèle à la restauration d'habitat pendant bon

nombre d'années pour assurer un recrutement suffisant dans la population. Dans cette optique, de profonds changements de cibles sont à faire. En effet, la moyenne annuelle du nombre de faons observé dans la population de caribou Gaspésie-Atlantique entre 2007 et 2012 était de 0,12 faon femelle par femelle adulte, soit 24 faons par 100 femelles adultes. La cible établie dans le plan de rétablissement du caribou de la Gaspésie 2002-2012 (Comité de rétablissement du caribou de la Gaspésie 2004) est de 30 faons par 100 femelles adultes au moment de l'inventaire aérien automnal. Basé sur des analyses de viabilité, Lesmerises (2012) suggérait quant à lui l'atteinte d'une cible de 37 faons par 100 femelles adultes lors de l'inventaire aérien pour avoir une population autosuffisante. L'ensemble des analyses de viabilité effectuées dans notre étude suggère des valeurs minimales de recrutement encore plus élevées au cours de 50 prochaines années. Par exemple, pour limiter à 20% la probabilité d'extinction, il apert qu'une cible de 36 faons par 100 femelles adultes soit nécessaire pour le secteur McGerrigle tandis que le recrutement devrait atteindre au minimum 48 faons par 100 femelles adultes pour les secteurs Albert et Logan afin de compenser la mortalité adulte actuellement très élevée.

### ***Contributions théoriques de l'étude***

Bien que les implications des modifications d'habitat sur le mécanisme de compétition apparente soient relativement bien documentées, très peu d'études avaient établi un lien entre les modifications d'habitats, la proie principale, les prédateurs et la proie alternative à l'intérieur du même système d'étude. Nos résultats permettent de faire ce lien entre les différentes composantes du mécanisme tout en exploitant une chronoséquence de plus de trois décennies. Nos résultats suggèrent de plus la présence potentielle d'un phénomène de changement de proie (*lib.* « *prey switching* »; Murdoch 1969; Holt 1977) de la part du prédateur principal. Ce genre de phénomène, où un prédateur généraliste modifie sa sélection de proies en fonction de leur disponibilité, a déjà été observé chez plusieurs ongulés, dont le caribou (p. ex. Garrot *et al.* 2007; Latham *et al.* 2013). Or, nos résultats suggèrent que l'effet de l'abondance du coyote sur le recrutement de faons varie en fonction de l'abondance de l'orignal, suggérant qu'à de fortes abondances d'originaux, le

coyote concentrerait sa prédation sur l'orignal, diminuant ainsi celle exercée sur le caribou. Par contre, à faible abondance d'orignaux, le coyote ciblerait plutôt davantage le caribou, diminuant ainsi le recrutement. Nos résultats nous permettraient seulement d'émettre l'hypothèse qu'un tel phénomène existe en Gaspésie, mais soulignent la pertinence d'étudier la question ultérieurement afin de clarifier l'implication de ce phénomène dans la dynamique de population de cette population relique. La présence potentielle de ce changement de proie pourrait occasionner de graves problèmes de conservation advenant une diminution drastique du cheptel d'orignaux (p. ex. par une épizootie ou un parasite, comme la tique d'hiver de l'orignal, *Dermacentor albipictus*). Ainsi, suite à une diminution soudaine et importante de l'abondance de la principale proie, un prédateur généraliste serait susceptible d'augmenter sa pression de prédation sur la proie alternative, compromettant du coup son maintien (Serrouya *et al.* 2015). Or, les gestionnaires de la faune du Québec craignent de plus en plus un accroissement de la tique d'hiver sur les cheptels d'orignaux en Gaspésie, une région lourdement touchée par ce parasite (MFFP 2016). Ce parasite est d'ailleurs considéré comme un des principaux responsables du récent déclin de cheptel d'orignaux dans certains états des États-Unis où les densités d'orignaux sont similaires à celle de la Gaspésie (MFFP 2016).

En somme, cette étude de la population de caribous de la Gaspésie-Atlantique aura permis de mettre en lumière l'importance de la prédation effectuée par le coyote, un prédateur depuis longtemps considéré comme opportuniste et représentant une menace auparavant perçue comme occasionnelle pour le caribou. Nos résultats permettent d'améliorer la compréhension, mais surtout les stratégies de conservation appliquées à cette population menacée de caribous. La conservation d'espèces affectées par des cascades trophiques découlant de phénomènes de compétition apparente est particulièrement difficile étant donné la complexité des relations interspécifiques reliant les proies et les prédateurs (DeCesare *et al.* 2010). Or, nos résultats mettent en lumière l'impact des relations interspécifiques et leur importance sur la viabilité de population; ils contribuent grandement à la compréhension de ce phénomène pour le caribou, mais également pour bon nombre d'espèces affectées par un processus de compétition apparente. Certes, la

conservation du caribou est importante puisque la majorité des populations mondiales sont en déclin (Vors et Boyce 2009 ; Festa-Bianchet et al. 2011). Toutefois, considérant que le caribou s'avère être une bonne espèce parapluie (Bichet *et al.* 2016), sa conservation est encore plus importante puisqu'elle pourrait aider à conserver une panoplie d'autres espèces animales et végétales associée aux même types d'habitats.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ADAMS, L. G., R. O. STEPHENSON, B. W. DALE, R. T. AHGOOK, & D. J. DEMMA. 2008. Population dynamics and harvest characteristics of wolves in the central Brooks Range, Alaska. *Wildlife monographs* 170:1-25.
- AKÇAKAYA, H. R. & P. SJÖGREN-GULVE. 2000. Population viability analyses in conservation planning: an overview. *Ecological Bulletins* 48:9-21.
- BALLARD, W. B., P. R. KRAUSMAN, S. BOE, S. CUNNINGHAM, & H. A. WHITLAW. 2000. Short-term response of Gray Wolves, *Canis lupus*, to wildfire in Northwestern Alaska. *Canadian field-naturalist* 114:241-247.
- BANFIELD, A. W. F. 1961. A revision of the reindeer and caribou genus *Rangifer*. Queen's Printer. 137 p.
- BEISSINGER, S. R. & D. R. MCCULLOUGH. 2002. Population viability analysis. University of Chicago Press, London. 593 p.
- BEISSINGER, S. R. & M. I. WESTPHAL. 1998. On the use of demographic models of population viability in endangered species management. *The Journal of Wildlife Management* 62:821- 841.
- BEKESSY, S. A., B. A. WINTLE, A. GORDON, J. C. FOX, R. CHISHOLM, B. BROWN, T. REGAN, N. MOONEY, S. M. READ, & M. A. BURGMAN. 2009. Modelling human impacts on the Tasmanian wedge-tailed eagle (*Aquila audax fleayi*). *Biological Conservation* 142:2438-2448.
- BÉLANGER, L. & J. BÉDARD. 1990. Energetic cost of man-induced disturbance to staging snow geese. *The Journal of Wildlife Management* 54:36-41.
- BERGERUD, A. T. 1974. Decline of caribou in North America following settlement. *The Journal of Wildlife Management* 38:757-770.
- BERGERUD, A. & J. ELLIOT. 1986. Dynamics of caribou and wolves in northern British Columbia. *Canadian Journal of Zoology* 64:1515-1529.
- BERGERUD, A. & W. MERCER. 1989. Caribou introductions in eastern North America. *Wildlife Society Bulletin* 17:111-120.

- BLUMSTEIN, D. T., E. FERNANDEZ-JURICIC, P. A. ZOLLNER, & S. C. GARITY. 2005. Inter-specific variation in avian responses to human disturbance. *Journal of Applied Ecology* 42:943-953.
- BICHET, O., A. DUPUCH, C. HÉBERT, H. LE BORGNE, & D. FORTIN. 2016. Maintaining animal assemblages through single-species management: the case of threatened caribou in boreal forest. *Ecological Applications* 26:612-623.
- BOUCHER, Y., D. ARSENEAULT, L. SIROIS, & L. BLAIS. 2009. Logging pattern and landscape changes over the last century at the boreal and deciduous forest transition in Eastern Canada. *Landscape Ecology* 24:171-184.
- BOUDREAU, M. 2017. Impacts de 25 ans d'aménagement forestier intensif sur l'habitat du caribou de la Gaspésie et de ses prédateurs. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, 116 p.
- BOYCE, M. S. 1992. Population viability analysis. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23:481-506.
- BRADSHAW, C. J., S. BOUTIN, & D. M. HEBERT. 1998. Energetic implications of disturbance caused by petroleum exploration to woodland caribou. *Canadian Journal of Zoology* 76:1319-1324.
- BROOK, B. W., J. J. O'GRADY, A. P. CHAPMAN, M. A. BURGMAN, H. R. AKÇAKAYA, & R. FRANKHAM. 2000. Predictive accuracy of population viability analysis in conservation biology. *Nature* 404:385-387.
- CASWELL, H. 2001. Matrix populations models: construction, analysis, and interpretation. Second edition. Sinauer Associates Inc, Sunderland, MA. 722 p.
- COSEPAC. 2011. Designatable Units for Caribou (*Rangifer tarandus*) in Canada. Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada. Ottawa. 88 pp.
- CÔTÉ, S. D., T. P. ROONEY, J.-P. TREMBLAY, C. DUSSAULT, & D. M. WALLER. 2004. Ecological impacts of deer overabundance. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35:113-147.
- COULSON, T., G. M. MACE, E. HUDSON, & H. POSSINGHAM. 2001. The use and abuse of population viability analysis. *Trends in Ecology & Evolution* 16:219-221.
- COURTOIS, R. & J.-P. OUELLET. 2007. Modeling the impact of moose and wolf management on persistence of woodland caribou. *Alces* 43:13-27.
- COURTOIS, R., J.-P. OUELLET, L. BRETON, A. GINGRAS, & C. DUSSAULT. 2007. Effects of forest disturbance on density, space use, and mortality of woodland caribou. *Ecoscience* 14:491-498.

- COURTOIS, R., A. GINGRAS, D. FORTIN, A. SEBBANE, B. ROCHETTE, & L. BRETON. 2008. Demographic and behavioural response of woodland caribou to forest harvesting. *Canadian Journal of Forest Research* 38:2837-2849.
- CRÊTE, M. & A. DESROSIERS. 1995. Range expansion of coyotes, *Canis latrans*, threatens a remnant herd of caribou, *Rangifer tarandus*, in southeastern Quebec. *Canadian field-naturalist* 109:227-235.
- DECESARE, N., M. HEBBLEWHITE, H. ROBINSON, AND M. MUSIANI. 2010. Endangered, apparently: the role of apparent competition in endangered species conservation. *Animal Conservation* 13:353-362.
- DYER, S. J., J. P. O'NEILL, S. M. WASEL, & S. BOUTIN. 2001. Avoidance of industrial development by woodland caribou. *The Journal of Wildlife Management* 65:531-542.
- ENVIRONNEMENT CANADA. 2012. Programme de rétablissement du caribou des bois (*Rangifer tarandus caribou*), population boréale, au Canada. Ottawa. 152 p.
- FESTA-BIANCHET, M., J. RAY, S. BOUTIN, S. CÔTÉ, & A. GUNN. 2011. Conservation of caribou (*Rangifer tarandus*) in Canada: an uncertain future. *Canadian Journal of Zoology* 89:419-434.
- GAILLARD, J.-M., M. FESTA-BIANCHET, & N. G. YOCCOZ. 1998. Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Trends in Ecology & Evolution* 13:58-63.
- GARROTT, R. A., J. E. BRUGGEMAN, M. S. BECKER, S. T. KALINOWSKI, & P. WHITE. 2007. Evaluating prey switching in wolf–ungulate systems. *Ecological Applications* 17:1588-1597.
- GAUTHIER, C. 1980. Contribution à l'étude des caribous de la Gaspésie (tendance de la population et productivité), décembre 1980. Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche du Québec, Direction générale de la faune, Québec, 10 p.
- GIBBS, J. P. 2000. Monitoring populations. Pages 213-252 *dans* L. Boitani and T. K. Fuller, editors. *Research Techniques in Animal Ecology: Controversies and Consequences*. 464 p.
- GOVERNEMENT OF CANADA. 2015. Species at Risk Act. URL: [http:// http://laws-lois.justice.gc.ca/eng/acts/S-15.3/page-1.html](http://laws-lois.justice.gc.ca/eng/acts/S-15.3/page-1.html) [Consulted le 13 novembre 2015].
- GUSTINE, D. D., K. L. PARKER, R. J. LAY, M. P. GILLINGHAM, & D. C. HEARD. 2006. Calf survival of woodland caribou in a multi-predator ecosystem. *Wildlife monographs*:1-32.
- HALL, L. S., P. R. KRAUSMAN, & M. L. MORRISON. 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin* 25:173-182.

- HAYES, R. A. & A. S. HARESTAD. 2000. Demography of a recovering wolf population in the Yukon. *Canadian Journal of Zoology* 78:36-48.
- HEBBLEWHITE, M., C. A. WHITE, C. G. NIETVELT, J. A. MCKENZIE, T. E. HURD, J. M. FRYXELL, S. E. BAYLEY, & P. C. PAQUET. 2005. Human activity mediates a trophic cascade caused by wolves. *Ecology* 86:2135-2144.
- HERVIEUX, D., M. HEBBLEWHITE, D. STEPNIISKY, M. BACON, & S. BOUTIN. 2014. Managing wolves (*Canis lupus*) to recover threatened woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) in Alberta. *Canadian Journal of Zoology* 92:1029-1037.
- HOLT, R. D. 1977. Predation, apparent competition, and the structure of prey communities. *Theoretical population biology* 12:197-229.
- HOLT, R. D. 1984. Spatial heterogeneity, indirect interactions, and the coexistence of prey species. *American Naturalist* 124:377-406.
- JAMES, A. R. & A. K. STUART-SMITH. 2000. Distribution of caribou and wolves in relation to linear corridors. *The Journal of Wildlife Management* 64:154-159.
- JOHNSON, C. J. & M.-H. ST-LAURENT. 2011. Unifying framework for understanding impacts of human developments on wildlife. Pages 27-54 in D. E. Naugle, editor. *Energy development and wildlife conservation in Western North America*. Springer, Washington, D.C.
- LALONDE, M. 2015. Inventaire aérien de la population de caribou de la Gaspésie (*Rangifer tarandus caribou*) – Automne 2014., Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Secteur de la faune et des parcs, Direction de la gestion de la faune de la Gaspésie – Îles-de-la-Madeleine. 19 p.
- LANDE, R. 1988. Genetics and demography in biological conservation. *Science* 241:1455-1460.
- LATHAM, A. D. M., M. C. LATHAM, M. S. BOYCE, & S. BOUTIN. 2011A. Movement responses by wolves to industrial linear features and their effect on woodland caribou in northeastern Alberta. *Ecological Applications* 21:2854-2865.
- LATHAM, A. D. M., M. C. LATHAM, N. A. MCCUTCHEN, & S. BOUTIN. 2011B. Invading white-tailed deer change wolf-caribou dynamics in northeastern Alberta. *The Journal of Wildlife Management* 75:204-212.
- LATHAM, A. D. M., M. C. LATHAM, K. H. KNOPFF, M. HEBBLEWHITE, & S. BOUTIN. 2013. Wolves, white-tailed deer, and beaver: implications of seasonal prey switching for woodland caribou declines. *Ecography* 36:1276-1290.
- LEBLOND, M., C. DUSSAULT, & J. P. OUELLET. 2013. Avoidance of roads by large herbivores and its relation to disturbance intensity. *Journal of zoology* 289:32-40.

- LECLERC, M., C. DUSSAULT, & M.-H. ST-LAURENT. 2014. Behavioural strategies towards human disturbances explain individual performance in woodland caribou. *Oecologia* 176:297-306.
- LESMERISES, F. 2012. Analyse de viabilité de la population de caribou des bois (*Rangifer tarandus caribou*) de la Gaspésie. La Direction de l'expertise Gaspésie - Îles-de-la-Madeleine. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune. 28 p.
- LESMERISES, F., C. DUSSAULT, & M.-H. ST-LAURENT. 2013. Major roadwork impacts the space use behaviour of gray wolf. *Landscape and Urban Planning* 112:18-25.
- LESMERISES, R., L. REBOUILLAT, C. DUSSAULT, & M.-H. ST-LAURENT. 2015. Linking GPS Telemetry Surveys and Scat Analyses Helps Explain Variability in Black Bear Foraging Strategies. *PLoS One* 10:e0129857.
- LOSIER, C. L., S. COUTURIER, M. H. ST-LAURENT, P. DRAPEAU, C. DUSSAULT, T. RUDOLPH, V. BRODEUR, J. A. MERKLE, & D. FORTIN. 2015. Adjustments in habitat selection to changing availability induce fitness costs for a threatened ungulate. *Journal of Applied Ecology* 52:496-504.
- MCRAE, D., L. DUCHESNE, B. FREEDMAN, T. LYNHAM, & S. WOODLEY. 2001. Comparisons between wildfire and forest harvesting and their implications in forest management. *Environmental Reviews* 9:223-260.
- MFFP. 2016. Surveillance des maladies de la faune 2011-2014, Stratégie québécoise sur la santé des animaux sauvages, Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Direction de la biodiversité et des maladies de la Faune, Québec. 110 p.
- MOISAN, G. 1957. Le caribou de Gaspé III. Analyse de la population et plan d'aménagement. *Le naturaliste canadien* 84:5-27.
- MORRIS, W. F. & D. F. DOAK. 2002. *Quantitative conservation biology: the Theory and Practice of Population Viability Analysis*. Sinauer Associates Sunderland, Massachusetts, USA. 480 p.
- MOSNIER, A., J.-P. OUELLET, L. SIROIS, & N. FOURNIER. 2003. Habitat selection and home-range dynamics of the Gaspé caribou: a hierarchical analysis. *Canadian Journal of Zoology* 81:1174-1184.
- MOSNIER, A., J.-P. OUELLET, & R. COURTOIS. 2008. Black bear adaptation to low productivity in the boreal forest. *Ecoscience* 15:485-497.
- MURDOCH, W. W. 1969. Switching in general predators: experiments on predator specificity and stability of prey populations. *Ecological monographs* 39:335-354.

- OUELLET, J.-P., J. FERRON, & L. SIROIS. 1996. Space and habitat use by the threatened Gaspé caribou in southeastern Quebec. *Canadian Journal of Zoology* 74:1922-1933.
- PETERS, W., M. HEBBLEWHITE, N. DECESARE, F. CAGNACCI, & M. MUSIANI. 2013. Resource separation analysis with moose indicates threats to caribou in human altered landscapes. *Ecography* 36:487-498.
- PETERSON, R., R. PAGE, & K. DODGE. 1984. Wolves, moose, and the allometry of population cycles. *Science* 224:1350-1352.
- PE'ER, G., Y. G. MATSINOS, K. JOHST, K. W. FRANZ, C. TURLURE, V. RADCHUK, A. H. MALINOWSKA, J. M. CURTIS, I. NAUJOKAITIS-LEWIS, & B. A. WINTLE. 2013. A protocol for better design, application, and communication of population viability analyses. *Conservation Biology* 27:644-656.
- PHILLIPS, G. E. & A. W. ALLDREDGE. 2000. Reproductive success of elk following disturbance by humans during calving season. *The Journal of Wildlife Management* 64:521-530.
- PINARD, V., C. DUSSAULT, J. P. OUELLET, D. FORTIN, & R. COURTOIS. 2012. Calving rate, calf survival rate, and habitat selection of forest-dwelling caribou in a highly managed landscape. *The Journal of Wildlife Management* 76:189-199.
- POLFUS, J., M. HEBBLEWHITE, & K. HEINEMEYER. 2011. Identifying indirect habitat loss and avoidance of human infrastructure by northern mountain woodland caribou. *Biological Conservation* 144:2637-2646.
- POSSINGHAM, H., D. LINDENMAYER, & T. NORTON. 1993. A framework for the improved management of threatened species based on population viability analysis (PVA). *Pacific Conservation Biology* 1:39-44.
- POTVIN, F., L. BRETON, & R. COURTOIS. 2005. Response of beaver, moose, and snowshoe hare to clear-cutting in a Quebec boreal forest: a reassessment 10 years after cut. *Canadian Journal of Forest Research* 35:151-160.
- PRIMACK, R. B. 2012. *A Primer of Conservation Biology*. Fifth edition. Sinauer Associates Inc.
- REED, J. M., L. S. MILLS, J. B. DUNNING, E. S. MENGES, K. S. MCKELVEY, R. FRYE, S. R. BEISSINGER, M. C. ANSTETT, & P. MILLER. 2002. Emerging issues in population viability analysis. *Conservation Biology* 16:7-19.
- RØED, K. H., M. A. FERGUSON, M. CRÊTE, & T. A. BERGERUD. 1991. Genetic variation in transferrin as a predictor for differentiation and evolution of caribou from eastern Canada. *Rangifer* 11:65-74.

- REMPEL, R. S., P. C. ELKIE, A. R. RODGERS, & M. J. GLUCK. 1997. Timber-management and natural-disturbance effects on moose habitat: landscape evaluation. *The Journal of Wildlife Management* 61:517-524.
- REMPEL, R. S., D. W. ANDISON, & S. J. HANNON. 2004. Guiding principles for developing an indicator and monitoring framework. *The Forestry Chronicle* 80:82-90.
- RETTIE, W. J. & F. MESSIER. 1998. Dynamics of woodland caribou populations at the southern limit of their range in Saskatchewan. *Canadian Journal of Zoology* 76:251-259.
- SANDERSON, E. W., M. JAITEH, M. A. LEVY, K. H. REDFORD, A. V. WANNEBO & G. WOOLMER. 2002. The Human Footprint and the Last of the Wild. *BioScience* 52:891-904.
- SAUNDERS, D. A., R. J. HOBBS, & C. R. MARGULES. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology* 5:18-32.
- SAMSON, C. & M. CRETE. 1997. Summer food habits and population density of coyotes, *Canis latrans* in boreal forests of southeastern Quebec. *Canadian field-naturalist*. 111:227-233.
- SCHAEFER, J. A., A. M. VEITCH, F. H. HARRINGTON, W. K. BROWN, J. B. THEBERGE, & S. N. LUTTICH. 1999. Demography of decline of the Red Wine Mountains caribou herd. *The Journal of Wildlife Management* 63:580-587.
- SCHWARTZ, C. C. & A. W. FRANZMANN. 1991. Interrelationship of black bears to moose and forest succession in the northern coniferous forest. *Wildlife monographs* 113:3-58.
- 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.
- SERROUYA, R., M. J. WITTMANN, B. N. MCLELLAN, H. U. WITTMER, & S. BOUTIN. 2015. Using predator-prey theory to predict outcomes of broadscale experiments to reduce apparent competition. *The American Naturalist* 185:665-679.
- SHAFFER, M. L. 1990. Population viability analysis. *Conservation Biology* 4:39-40.
- SIH, A., B. G. JONSSON, & G. LUIKART. 2000. Habitat loss: ecological, evolutionary and genetic consequences. *Trends in Ecology & Evolution* 15:132-134.
- SINCLAIR, A. & A. E. BYROM. 2006. Understanding ecosystem dynamics for conservation of biota. *Journal of Animal Ecology* 75:64-79.
- SOULÉ, M. E. 1985. What is conservation biology? *BioScience* 35:727-734.

- ST-LAURENT, M.-H., J.-P. OUELLET, A. MOSNIER, D. BOISJOLY, & R. COURTOIS. 2009. Le parc national de la Gaspésie est-il un outil de conservation efficace pour maintenir une population menacée de caribou? *Le naturaliste canadien* 133:6-14.
- ST-LAURENT, M.-H., L.-A. RENAUD, M. LEBLOND & D. BEAUCHESNE. 2012. Synthèse des connaissances relatives aux impacts des routes sur l'écologie du caribou. *Le Naturaliste Canadien* 136: 42-47.
- THIEL, D., S. JENNI- EIERMANN, V. BRAUNISCH, R. PALME, & L. JENNI. 2008. Ski tourism affects habitat use and evokes a physiological stress response in capercaillie *Tetrao urogallus*: a new methodological approach. *Journal of Applied Ecology* 45:845-853.
- TIAN, Y., J. WU, A. T. SMITH, T. WANG, X. KOU, & J. GE. 2011. Population viability of the Siberian Tiger in a changing landscape: Going, going and gone? *Ecological modelling* 222:3166-3180.
- VORS, L. S. & M. S. BOYCE. 2009. Global declines of caribou and reindeer. *Global Change Biology* 15:2626-2633.
- WHITTINGTON, J., C. C. ST. CLAIR, & G. MERCER. 2005. Spatial responses of wolves to roads and trails in mountain valleys. *Ecological Applications* 15:543-553.
- WIKELSKI, M. & S. J. COOKE. 2006. Conservation physiology. *Trends in Ecology & Evolution* 21:38-46.
- WITTMER, H. U., B. N. MCLELLAN, D. R. SEIP, J. A. YOUNG, T. A. KINLEY, G. S. WATTS, ET D. HAMILTON. 2005A. Population dynamics of the endangered mountain ecotype of woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) in British Columbia, Canada. *Canadian Journal of Zoology* 83:407-418.
- WITTMER, H. U., A. R. SINCLAIR, & B. N. MCLELLAN. 2005B. The role of predation in the decline and extirpation of woodland caribou. *Oecologia* 144:257-267.
- WITTMER, H. U., B. N. MCLELLAN, R. SERROUYA, & C. D. APPS. 2007. Changes in landscape composition influence the decline of a threatened woodland caribou population. *Journal of Animal Ecology* 76:568-579.
- WITTMER, H. U., R. N. AHRENS, & B. N. MCLELLAN. 2010. Viability of mountain caribou in British Columbia, Canada: effects of habitat change and population density. *Biological Conservation* 143:86-93.
- YANNIC, G., M.-H. ST-LAURENT, J. ORTEGO, J. TAILLON, A. BEAUCHEMIN, L. BERNATCHEZ, C. DUSSAULT, & S. D. CÔTÉ. 2016. Integrating ecological and

genetic structure to define management units for caribou in Eastern Canada.  
*Conservation Genetics* 17:437-453.

