

# **Analyse des impacts des niveaux de perturbations de l'habitat sur la démographie des populations de caribous forestiers au Québec**

Par

Florian Barnier, U. Laval

Pierre Drapeau, UQAM

Thierry Duchesne, U. Laval

Claude Dussault, MFFP

Sandra Heppell, MFFP

Marie-Caroline Prima, U. Laval

Martin-Hugues St-Laurent, UQAR

Guillaume Szor, MFFP

et

Daniel Fortin, U. Laval

Pour le ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs

Mars 2017

Référence à citer :

---

Barnier, F., P. Drapeau, T. Duchesne, C. Dussault, S. Heppell, M.-C. Prima, M.-H. St-Laurent, G. Szor et D. Fortin. 2017. Analyse des impacts des niveaux de perturbations de l'habitat sur la démographie des populations de caribous forestiers au Québec. Rapport pour le Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Québec, 46 p.

---

## Résumé

Le caribou forestier est considéré comme menacé au Canada et vulnérable au Québec. La perturbation de son habitat, engendrée surtout par l'aménagement forestier, est pointée du doigt comme étant la cause ultime du déclin de ses populations. Les pressions législatives font actuellement en sorte que l'aménagement doit respecter un niveau de perturbations permettant le rétablissement des populations. À ce sujet, Environnement Canada (2011) recommande de maintenir au moins 65 % d'habitat non perturbé pour qu'une population ait une probabilité suffisante (c.-à-d. 60 %) de maintenir ses effectifs dans le temps. Cette recommandation spécifique pourrait toutefois ne pas avoir les mêmes effets partout en forêt boréale. En effet, le modèle statistique d'Environnement Canada laisse inexplicée une partie non négligeable des variations spatiales observées dans le taux de croissance annuel des populations et montre de fortes variations dans les paramètres biodémographiques entre les populations soumises à un même niveau de perturbations. Le rapport récent sur la limite nordique des forêts attribuables au Québec a, quant à lui, permis de mettre en évidence des différences régionales de productivité forestière potentielle qui pourraient avoir une influence sur la résilience des peuplements forestiers et donc potentiellement sur les populations de caribous forestiers. Dans ce contexte, un aménagement basé sur un seuil unique de 65 % de forêt non perturbée pourrait ne pas avoir les mêmes effets sur toutes les populations, certaines évoluant dans des régions très peu productives.

Notre objectif était donc d'étudier les variations régionales du niveau maximal de perturbations permettant le maintien des populations du caribou forestier en intégrant les connaissances récemment acquises quant à la variabilité de la productivité forestière potentielle dans la forêt boréale du Québec. Nous avons mis en relation les données de suivis télémétriques (colliers GPS) de 204 femelles caribous adultes avec les données d'inventaires réalisés au Québec pour étudier les paramètres démographiques (survie, recrutement et taux d'accroissement finis annuels) de six populations de caribous forestiers entre 2004 et 2014. Nous avons déterminé l'impact des niveaux de perturbations totales ainsi que de la proportion de peuplements potentiellement productifs dans le paysage sur ces paramètres démographiques. Nos résultats montrent que, sur les six populations analysées, quatre seraient susceptibles de décliner dans un très proche futur, puisque les niveaux de perturbations rencontrés dans le secteur qu'elles occupent se trouvent au-dessus des niveaux maximaux qu'elles pourraient soutenir selon nos analyses (c.-à-d. que les modèles réalisés résultent en des taux d'accroissement finis annuels inférieurs à 1). Nos analyses indiquent également que les caribous établis dans des secteurs caractérisés par une forte proportion de peuplements potentiellement productifs tendent à avoir une survie et un succès reproducteur (c.-à-d. le nombre

de faons/100 femelles comme indice de recrutement) relativement élevés, résultant en des taux d'accroissement finis annuels supérieurs à 1. Selon notre interprétation, les hardes localisées dans des secteurs dont la proportion de forêts potentiellement productives est plus élevée pourraient bénéficier d'un retour plus rapide de peuplements matures après une perturbation. À l'inverse, les hardes localisées dans des secteurs où la proportion de forêts potentiellement productives est faible tendent à avoir une survie et un succès reproducteur faibles, et ce, pour des niveaux de perturbations très faibles. Les niveaux de perturbations totales soutenables par les populations de caribous forestiers varient donc conjointement avec la proportion de peuplements potentiellement productifs dans le paysage. Nos modèles suggèrent que des niveaux de perturbation totale compris entre 2 et 49 % offrent une probabilité de 95 % d'atteindre un taux d'accroissement fini annuel de population égal ou supérieur à 1 pour les six populations étudiées. Les différences régionales dans les attributs biophysiques de l'habitat essentiel (c.-à-d. la proportion de peuplements potentiellement productifs dans le présent cas) créent donc une hétérogénéité dans les niveaux de perturbations que semblent pouvoir supporter les populations du caribou forestier au Québec.

# Table des matières

Résumé .....	iii
Liste des Figures .....	vi
Liste des Tableaux .....	vii
Annexe .....	vii
<b>1. Introduction.....</b>	<b>1</b>
<b>2. Matériel et Méthodes .....</b>	<b>3</b>
a. Aire d'étude .....	3
b. Caractérisation des populations.....	4
c. Inventaires aériens .....	5
d. Caractérisation des perturbations.....	6
e. Productivité forestière potentielle et caractéristiques forestières.....	7
f. Analyses statistiques.....	8
i. Survie des femelles adultes .....	8
ii. Recrutement .....	9
iii. Taux de croissance.....	9
iv. Niveaux de perturbations soutenables.....	10
v. Effets de la productivité forestière potentielle sur les peuplements forestiers .....	10
<b>3. Résultats.....</b>	<b>11</b>
a. Populations.....	11
b. Survie des femelles adultes.....	12
c. Recrutement.....	12
d. Niveaux de perturbations soutenables.....	16
e. Effets de la productivité forestière potentielle sur les peuplements forestiers .....	18
<b>4. Discussion.....</b>	<b>22</b>
a. Survie des femelles adultes et recrutement des faons.....	23
i. Effets des perturbations totales .....	23
ii. Effets de la proportion de peuplements potentiellement productifs.....	24
b. Taux de croissance et niveaux de perturbations soutenables.....	25
c. Implications pour l'aménagement forestier .....	26
<b>5. Conclusion .....</b>	<b>28</b>
<b>6. Remerciements .....</b>	<b>29</b>
Liste des Références .....	31

## Liste des Figures

- Figure 1.** Localisations GPS des femelles du caribou forestier suivies au Québec entre 2004 et 2014..... 5
- Figure 2.** Délimitation des aires de répartition des populations de caribous forestiers étudiées (MCP 99 %) au Québec entre 2004 et 2014. .... 13
- Figure 3.** Estimation de la survie annuelle des femelles adultes du caribou forestier en fonction du niveau de perturbations totales pour les six populations suivies entre 2004 et 2014. Les prévisions ont été faites à partir des effets fixes du modèle. Les symboles représentent les valeurs réelles de la survie pour chaque année et leur grosseur est proportionnelle au nombre de femelles observées (étendue : 2 – 22 femelles)..... 14
- Figure 4.** Estimation des ratios faon/femelle de caribous forestiers à partir du modèle de régression logistique mixte en fonction des perturbations totales du paysage. Les prévisions ont été faites à partir des effets fixes du modèle. Les symboles représentent les valeurs réelles des ratios lors des inventaires et leur grosseur est proportionnelle au nombre de femelles observées (étendue : 7 – 252 femelles, 39 inventaires pour les six populations). .... 15
- Figure 5.** Combinaisons de perturbations totales et de peuplements potentiellement productifs pour lesquelles le taux d'accroissement annuel fini ( $\lambda_f$ ) de la population locale de caribou forestier est égal à 1 (trait plein). La population tend à croître pour les combinaisons se situant sous le trait plein, alors qu'au-dessus du trait les populations tendent à décliner. Les symboles représentent les positions des différentes populations par rapport aux niveaux de perturbations totales observés et considérés dans les analyses. La ligne pointillée identifie le seuil au-dessus duquel on peut être confiant à 95 % que  $\lambda_f \geq 1$ . .... 17
- Figure 6.** Pourcentage de couverture de la canopée des peuplements forestiers en fonction de leur âge et du pourcentage de peuplements potentiellement productifs. Les valeurs prévues sont tirées du modèle linéaire présenté au Tableau 4.  $R^2 = 0,39$ . .... 19
- Figure 7.** Hauteur moyenne des peuplements forestiers en fonction de leur âge et du pourcentage de peuplements potentiellement productifs. Les valeurs prévues sont tirées du modèle linéaire présenté au Tableau 5.  $R^2 = 0,87$ ..... 20
- Figure 8.** Pourcentage d'essences feuillues retrouvées dans les peuplements forestiers en fonction de leur âge et du pourcentage de peuplements potentiellement productifs. Les valeurs prévues sont tirées du modèle additif généralisé présenté au Tableau 6.  $R^2 = 0,40$ . .... 21

## Liste des Tableaux

<b>Tableau 1.</b> Coefficients et leur intervalle de confiance à 95 % estimés à partir du modèle linéaire généralisé à effets mixtes pour tester l'effet de la proportion totale de perturbations ainsi que de la proportion de peuplements potentiellement productifs sur la survie des femelles adultes du caribou forestier. ....	<b>14</b>
<b>Tableau 2.</b> Résultats du modèle de régression logistique à effets mixtes reliant les ratios faons/femelles de caribous forestiers à la proportion de perturbations totales et à la proportion de peuplements potentiellement productifs. ....	<b>15</b>
<b>Tableau 3.</b> Niveau de perturbation pour chacune des populations au-dessus desquels, selon la prévision de nos modèles, le $\lambda_f$ est supérieur ou égal à 1. ....	<b>17</b>
<b>Tableau 4.</b> Résultats du modèle linéaire expliquant les variations dans la couverture de la canopée des peuplements forestiers. $R^2$ ajusté = 0,39. d.d.l : degrés de liberté du test de rapport de vraisemblance. Prop. pp productifs : Proportion de peuplements potentiellement productifs. ....	<b>18</b>
<b>Tableau 5.</b> Résultats du modèle linéaire expliquant les variations dans la hauteur moyenne des peuplements forestiers. $R^2$ ajusté = 0,87. d.d.l : degrés de liberté du test de rapport de vraisemblance. Prop. pp productifs : Proportion de peuplements potentiellement productifs. ....	<b>20</b>
<b>Tableau 6.</b> Résultats du modèle additif généralisé expliquant les variations dans la proportion d'arbres feuillus dans les peuplements forestiers. $R^2$ ajusté = 0,40. d.d.l.e : degrés de liberté estimés. Prop. pp productifs : Proportion de peuplements potentiellement productifs.....	<b>21</b>

## Annexe

<b>Tableau S1.</b> Coefficients et leur intervalle de confiance à 95 % estimés à partir du modèle linéaire généralisé à effets mixtes pour tester l'effet de la proportion totale de perturbations ainsi que de la proportion de peuplements potentiellement productifs sur la survie des femelles adultes du caribou forestier, excluant la population de Nottaway. ....	<b>38</b>
<b>Tableau S2.</b> Moyenne et étendue des coefficients estimés pour les six populations à partir d'un modèle linéaire généralisé à effets mixtes qui testait l'effet de la proportion totale de perturbations ainsi que de la proportion de peuplements potentiellement productifs sur la survie des femelles adultes du caribou forestier. ....	<b>38</b>

**Tableau S3.** Résultats du modèle de régression logistique à effets mixtes reliant les ratios faons/femelles de caribous forestiers à la proportion de perturbations totales et à la proportion de peuplements potentiellement productifs, en incluant seulement les inventaires pour lesquels au moins 50 individus avaient été observés (n = 24 inventaires pour les six populations). .....**39**

**Tableau S4.** Niveau de perturbation pour chacune des populations au-dessus duquel le  $\lambda_f$  est supérieur à 1, tel qu'estimé à partir une analyse de survie qui exclut la population de Nottaway (Tableau S1) et une analyse de recrutement restreinte aux inventaires pour lesquels au moins 50 individus avaient été observés (Tableau S3). .....**39**

**Figure S1.** Combinaisons de perturbations totales et de peuplements potentiellement productifs pour lesquelles le taux d'accroissement annuel fini ( $\lambda_f$ ) de la population locale de caribou forestier est égal à 1 (trait plein), tel que déterminé à partir une analyse de survie qui exclut la population de Nottaway (Tableau S1) et une analyse de recrutement restreinte aux inventaires pour lesquels au moins 50 individus avaient été observés (Tableau S3). La population tend à croître pour les combinaisons se situant sous le trait plein, alors qu'au-dessus du trait les populations tendent à décliner. Les symboles représentent les positions des différentes populations par rapport aux niveaux de perturbations totales observés et considérés dans les analyses. La ligne pointillée identifie le seuil au-dessus duquel on peut être confiant à 95 % que  $\lambda_f \geq 1$ . .....**40**

## 1. Introduction

L'écotype forestier du caribou des bois (*Rangifer tarandus caribou*, Banfield, 1961), aussi désigné sous le nom de caribou boréal (COSEPAC, 2011) et plus communément appelé caribou forestier, a connu d'importants déclin de ses populations et a vu son aire de répartition se réduire drastiquement au cours des derniers siècles (Équipe de rétablissement du caribou forestier du Québec, 2013a). Au niveau fédéral, le caribou forestier est classé depuis 2003 comme espèce menacée selon la Loi sur les espèces en péril, suivant la recommandation du Comité sur la situation des espèces en péril au Canada (COSEPAC). Ce statut a été confirmé par une réévaluation récente de ce comité (COSEPAC, 2014). Au Québec, le gouvernement a octroyé le statut d'espèce vulnérable au caribou forestier selon la Loi sur les espèces menacées ou vulnérables en 2005. La situation du caribou forestier est donc préoccupante tant au niveau national que provincial, et nombre d'études tentent de comprendre les causes de son déclin. Du fait qu'il soit inféodé à la forêt boréale et qu'il soit plutôt sédentaire, les perturbations anthropiques, notamment causées par la coupe forestière, ont un effet important sur ses populations (Vors & Boyce, 2009; Festa-Bianchet *et al.*, 2011), particulièrement via la perte de forêts denses et matures (Schaefer, 2003 ; Vors *et al.*, 2007). Les taux de prédation exercés par les loups gris (*Canis lupus*) et les ours noirs (*Ursus americanus*), accentués par ces changements anthropiques, sont particulièrement mis en cause dans le déclin observé (Seip, 1992; Wittmer *et al.*, 2005; Peters *et al.*, 2013). Le caribou forestier étant une espèce longévive dont le potentiel de reproduction est peu élevé (les femelles ne donnant naissance qu'à un faon par année; Courtois, 2003), tout impact sur sa survie ou sur sa reproduction peut avoir des conséquences lourdes pour la viabilité de ses populations. Il est donc important de bien comprendre les causes de variation des paramètres démographiques des populations de caribou forestier.

Une analyse pancanadienne a été réalisée sur les populations du caribou forestier (Environnement Canada, 2008, 2011) afin d'établir le statut de ces populations. Cette étude a permis de montrer qu'une grande partie de la variation du recrutement des faons dans les populations de caribou forestier est corrélée au niveau de perturbations de son habitat. Plus précisément, la prise en compte des perturbations totales dans le paysage fréquenté par une harde permettait de prévoir le recrutement des faons dans les populations de caribous forestiers. Suivant ce modèle, les perturbations totales étaient estimées par la somme des perturbations anthropiques (avec une zone tampon de 500 mètres) et des perturbations naturelles de moins de 40 ans, sans dédoubler les zones de chevauchement. Sur cette base et considérant la survie annuelle moyenne des femelles adultes (85,2 %), Environnement Canada a établi qu'il fallait maintenir au moins 65 % de forêt non perturbée pour qu'une population de caribou forestier ait 60 % de probabilité de maintenir ses

effectifs dans le temps (Environnement Canada, 2011). Ces résultats se basent donc sur un taux de survie moyen des caribous forestiers dans l'ensemble du Canada. On peut se demander dans quelle mesure ce seuil reflète la réalité spécifique des populations des caribous forestiers du Québec et si son application de façon uniforme dans la province serait judicieuse. Les lignes directrices pour l'aménagement de l'habitat du caribou forestier au Québec préconisent l'application de ce seuil de 35 % de perturbations totales pour le Québec, en considérant un seuil d'âge de 50 ans pour les peuplements perturbés (Équipe de rétablissement du caribou forestier, 2013b).

Des études ont montré qu'il existe des différences importantes dans les comportements des caribous forestiers entre les différentes régions du Québec. Ainsi, la sélection d'habitat des caribous forestiers diffère fortement entre les populations de l'ouest et de l'est de la province, tout comme entre celles du sud et du nord (Fortin *et al.*, 2008). De plus, les caribous ajustent leur sélection d'habitat en fonction de la disponibilité locale de certains attributs du paysage, ce qui se traduit également par des différences régionales dans la sélection d'habitat (Bastille-Rousseau *et al.*, 2012). Cette plasticité comportementale indique que l'habitat essentiel du caribou pourrait différer régionalement et qu'une gestion adaptée à cette plasticité du caribou pourrait passer par des niveaux de perturbations anthropiques différents entre les régions. Ainsi, des modalités d'aménagement fixes dans la province pourraient faire en sorte que la coupe soit trop importante ou le temps de rotation trop court pour maintenir certaines populations. À l'inverse, comme le contexte de l'habitat pour d'autres populations de caribous pourrait rendre ces dernières plus tolérantes aux perturbations, le niveau de perturbations dans ces régions pourrait alors être supérieur au seuil actuellement préconisé par Environnement Canada (2011).

Les variations régionales dans la capacité des populations de caribous à faire face aux perturbations de leur habitat devraient être associées à la capacité qu'a la forêt de revenir à un état favorable à l'espèce. En effet, cette capacité est potentiellement critique pour la démographie des populations habitant des territoires sous aménagement forestier. Puisque la productivité des peuplements forestiers influence leur résilience et leur rapidité à revenir à une structure complexe (Larson *et al.*, 2008), les disparités régionales de productivité forestière potentielle rapportées dans la province (Ministère des Ressources naturelles, 2013) pourraient impliquer des variations interrégionales dans la résistance des populations de caribous aux perturbations. De fait, puisque les caribous forestiers sont inféodés à des peuplements denses et matures (Courtois, 2003), les secteurs les plus productifs pourraient voir les peuplements perturbés revenir plus rapidement à un stade favorable aux caribous. Au contraire, dans les régions peu productives, l'impact des perturbations pourrait être plus important. Dans ce contexte, un aménagement basé sur un seuil unique de 65 % de forêt non perturbée tel que celui proposé par Environnement Canada (2011) pourrait ne pas avoir les mêmes

effets sur toutes les populations de caribous forestiers, certaines étant dans des régions très peu productives.

Il importe d'améliorer nos connaissances sur les effets des perturbations sur les paramètres démographiques des populations de caribou forestier du Québec, tout en considérant l'effet additionnel que pourrait avoir la productivité forestière potentielle. Cette investigation est d'autant plus nécessaire qu'il y a des variations régionales des paramètres démographiques des hardes au Québec, et que l'exercice réalisé par Environnement Canada (2011) ne bénéficiait pas de la totalité des données issues de la province ; la délimitation des hardes et l'acquisition de connaissances s'étant poursuivies suivant l'exercice d'Environnement Canada (2011). L'objectif du présent rapport est donc de déterminer les variations régionales du niveau maximal de perturbations qui devrait permettre le maintien des populations du caribou forestier en intégrant les récentes connaissances acquises sur la variabilité de la productivité forestière potentielle dans la forêt boréale du Québec et en mettant en commun des données couvrant une large partie de l'aire de répartition du caribou forestier au Québec. En analysant à la fois la survie et le recrutement annuels des populations de caribous, nous avons calculé les taux finis d'accroissement annuel de ces populations et nous avons évalué l'effet des perturbations totales et de la proportion de peuplements potentiellement productifs sur ces trois paramètres démographiques. Nous avons également vérifié l'effet de la proportion de peuplements potentiellement productifs sur la vitesse de retour des peuplements forestiers à un stade favorable aux caribous forestiers comme prémisses au lien entre la productivité potentielle et la résilience des peuplements forestiers.

## **2. Matériel et Méthodes**

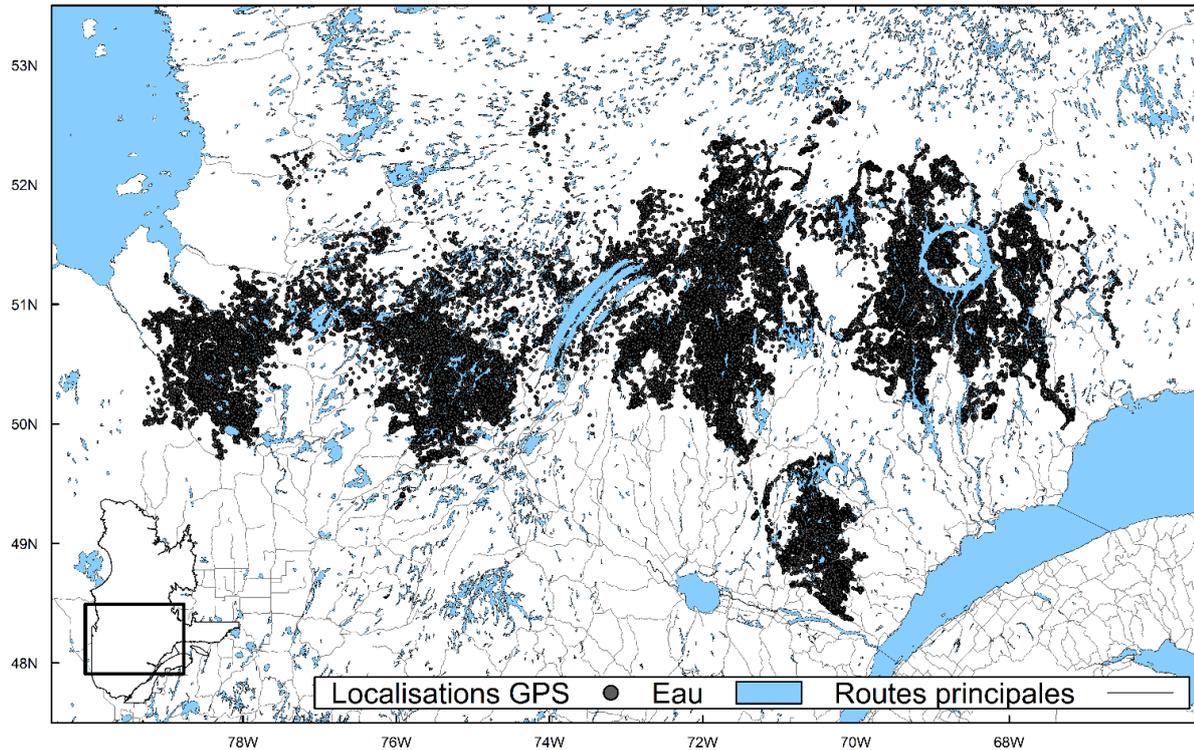
### **a. Aire d'étude**

Nous avons utilisé les données provenant de trois secteurs d'études, couvrant près de 380 000 km<sup>2</sup> de la forêt boréale québécoise. Ces secteurs s'étendent depuis la longitude 66 O jusqu'à la longitude 80 O, et entre les latitudes 48 N et 52 N. Ils recourent les régions administratives du Nord-du-Québec (aussi appelé Jamésie), du Saguenay-Lac-Saint-Jean et de la Côte-Nord. Une grande partie de ce territoire fait partie de la forêt sous aménagement du Québec, puisqu'elle se trouve au sud de la limite nordique des forêts attribuables.

Un suivi télémétrique GPS a été effectué sur des individus dans les trois secteurs d'études entre 2004 et 2014 (Figure 1). Au total, 204 individus femelles ont été suivis: 66 pour la Jamésie (2004-2013), 71 pour le Saguenay (2004-2012) et 67 pour la Côte-Nord (2005-2014).

## **b. Caractérisation des populations**

Certains des secteurs d'étude sont géographiquement rapprochés, faisant en sorte que des individus étudiés dans des secteurs différents pouvaient en réalité faire partie de la même population. Nous avons donc tout d'abord identifié les populations de caribous séparées géographiquement et vivant dans chacune des régions du Québec. Pour ce faire, nous avons regroupé les données provenant de tous les secteurs d'étude, puis nous avons utilisé l'algorithme de segmentation des c-moyennes floues (*lib.* « fuzzy c-means clustering ») pour associer à chaque individu le degré d'appartenance à un groupe plutôt qu'à un autre selon la position moyenne de ses points GPS (Schaefer et Wilson, 2002). Nous avons retiré des analyses certains individus effectuant de très importants déplacements peu représentatifs du comportement des caribous forestiers. L'analyse a été effectuée avec la fonction *fanny* de la librairie cluster (Maechler *et al.*, 2015) avec le logiciel R (R Core Team, 2015). Nous avons utilisé un coefficient flou de 1,30 pour obtenir des groupes pratiquement exclusifs. Le nombre optimal de populations sur le plan statistique a été déterminé en minimisant à la fois l'index de performance flou (*lib.* « fuzzy performance index », FPI) et l'entropie de classification normalisée (*lib.* « normalized classification entropy », NCE ou MPE) (voir Roubens *et al.*, 1982 et Odeh *et al.*, 1992).



**Figure 1.** Localisations GPS des femelles du caribou forestier suivies au Québec entre 2004 et 2014.

### c. Inventaires aériens

Des inventaires aériens sont effectués de façon ponctuelle au Québec pour estimer l'abondance des caribous forestiers dans des secteurs soumis aux perturbations anthropiques, la proportion de faons et le rapport des sexes. Depuis 1999, la même méthodologie est appliquée pour tous les inventaires : les inventaires sont réalisés en deux étapes, une première étape en avion permettant de détecter les réseaux de pistes de caribou et une seconde, en hélicoptère, pour dénombrer et sexer les individus dans les réseaux détectés (Courtois *et al.*, 2003). Le taux de détection des caribous lors de ces inventaires est estimé à 85 % (Courtois *et al.*, 2003). Ces inventaires sont réalisés au cours des mois de février et mars, environ deux mois avant la période de mise-bas. Lors de ces inventaires, les aires d'hivernage des caribous sont spatialisées et le nombre d'individus vus est noté, en spécifiant si possible son sexe et sa classe d'âge. De plus, dans certains secteurs, un suivi des individus portant des colliers GPS est également effectué, permettant aussi d'évaluer les compositions des groupes de caribou forestiers.

Pour chaque inventaire disponible, nous avons gardé uniquement les aires d'hivernage contenues dans les polygones convexes minimaux (MCP) contenant 99 % des localisations télémétriques des individus de chaque population et comptabilisé les individus seulement dans ces dernières. Lors de certains inventaires aériens, il n'a pas toujours été possible de déterminer le sexe des individus adultes. Pour ces inventaires incomplets, nous nous sommes basés sur les travaux d'Hervieux *et al.* (2013) et avons présumé qu'il y avait 65 % de femelles et 35 % de mâles. Cette supposition est conforme à la moyenne des données des inventaires aériens et des suivis : sur 699 individus adultes sexés, 246 étaient des mâles (35,2 %) et 453 des femelles (64,8 %). Ce pourcentage correspond à un ratio d'environ 54 mâles pour 100 femelles.

#### **d. Caractérisation des perturbations**

Les perturbations naturelles et anthropiques ont été caractérisées à partir des cartes écoforestières du 4<sup>e</sup> Inventaire écoforestier produites par la Direction de l'inventaire forestier du ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs. Nous avons utilisé la même méthodologie que Rudolph *et al.* (2012, 2017) en déterminant toutes les perturbations anthropiques de moins de 50 ans (le seuil d'âge préconisé par l'Équipe de rétablissement du caribou forestier, 2013b) et en considérant un seuil de 40 ans pour les perturbations naturelles (comme Environnement Canada, 2008, 2011). Nous avons extrait ces informations pour les années de suivi télémétriques et d'inventaires aériens. Certaines zones n'étant pas couvertes par les cartes écoforestières, nous avons utilisé la base nationale de données sur les feux de forêt du Canada (Service canadien des forêts, 2014) pour déterminer les localisations des perturbations naturelles. Le réseau routier ainsi que les lignes de transport d'énergie ont été pris en compte dans les perturbations anthropiques. Les informations géographiques sur le réseau routier proviennent du système ROUTARD assemblant l'information géographique provenant des sources suivantes : le réseau routier municipal Adresses Québec, le réseau routier du Ministère des Transports du Québec, le réseau routier de la base des données territoriales du Québec et le réseau de chemin sous la responsabilité du Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs. Les cartes utilisées pour les lignes de transport d'énergie proviennent de la base de données (1 : 1 000 000) du ministère de l'Énergie et des Ressources naturelles du Québec (MERN).

Suivant la méthodologie d'Environnement Canada (2008), une zone tampon de 500 m a été ajoutée aux perturbations anthropiques pour le calcul des niveaux de perturbations. Les perturbations totales (anthropiques et naturelles) ont été comptabilisées en évitant de compter en double les zones de chevauchement entre ces deux types de perturbations. Les perturbations pour chaque population ont été caractérisées dans les polygones convexes minimaux (MCP) contenant 99 % des localisations télémétriques des individus de chaque population. Ceci permet d'avoir une représentation des

niveaux de perturbations dans une zone considérée comme disponible aux caribous. Cette approche suppose toutefois que le recrutement estimé à partir des individus observés durant les inventaires était influencé par les caractéristiques de l'ensemble du MCP à 99 %. De ce fait, si un inventaire dépassait l'aire occupée par le MCP à 99 %, seuls les individus observés à l'intérieur de cette aire ont été considérés pour estimer le recrutement. Le niveau moyen des perturbations totales au sein des différents secteurs variait entre 24 % et 81 % avec une moyenne à  $43 \pm 22$  % ( $\pm$  SD).

#### **e. Productivité forestière potentielle et caractéristiques forestières**

Pour caractériser la productivité potentielle des secteurs, nous avons utilisé la proportion de peuplements potentiellement productifs par district écologique présentée dans l'article de Gauthier *et al.* (2015). Pour ce faire, nous avons digitalisé la figure 4b de cet article, puis intégré l'information dans un système d'information géographique. Dans cet article, un peuplement était considéré productif s'il dépassait un double seuil, soit le temps nécessaire pour qu'une cohorte d'arbres atteigne la maturité marchande avant d'atteindre la sénescence en une révolution (c.-à-d., d'un volume marchand de 50 m<sup>3</sup>/ha à l'échelle du peuplement) et pour un volume de tiges marchandes supérieur à 70 dm<sup>3</sup>. La productivité potentielle était alors calculée à partir des caractéristiques biophysiques d'un site et nous renseigne sur la capacité de production d'un site, qu'il contienne ou non des arbres, contrairement à la productivité actuelle qui est déterminée à partir des peuplements actuellement présents (Ministère des Ressources naturelles, 2013). Nous avons calculé la proportion de peuplements potentiellement productifs dans le MCP à 99 % de chaque population, en considérant l'aire de chaque district écologique, obtenant ainsi un indice relatif de la productivité potentielle.

Les caractéristiques des peuplements forestiers ont été extraites des cartes de l'Inventaire forestier national du Canada (Beaudoin *et al.*, 2014) disponibles à une résolution de 250 m. Nous nous sommes restreints à la zone couverte par la carte de proportion de peuplements potentiellement productifs de Gauthier *et al.* (2015) pour extraire différentes caractéristiques forestières, notamment l'âge moyen et la hauteur moyenne des peuplements, ainsi que la proportion de sol recouvert par la canopée des peuplements forestiers et la proportion d'arbres feuillus dans les peuplements forestiers. La proportion de peuplements potentiellement productifs dans les différents secteurs variait entre 21,2 % et 84,7 %, avec une moyenne à  $63 \pm 22$  % ( $\pm$  SD).

## f. Analyses statistiques

### i. Survie des femelles adultes

Pour estimer les taux de survie des femelles adultes du caribou forestier, nous avons utilisé l'estimateur non paramétrique de Kaplan-Meier pour des données en quinconce (*lib. « staggered-entry Kaplan-Meier nonparametric estimator »* ; Pollock *et al.*, 1989), basé sur le suivi télémétrique (GPS) de l'ensemble des individus (Hosmer *et al.*, 2008). Le statut de l'individu (c.-à-d., vivant ou mort) a été associé à chaque localisation tout au long du suivi. Les individus qui ne sont pas décédés lors du suivi ont été « censurés par la droite » (c.-à-d. que nous avons noté leur dernier jour de suivi en indiquant à l'analyse que le statut vivant ou mort de l'individu n'était plus connu à partir de ce moment ; Hosmer *et al.*, 2008) et retirés du jeu de données « à risque » après le dernier jour où nous avons des informations sur leur statut. Nous avons considéré jusqu'au jour de leur décès l'information spatiale sur les animaux morts suite à la chasse (ou au braconnage), ou encore suite à des accidents survenus lors des sessions de capture, puis nous les avons « censurés par la droite » de façon à estimer uniquement la mortalité naturelle des individus.

La survie a été estimée pour chaque année entre deux estimations des taux de recrutement ; pour ce faire, nous avons utilisé comme échelle temporelle le temps depuis la date de première capture des individus. Afin de corriger le fait que les individus n'étaient pas tous capturés le même jour, nous avons pris comme origine de temps pour tous les individus le 1<sup>er</sup> avril de chaque année, date qui correspond à la fin des inventaires aériens ; ceci permet de prendre en compte une possible saisonnalité dans le taux de mortalité (Fieberg *et al.*, 2009).

Nous avons testé l'effet des perturbations totales annuelles ainsi que de la proportion de peuplements potentiellement productifs sur la survie des femelles adultes du caribou forestier en utilisant un modèle linéaire généralisé à effets mixtes. Afin de prendre en compte la dépendance possible des valeurs de recrutement au sein d'un même secteur, une ordonnée à l'origine aléatoire pour chaque secteur a été implémentée dans le modèle. Considérant que le nombre de femelles géolocalisées pouvait influencer l'estimation du taux de survie annuel, nous avons pondéré chaque estimation du taux de survie par le nombre total de femelles suivies. Les analyses ont été conduites à l'aide du logiciel R (R Core Team, 2015) à partir de la fonction *glmer* de la librairie « lme4 » (Bates *et al.*, 2015). Pour déterminer si les effets des variables indépendantes étaient significatifs, nous avons calculé les intervalles de confiance à 95 % des coefficients estimés avec un bootstrap paramétrique ( $n = 10\ 000$  itérations) en utilisant la fonction *confint.Mermod* de la librairie « lme4 ». Si cet intervalle n'englobait pas la valeur 0, l'effet était considéré comme significatif.

## ii. Recrutement

Nous avons estimé l'effet des perturbations totales et de la proportion de peuplements potentiellement productifs sur le recrutement des caribous au moyen d'une régression logistique à effets mixtes, en utilisant comme variable réponse le ratio faons/femelles déterminé pendant les inventaires et les suivis de populations. Pour tenir compte de la non-indépendance entre les inventaires au sein d'une même population, la régression logistique a été menée en utilisant une ordonnée à l'origine aléatoire par population. Considérant que le nombre de femelles observées pouvait influencer le nombre de faons observés, nous avons pondéré les observations par le nombre total de femelles estimé pour chaque inventaire ou suivi.

Les inventaires prenant place en début d'année civile, et le nombre de faons observés étant la résultante de la reproduction des femelles lors de l'année précédente et de la survie subséquente de leurs jeunes, nous avons considéré les perturbations de l'année précédant l'inventaire comme valeur de perturbations totales. En effet, utiliser le niveau de perturbation de l'année en cours reviendrait à surestimer les niveaux de perturbations rencontrés par les caribous, puisqu'une partie de ces perturbations n'était pas encore présente au moment du suivi. Nous avons testé la présence d'un effet non linéaire de la productivité forestière potentielle en utilisant un terme quadratique pour cette variable. Les analyses statistiques ont été effectuées avec la fonction *glmer* de la librairie « lme4 » (Bates *et al.*, 2015) du logiciel R (R Core Team, 2015). Pour déterminer si les effets des variables indépendantes étaient significatifs, nous avons calculé les intervalles de confiance à 95 % des coefficients estimés avec un bootstrap paramétrique ( $n = 10\ 000$  itérations) en utilisant la fonction *confint.Mermod* de la librairie « lme4 ».

## iii. Taux de croissance

Nous avons estimé les taux d'accroissement annuels finis ( $\lambda_f$ ) pour les femelles des populations de caribous forestiers en utilisant l'équation R/M de Hatter & Bergerud (1991) :

$$\lambda_f = \frac{S_f}{1 - R_f}$$

où  $S_f$  représente la survie annuelle des femelles et  $R_f$  le taux de recrutement de femelles dans la population. Si l'on considère un rapport des sexes de 0,5 à la naissance et que la survie juvénile est indépendante du sexe, la relation entre  $R_f$  et le ratio faons/femelles ( $R$ ) est :

$$R_f = \frac{\frac{R}{2}}{1 + \frac{R}{2}}$$

Afin de prévoir les changements de  $\lambda_f$  en fonction des perturbations totales et de la proportion de peuplements potentiellement productifs, nous avons utilisé les prévisions des modèles sur la survie femelle adulte (à un an) et sur le recrutement. Plus précisément, pour une proportion de peuplements potentiellement productifs et un niveau de perturbations fixés, nous avons simulé par bootstrap paramétrique la valeur de la survie et du recrutement en considérant les effets fixes des modèles. Cette étape a été réalisée 10 000 fois ( $n = 10\,000$  simulations) de façon à obtenir 10 000 estimations du taux de croissance pour une proportion de peuplements potentiellement productifs et un niveau de perturbations fixes. Le processus a ensuite été répété de telle sorte à faire varier les valeurs de la proportion de peuplements potentiellement productifs et du niveau de perturbations. Le bootstrap paramétrique a été lancé à partir de la fonction *bootMer* de la librairie « lme4 » dans R (R Core Team, 2015).

#### iv. Niveaux de perturbations soutenables

En utilisant les prévisions de  $\lambda_f$  pour différents niveaux de perturbations totales et différentes proportions de peuplement potentiellement productifs obtenues à partir du bootstrap paramétrique, nous avons pu déterminer la valeur de perturbation maximale pour chaque valeur de productivité potentielle pour laquelle  $\lambda_f$  était égal à 1. Nous avons aussi estimé la valeur maximale de perturbations permettant d'avoir confiance à 95 % que  $\lambda_f \geq 1$  à partir de l'ensemble des estimés obtenus par le bootstrap paramétrique pour une proportion de peuplements potentiellement productifs fixée. Ainsi, à partir des 10 000 estimations du taux de croissance pour chaque combinaison de valeur de productivité et de perturbations totales, nous avons identifié les  $\lambda_f$  simulés étant inférieurs à 1 parmi les 10 000 estimations. Sur cette base, nous avons ensuite fixé la valeur de productivité et déterminé à partir de quelle valeur de perturbations on obtient  $\lambda_f \geq 1$  au moins 95 % du temps, bornant du coup la plage de valeurs distribuée unilatéralement sous l'estimation ponctuelle et dans laquelle le modèle prévoit une population stable ou en croissance ( $\lambda_f \geq 1$ ).

#### v. Effets de la productivité forestière potentielle sur les peuplements forestiers

Nous avons déterminé l'effet de la proportion de peuplements potentiellement productifs sur la hauteur des peuplements, sur la couverture de leur canopée ainsi que sur la proportion de feuillus

dans les peuplements forestiers dans le but de vérifier notre prémisse du lien entre la productivité potentielle et la résilience de ces peuplements. Pour ce faire, nous avons sélectionné aléatoirement 2000 points parmi les districts écologiques dont nous connaissions le pourcentage de peuplements potentiellement productifs (dans la zone modélisée par Gauthier *et al.*, 2015). Pour chacun de ces points, nous avons ensuite extrait les caractéristiques forestières à partir de cartes avec une résolution de 250 m provenant de l'Inventaire forestier national du Canada (Beaudoin *et al.*, 2014). Les points sans végétation (c.-à-d. ayant une proportion de polygones sans végétation dans le pixel égale à 1) et sans arbres (c.-à-d. ayant une proportion de polygones sans arbres dans le pixel égale à 1) ont été retirés du jeu de données. La couverture de la canopée étant calculée sur l'aire totale des polygones du pixel (en incluant donc les polygones sans arbres), nous avons divisé cette proportion de couverture par la proportion du pixel contenant des polygones avec arbres pour obtenir la proportion de sol couverte par la canopée dans les polygones constitués d'arbres.

Nous avons utilisé des modèles linéaires afin de déterminer si les variations de la hauteur des peuplements ou de la couverture de la canopée pouvaient être expliquées par des changements dans la proportion de peuplements potentiellement productifs. De plus, nous avons utilisé un modèle additif généralisé pour évaluer si les variations dans la proportion d'arbres feuillus pourraient également être expliquées par des changements dans la proportion de peuplements potentiellement productifs. Dans ces modèles, nous avons tenu compte du lien fonctionnel que la hauteur, la couverture de la canopée et la proportion de feuillus peuvent avoir avec l'âge des peuplements. Nous avons vérifié si l'effet de l'âge était non linéaire en incluant un effet quadratique pour cette variable. Enfin, nous avons inclus la proportion de peuplements potentiellement productifs et l'interaction entre cette proportion et l'âge des peuplements dans nos modèles. La sélection des variables indépendantes a été effectuée par sélection ascendante (c.-à-d., en ajoutant les variables une à une) en utilisant le test du rapport de vraisemblance pour des modèles imbriqués entre le modèle contenant cette variable et celui qui ne l'inclut pas. Les analyses statistiques ont été effectuées dans le logiciel R (R Core Team, 2015) avec la fonction *lm* pour les modèles linéaires et la fonction *gam* pour le modèle additif généralisé.

### **3. Résultats**

#### **a. Populations**

Au total, six populations ont été définies : Nottaway, Assinica, Témiscamie, Pipmuacan, Manicouagan Ouest et Manicouagan Est (Figure 2). Bien qu'il y ait quelques cas d'individus se

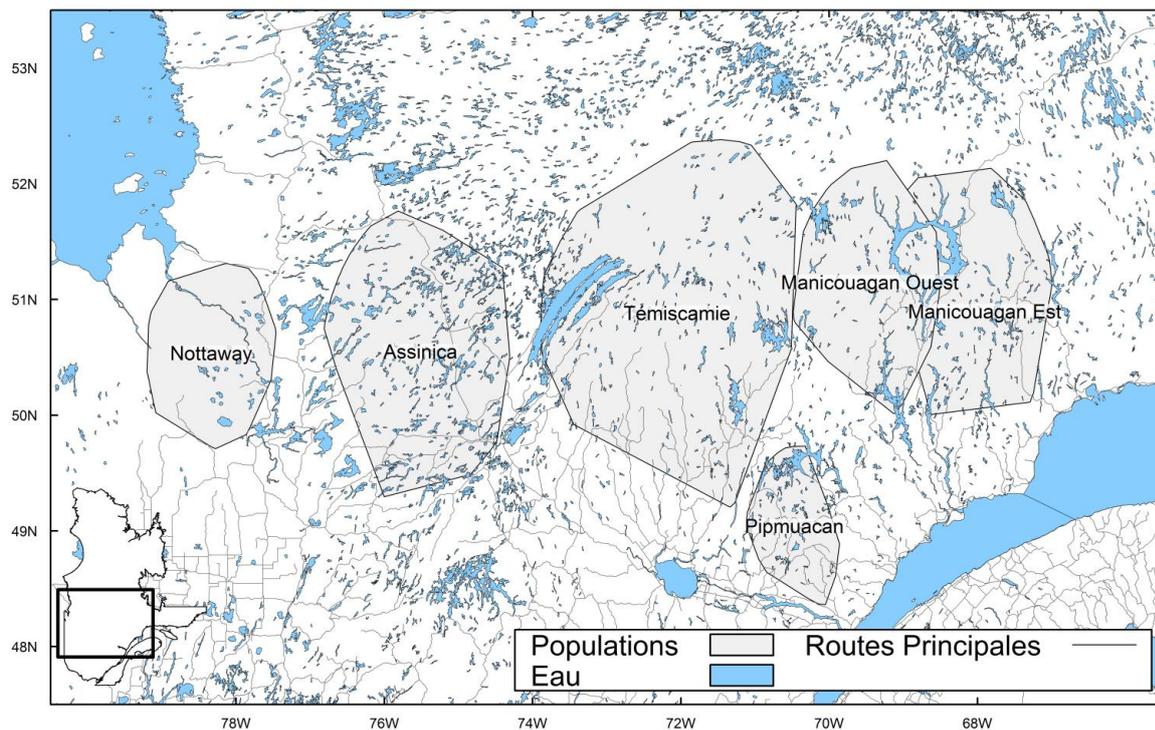
déplaçant entre ces deux derniers secteurs, les données télémétriques GPS des individus n'ont confirmé au final que peu d'échanges entre les populations.

### **b. Survie des femelles adultes**

La survie des femelles adultes était négativement affectée par le niveau de perturbations totales, alors que la proportion de peuplements potentiellement productifs avait un effet positif sur la survie (Tableau 1). Les prévisions de la probabilité de survie annuelle des femelles adultes montrent des différences importantes entre les populations suivies (Figure 3). Par exemple, pour un niveau de perturbations de 35 %, la plus faible survie annuelle prévue est de 0,838 (Nottaway) et la plus forte de 0,921 (Pipmuacan), une différence qui s'explique, selon nos analyses, par une proportion de peuplements potentiellement productifs plus faible dans le secteur de Nottaway. L'estimation du taux de survie des femelles de la population de Nottaway est toutefois basée sur un faible nombre d'individus portant un collier télémétrique GPS ( $n = [3-7]$ ). Afin de vérifier si la faible taille de l'échantillon de Nottaway influençait le comportement de la relation mise en évidence entre la survie annuelle, le niveau de perturbation et le pourcentage de peuplements potentiellement productifs, nous avons *a posteriori* refait les analyses en excluant la population de Nottaway. Nous avons obtenu les mêmes tendances, confirmant la robustesse de la relation malgré le faible nombre de caribous suivis à Nottaway (voir l'annexe 1 : Tableau S1). Nous avons également vérifié plus globalement la sensibilité des analyses aux spécificités du suivi réalisé sur les différentes populations en refaisant l'analyse en excluant les populations une à la fois. Encore une fois, le modèle demeure relativement robuste à ces variations individuelles (Annexe 1 : Tableau S2).

### **c. Recrutement**

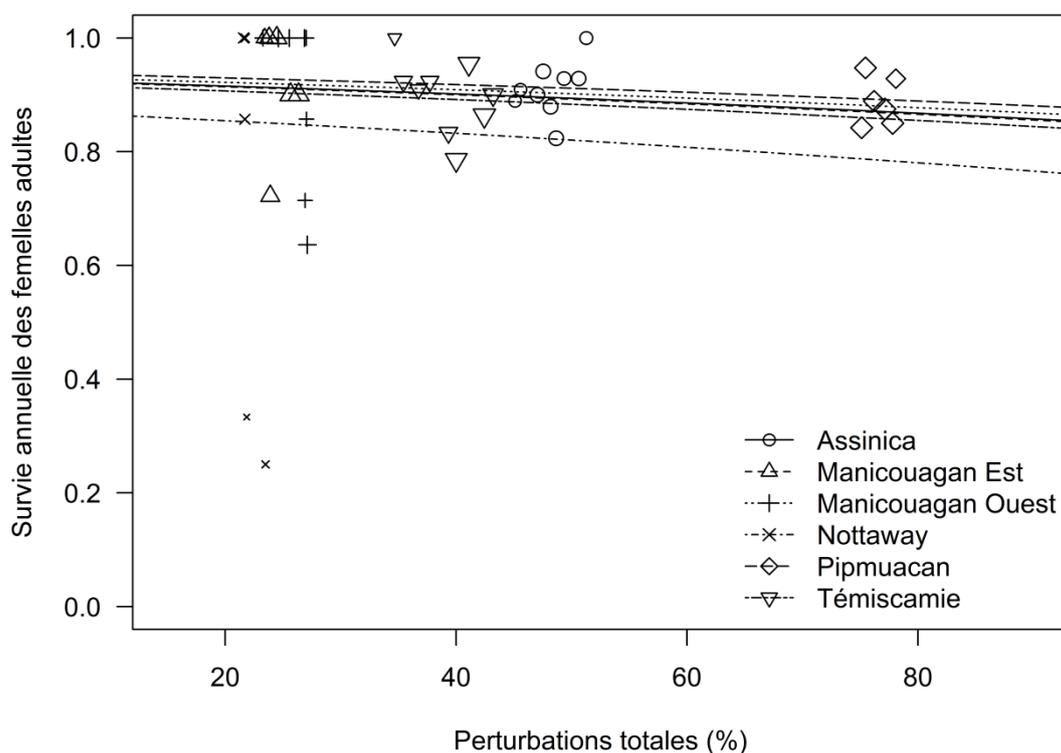
Les résultats du modèle de régression logistique mixte montrent que le ratio faon/femelle diminuait en fonction du niveau de perturbations totales, mais augmentait de façon exponentielle avec la proportion locale de peuplements potentiellement productifs (Tableau 2). Le nombre de faons par femelle était donc plus élevé pour un même niveau de perturbation dans des secteurs où la proportion de peuplements potentiellement productifs est plus importante (Figure 4). Pour juger de la sensibilité des analyses aux inventaires ayant relativement peu d'observations, nous avons refait les analyses en excluant tous les inventaires pour lesquels moins de 50 individus avaient été observés. Nous obtenons essentiellement les mêmes résultats sur cette base (Annexe 1 : Tableau S2) que lorsqu'on considère tous les inventaires (Tableau 2).



**Figure 2.** Délimitation des aires de répartition des populations de caribous forestiers étudiées (MCP 99 %) au Québec entre 2004 et 2014.

**Tableau 1.** Coefficients et leur intervalle de confiance à 95 % estimés à partir du modèle linéaire généralisé à effets mixtes pour tester l'effet de la proportion totale de perturbations ainsi que de la proportion de peuplements potentiellement productifs sur la survie des femelles adultes du caribou forestier.

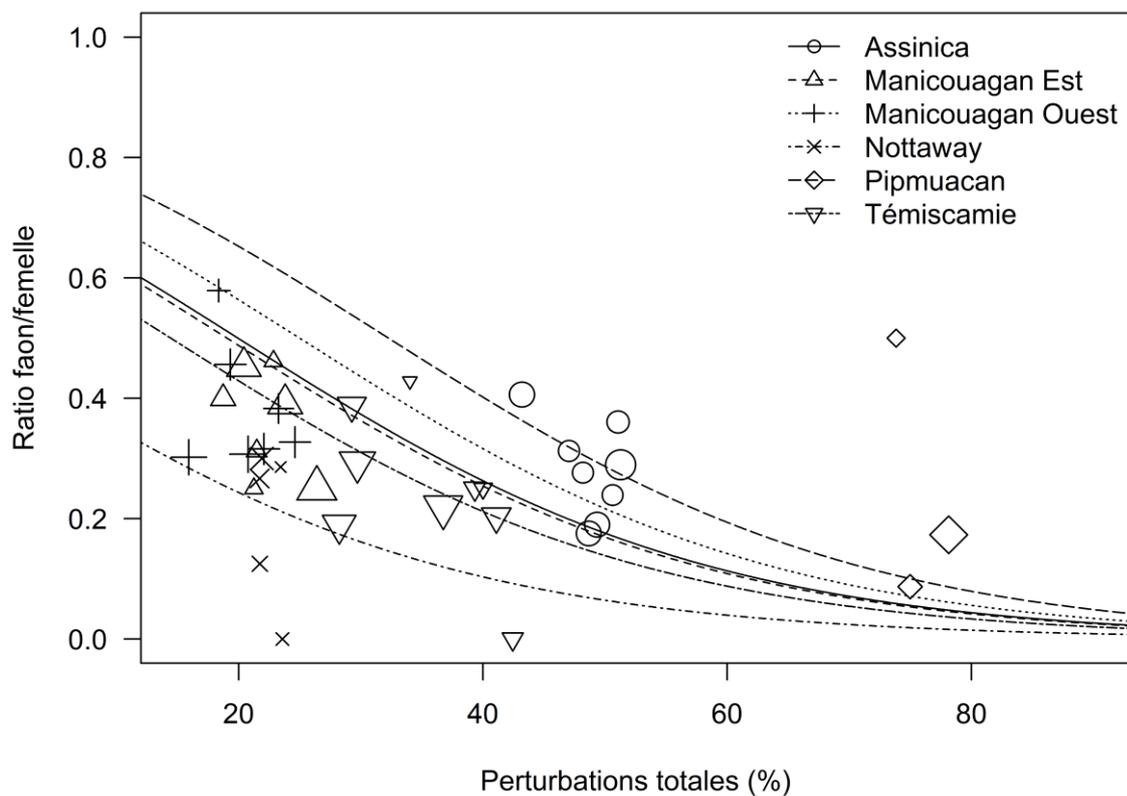
Variable	Coefficient	Intervalle de confiance à 95 %
Ordonnée à l'origine	1,665	1,239 – 2,144
Perturbations totales	-0,836	-1,384 – -0,302
Proportion de peuplements potentiellement productifs	1,280	0,403 – 2,105



**Figure 3.** Estimation de la survie annuelle des femelles adultes du caribou forestier en fonction du niveau de perturbations totales pour les six populations suivies entre 2004 et 2014. Les prévisions ont été faites à partir des effets fixes du modèle. Les symboles représentent les valeurs réelles de la survie pour chaque année et leur grosseur est proportionnelle au nombre de femelles observées (étendue : 2 – 22 femelles).

**Tableau 2.** Résultats du modèle de régression logistique à effets mixtes reliant les ratios faons/femelles de caribous forestiers à la proportion de perturbations totales et à la proportion de peuplements potentiellement productifs.

Variable	Coefficient	Intervalle de confiance à 95 %
Ordonnée à l'origine	-0,225	-1,391 – 0,836
Perturbations totales	-5,136	-5,427 – -4,852
Proportion de peuplements potentiellement productifs <sup>2</sup>	2,263	0,157 – 5,040



**Figure 4.** Estimation des ratios faon/femelle de caribous forestiers à partir du modèle de régression logistique mixte en fonction des perturbations totales du paysage. Les prévisions ont été faites à partir des effets fixes du modèle. Les symboles représentent les valeurs réelles des ratios lors des inventaires et leur grosseur est proportionnelle au nombre de femelles observées (étendue : 7 – 252 femelles, 39 inventaires pour les six populations).

#### d. Niveaux de perturbations soutenables

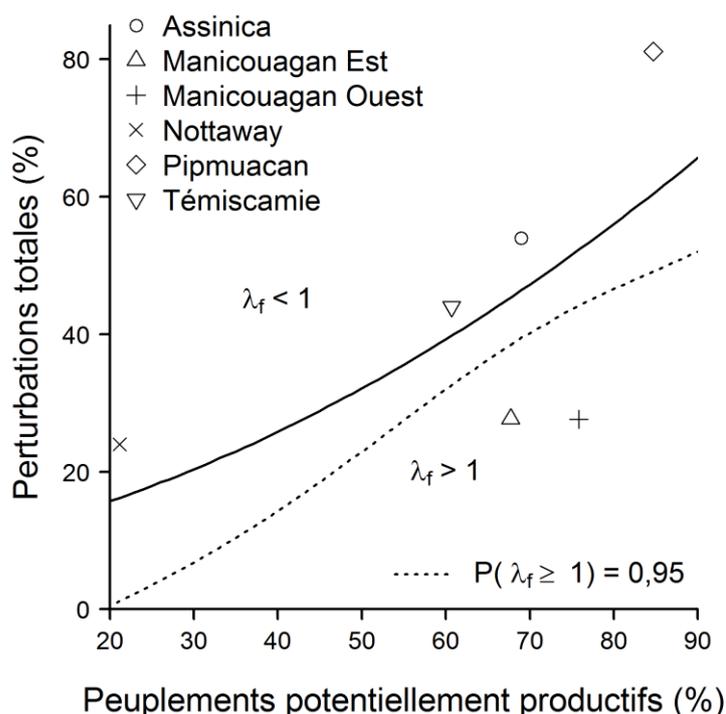
L'estimation du niveau de perturbations totales prévoyant une population locale stable ( $\lambda_f = 1$ ) variait en fonction de la proportion de peuplements potentiellement productifs (Tableau 3, Figure 5), passant de 16 % (secteur Nottaway) à 61 % (secteur Pipmuacan). Toutefois, ces niveaux de perturbations sont associés à une certaine incertitude statistique, particulièrement pour les valeurs aux extrémités du spectre de productivité, de sorte qu'il importerait d'éviter d'atteindre ces niveaux de perturbation, sans quoi le risque que les populations ne puissent se maintenir serait trop élevé. En effet, les niveaux de perturbations permettant d'avoir confiance à 95 % que la population soit au moins stable (c.-à-d.  $\lambda_f \geq 1$ ) varieraient plutôt de 2 % (secteur Nottaway) à 49 % (secteur Pipmuacan). Le risque auquel fait face une population locale s'accroît donc au fur et à mesure que ces niveaux sont dépassés. Il faut également souligner que même lorsque l'on fait abstraction de l'incertitude associée aux prévisions, seulement deux populations parmi les six étudiées étaient localisées dans des secteurs où le niveau actuel de perturbation permet d'espérer  $\lambda_f = 1$ , soit les populations de Manicouagan Ouest et Est (Figure 5). Ces deux populations sont d'ailleurs les seules à montrer présentement un niveau d'accroissement potentiel ( $\lambda$ ) supérieur à 1 (Figure 5). De plus, pour l'ensemble des populations analysées, la moyenne de la valeur soutenable de perturbations totales était de  $34,4 \pm 16,8$  % ( $\pm$  SD) en considérant un niveau de confiance à 95 % que  $\lambda_f \geq 1$  (Tableau 3). Ces valeurs moyennes sont semblables à celle obtenue par Environnement Canada (35 %) pour les populations canadiennes analysées dans le cadre de l'évaluation scientifique aux fins de la désignation de l'habitat essentiel de la population boréale du caribou des bois (Environnement Canada, 2011).

Afin d'évaluer la robustesse des analyses aux petits effectifs associés à certaines observations (p. ex. Nottaway), nous avons refait le calcul des niveaux de perturbations totales soutenables en excluant la population de Nottaway pour l'analyse de survie ainsi que tous les inventaires pour lesquels moins de 50 individus avaient été observés pour l'analyse de recrutement, et ce, bien que cet aspect soit implicitement considéré durant les analyses (voir *Analyses statistiques*). Les niveaux de perturbation soutenables estimés sur cette base (Annexe 1 : Tableau S4 et Figure S1) sont hautement similaires à ceux estimés basés sur l'ensemble des données récoltées (Tableau 3 et Figure 5).

**Tableau 3.** Niveau de perturbation pour chacune des populations au-dessus desquels, selon la prévision de nos modèles, le  $\lambda_f$  est supérieur ou égal à 1.

Secteur	Peuplements potentiellement productifs (%)	Niveau de perturbation estimé (%) pour $\lambda_f = 1$	Borne inférieure du niveau de perturbation (%) pour $\lambda_f \geq 1 = 0,95^*$	Niveau de perturbation actuel (%)
Assinica	69,0	46,5	39,9	54,0
Manicouagan Est	67,7	45,4	39,1	27,7
Manicouagan Ouest	75,8	52,3	44,2	27,6
Nottaway	21,2	16,3	1,8	24,0
Pipmuacan	84,7	60,5	48,6	81,1
Témiscamie	60,7	39,8	33,3	44,0

\*Valeurs du niveau de perturbation telles que 95 % des réplifications bootstrap paramétriques prévoient une population stable ou en croissance ( $\lambda_f \geq 1$ ).



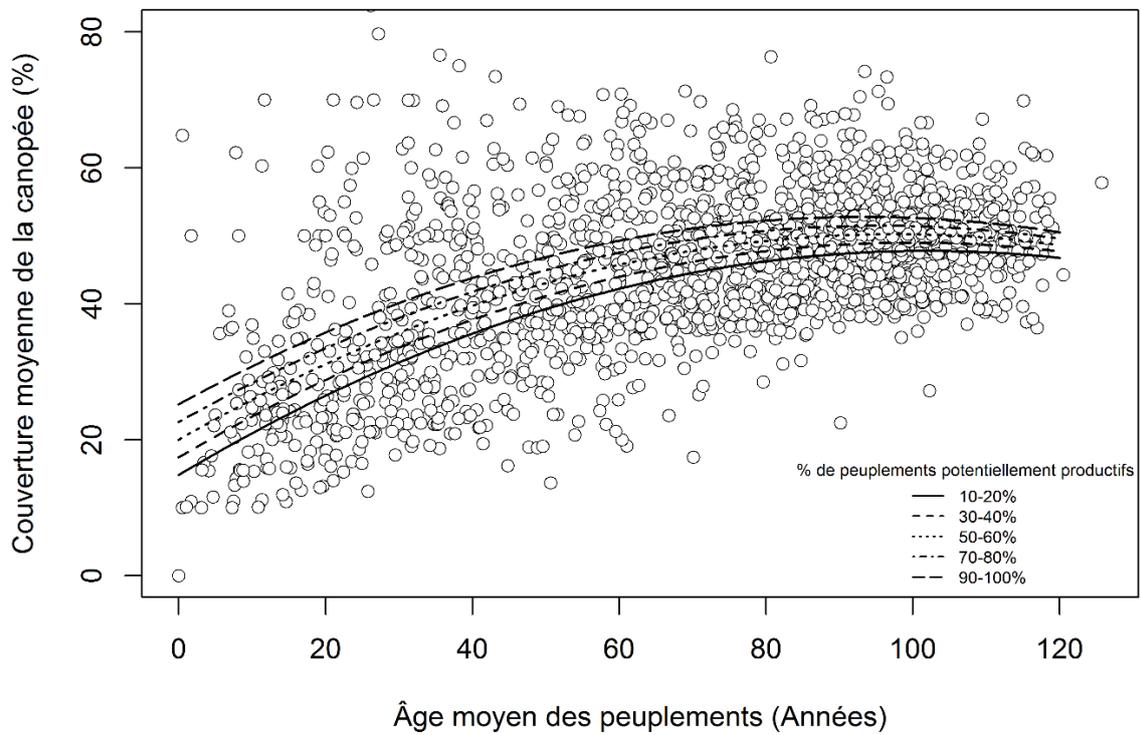
**Figure 5.** Combinaisons de perturbations totales et de peuplements potentiellement productifs pour lesquelles le taux d'accroissement annuel fini ( $\lambda_f$ ) de la population locale de caribou forestier est égal à 1 (trait plein). La population tend à croître pour les combinaisons se situant sous le trait plein, alors qu'au-dessus du trait les populations tendent à décliner. Les symboles représentent les positions des différentes populations par rapport aux niveaux de perturbations totales observés et considérés dans les analyses. La ligne pointillée identifie le seuil au-dessus duquel on peut être confiant à 95 % que  $\lambda_f \geq 1$ .

### e. Effets de la productivité forestière potentielle sur les peuplements forestiers

La sélection ascendante pour les modèles reliant la hauteur des peuplements, la couverture de la canopée et la proportion de feuillus dans les peuplements au pourcentage de peuplements productifs indiquait un effet significatif de l'âge (incluant un effet quadratique pour la hauteur des peuplements et la couverture de la canopée), de la proportion de peuplements potentiellement productifs, ainsi que de l'interaction entre l'âge et cette proportion (Tableau 4 à 6). L'âge et la proportion de peuplements potentiellement productifs avaient tous deux un effet positif sur la couverture de la canopée (Tableau 4). L'interaction entre la proportion de peuplements potentiellement productifs et l'âge montre que l'effet de cette proportion devenait moins fort à mesure que l'âge des peuplements augmentait (Tableau 4, Figure 6). De même, la hauteur des peuplements forestiers augmentait plus rapidement avec leur âge dans des secteurs caractérisés par une proportion relativement forte de peuplements potentiellement productifs (Tableau 5, Figure 7). Enfin, la proportion d'essences feuillues dans les peuplements forestiers atteignait un maximum pour les peuplements d'une vingtaine d'années, indépendamment de la productivité (Figure 8). Les peuplements les plus productifs contenaient toutefois une proportion plus importante d'essences de feuillus que les peuplements moins productifs (Tableau 6, Figure 8).

**Tableau 4.** Résultats du modèle linéaire expliquant les variations dans la couverture de la canopée des peuplements forestiers.  $R^2$  ajusté = 0,39. d.d.l : degrés de liberté du test de rapport de vraisemblance. Prop. pp productifs : Proportion de peuplements potentiellement productifs.

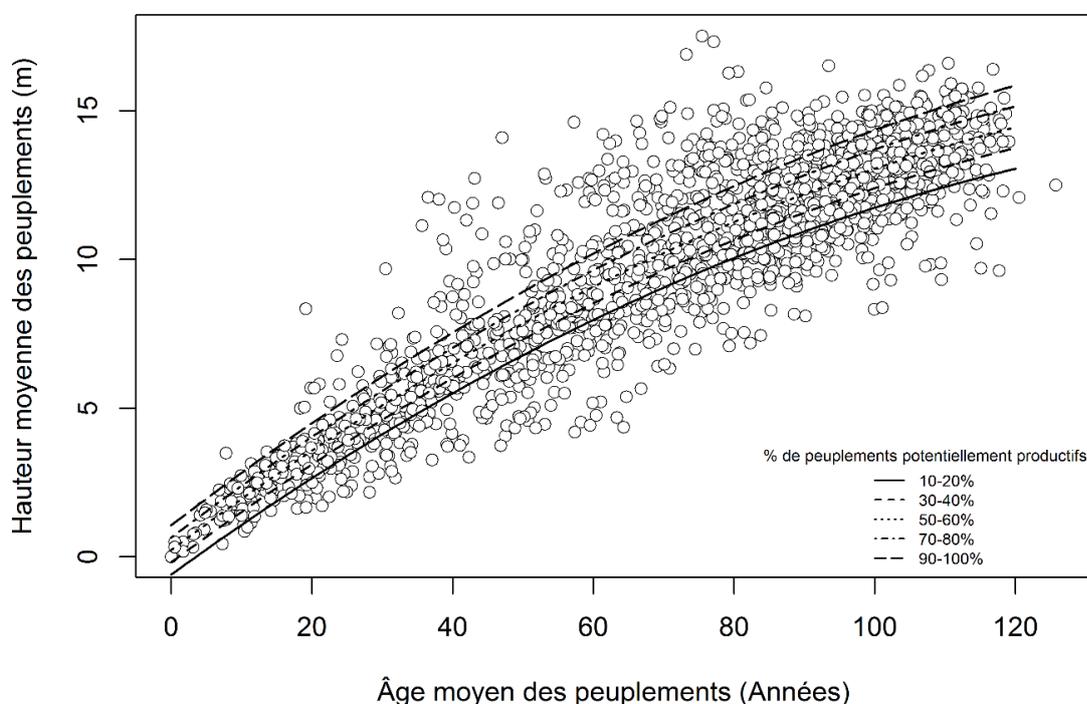
Variable	$\chi^2$	d.d.l	P	Coefficients $\pm$ erreur standard
Ordonnée à l'origine				12,863 $\pm$ 1,339 (P < 0,001)
Âge	693,17	1	< 0,001	0,657 $\pm$ 0,036
Âge <sup>2</sup>	150,65	1	< 0,001	-0,003 $\pm$ 0,0003
Prop. pp productifs	101,97	1	< 0,001	12,999 $\pm$ 1,962
Prop. pp productifs $\times$ Âge	6,69	1	0,01	-0,069 $\pm$ 0,027



**Figure 6.** Pourcentage de couverture de la canopée des peuplements forestiers en fonction de leur âge et du pourcentage de peuplements potentiellement productifs. Les valeurs prévues sont tirées du modèle linéaire présenté au Tableau 4.  $R^2 = 0,39$ .

**Tableau 5.** Résultats du modèle linéaire expliquant les variations dans la hauteur moyenne des peuplements forestiers.  $R^2$  ajusté = 0,87. d.d.l : degrés de liberté du test de rapport de vraisemblance. Prop. pp productifs : Proportion de peuplements potentiellement productifs.

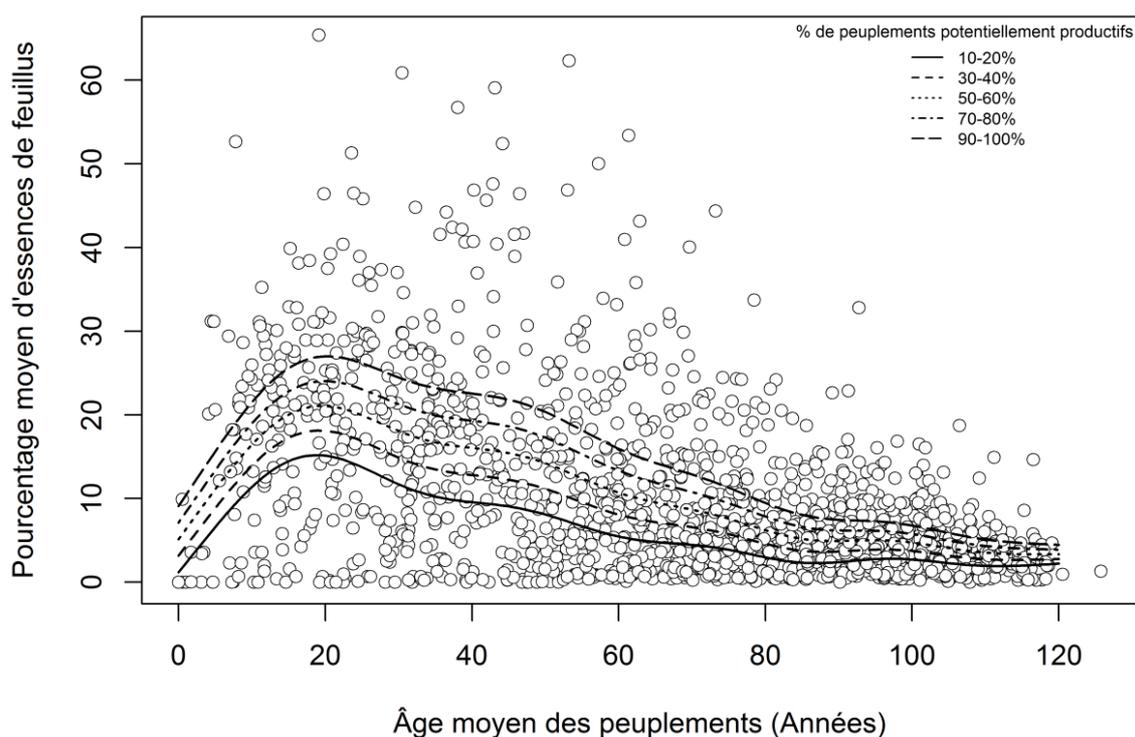
Variable	$\chi^2$	d.d.l	P	Coefficients $\pm$ erreur standard
Ordonnée à l'origine				-0,908 $\pm$ 0,192 (P < 0,001)
Âge	3189,90	1	<0,001	0,170 $\pm$ 0,005
Âge <sup>2</sup>	151,84	1	<0,001	-0,0005 $\pm$ 0,00003
Prop. pp productifs	519,25	1	<0,001	2,074 $\pm$ 0,281
Prop. pp productifs $\times$ Âge	9,68	1	0,002	0,012 $\pm$ 0,004



**Figure 7.** Hauteur moyenne des peuplements forestiers en fonction de leur âge et du pourcentage de peuplements potentiellement productifs. Les valeurs prévues sont tirées du modèle linéaire présenté au Tableau 5.  $R^2 = 0,87$ .

**Tableau 6.** Résultats du modèle additif généralisé expliquant les variations dans la proportion d'arbres feuillus dans les peuplements forestiers.  $R^2$  ajusté = 0,40. d.d.l.e : degrés de liberté estimés. Prop. pp productifs : Proportion de peuplements potentiellement productifs.

Variable	Coefficient	Erreur standard	t	d.d.l.e	F	p
Ordonnée à l'origine	3,999	0,376	10,631	-	-	< 0,001
Spline(Âge)	-	-	-	8,329	14,75	< 0,001
Prop. pp productifs	9,614	3,001	3,198	-	-	0,001
Prop. pp productifs × spline(Âge)	-	-	-	3,981	10,15	< 0,001



**Figure 8.** Pourcentage d'essences feuillues retrouvées dans les peuplements forestiers en fonction de leur âge et du pourcentage de peuplements potentiellement productifs. Les valeurs prévues sont tirées du modèle additif généralisé présenté au Tableau 6.  $R^2 = 0,40$ .

## 4. Discussion

Cette étude identifie des facteurs influençant la dynamique des populations de caribous forestiers au Québec à partir d'observations réalisées sur 380 000 km<sup>2</sup> de forêt boréale de la province. Nous montrons que des différences régionales dans la proportion de peuplements potentiellement productifs peuvent expliquer les différences observées de l'impact des perturbations de l'habitat sur les populations du caribou forestier. Les niveaux de perturbations totales permettant le maintien des populations de caribous forestiers dépendent de la proportion de peuplements potentiellement productifs dans le paysage : pour les six populations que nous avons étudiées, les niveaux de perturbations totales permettant d'avoir confiance à 95 % que  $\lambda_f \geq 1$  sont compris entre 2 et 49 %, avec une moyenne à 34 %. Le risque de déclin auquel fait face une population s'accroît donc à mesure que ces niveaux de perturbation totale sont approchés, puis dépassés. L'acquisition d'observations additionnelles devrait toutefois permettre de raffiner les modèles statistiques et, ainsi, de préciser les niveaux de perturbations totales que devraient pouvoir soutenir les populations de caribous, particulièrement pour les populations où les données disponibles sont présentement limitées, telles que la harde Nottaway. En effet, la pauvreté des données démographiques disponibles pour cette harde, combinée au fait qu'elle se retrouve seule à l'extrême du spectre des valeurs de productivité observées, contribue à l'ampleur de l'imprécision entourant le niveau de perturbation soutenable pour cette population. En augmentant la quantité et la précision des données, on pourrait alors s'attendre à ce que les niveaux de perturbation permettant d'anticiper  $\lambda_f \geq 1$  avec niveau de confiance 0,95 s'accroissent, dans une certaine mesure, vers les niveaux moyens de perturbations totales prévus (Tableau 3). Il n'en demeure pas moins que, même lorsque l'on fait abstraction de l'incertitude associée aux prévisions, quatre des six populations de caribous forestiers sont établies dans des secteurs où le niveau de perturbations dépasse déjà le niveau de perturbations totales permettant la viabilité de ces populations.

Par ailleurs, nous avons utilisé les mêmes horizons temporels (40 ans pour les feux et 50 ans pour les coupes) que ceux développés par Environnement Canada (2011) et l'Équipe de rétablissement du caribou forestier du Québec (2013b) pour calculer les niveaux de perturbations qui sont mis en relation avec les paramètres démographiques des six populations de caribous forestiers. Or, nos analyses montrent clairement que la productivité forestière peut directement affecter le temps de rétablissement d'une forêt en un habitat propice pour le caribou (Figure 7), notamment quant à la hauteur à partir de laquelle l'habitat n'est plus un environnement inhospitalier pour ce dernier. Ce temps n'est donc pas fixe pour toute la forêt boréale. Aussi, le fait que les hardes localisées dans les

territoires à plus fortes proportions de forêts productives (Tableau 3) voient leur probabilité d'autosuffisance se maintenir à des niveaux de perturbations plus élevés que le niveau de perturbation pancanadien de 35 %, mesuré sans tenir compte de la productivité des forêts (Environnement Canada, 2011), n'est pas sans liens avec la possibilité qu'une certaine proportion de la forêt perturbée de 40 ans et moins ne soit plus un habitat hostile au caribou, favorisant de ce fait une survie accrue des femelles et des faons qui expliquerait en partie « l'apparente » tolérance de ces hardes à un pourcentage accru de perturbations. Des données régionales plus détaillées établissant la relation fine entre la productivité de la forêt et son temps de rétablissement en un habitat propice pour le caribou forestier (hauteur et densité du couvert propices), après feu comme après coupe, devraient toutefois être examinées pour ajuster et préciser, au besoin, les taux de perturbation que devraient pouvoir soutenir les populations de caribous en forêt boréale québécoise.

#### **a. Survie des femelles adultes et recrutement des faons**

##### **i. Effets des perturbations totales**

Notre étude a mis en évidence que les femelles caribous adultes vivant dans des secteurs plus perturbés ont en moyenne une survie plus faible. Des études antérieures avaient démontré que l'augmentation de la proportion de jeunes peuplements (1-40 ans, Wittmer *et al.*, 2007) ainsi que de la densité de routes et des perturbations datant de moins de 5 ans (Leblond *et al.*, 2013) avaient un impact négatif sur la survie des caribous forestiers. Il a également été établi que la sélection de secteurs à proximité de coupes en régénération réduisait la survie des caribous forestiers adultes (Losier *et al.*, 2015) et des faons (Leclerc *et al.*, 2014). Les perturbations augmentent la probabilité de rencontre de prédateurs (Houle *et al.*, 2010 ; Courbin *et al.*, 2013) et poussent les caribous à se déplacer (Fortin *et al.*, 2013) et à étendre leur domaine vital (Beauchesne *et al.*, 2014) dans des zones où ils connaissent peu la répartition des ressources et des prédateurs (Faille *et al.*, 2010; Fortin *et al.*, 2015), ce qui influence la performance individuelle (Lafontaine *et al.* 2017). Les perturbations peuvent aussi créer des habitats favorables pour d'autres espèces, comme l'orignal (*Alces americanus*) (Potvin *et al.*, 2005), la proie principale des loups, augmentant ainsi la densité de ceux-ci, ce qui fait augmenter le risque de prédation des caribous (Seip, 1992). Le risque de prédation est donc plus élevé dans un paysage perturbé, ce qui explique l'effet direct des perturbations totales que nous avons observé sur la survie des femelles adultes de caribou forestier.

En accord avec les travaux d'Environnement Canada (2008, 2011), nous avons aussi détecté un fort impact des perturbations totales sur le recrutement des faons dans les populations de caribous forestiers. Cette même relation avait également été détectée auparavant pour les populations de Nottaway, d'Assinica et de Témiscamie (Rudolph *et al.*, 2012, 2017). La reproduction des femelles du caribou forestier n'est pas affectée par les perturbations (Leblond *et al.*, 2013) et les taux de reproduction sont généralement élevés dans les populations de caribou forestier (Festa-Bianchet *et al.*, 2011). Par contre, les perturbations ont un effet négatif sur la survie des faons à une échelle locale et régionale (Dussault *et al.* 2012 ; Leclerc *et al.*, 2014). La mortalité des faons est principalement due à la prédation par les ours (Pinard *et al.*, 2012 ; Leclerc *et al.* 2014) qui sont favorisés dans les paysages perturbés (Brodeur *et al.*, 2008). Le recrutement des faons étant la résultante de la reproduction des femelles adultes ainsi que de la survie des jeunes faons, la diminution du recrutement observée dans les paysages les plus perturbés est vraisemblablement due à la faible survie des faons dans ces endroits.

#### ii. Effets de la proportion de peuplements potentiellement productifs

Nos résultats montrent que la proportion de peuplements potentiellement productifs a un effet sur la survie des femelles adultes et le recrutement des faons. Ainsi, un niveau de perturbation particulier peut avoir des conséquences différentes à travers l'aire de répartition du caribou forestier. Nos analyses suggèrent que ces différences pourraient être liées à la vitesse de retour des peuplements récoltés à des conditions favorables au caribou forestier. En effet, pour des peuplements forestiers du même âge, la couverture de la canopée de même que la hauteur moyenne des peuplements forestiers étaient plus importantes dans des secteurs où la proportion de peuplements potentiellement productifs était plus élevée que dans des secteurs où cette proportion était faible. Par exemple, un couvert de la canopée d'environ 40 % serait atteint en environ 30 ans dans un secteur avec une proportion très élevée de peuplements potentiellement productifs contre environ 53 ans dans un secteur avec une proportion plus faible (Figure 6). Ce résultat est conforme à de précédentes études montrant que la fermeture de la canopée est plus rapide dans des sites plus productifs (Franklin *et al.*, 2002). Les secteurs ayant une proportion importante de peuplements potentiellement productifs auraient donc une résilience plus élevée face aux perturbations et reviendraient plus rapidement à des structures de forêt dense et haute.

La productivité forestière engendre toutefois deux forces écologiques influençant de façon opposée les populations du caribou forestier : d'un côté, une plus forte productivité devrait avoir un impact

négalif sur le caribou en augmentant la nourriture végétale disponible à l'original (donc ultimement pour le loup) et à l'ours noir (Brodeur *et al.* 2008, Gagné *et al.* 2016), alors que d'un autre côté, la plus forte productivité devrait accélérer le retour de forêts résineuses denses et hautes qui procurent une protection au caribou (Hins *et al.* 2009 ; Moreau *et al.* 2012). Nos analyses indiquent que la résultante de ces deux forces est positive, car la survie des femelles adultes et le recrutement des faons dans la population augmentent avec l'indice de productivité forestière. Ainsi, les bénéfices pour le caribou d'un retour plus rapide à une forêt résineuse dense et haute seraient supérieurs aux effets négatifs de la présence plus importante d'arbres feuillus en début de succession dans les secteurs fortement productifs.

### **b. Taux de croissance et niveaux de perturbations soutenables**

La survie et le recrutement étant affectés à la fois par les niveaux de perturbations totales et la proportion de peuplements potentiellement productifs dans le paysage, les taux d'accroissement annuels résultant de ces paramètres démographiques varient également en fonction des perturbations et de la productivité potentielle. Bien que ces valeurs représentent des taux de croissance annuels (donc une image à court terme), elles nous informent tout de même sur l'état d'une population à un instant donné et sur la possible viabilité attendue pour cette population. Nos résultats montrent que l'utilisation du niveau de perturbations totales de 35 % comme seuil de gestion (tel que recommandé par Environnement Canada, 2012) signifierait que la population de Nottaway et, dans une moindre mesure, celle de Témiscamie (en considérant  $\lambda_f \geq 1$  avec niveau de confiance 0,95 pour cette population, Tableau 3) risqueraient le déclin et l'extirpation locale même si ce seuil était respecté. Par ailleurs, les autres populations de caribous sembleraient pouvoir soutenir des niveaux de perturbations plus élevés que celui de 35 % proposé par Environnement Canada (2011). Toutefois, hormis les deux populations de Manicouagan Est et Ouest, les niveaux actuels de perturbation des territoires occupés par les autres populations de caribous dépassent déjà les niveaux de perturbations totales soutenables estimés (Tableau 3).

Il est à noter que l'approche que nous avons utilisée pour évaluer les niveaux de perturbations soutenables par les populations de caribous n'est pas la même que celle d'Environnement Canada (2011). En effet, Environnement Canada (2011) base ses recommandations sur la probabilité d'observer un taux fini d'accroissement annuel nul ou positif durant une période de 20 ans, de même que sur la probabilité que la population inclue au moins 10 femelles reproductrices durant une période de 50 ans. L'étude d'Environnement Canada (2011) fait des projections en considérant la

relation entre le recrutement et le niveau de perturbation pour un taux de survie des adultes fixé à 85 %, alors que plusieurs études soulignent que la survie adulte peut varier entre les populations autour de cette moyenne nationale (p. ex. : Wittmer *et al.* 2007; Leblond *et al.* 2013; Losier *et al.* 2015; Lafontaine *et al.* 2017). Le modèle d'Environnement Canada considère également la stochasticité associée à ce système. L'influence des effets stochastiques sur le risque d'extirpation locale diminue toutefois de façon exponentielle suivant l'augmentation de la taille de la population (Caughley 1994). En comparaison, notre étude, comme celle de Sorensen *et al.* (2008), met davantage l'accent sur le taux fini d'accroissement annuel. En effet, notre approche se base sur le lien que la survie et le recrutement ont avec le taux de perturbation et la proportion de peuplement potentiellement productif. Notre étude identifie donc les conditions qui devraient permettre à une population de se maintenir, la majorité du temps (c.-à-d., confiance à 95 % que  $\lambda_f \geq 1$ ).

### **c. Implications pour l'aménagement forestier**

La conservation du caribou forestier au Québec reste un enjeu préoccupant : selon nos résultats, quatre des six populations que nous avons étudiées (Nottaway, Assinica, Témiscamie et Pipmuacan) sont à risque de décliner ou de poursuivre leur déclin. Un tel déclin pourrait résulter en un recul de la limite sud de l'aire de répartition du caribou forestier vers le nord suite à l'extinction locale de groupes de caribous qui évoluent dans les paysages perturbés, confinant les populations dans les habitats les moins productifs (Gauthier *et al.*, 2015). Le statut de ces quatre populations est donc inquiétant et il est nécessaire de mettre en œuvre des stratégies de conservation visant à limiter des perturbations supplémentaires, en considérant les caractéristiques démographiques propres à chacune de ces populations, tout en amorçant des mesures permettant de réduire le niveau de perturbations.

Nos travaux suggèrent que la résilience des peuplements forestiers, en lien avec leur productivité potentielle, pourrait avoir une importance significative pour la démographie des populations de caribous forestiers, en réduisant le temps nécessaire aux forêts aménagées pour retrouver la structure forestière favorable d'habitat essentiel pour les caribous. De fait, notre étude remet davantage en question l'idée de se baser sur la durée constante de 40 ou 50 ans pour calculer le pourcentage cumulatif de perturbations d'un territoire donné, car dans une forêt productive le retour d'un habitat favorable au caribou pourrait être plus court. Ignorer l'effet de ce potentiel de résilience des peuplements forestiers lorsque l'on documente les impacts des perturbations naturelles ou anthropiques sur la démographie des populations de caribous forestiers pourrait limiter notre

compréhension des mécanismes écologiques en jeu dans la réponse des caribous aux perturbations. À cet égard, le présent travail jette les premières bases des relations écologiques entre la démographie des populations de caribous, les niveaux de perturbations totales du couvert forestier et la productivité forestière. Il ouvre la voie à un approfondissement de notre compréhension de ces relations qui pourraient mener à des ajustements des approches d'aménagement forestier (p. ex. seuils de gestion des niveaux de perturbations totales, seuil de hauteur des habitats perturbés, temps de retour des forêts à un stade de développement non hostile au caribou forestier) davantage adaptées aux populations locales de caribous forestiers. Cette future étape nécessitera toutefois une connaissance plus fine des paramètres démographiques des populations de caribous qui sous-tendent un suivi de ces dernières ainsi que du temps de rétablissement des forêts selon leur productivité.

Le seuil de perturbations totales de 35 % proposé comme cible de gestion par Environnement Canada (2012) représente donc une valeur moyenne à l'échelle du Canada qui, comme le rappelle Environnement Canada (2011), peut dissimuler des différences entre les régions du Canada. Ce constat vaut également pour notre niveau moyen de perturbations totales de 43 % (et de 34 % lorsque l'on fait preuve de prudence en tenant compte de l'imprécision des projections, c.-à-d.  $\lambda_f \geq 1$  avec niveau de confiance 0,95) mesuré pour nos six populations du Québec, qui est près de celui déterminé à l'échelle canadienne, mais dont les valeurs minimales de perturbations totales entre nos populations montrent des écarts importants. Les valeurs de perturbations que nous présentons ici pour les différentes populations de caribous forestiers au Québec ne doivent toutefois pas être vues comme des cibles de gestion (Radford *et al.*, 2005 ; Drapeau *et al.*, 2009 ; Villard et Jonsson, 2009 ; Johnson, 2013), mais doivent plutôt constituer des niveaux de perturbations à éviter.

Nous devons souligner que le niveau de perturbations « moyen » qui devrait résulter en une population stable ( $\lambda_f = 1$  : Tableau 3, Fig. 5) nous semble imposer un risque difficilement acceptable, car ce niveau est associé à une certaine incertitude statistique et, nonobstant cette incertitude, il constitue un point charnière où des facteurs stochastiques omniprésents dans l'environnement ont un très fort risque d'entraîner le déclin des populations locales. Pour cette raison, nos analyses identifient également les combinaisons de productivité et de niveau de perturbations totales associées à  $\lambda_f \geq 1$  avec niveau de confiance 0,95, car celles-ci offrent des bases de conservation plus robustes, en étant calculées de sorte que seulement 5% des populations simulées avaient un déclin à court terme ( $\lambda_f < 1$ ) avec le niveau de perturbations de l'habitat essentiel du caribou forestier identifié.

Finalement, notre étude met en lumière la forte variabilité des seuils de perturbation observée entre les populations, laquelle illustre qu'il existe des réalités régionales différentes pour ces populations.

Nos travaux indiquent que l'utilisation de stratégies d'aménagement forestier mieux ajustées à la fois à une connaissance approfondie des paramètres démographiques des populations de caribous forestiers ainsi qu'à la productivité potentielle locale des peuplements forestiers des territoires qu'elles occupent, sont à envisager.

## 5. Conclusion

Notre travail représente une contribution nouvelle, originale et importante dans la compréhension des relations entre l'état démographique des populations du caribou forestier au Québec, la productivité des forêts et les niveaux de perturbations du couvert forestier qu'elles peuvent supporter. La moyenne des perturbations totales soutenables pour les six populations étudiées était de 34 % (en considérant  $\lambda_f \geq 1$  avec niveau de confiance 0,95), mais avec des écarts importants entre les régions. La proportion de peuplements potentiellement productifs dans le paysage confère donc aux forêts une résilience aux perturbations qui les distingue d'une région à une autre et fait en sorte que leurs populations de caribous pourraient supporter des niveaux variables de perturbations. Cela dit, pour quatre des six populations de caribous analysées dans cette étude, les niveaux actuels de perturbations dépassent les valeurs soutenables. Par exemple, les caribous de la population de Pipmuacan – dont l'aire de répartition est localisée dans la proportion la plus élevée de forêts productives – pourrait soutenir le pourcentage de perturbations totales le plus élevé ; elle s'avère toutefois être également celle qui a été affectée par le plus haut niveau de perturbations de ses forêts (c.-à-d. 81 %). L'effet positif de la résilience des forêts productives dans l'aire de répartition de cette harde et, en corollaire, sur sa capacité d'autosuffisance, est donc altéré par le niveau actuel de perturbations totales. Avec un niveau actuel de perturbations de moins de 28 %, nos analyses indiquent que nous disposons d'une marge de manœuvre avec les populations de Manicouagan Ouest et Est, que ce soit en rapport avec le seuil de gestion des perturbations totales de 35 % d'Environnement Canada ou en fonction des niveaux de perturbations totales dégagés par nos modèles. Toutefois nous réitérons qu'il importe d'interpréter ces seuils et niveaux de perturbations comme des points de bascule d'un phénomène écologique (ici entre la croissance et la décroissance d'une population) qui sont à éviter et non comme des cibles de gestion ou d'aménagement forestier à atteindre, puisque la certitude de voir une population se maintenir dans le temps s'amenuise au fur et à mesure que l'on s'approche du seuil (Radford *et al.*, 2005 ; Drapeau *et al.*, 2009 ; Villard et Jonsson, 2009 ; Johnson 2013).

La présente étude apporte un nouvel éclairage quant à la variabilité des niveaux de perturbations pour le maintien du caribou forestier en fonction de la productivité forestière. Nous devons néanmoins faire preuve de prudence quant à l'utilisation de ces valeurs. En effet, en raison de la non-disponibilité des données forestières de base, nous avons dû procéder à la digitalisation de la carte de productivité forestière potentielle de Gauthier *et al.* (2015) afin d'établir les relations avec les paramètres de dynamique de population du caribou. Une validation des niveaux de perturbations présentés ici est donc requise à partir de ces données de base.

Bien que des études supplémentaires soient nécessaires pour mieux comprendre les mécanismes et processus écologiques directs impliqués dans la relation entre la résilience des peuplements forestiers et la survie et le recrutement des caribous forestiers, l'utilisation de cet indice permet d'améliorer les prévisions que nous pouvons faire sur le statut des populations de caribous forestier par rapport aux effets cumulatifs des perturbations du couvert forestier, ce qui pourra servir à la planification de la conservation du caribou forestier en forêt commerciale.

Finalement, il nous semble impératif qu'un suivi démographique soit réalisé dans les secteurs d'activités industrielles intensives puisqu'il faut voir les recommandations faites par l'ensemble des études sur le caribou forestier (p. ex., Environnement Canada 2012, Équipe de rétablissement du caribou forestier du Québec. 2013a, la présente étude) comme des éléments de fondation sur lesquels développer une gestion adaptative pour un animal particulièrement sensible aux activités anthropiques.

## **6. Remerciements**

Nous tenons à remercier la chaire de recherche industrielle CRSNG-Université Laval en sylviculture et faune, le conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (NSERC), le Fonds de recherche du Québec - Nature et technologies (Programme de recherche en partenariat sur l'aménagement et l'environnement forestiers), le ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, l'Agence de développement économique du Canada, le Conseil de l'Industrie forestière du Québec, la Fédération Canadienne de la Faune, le Fonds mondial pour la nature, le Fonds autochtone pour les espèces en péril (Environnement Canada) alloué à la Première Nation des Innus Essipit, l'Université du Québec à Rimouski, l'Université du Québec à Montréal ainsi que l'Université Laval pour leur soutien financier. Nous tenons également à remercier nos partenaires qui nous ont aidés pour les aspects logistiques de ce projet : J.-P. Ouellet, R. Courtois, Ch. Dussault, S. Légaré, J.

Mainguy et A. Massé. Finalement, nous remercions B. Baillargeon, F.-A. Behm, L. Breton, C. Bourgeois, L. Coulombe, R. Courtois, D. Dorais, J.-G. Frenette, S. Gravel, D. Grenier, D. Guay, D. Lacasse, J. Y. Lacasse, R. Lavoie et B. Rochette pour la récolte des données sur le terrain.

## Liste des Références

- Banfield, A. W. F. 1961. A revision of the reindeer and caribou, genus *Rangifer*, National Museum of Canada Bulletin, Biol. Ser. No. 66.
- Bastille-Rousseau, G., C. Dussault, S. Couturier, D. Fortin, M.-H. St-Laurent, P. Drapeau, C. Dussault et V. Brodeur. 2012. Sélection d'habitat du caribou forestier en forêt boréale québécoise. Québec. Ministère du Développement durable, de l'Environnement, de la Faune et des Parcs, Direction générale de l'expertise sur la faune et ses habitats, 66 p.
- Bates, D., M. Maechler, B. Bolker et S. Walker. 2015. lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4. R package version 1.1-8, URL <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>.
- Beauchesne, D., J. A. G. Jaeger et M.-H. St-Laurent. 2014. Thresholds in the capacity of boreal caribou to cope with cumulative disturbances: Evidence from space use patterns. *Biological Conservation* 172:190–199.
- Beaudoin, A., P. Y. Bernier, L. Guindon, P. Villemaire, X. J. Guo, G. Stinson, T. Bergeron, S. Magnussen et R. J. Hall. 2014. Mapping attributes of Canada's forests at moderate resolution through k NN and MODIS imagery. *Canadian Journal of Forest Research* 44:521–532.
- Brodeur, V., J.-P. Ouellet, R. Courtois et D. Fortin. 2008. Habitat selection by black bears in an intensively logged boreal forest. *Canadian Journal of Zoology* 86:1307–1316.
- Caughley G. 1994. Directions in conservation biology. *Journal of Animal Ecology* 63: 215–244.
- COSEPAC. 2011. Unités désignables du caribou (*Rangifer tarandus*) Comité sur la situation des espèces en péril au Canada. 88 p.
- COSEPAC. 2014. Évaluation et Rapport de situation du COSEPAC sur le caribou (*Rangifer tarandus*), population de Terre-Neuve, population de la Gaspésie-Atlantique et population boréale, au Canada. Comité sur la situation des espèces en péril au Canada. Ottawa. xxiv + 144p. URL [www.registrelep-sararegistry.gc.ca/default\\_f.cfm](http://www.registrelep-sararegistry.gc.ca/default_f.cfm).

- Courbin, N., D. Fortin, C. Dussault, V. Fargeot et R. Courtois. 2013. Multi-trophic resource selection function enlightens the behavioural game between wolves and their prey. *Journal of Animal Ecology* 82:1062–71.
- Courtois, R. 2003. La conservation du caribou dans un contexte de perte d'habitat et de fragmentation du milieu, thèse de doctorat, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, Québec, 350 p.
- Courtois, R., A. Gingras, C. Dussault, L. Breton et J. P. Ouellet. 2003. An aerial survey technique for the forest-dwelling ecotype of Woodland Caribou, *Rangifer tarandus caribou*. *Canadian Field-Naturalist* 117:546–554.
- Drapeau, P., A. Leduc et Y. Bergeron. 2009. *Bridging ecosystem and multiple species approaches for setting conservation targets in managed boreal landscapes*. *Setting Conservation Targets in Managed Forest Landscapes* (ed. by M.-A. Villard and B.-G. Jonsson), pp. 129–160. Cambridge University Press, New York.
- Dussault, C., V. Pinard, J.-P. Ouellet, R. Courtois et D. Fortin. 2012. Avoidance of roads and selection for recent cutovers by threatened caribou: fitness-rewarding or maladaptive behaviour? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279, 4481–4488.
- Équipe de rétablissement du caribou forestier du Québec. 2013a. Plan de rétablissement du caribou forestier (*Rangifer tarandus caribou*) au Québec — 2013-2023, produit pour le compte du ministère du Développement durable, de l'Environnement, de la Faune et des Parcs du Québec, Faune Québec, 110 p.
- Équipe de rétablissement du caribou forestier du Québec. 2013b. Lignes directrices pour l'aménagement de l'habitat du caribou forestier (*Rangifer tarandus caribou*), produit pour le compte du ministère du Développement durable, de l'Environnement, de la Faune et des Parcs, 24 p. + 1 annexe.
- Environnement Canada. 2008. Examen scientifique aux fins de la désignation de l'habitat essentiel de la population boréale du caribou des bois (*Rangifer tarandus caribou*) au Canada, Ottawa, Environnement Canada, 67 p. et annexes.
- 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, 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.
- Faille, G., C. Dussault, J. P. Ouellet, D. Fortin, R. Courtois, M. H. St-Laurent et C. Dussault. 2010. Range fidelity: The missing link between caribou decline and habitat alteration? *Biological Conservation* 143:2840–2850.
- Festa-Bianchet, M., J. C. Ray, S. Boutin, S. D. Côté et A. Gunn. 2011. Conservation of caribou (*Rangifer tarandus*) in Canada: an uncertain future. *Canadian Journal of Zoology* 89:419–434.
- Fieberg, J. et G. D. DelGiudice. 2009. What time is it? Choice of time origin and scale in extended proportional hazards models. *Ecology* 90:1687–97.
- Fortin, D., P.-L. Buono, A. Fortin, N. Courbin, C. Tye Gingras, P. R. Moorcroft, R. Courtois et C. Dussault. 2013. Movement responses of caribou to human-induced habitat edges lead to their aggregation near anthropogenic features. *The American Naturalist* 181:827–36.
- Fortin, D., P. Buono, O. J. Schmitz, N. Courbin, C. Losier, M.-H. St-Laurent, P. Drapeau, S. Heppell, C. Dussault, V. Brodeur et J. Mainguy. 2015. A spatial theory for characterizing predator – multiprey interactions in heterogeneous landscapes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 282:20150973.
- Fortin, D., R. Courtois, P. Etcheverry, C. Dussault et A. Gingras. 2008. Winter selection of landscapes by woodland caribou: behavioural response to geographical gradients in habitat attributes. *Journal of Applied Ecology* 45:1392–1400.
- Franklin, J. F., D. B. Lindenmayer, D. A Thornburgh, R. Van Pelt, J. Chen, T. A. Spies, A. B. Carey, D. C. Shaw, D. R. Berg, M. E. Harmon, W. S. Keeton et K. Bible. 2002. Disturbances and structural development of natural forest ecosystems with silvicultural implications, using Douglas-fir forests as an example. *Forest Ecology and Management* 155:399–423.
- Gauthier, S., F. Raulier, H. Ouzennou et J. Saucier. 2015. Strategic analysis of forest vulnerability to risk related to fire: an example from the coniferous boreal forest of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 45:553–565.

- Gagné, C., J. Mainguy et D. Fortin. 2016. The impact of forest harvesting on caribou-moose-wolf interactions decreases along a latitudinal gradient. *Biological Conservation* 197:215-222.
- Hatter, I. et W. A. Bergerud. 1991. Moose recruitment, adult mortality and rate of change. *Alces* 27:65–73.
- Hervieux, D., M. Hebblewhite, N. J. DeCesare, M. Russell, K. Smith, S. Robertson et S. Boutin. 2013. Widespread declines in woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) continue in Alberta. *Canadian Journal of Zoology* 91:872–882.
- Hins C., Ouellet J.P., Dussault C. et St-Laurent M.H. 2009. Habitat selection by forest-dwelling caribou in managed boreal forest of eastern Canada: Evidence of a landscape configuration effect. *Forest Ecology and Management* 257: 636–643.
- Hosmer, D. W., S. Lemeshow et S. May. 2008. *Applied survival analysis: regression modeling of time to event data*. Wiley, New York, New York, USA.
- Houle, M., D. Fortin, C. Dussault, R. Courtois et J.-P. Ouellet. 2010. Cumulative effects of forestry on habitat use by gray wolf (*Canis lupus*) in the boreal forest. *Landscape Ecology* 25:419–433.
- Johnson, C. J. 2013. Identifying ecological thresholds for regulating human activity: Effective conservation or wishful thinking? *Biological Conservation* 168:57–65.
- Lafontaine, A., P. Drapeau, D. Fortin et M.-H. St-Laurent. 2017. Many places called home: the adaptive value of seasonal adjustments in range fidelity. *Journal of Animal Ecology* (sous-[presse](https://doi.org/10.1111/1365-2656.12645), doi:10.1111/1365-2656.12645)
- Larson, A. J., J. A. Lutz, R. F. Gersonde, J. F. Franklin et F. F. Hietpas. 2008. Potential site productivity influences the rate of forest structural development. *Ecological Applications* 18:899–910.
- Leblond, M., C. Dussault et J.-P. Ouellet. 2013. Impacts of human disturbance on large prey species: do behavioral reactions translate to fitness consequences? *PloS one* 8:e73695.
- Leclerc, M., C. Dussault et M.-H. St-Laurent. 2014. Behavioural strategies towards human disturbances explain individual performance in woodland caribou. *Oecologia* 176:297–306.

- Losier, C. L., S. Couturier, M. H. St-Laurent, P. Drapeau, C. Dussault, T. Rudolph, V. Brodeur, J. A. Merkle et D. Fortin. 2015. Adjustments in habitat selection to changing availability induce fitness costs for a threatened ungulate. *Journal of Applied Ecology* 52:496–504.
- Maechler, M., Rousseeuw, P., Struyf, A., Hubert, M. et Hornik, K. 2015. *cluster: Cluster Analysis Basics and Extensions*. R package version 2.0.3.
- Ministère des Ressources naturelles du Québec. 2013. Rapport du Comité scientifique chargé d'examiner la limite nordique des forêts attribuables. Secteur des forêts. 148 p. + 6 annexes.
- Moreau, G., D. Fortin, S. Couturier, T. Duchesne. 2012. Multi-level functional responses for wildlife conservation: the case of threatened caribou in managed boreal forests. *Journal of Applied Ecology* 49:611-620.
- Odeh, I. O. A., A. B. Mcbratney et D. J. Chittleborough. 1992. Soil pattern recognition with fuzzy-c-means: applications to classification and soil-landform interrelationships. *Soil Science Society of American Journal* 56:505–516.
- Peters, W., M. Hebblewhite, N. J. DeCesare, F. Cagnacci et M. Musiani. 2013. Resource separation analysis with moose indicates threats to caribou in human altered landscapes. *Ecography* 36:487–498.
- Pinard, V., C. Dussault, J.-P. Ouellet, D. Fortin et 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.
- Potvin, F., L. Bretonet 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.
- Pollock K.H., S.R. Winterstein et M.J. Conroy. 1989. Estimation and analysis of survival distributions for radio-tagged animals. *Biometrics* 45:99-109.
- R Core Team. 2015. R: A language and environment for statistical computing. Version 3.2.1. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Radford, J. Q., A. F. Bennett et G. J. Cheers. 2005. Landscape-level thresholds of habitat cover for woodland-dependent birds. *Biological Conservation* 124:317–37.

- Roubens, M. 1982. Fuzzy clustering algorithms and their cluster validity. *European Journal of Operational Research* 10:294–301.
- Rudolph, T. D., P. Drapeau, M.-H. St-Laurent et L. Imbeau. 2012. Situation du caribou forestier (*Rangifer tarandus caribou*) sur le territoire de la Baie-James dans le Nord-du-Québec, rapport scientifique présenté au ministère des Ressources naturelles et de la Faune et au Grand Conseil des Cris (Eeyou Istchee), Montréal, Québec, 77 p.
- Rudolph, T. D., P. Drapeau, L. Imbeau, V. Brodeur, S. Légaré et M.-H. St-Laurent. 2017. Demographic responses of boreal caribou to cumulative disturbances highlight elasticity of range-specific tolerance thresholds. *Biodiversity and Conservation* (sous presse).
- Schaefer, J. A. 2003. Long term range recession and the persistence of caribou in the taiga. *Conservation Biology* 17:1435–1439.
- Schaefer, J. A. et C. C. Wilson. 2002. The fuzzy structure of populations. *Canadian Journal of Zoology* 80:2235–2241.
- 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.
- Service canadien des forêts. 2014. Base nationale de données sur les feux de forêt du Canada – Données sur les feux des Agences. Ressources naturelles Canada, Service canadien des forêts, Centre de foresterie du Nord, Edmonton, Alberta.
- Sorensen T., P.D. McLoughlin, D. Hervieux, E. Dzus, J. Nolan, B. Wynes et S. Boutin. 2008. Determining sustainable levels of cumulative effects for boreal caribou. *Journal of Wildlife Management* 72: 900–905.
- Villard, M.-A. et B.-G. Jonsson. 2009. Biodiversity as patient: diagnoses and treatment. *Conservation Biology* 23:3–4.
- Vors, L. S. et M. S. Boyce. 2009. Global declines of caribou and reindeer. *Global Change Biology* 15:2626–2633.
- Vors, L. S., J. A. Schaefer, B. A. Pond, A. R. Rodgers et B. R. Patterson. 2007. Woodland caribou extirpation and anthropogenic landscape disturbance in Ontario. *Journal of Wildlife Management* 71:1249–1256.

Wittmer, H. U., B. N. McLellan, R. Serrouya et C. D. Apps. 2007. Changes in landscape composition influence the decline of a threatened woodland caribou population. *Journal of Animal Ecology* 76:568–79.

Wittmer, H. U., A. R. E. Sinclair et B. N. McLellan. 2005. The role of predation in the decline and extirpation of woodland caribou. *Oecologia* 144:257–267.

## Annexe 1. Analyse succincte de la sensibilité des analyses

**Tableau S1.** Coefficients et leur intervalle de confiance à 95 % estimés à partir du modèle linéaire généralisé à effets mixtes pour tester l'effet de la proportion totale de perturbations ainsi que de la proportion de peuplements potentiellement productifs sur la survie des femelles adultes du caribou forestier, excluant la population de Nottaway.

Variable	Coefficient	Intervalle de confiance à 95 %
Ordonnée à l'origine	1,695	1,011 – 2,369
Perturbations totales	-0,808	-1,432 – -0,212
Proportion de peuplements potentiellement productifs	1,220*	-0,016 – 2,468

\*P = 0,052

**Tableau S2.** Moyenne et étendue des coefficients estimés pour les six populations à partir d'un modèle linéaire généralisé à effets mixtes qui testait l'effet de la proportion totale de perturbations ainsi que de la proportion de peuplements potentiellement productifs sur la survie des femelles adultes du caribou forestier.

Variable	Coefficient moyen	Étendue
Ordonnée à l'origine	1,638	1,415 – 1,770
Perturbations totales	-0,790	-1,139 – -0,398
Proportion de peuplements potentiellement productifs	1,306	1,118 – 1,581

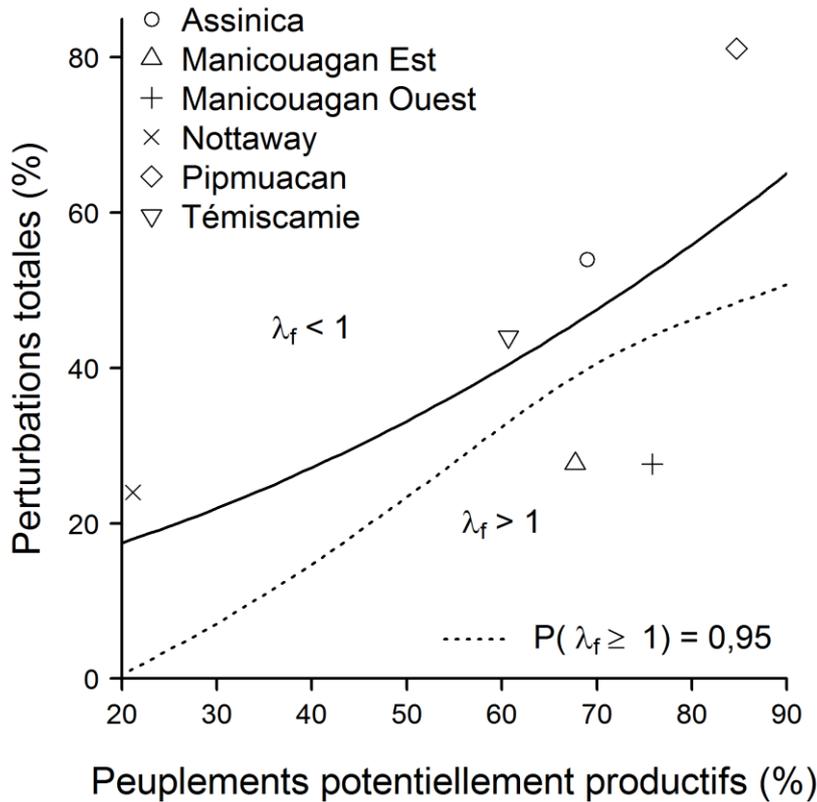
**Tableau S3.** Résultats du modèle de régression logistique à effets mixtes reliant les ratios faons/femelles de caribous forestiers à la proportion de perturbations totales et à la proportion de peuplements potentiellement productifs, en incluant seulement les inventaires pour lesquels au moins 50 individus avaient été observés (n = 24 inventaires pour les six populations).

Variable	Coefficient	Intervalle de confiance à 95 %
Ordonnée à l'origine	-0,150	-1,298 – 0,999
Perturbations totales	-5,049	-5,346 – -4,758
Proportion de peuplements potentiellement productifs <sup>2</sup>	2,418	0,0435 – 4,801

**Tableau S4.** Niveau de perturbation pour chacune des populations au-dessus duquel le  $\lambda_f$  est supérieur à 1, tel qu'estimé à partir d'une analyse de survie qui exclut la population de Nottaway (Tableau S1) et d'une analyse de recrutement restreinte aux inventaires pour lesquels au moins 50 individus avaient été observés (Tableau S3).

Secteur	Peuplements potentiellement productifs (%)	Niveau de perturbation estimé (%) pour $\lambda_f = 1$	Borne inférieure du niveau de perturbation (%) pour $\lambda_f \geq 1 = 0,95^*$	Niveau de perturbation actuel (%)
Assinica	69,0	46,8	39,9	54,0
Manicouagan Est	67,7	46,0	39,1	27,7
Manicouagan Ouest	75,8	52,5	44,2	27,6
Nottaway	21,2	18,4	1,8	24,0
Pipmuacan	84,7	60,4	48,6	81,1
Témiscamie	60,7	40,7	33,3	44,0

\*Valeurs du niveau de perturbation telles que 95 % des répliques bootstrap paramétriques prévoyant une population stable ou en croissance ( $\lambda_f \geq 1$ ).



**Figure S1.** Combinaisons de perturbations totales et de peuplements potentiellement productifs pour lesquelles le taux d'accroissement annuel fini ( $\lambda_f$ ) de la population locale de caribou forestier est égal à 1 (trait plein), tel que déterminé à partir d'une analyse de survie qui exclut la population de Nottaway (Tableau S1) et une analyse de recrutement restreinte aux inventaires pour lesquels au moins 50 individus avaient été observés (Tableau S3). La population tend à croître pour les combinaisons se situant sous le trait plein, alors qu'au-dessus du trait les populations tendent à décliner. Les symboles représentent les positions des différentes populations par rapport aux niveaux de perturbations totales observés et considérés dans les analyses. La ligne pointillée identifie le seuil au-dessus duquel on peut être confiant à 95 % que  $\lambda_f \geq 1$ .