

Influence des changements climatiques sur l'utilisation de l'espace du caribou migrateur du Québec-Labrador

Rapport final, projet #554006
Subvention Ouranos (PACC-26)

Présenté par

Mael Le Corre, étudiant Ph.D., Université Laval
Caroline Hins, Université Laval
Christian Dussault, Ministère des Ressources naturelles et de la Faune
Steeve D. Côté, Université Laval

Octobre 2013

Les résultats et opinions présentés dans cette publication sont entièrement la responsabilité des auteurs et n'engagent pas Ouranos ni ses membres.



Table des matières

1. Introduction	3
2. Contexte / objectifs	3
3. Cadre théorique / compte-rendu de la revue de la littérature	5
4. Méthodologie / données	7
5. Résultats	13
6. Analyse et discussion	20
7. Conclusion et recommandations	21
8. Références	222

1. Introduction

Il est attendu que les plus grandes variations liées aux changements climatiques soient observées dans les écosystèmes nordiques (Maxwell et al. 1992; Graversen et al. 2008). Outre une augmentation des températures, les modèles de circulation atmosphérique prévoient également une augmentation des précipitations, notamment en hiver (Stone et al. 2000, Bonsal et Kochtubajda 2009). Le caribou migrateur (*Rangifer tarandus caribou*) est une espèce centrale de ces environnements nordiques. Il effectue les plus longues migrations parmi les mammifères terrestres. Au printemps, les caribous quittent la ceinture de forêt boréale pour rejoindre les aires de mise bas situées à plusieurs centaines de kilomètres au nord, puis ils redescendent à l'automne vers leurs aires d'hivernage. Le caribou migrateur est une espèce clé des écosystèmes nordiques, tant par son importance écologique qu'économique (Kofinas et al. 2003). Bien qu'ayant atteint une abondance très élevée au cours des années 1980, il s'agit d'une espèce sensible aux modifications de son habitat comme le démontre son statut précaire dans plusieurs régions du monde. On constate actuellement un déclin global des populations de caribous (Vors et Boyce 2009).

Les caribous doivent faire face à plusieurs modifications de leur habitat en lien avec les changements climatiques, et ceux-ci pourraient avoir un effet direct sur le caribou. Par exemple une augmentation des précipitations de neige en hiver aura à la fois un impact négatif sur l'accessibilité aux ressources (Miller et Gunn 2003) et sur les coûts énergétiques liés aux déplacements (Weladji et Holland 2006). L'augmentation de la dépense énergétique lors des migrations pourrait avoir des conséquences importantes puisque cette activité requiert déjà un important investissement en énergie (Wikelski et al. 2003). Un autre effet des changements climatiques sera une débâcle précoce. Pour une espèce comme le caribou qui utilise les grands lacs et les rivières gelés lors de sa migration, une fonte précoce de la glace liée à des températures plus élevées pourrait augmenter les risques de noyades (Miller et Gunn 1986) et forcer le caribou à emprunter de nouvelles routes migratoires. De manière plus indirecte, les changements climatiques pourraient également affecter le caribou par le biais de la production primaire. En effet, une fonte des neiges précoce amènera un décalage de la phénologie des plantes et possiblement de l'arrivée du caribou sur ses aires de mise bas. Ce décalage pourrait modifier la quantité et la qualité des ressources disponibles au caribou à cette période critique de l'année, et réduire la survie des jeunes (Post et Forchhammer 2008). D'un autre côté, une fonte des neiges précoce se traduira par une saison de croissance des plantes plus longue donnant ainsi accès à une plus grande quantité de ressources estivales bien que dans le cas d'un été trop précoce celle-ci aura tendance à être de moins bonne qualité (Mysterud et Østbye 2006; Pettorelli et al. 2007). Enfin, outre la productivité, la structure même des communautés végétales pourrait être affectée (Olthof et al. 2008). L'ensemble de ces changements auront un impact sur l'utilisation de l'habitat par le caribou ainsi que sur la phénologie et les trajectoires des migrations.

2. Contexte / objectifs

Deux grands troupeaux de caribous migrateurs parcourent le Nord du Québec et le Labrador. Au-delà de leur importance écologique, les troupeaux Rivière-George et Rivières-aux-Feuilles, respectivement à l'est et à l'ouest du secteur d'étude (fig.1), constituent la principale

source de nourriture pour plusieurs communautés autochtones et la chasse sportive de ces troupeaux génèrent encore récemment des retombées économiques directes de près de 20 millions de dollars par année. Les deux troupeaux n'échappent cependant pas à la tendance générale de déclin (Festa-Bianchet et al. 2011). À titre d'exemple, les inventaires aériens du troupeau Rivière-George réalisés dans la dernière décennie indiquent une diminution majeure des effectifs passant de 385 000 individus en 2001 à 74 000 individus en 2010, puis à 26 700 individus en 2012. Les données recueillies en 2011 sur le troupeau Rivière-aux-Feuilles indiquent également une démographie décroissante depuis 2001 bien que celle-ci semble se stabiliser autour de 430 000 individus. Bien qu'il y ait peu d'informations sur les facteurs qui pourraient expliquer ces variations d'effectifs, de récentes études soulignent les effets des changements climatiques et du développement anthropique sur la dynamique de population (Vistnes et Nellemann 2008; Post et al. 2009) et la distribution des caribous (Sharma et al. 2009). Les travaux de Taillon et al. (2012) ont déjà démontré que l'aire utilisée lors de la mise bas varie annuellement, laissant présager une variation dans l'utilisation de l'habitat tout au long de l'année. Compte tenu de l'ampleur des changements climatiques anticipés et plus particulièrement dans les milieux nordiques (Graversen et al. 2008), il est essentiel de se préoccuper de leurs effets sur le caribou afin d'assurer une saine gestion des populations, tant dans une optique de conservation que d'exploitation.

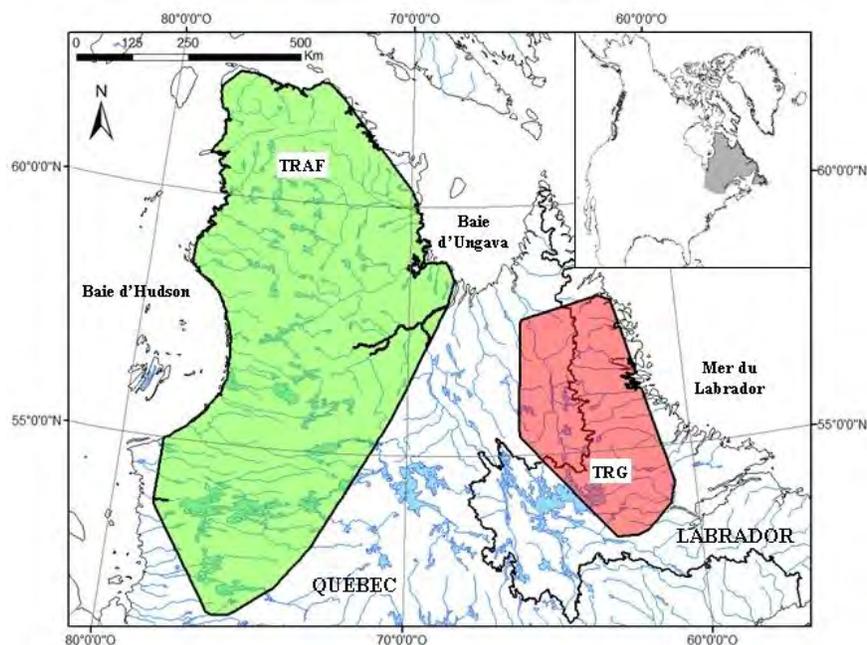


Figure 1. Aire annuelle des troupeaux Rivière-aux-Feuilles (TRAF) et Rivière-George (TRG) en 2010.

Le présent projet s'insère dans un vaste programme de recherche intitulé Caribou Ungava qui porte sur l'étude de la dynamique de population et l'utilisation de l'espace des caribous migrants du Québec-Labrador dans un contexte de changements climatiques et de développement industriel. Plus spécifiquement, le projet de doctorat faisant l'objet du financement d'Ouranos vise à mieux comprendre l'influence des conditions climatiques et des

variables environnementales sur la phénologie de la migration et sur la sélection de l'habitat lors de la migration et dans les aires hivernales et estivales.

3. Cadre théorique / compte-rendu de la revue de la littérature

La sélection de l'habitat est le processus décisionnel qui mène un individu à utiliser différentes composantes de son environnement, aboutissant généralement à une utilisation disproportionnée de certaines composantes par rapport à leurs disponibilités dans le but de maximiser sa valeur adaptative (Johnson 1980). Un individu sélectionnera son habitat pour répondre à différents besoins tels que pour s'alimenter, se protéger contre les prédateurs, se reproduire et se reposer (Mysterud et Otsbye 1995; Rettie et Messier 2000). Cependant, il est fréquent que ces besoins impliquent des composantes différentes de l'habitat. L'individu devra alors faire un compromis en sélectionnant des habitats intermédiaires qui permettront de répondre à plusieurs de ces besoins mais qui ne seront pas nécessairement optimaux pour un besoin donné (Mysterud et Otsbye 1995; Hebblewhite et Merrill 2009). Rettie et Messier (2000) ont avancé l'idée que la sélection d'habitat serait un processus hiérarchique relié à l'importance des facteurs limitant la valeur adaptative des individus. Les individus devraient sélectionner dans un premier temps leur habitat à large échelle en fonction du facteur limitant le plus leur valeur adaptative. Une fois l'effet de ce facteur réduit, la sélection s'opère à une échelle plus fine afin de minimiser les effets des facteurs ayant une influence moindre. Les facteurs les plus limitants sont propres à chaque espèce et à chaque système, pouvant aussi bien être liés à la ressource alimentaire (McLoughlin et al. 2002, 2004) qu'à la prédation (Rettie et Messier 2000). Pour plusieurs espèces d'ongulés, la sélection de l'habitat à large échelle semble viser la diminution du risque de prédation (e.g. caribou, Rettie et Messier 2000; orignal *Alces alces*, Dussault et al. 2005; sanglier *Sus scrofa*, Tolon et al. 2009) par le biais notamment du comportement de migration (Fryxell et al. 1988) ou par la sélection de sites de mise bas en fonction de la topographie (Bergerud et al. 1990; Rettie et Messier 2000).

Chez les grands herbivores, le comportement de migration est l'un des mécanismes les plus importants de sélection de l'habitat à large échelle. Ce comportement peut s'expliquer par 1) un suivi de la phénologie de la végétation et les changements saisonniers dans la disponibilité et l'abondance des plantes, un phénomène opérant aussi bien sur de larges échelles géographiques que selon un gradient d'altitude (Albon et Langvatn 1992; Ito et al. 2006), 2) un accès à des ressources particulièrement limitantes telles que l'eau en milieu tropical (Kreulen 1975; Murray 1995) et 3) une diminution des risques de prédation ainsi que de l'exposition aux parasites et aux insectes (Fryxell et al. 1988; Hebblewhite et Merrill 2007). À titre d'exemple, chez le caribou, la migration vers les aires de mise bas permet de limiter la prédation sur les jeunes (Fancy et Whitten 1991) mais la date d'arrivée sur ces aires correspond également au pic de croissance de la végétation (Post et al. 2003). Que la migration permette de limiter la prédation ou d'accéder à de meilleures ressources, elle semble avoir pour but de maximiser la survie juvénile (Bolger et al. 2008) qui est un paramètre démographique critique dans la dynamique d'une population, notamment pour les ongulés (Gaillard et al. 2000).

Malgré ses avantages, la migration a un coût relié aux dépenses énergétiques qu'elle engendre (Wikelski et al. 2003). Par exemple, de mauvaises conditions climatiques rencontrées lors de la migration peuvent influencer la condition corporelle des individus. Or, il a été démontré que, chez les ongulés, la condition corporelle affecte souvent le succès

reproducteur (Festa-Bianchet et al. 1998 ; Gaillard et al. 2000) et les chances de survie des individus (Festa-Bianchet et al. 1997). Par ailleurs, même si les voies migratoires peuvent être stables au fil des ans, les individus doivent faire face à des habitats peu connus, par exemple lorsque les activités humaines ont modifié le paysage. Les risques d'accidents tels que les blessures ou les noyades sont alors augmentés, surtout lorsque la concentration d'individus est élevée, comme lors des grands rassemblements de gnous (Sinclair 1983). Enfin, lors de la migration, les individus sont particulièrement exposés aux prédateurs, les habitats traversés étant généralement sélectionnés afin de faciliter les déplacements plutôt que de limiter la prédation. Les taux de prédation observés sont alors les plus élevés de l'année (Hebblewhite et Merrill 2007, 2009).

La migration étant une période critique pour de nombreuses espèces, il est essentiel d'évaluer l'impact des modifications de l'habitat sur les patrons migratoires. Pour cela, il convient de définir clairement la phénologie et les patrons de migration. La phénologie de la migration peut être déterminée en se basant sur une date à laquelle les individus traverseront des repères spatiaux particuliers tels que des méridiens ou des parallèles (Stanley et al. 2012) ou en identifiant les dates de départ et d'arrivée de la migration. Lorsque les aires saisonnières sont clairement définies, les dates de départ et d'arrivée peuvent être facilement déterminées au moment où les individus atteignent ou quittent l'aire d'étude (Mahoney et Schaefer 2002, Mitchell et al. 2012). Cependant, les aires saisonnières peuvent ne pas être fixes et se déplacer au fil des années, comme c'est le cas des caribous des troupeaux Rivière-George et Rivière-aux-Feuilles (Taillon et al. 2012). L'occurrence des individus dans les aires saisonnières peut alors se révéler inappropriée pour déterminer la phénologie de la migration. Singh et al. (2012) utilisent les déplacements nets au carré pour caractériser la migration de l'original et recalculent, à l'aide de taux de déplacements, les dates de départ et d'arrivée depuis la date où les individus ont effectué la moitié de leur parcours migratoire. Les changements dans les taux de déplacements journaliers, basés sur des seuils de vitesse, et dans l'orientation des mouvements peuvent également indiquer les dates de départ et d'arrivée (Taillon et al. *en préparation*). Dans ce cas, l'identification des dates de départ et d'arrivée requiert de se baser sur l'analyse de la structure des déplacements des individus (Bunnefeld et al. 2011, Taillon et al. *en préparation*).

Au cours des dernières décennies, les technologies permettant le suivi satellite d'individus marqués ont grandement évoluées, fournissant de nombreux outils pour étudier les déplacements des animaux de même qu'une grande variété de méthodes d'analyse (Schick et al. 2008). Ces méthodes cherchent principalement à identifier les changements d'échelle ou de structure des déplacements et à lier ces changements au comportement ou à l'hétérogénéité de l'habitat. Les changements d'échelle dans les patrons de migration peuvent, entre autres, être détectés à l'aide d'analyses spatiales (Nams 2005) ou de modèles multi-comportements (Johnson et al. 2002). Les approches bayésiennes (e.g. Hidden Markov Model, Morales et al. 2004; State-Space-Models, Jonsen et al. 2005) associent au trajet des modèles de déplacements composés d'un mélange de marches aléatoires correspondant à différents types de comportements, permettant ainsi de segmenter le trajet en portions de comportements homogènes. D'autres méthodes telles que le *First-Passage Time* (Fauchald et Tveraa 2003) estiment l'effort de recherche alimentaire tout au long d'un trajet et permettent de distinguer les mouvements liés à un déplacement de ceux liés à l'alimentation (Pinaud et Weimerskirch 2007). Cette dernière méthode a notamment été utilisée dans l'étude du comportement de recherche alimentaire (Fauchald et Tveraa 2003; Pinaud et Weimerskirch 2007) et pour distinguer les déplacements de recherche alimentaire, au sein de parcelles de

ressources, et les déplacements inter-parcelles (Frair et al. 2005). Une analogie peut être faite entre les mouvements à fine échelle et ceux à très grande échelle : à fine échelle les individus effectuent des déplacements rapides et directionnels entre deux parcelles de ressources à l'intérieur desquelles ils vont concentrer leur activité; à grande échelle les effectuent de grands mouvements migratoires entre deux aires saisonnières. La méthode du *First-Passage Time* peut être utilisée pour définir les patrons de migrations (Bailleul et al. 2012).

4. Méthodologie / données

4.1. Troupeaux et données de localisation

Au nord du Québec et au Labrador, les troupeaux de caribous Rivière-George (TRG) et Rivière-aux-Feuilles (TRAF) occupent près d'un million de kilomètres carrés, au-delà du 53° nord, respectivement à l'est et à l'ouest de la péninsule d'Ungava. Bien que les aires d'hivernage étaient en partie partagées dans les années 1980-1990, les aires de mises bas sont séparées de près de 800 km (TRG : 57°N, 65°O; TRAF : 58°N, 73°O). Les femelles sont hautement philopatrices et quittent la forêt boréale au printemps pour migrer vers leur aire de mise bas respective (Boulet et al. 2007).

Nous avons utilisé les localisations satellites issues du suivi à long terme des deux troupeaux de caribous initié par le Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec en 1986 et bonifié par Caribou Ungava depuis 2008. Depuis 1986, 402 femelles (252 pour le TRG et 150 pour le TRAF) ont été équipées d'un collier télémétrique Argos (Service ARGOS Inc., Largo, MD). Les femelles ont été suivies en moyenne 2,5 ans bien que certaines l'aient été pendant plus de 10 ans. La fréquence des localisations variait d'une location aux 3 à 7 jours selon l'année. Parallèlement au suivi Argos et afin d'étudier la sélection d'habitat à plus fine échelle, 34 colliers GPS (14 pour le TRG et 20 pour le TRAF) ont été déployés en 2009 et 2010. La fréquence des localisations était d'une localisation aux 4 heures durant la migration et d'une localisation aux 8 heures le reste de l'année. La durée moyenne du suivi par individu était de 1 an et 5 mois.

4.2. Données d'habitat

Afin de caractériser la topographie de l'aire d'étude, nous avons utilisé les informations provenant des données numériques d'élévation du Canada (échelle de 1/50000; <http://www.geobase.ca/geobase/fr/data/cded/>). Concernant les lacs et les rivières, nous avons utilisé les données d'hydrographie provenant du Réseau Hydro National (<http://www.geobase.ca/geobase/fr/data/nhn/>). Ces données décrivent les cours d'eau présents dans l'aire d'étude (lacs, réservoirs, rivières, ruisseaux, canaux, obstacles hydrographiques) ainsi que les infrastructures d'origine humaine présentes sur ces cours d'eau (barrages, digues, quais). Enfin, nous avons utilisé l'éco-atlas du Canada (Ressources naturelles Canada) pour identifier les écozones de notre aire d'étude. Ces écozones sont définies selon leurs caractéristiques physiogéographiques et écologiques.

Afin de caractériser la végétation entre la fin du printemps et le début de l'automne, nous avons utilisé le *Normalized Difference Vegetation Index* (NDVI), indice satellitaire corrélé à la biomasse des végétaux (Boelman et al. 2005). Nous avons utilisé le NDVI issu d'images satellites AVHRR pour les années 1986 à 2012 (résolution 1 km x 1 km) traitées par le Centre Canadien de Télédétection (Ressources naturelles Canada, Ottawa, Ontario). Cet indice nous

a permis d'obtenir un indice relatif de la biomasse végétale disponible et la productivité primaire ainsi que leur variation au cours des années. Les taux d'accroissement et de diminution du NDVI respectivement au printemps et à l'automne nous ont permis de déterminer les dates du début et de la fin de la saison de croissance (Couturier et al. 2009). Considérant que les indices issus d'images satellites visant à estimer la biomasse de lichens (principale source de nourriture des caribous en hiver) sont peu nombreux et en cours de développement, les habitats à lichens ont été identifiés à l'aide d'une carte Landcover issue d'images AVHRR (résolution 1 km x 1 km, Latifovic et Pouliot 2005) et disponible auprès de Ressources naturelles Canada.

4.3. Données météorologiques

Le climat local a été déterminé à l'aide du Modèle Régional Canadien du Climat (MRCC) généré et fourni par Ouranos (fig. 2, de Elia et Côté 2010). Nous avons utilisé les données mensuelles de température, précipitations et équivalent en eau de la neige au sol pour la période 1989-2012. Pour le couvert de neige, nous avons utilisé les données de couvert de neige maximal aux 8 jours issues d'images satellites MODIS (résolution 500 m x 500 m, *National Snow and Ice Data Center*, Hall et al. 2006) entre 2000 et 2012. Enfin, pour décrire le climat à large échelle, nous avons utilisé l'indice de l'Oscillation Nord-Atlantique (NAO) qui intègre les températures et les précipitations des régions de l'Atlantique Nord (Hurrell 1995, www.cgd.ucar.edu/cas/jhurrell). Le NAO hivernal est négativement corrélé avec les précipitations de neige et les températures hivernales minimales dans le nord du Québec (Couturier et al. 2009).

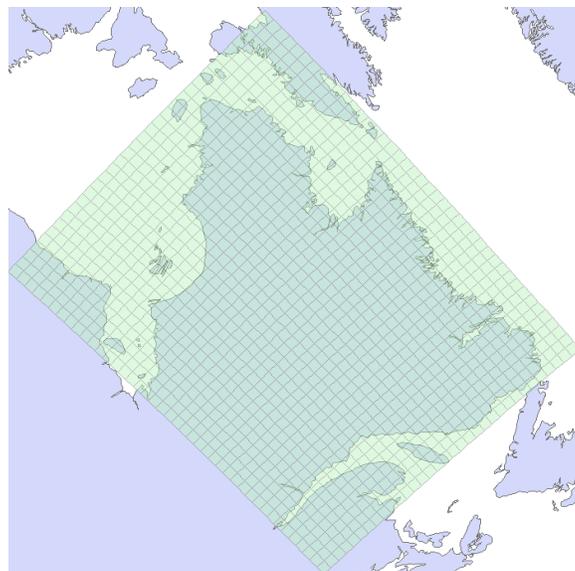


Figure 2. Couverture de la grille du Modèle Régional Canadien du Climat (v4.3, résolution 45 km x 45 km).

4.4. Patrons de migration

Afin de répondre aux objectifs du présent projet, nous avons d'abord dû développer une méthode nous permettant de caractériser les patrons de migrations printanière et automnale.

Nous avons combiné deux approches: 1) la méthode du *First-Passage Time* (FPT, Fauchald et Tveraa 2003) afin de caractériser la structure des déplacements des caribous tout au long de l'année et 2) un modèle statistique de segmentation (Lavielle 2005) pour découper les trajets annuels en périodes durant lesquelles les déplacements étaient homogènes.

Le FPT correspond au temps nécessaire à un individu pour traverser un cercle de rayon donné centré sur chaque localisation de cet individu. Le FPT intègre à la fois la vitesse et la tortuosité des déplacements tout au long d'un trajet et se base sur le fait que dans un environnement présentant des parcelles de ressources, un consommateur concentrera son effort de recherche alimentaire dans les zones d'intérêt (Kareiva et Odell 1987). Une faible valeur de FPT correspond à des déplacements rapides et rectilignes, associés aux déplacements de grande amplitude tels que la migration. Une valeur élevée de FPT correspond à des déplacements lents et tortueux associés à l'utilisation des aires saisonnières. Le FPT est déterminé à chaque localisation (centre du cercle) en calculant le temps requis pour parcourir la portion de trajet comprise entre l'entrée et la sortie du cercle et passant par le centre. Afin de réaliser l'analyse et en vue du processus de segmentation subséquent, nous avons complété les trajets en ajoutant un point aux 12 heures en assumant un déplacement constant et rectiligne entre deux localisations réelles (Kareiva et Shigesada 1983). Nous avons utilisé un rayon commun de 25 km pour tous nos trajets et calculé le FPT tout au long de chaque trajet individuel (i.e. toutes les localisations d'un individu depuis la pose du collier). Nous avons alors obtenu un profil de FPT en fonction du temps pour chaque femelle (fig. 3).

De manière à découper les profils de FPT, nous avons suivi l'approche de Barraquand et Benhamou (2008) en segmentant les trajets à l'aide d'une procédure de sélection de modèle développée par Lavielle (2005). Cette méthode, utilisée classiquement dans l'analyse de séries temporelles en finance ou d'électro-encéphalogrammes (Lavielle 1999, 2005), permet de détecter les changements dans un signal en localisant les points de rupture sans pour autant connaître le nombre de segments initiaux. Ainsi, le signal est divisé en segments de moyenne ou de variance homogène. Dans un premier temps, la méthode consiste à modéliser la meilleure segmentation pour différents nombres de segments K puis à déterminer le nombre de segments K^* le plus vraisemblable. Nous avons appliqué cette procédure à nos profils de FPT et obtenu des segments présentant un FPT moyen homogène. Lorsqu'un point de rupture correspondait à une localisation générée par interpolation entre des localisations réelles, nous avons utilisé la date de la localisation "réelle" la plus proche pour déterminer la phénologie des différentes périodes de l'année.

Puisque les déplacements lors de la migration automnale présentent beaucoup plus de variabilité qu'au printemps, nous avons utilisé une troisième variable, soit le déplacement net au carré (NSD, Bunnefeld et al. 2011), afin d'améliorer notre capacité à identifier les dates de début et de fin de la migration automnale. Le NSD correspond à la distance au carré entre chaque localisation du trajet et une localisation donnée constante. Nous avons utilisé la première localisation de la pause hivernale comme localisation de référence et calculé le NSD pour les localisations subséquentes par rapport à ce point. Une diminution de la valeur du NSD indique un déplacement en direction de l'aire hivernale.

Procédure de la segmentation :

1) Détection de la pause hivernale :

Une première exploration des profils de FPT a révélé une période lors de laquelle les déplacements étaient très restreints. Puisque cette période présentait une valeur moyenne de FPT beaucoup plus élevée que durant le reste de l'année, nous avons appliqué une première fois la procédure de segmentation sur les profils complets de FPT (i.e. calculé sur le trajet complet d'un individu) afin d'identifier la pause hivernale (fig. 3a). Si une pause hivernale n'était pas détectée lors de la segmentation du profil complet, une nouvelle segmentation était appliquée uniquement sur la partie du profil incluant la pause hivernale manquée et allant du 1^{er} août au 31 juillet de l'année suivante. Une fois toutes les pauses hivernales identifiées, la portion du profil complet comprise entre deux hivers (identifiée "profil annuel" dans les étapes suivantes) a été extraite et une nouvelle segmentation a été appliquée afin de détecter les arrêts moins marqués (fig. 3b). Cette segmentation plus fine sera utilisée pour identifier les départs et arrivées des migrations printanière et automnale.

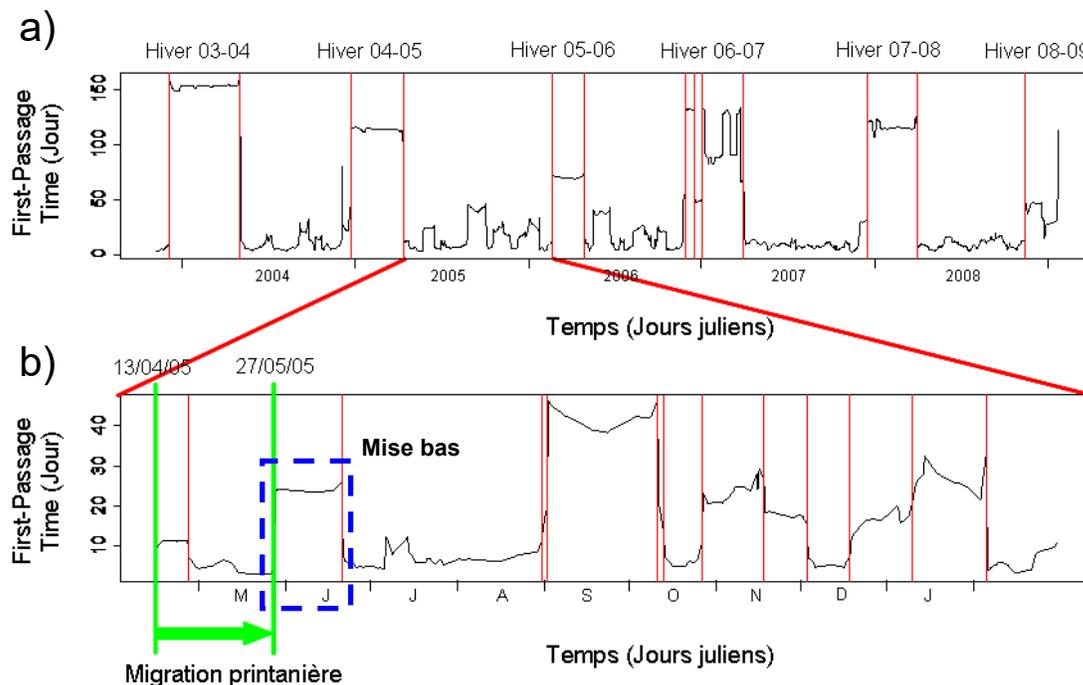


Figure 3. Exemple de segmentation. a) première segmentation : le trajet complet de l'individu est segmenté, 6 pauses hivernales sont détectées. La section de trajet comprise entre les hivers 2004-05 et 2005-06 est extraite pour être segmentée à son tour. Le départ de la migration correspond au point de rupture marquant la fin de la pause hivernale 2004-05 et se fait le 13/04/2005. b) seconde segmentation : la pause de la mise bas est détectée en juin. La date d'arrivée correspondant au point de rupture marquant le début de la pause de la mise bas, la migration s'achève le 27/05/2005.

2) Migration printanière :

Que ce soit lors de la migration printanière ou automnale, les départs et arrivées correspondaient aux points de rupture entre un segment présentant une valeur élevée de FPT moyen (pause) et un segment présentant une faible valeur de FPT moyen (déplacements rapides et directionnels). Nous avons considéré le début de la migration printanière comme le départ de l'aire hivernale et la fin de la migration comme l'arrivée sur l'aire de mise bas. Le départ correspondait alors au point de rupture marquant la fin de la pause hivernale (fig. 3b). Pour l'arrivée, nous avons recherché la présence d'une pause en juin pouvant correspondre à la mise bas (fig. 3b). Le point de rupture correspondant au début de cette pause a alors été considéré comme la fin de la migration. Si la pause n'était pas clairement identifiable directement sur le profil de FPT (i.e. échec dans la segmentation bien qu'une augmentation de la valeur de FPT soit observée), celle-ci a été estimée visuellement sur le profil. Cette pause ainsi déterminée était ensuite contrôlée sur le trajet afin de vérifier si sa localisation était similaire à celles des aires de mise bas détectées directement. Nous avons comparé les caractéristiques des pauses détectées directement avec celle ayant nécessité un contrôle supplémentaire sur le trajet afin de déterminer si celles-ci différaient en terme de durée et de FPT moyen. Enfin, puisque la localisation de l'aire hivernale variait d'une année à l'autre contrairement à celle de l'aire de mise bas qui était relativement stable, nous avons caractérisé nos patrons de migration printanière en nous basant sur l'écozone de départ, les habitats d'hiver disponibles en toundra et en taïga n'étant pas les mêmes.

3) Migration automnale :

À l'été et à l'automne, les profils de FPT présentaient une alternance de pauses (FPT élevé) et de déplacements rapides (FPT faible), ce qui est normale pour une espèce comme le caribou qui se déplace de parcelle de nourriture en parcelle de nourriture (*stepping stone* movements). Nous avons donc porté notre attention sur trois pauses en particulier pour définir la migration automnale: la première pause s'effectuait à la fin août - début septembre, marquant le départ de l'aire estivale; la seconde pause s'effectuait en octobre, correspondant à la période du pré-rut et du rut; la troisième pause s'effectuait dans l'aire d'hivernage, marquant la fin de la migration automnale. Nous avons utilisé ces pauses pour découper la migration automnale en 3 phases (fig. 4) : la première phase débutait au départ de la pause de septembre et se terminait par la pause d'octobre; la seconde phase débutait au départ de la pause d'octobre et se terminait par l'arrêt sur l'aire hivernale; la troisième phase était présente si l'arrêt sur l'aire hivernale n'était pas définitif et que les individus, en décembre, se remettaient en mouvement. Cette phase débutait alors par le départ de la pause de décembre et s'achevait au début de la pause hivernale. Dans les cas où la méthode ne détectait pas d'arrêt, l'utilisation du NSD permettait de mettre en valeur un changement dans le signe de la pente correspondant au début/fin d'une phase (ex: début de phase 2, fig. 4). Les localisations de départ et d'arrivée de la migration automnale étant très variables, nous n'avons pu utiliser les écozones pour caractériser cette migration, contrairement à la migration printanière. Nous nous sommes donc uniquement basés sur la présence/absence des différentes phases.

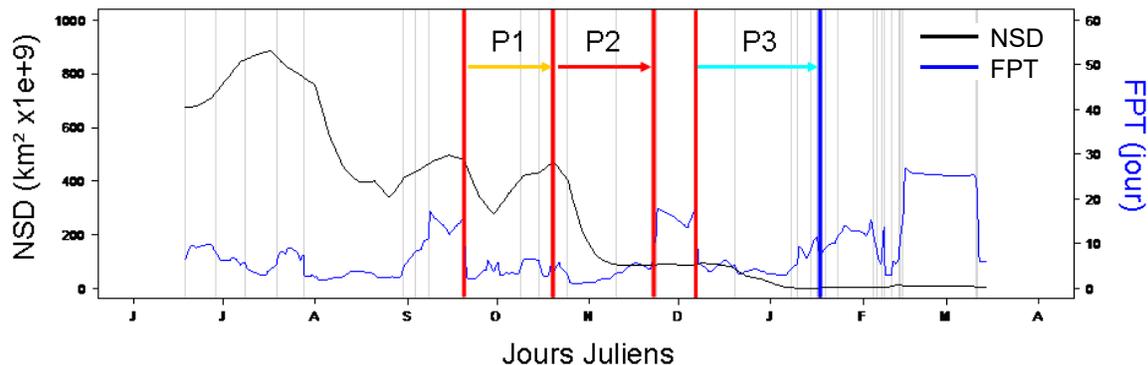


Figure 4. Profile FPT d'un trajet migratoire d'automne présentant les 3 phases. La phase 1 (P1) débute à la fin de la pause de septembre (chute du FPT). Le pic dans le NSD en octobre correspond au début de la phase 2 (P2) qui se poursuit jusqu'à l'arrivée sur l'aire hivernale à la fin novembre (FPT élevé). La phase 3 (P3) débute après une courte pause et s'achève le 17 janvier.

4.5. Phénologie de la migration

Nous avons utilisé la grille MRCC pour associer les données climatiques à chacune des localisations de caribou. À chaque localisation, nous avons attribué la donnée mensuelle moyenne de température journalière (tp), précipitation (pcp) et équivalent en eau de la neige (swe) de la cellule de la grille MRCC correspondante pour ensuite calculer la valeur mensuelle moyenne par individu (un individu ayant plusieurs localisations dans un même mois). Nous avons également utilisé le NAO hivernal et mensuel afin de tenir compte du climat à une échelle plus globale.

L'impact des variables climatiques sur les dates de départ et d'arrivée des migrations printanière et automnale a été analysé à l'aide de modèles linéaires généralisés mixtes. Les individus ont été utilisés en variable aléatoire. Nous avons déterminé un modèle général pour chaque date:

$$\text{Date} \sim \text{tp} + \text{pcp} + \text{swe} + \text{NAO}$$

Afin de construire ces modèles généraux, nous avons testé, en fonction des dates de départ et d'arrivée, les variables climatiques de différents mois :

- . Départ printemps ~ variables février, mars, avril
- . Arrivée printemps ~ variables mai, juin
- . Départ automne ~ variables septembre, octobre
- . Arrivée automne ~ variables novembre, décembre

Chaque variable explicative a été testée individuellement afin de sélectionner, à l'aide du critère d'AIC, le mois expliquant le mieux les variations pour une date donnée. À partir de

modèles généraux ainsi obtenus (table 1), nous avons sélectionné le meilleur modèle ou les modèles équivalents ($\Delta AIC \leq 2$). Lorsque nécessaire, les estimés et les intervalles de confiance à 95% ont été calculés à l'aide d'un modèle moyen (*model averaging*). L'effet des variables testées a été considéré comme significatif lorsque l'intervalle de confiance à 95% n'incluait pas 0. La migration automnale étant divisée en 3 phases, nous n'avons pas tenu compte des mouvements pré- et post-migratoires (voir section 5.1 Migration automnale). Les dates de départ et d'arrivée pour cette période correspondaient donc aux dates de début et de fin de la phase 2 que nous avons considérée comme la phase réelle de migration.

5. Résultats

5.1. Patrons de migration

Migration printanière

La première segmentation des trajets a permis d'identifier une pause hivernale dans 88% des cas (680 sur 775 pauses hivernales potentielles). Les 95 pauses qui n'ont pas été détectées correspondent à des pauses hivernales moins marquées. En effet, celles-ci sont plus courtes (Wilcoxon, $W = 11458.5$, $P < 0.01$) et présentent une valeur de FPT moyen plus faible (Wilcoxon, $W = 37051$, $P < 0.01$) que les pauses détectées. Cependant, ces pauses hivernales moins marquées ont pu être détectées lors de la segmentation des parties du profil annuel complet allant du 1^{er} août au 31 juillet. Les pauses de la mise bas, incluant les pauses tardives, ont quant à elles pu être détectées directement dans 89% des cas (594 sur 667 pauses potentielles). Parmi les 667 pauses potentielles, 14 n'ont pas été détectées: 4 correspondants à des individus n'ayant pas migré, rendant la détection de la mise bas impossible, et 10 où les individus n'ont pas ralenti ou arrêté. Enfin, 59 pauses ont nécessité une estimation visuelle (8% des pauses potentielles). Celles-ci avaient une durée plus courte (Wilcoxon, $W = 8639.5$, $P < 0.01$) et une valeur de FPT moyen plus faible (Wilcoxon, $W = 29259$, $P < 0.01$) que les pauses détectées avec succès.

Nous avons pu identifier 333 départs en migration pour le TRAF et 365 pour le TRG. En nous basant sur la carte des écozones, nous avons observé 3 patrons de migration pour le TRAF avec des départs depuis deux aires hivernales (fig. 5). Le premier patron correspondait à une migration courte depuis l'aire hivernale du nord, située en toundra, dans le bas arctique (12% des trajets). Les deux autres patrons correspondaient à des migrations longues depuis l'aire hivernale du sud, située dans le bouclier est de la taïga. Les migrations longues peuvent être séparées en 2 types: les migrations dites "normales" et les migrations dites "précoces". Les individus effectuant une migration normale quittaient l'aire hivernale en avril et se dirigeaient directement vers l'aire de mise bas (76% des trajets). Les individus effectuant une migration précoce quittaient l'aire hivernale en février, effectuaient une pause en toundra au cours de la migration, puis reprenaient leur migration vers l'aire de mise bas (12% des trajets). Pour le TRG, nous avons observé 5 patrons de migration avec des départs depuis 4 aires hivernales (fig. 6). Les 3 premiers patrons faisaient référence à de longues migrations s'effectuant depuis

les aires hivernales situées à l'ouest de l'aire de distribution du troupeau et communes avec les aires hivernales du nord et du sud utilisées par le TRAF : le premier patron correspondait à une migration depuis la toundra dans le bas arctique (4% des trajets), le second correspondait à une migration normale (i.e. sans pause) depuis la taïga (18% des trajets) et le troisième correspondait à une migration précoce, incluant une pause, depuis la taïga (2% des trajets). Les deux autres patrons de migration observés correspondaient à de courtes migrations depuis les aires hivernales situées en taïga, l'une située à l'extrême est du Labrador, dans les hautes terres (62% des trajets), et l'autre située plus au centre, dans les plaines de la rivière à la Baleine (14% des trajets).

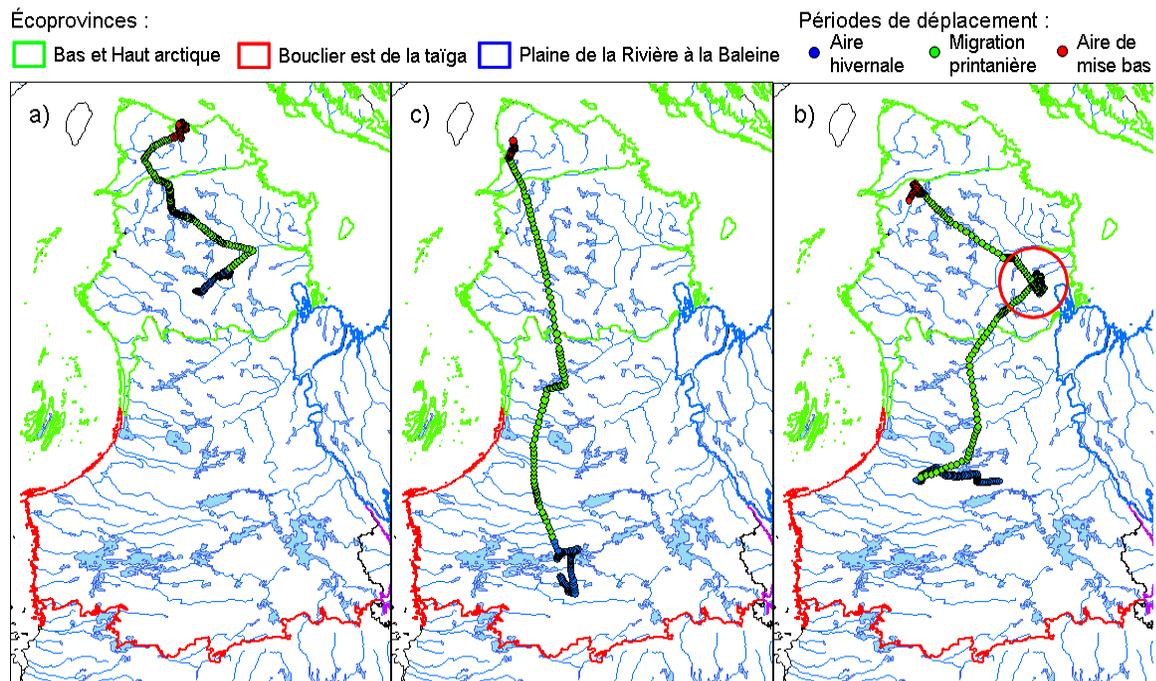


Figure 5. Patrons de migration printanière observés sur le TRAF: a) migration courte depuis l'aire hivernale située dans le bas arctique; b) migration longue depuis la taïga; c) migration longue "précoce" depuis la taïga avec une pause au cours de la migration, indiquée par le cercle rouge.

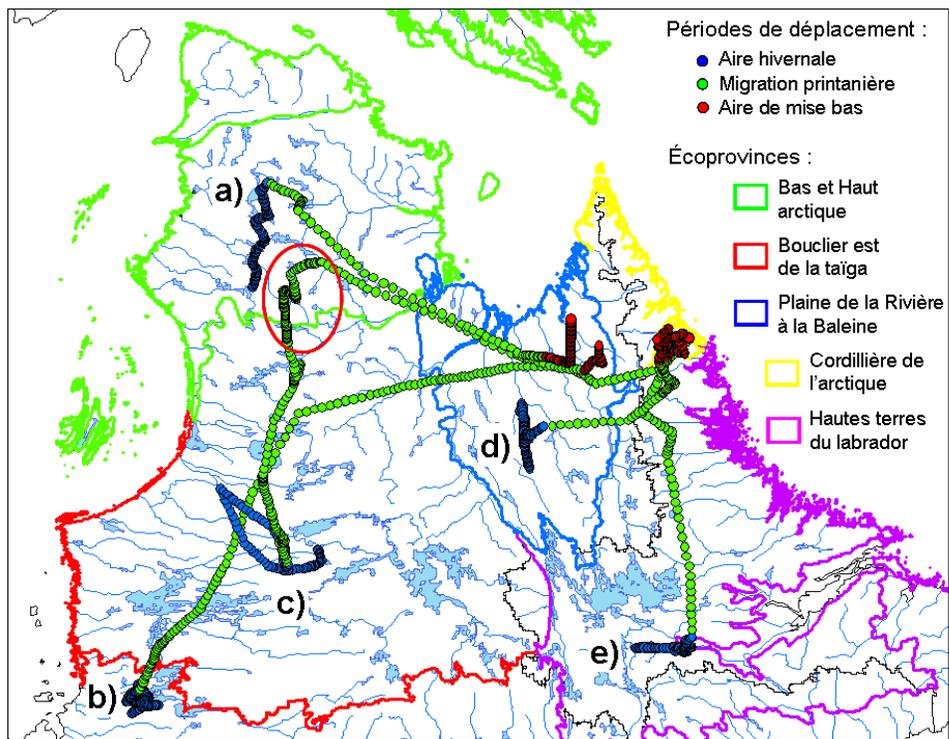


Figure 6. Patrons de migration printanière observés sur le TRG: a) migration longue depuis l'aire hivernale située dans le bas arctique; b) migration longue depuis la taïga; c) migration longue "précoce" depuis la taïga avec une pause au cours de la migration, indiquée par le cercle rouge; d) migration courte depuis les plaines de la Rivière à la Baleine; e) migration courte depuis les Hautes terres du Labrador.

Au cours de la période de suivi, les individus du TRAF ont progressivement abandonné l'aire hivernale du nord au profit de celle du sud. En effet, depuis 2007, aucun individu n'a passé l'hiver dans le bas arctique ou effectué une migration précoce (fig. 7a). Les migrations précoces ont eu lieu pendant la période de transition lors de laquelle l'utilisation de l'aire hivernale du nord tendait à disparaître tandis que l'utilisation de l'aire du sud se faisait de plus en plus fréquente. Pour le TRG, des changements dans le comportement de migration sont également observables durant la période de suivi. Les aires hivernales situées à l'ouest de l'aire de répartition du troupeau ont progressivement été délaissées au profit de celle située à l'est du Labrador, résultant en de plus courtes migrations vers l'aire de mise bas. L'utilisation de l'aire hivernale située au centre du Labrador semblait, quant à elle, plus stable (fig 7b).

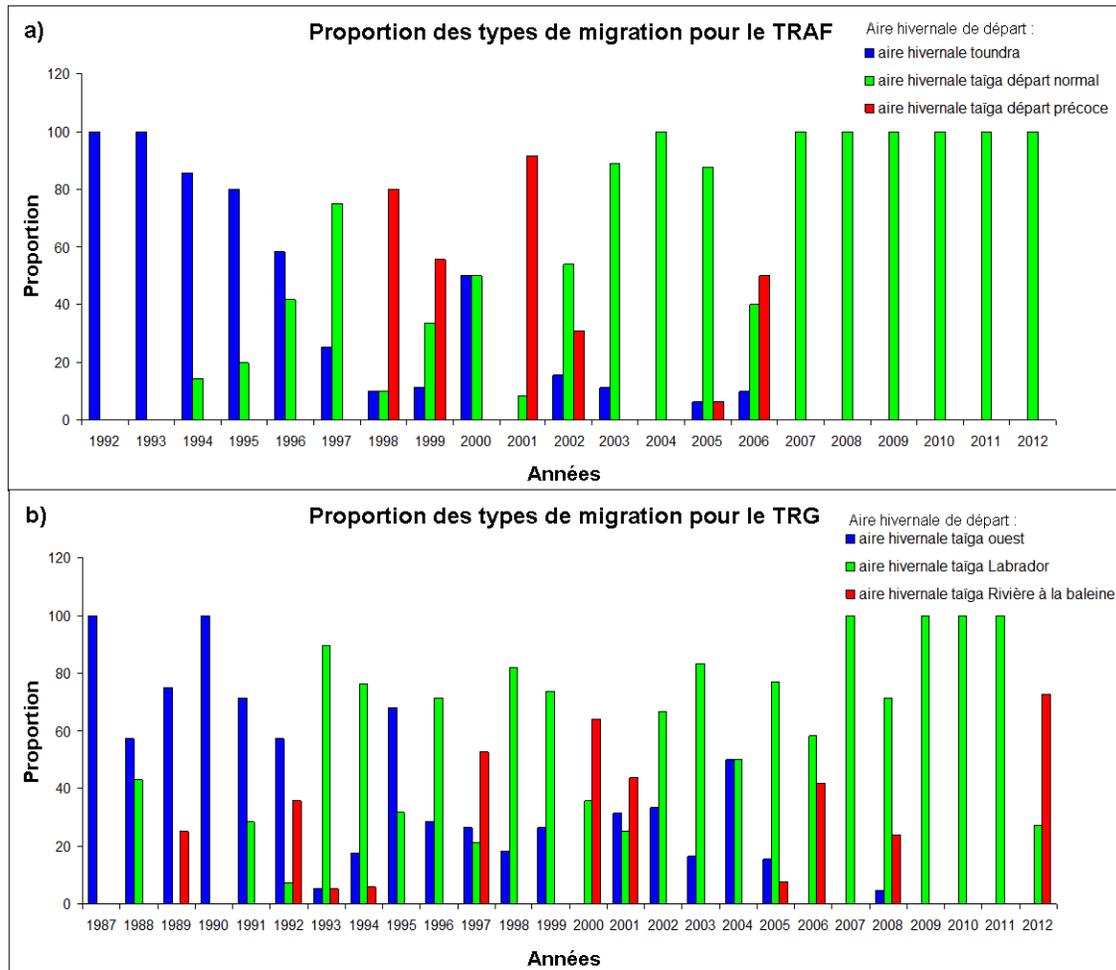


Figure 7. Évolution des patrons de migrations printaniers au court de la période d'étude a) pour le TRAF, b) pour le TRG. Par soucis de clarté, pour le TRG, les 3 types de migration en provenance des aires hivernales de l'ouest (depuis la toundra, depuis la taïga et depuis la taïga avec un départ précoce) ont été regroupés en une seule catégorie.

Migration automnale

À l'automne, nous avons identifié 358 trajets migratoires pour le TRAF et 455 pour le TRG, trajets découpés en 3 phases (fig. 4 et 8). La phase 1 peut être considérée comme un mouvement pré-migratoire. Elle débutait après une courte pause en septembre et correspondait au départ de l'aire d'estivage. Elle s'achevait en octobre, lorsque les individus effectuaient là encore une courte pause ou changeaient brusquement de direction pour s'orienter vers l'aire hivernale. On observe cette première phase dans 90% des trajets pour le TRAF et 85% des trajets pour le TRG. Ce déplacement pouvait soit s'effectuer en direction de l'aire d'hivernage (fig. 8a), les femelles amorçant leur descente dès septembre, soit se faire dans une autre direction (figs. 8b et 8c). Dans de rares cas, les individus rejoignaient directement l'aire d'hivernage au cours de la phase 1 (5% pour le TRAF et 2% pour le TRG).

La phase 2 correspondait à la migration automnale en soi, le déplacement étant dirigé vers l'aire d'hivernage (fig. 8). Le départ en octobre faisait suite à la courte pause ou au changement dans le NSD (fig. 4) utilisé comme signal de fin de la phase 1. La phase 2 se terminait lorsque l'individu s'arrêtait sur l'aire d'hivernage, fin novembre-décembre. La phase 3, considérée comme un mouvement post-migratoire, correspondait à un changement d'aire hivernale s'opérant en décembre, au début de l'hivernage (figs. 4 et 8c). Cette troisième phase peut être observée dans 43% des trajets pour le TRAF et 24% des trajets pour le TRG. Elle faisait suite à un premier arrêt sur l'aire hivernale et s'achevait par l'arrêt définitif en pause hivernale, au cours du mois de janvier. Tout comme pour le printemps, nous avons observé des changements dans les patrons de migration au cours de la période de suivi. Dans les années 90, la migration automnale présentait une très grande variabilité principalement due au fait que les caribous utilisaient de multiples aires d'hivernage. Durant cette période, les corridors de migration ne semblaient pas clairement définis et variaient d'une année à l'autre (fig. 9). Durant les années 2000, avec l'abandon de l'aire hivernale du nord par le TRAF et des aires hivernales de l'ouest par le TRG, nous constatons une stabilisation des routes migratoires selon un axe nord-est/sud-ouest pour le TRAF et nord-ouest/sud-est pour le TRG (fig. 9). Tout comme au printemps, les migrations beaucoup plus courtes observées pour le TRG reflètent l'abandon des aires hivernales de l'ouest.

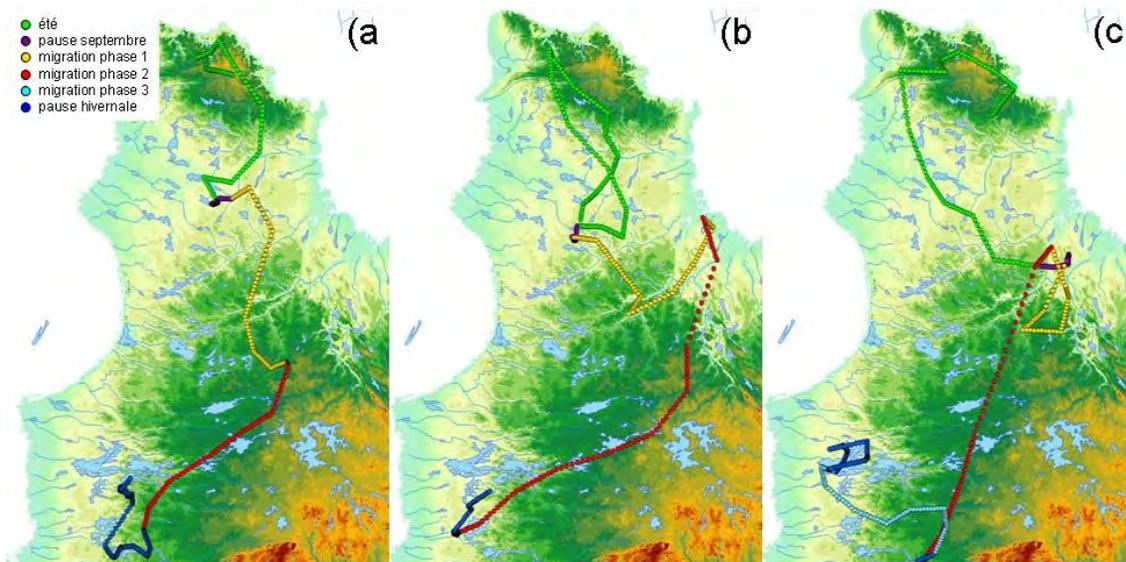


Figure 8. Exemples de migration d'automne pour le TRAF. a) trajet présentant une phase 1 de migration dirigée vers l'aire d'hivernage, b) trajet présentant une phase 1 non directionnelle, c) trajet présentant une phase 3.

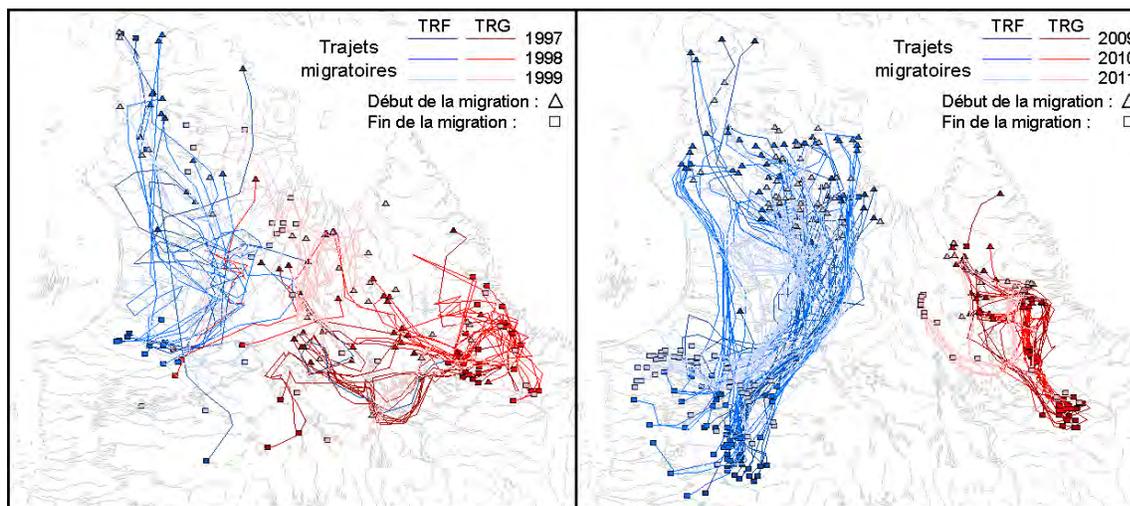


Figure 9. Évolution des patrons de migrations d'automne au cours de la période d'étude.

5.2. Phénologie de la migration

Les variables climatiques sélectionnées par les modèles pour expliquer les dates de départ et d'arrivée de la migration printanière étaient similaires pour les deux troupeaux (tab. 1a et b). Le départ en migration printanière était significativement expliqué par la valeur de NAO en février pour le TRAF et par la température journalière moyenne en février pour le TRG. Ces deux variables indiquent un départ précoce en migration à la suite d'un hiver relativement chaud (tab. 1a). L'arrivée sur les aires de mise bas, pour le TRAF et le TRG, semblait quant à elle retardée lors d'un printemps précoce avec de fortes précipitations et des températures journalières moyennes plus chaudes (tab. 1b). Cependant, la relation positive entre l'équivalent en eau de la neige et la date d'arrivée semble indiquer qu'une neige trop abondante sur l'aire de mise bas retardait l'arrêt de la migration (tab. 1b). Les mêmes variables climatiques ont été sélectionnées pour expliquer le départ en migration automnale du TRG et du TRAF, excepté le NAO de septembre (tab. 1c). Ces résultats semblent indiquer que le départ était retardé tant que la neige au sol était peu abondante. Enfin, pour l'arrivée de la migration automnale, les variables de novembre expliquaient mieux la date d'arrivée du TRAF sur l'aire d'hivernage tandis que les variables de décembre expliquaient la date d'arrivée du TRG (tab. 1d). Toutefois, la même relation négative entre les températures et les dates d'arrivée observée chez les deux troupeaux soutient le fait que les caribous arrivent plus rapidement sur les aires d'hivernage lors d'hivers tardifs. Une neige abondante provoque également une arrivée précoce.

Table 1. Variables sélectionnées à partir du modèle mixte généralisé : date ~ temp. + precip. + équi. en eau + NAO, avec les individus en variable aléatoire, pour les dates de départ (a) et d'arrivée (b) de la migration printanière et les dates de départ (c) et d'arrivée (d) de la migration d'automne. Les variables significatives sont indiquées par le signe de leur effet sur la date.

a) Départ migration printanière

TRF	
<u>Variables retenues</u>	<u>Effet sur la date</u>
-Température février	NS
-Précipitations février	NS
-Équivalent en eau février	NS
-NAO février	+

TRG	
<u>Variables retenues</u>	<u>Effet sur la date</u>
-Température février	■
-Précipitations février	NS
-Équivalent en eau février	NS
-NAO février	NS

b) Arrivée migration printanière

TRF	
<u>Variables retenues</u>	<u>Effet sur la date</u>
-Température mai	+
-Précipitations mai	+
-Équivalent en eau juin	+
-NAO mai	+

TRG	
<u>Variables retenues</u>	<u>Effet sur la date</u>
-Température mai	+
-Précipitations mai	+
-Équivalent en eau juin	+
-NAO mai	NS

c) Départ migration automnale

TRF	
<u>Variables retenues</u>	<u>Effet sur la date</u>
-Température septembre	NS
-Précipitations septembre	NS
-Équivalent en eau octobre	■

TRG	
<u>Variables retenues</u>	<u>Effet sur la date</u>
-Température septembre	NS
-Précipitations septembre	NS
-Équivalent en eau octobre	NS
-NAO septembre	■

d) Arrivée migration automnale

TRF	
<u>Variables retenues</u>	<u>Effet sur la date</u>
-Température novembre	■
-Précipitations novembre	NS
-Équivalent en eau nov.	■

TRG	
<u>Variables retenues</u>	<u>Effet sur la date</u>
-Température décembre	■
-Précipitations décembre	NS
-Équivalent en eau dec.	■

6. Analyse et discussion

6.1 Patrons de migration

La combinaison de deux méthodes pour caractériser les déplacements puis découper les trajets annuels en segments homogènes nous a permis d'identifier les dates de départ et d'arrivée des migrations printanière et automnale. Habituellement utilisée dans le cadre d'études sur le comportement de recherche alimentaire afin d'identifier les échelles à lesquelles les individus exploitent leur habitat (Fauchald et Tveraa 2003; Byrne et al. 2012), la méthode du FPT a rarement été utilisée pour identifier des déplacements saisonniers à large échelle (Bailleul et al. 2012). Inspirée de la méthode de Barraquand et Benhamou (2008), notre approche offre une façon objective et systématique d'identifier les dates de départ et d'arrivée des migrations. La migration printanière est caractérisée par un départ des aires d'hivernage et une arrivée sur les aires de mise bas bien définis. Les départs et les arrivées ont été identifiés directement par la procédure de segmentation sur la majorité de nos trajets. Par ailleurs, les résultats que nous avons obtenus pour cette période sont similaires à ceux obtenus par une méthode plus manuelle utilisée par Taillon et al. (*en préparation*), basée sur différents seuils de vitesse et l'orientation des déplacements. Cette similarité nous conforte dans l'utilisation de notre approche pour identifier la migration automnale puisque celle-ci est beaucoup plus variable et requiert une plus grande attention. On note cependant que lorsque les arrêts sont moins marqués, la segmentation est moins efficace. Cela est sans doute dû au fait qu'une différence trop faible entre le FPT en migration et le FPT observé lors de ces pauses ne permet pas une segmentation correcte, obligeant l'opérateur à explorer visuellement les profils de FPT.

Nos résultats montrent que les patrons de migrations printanière et automnale des caribous migrateurs du nord du Québec et du Labrador étaient très variables dans la première décennie de l'étude mais tendaient à se stabiliser lors des dernières années. Les changements observés dans les trajets de migration se sont produits simultanément aux changements dans l'utilisation des aires d'hivernage ainsi qu'aux changements démographiques des deux troupeaux (Couturier et al. 2009). L'abandon des aires hivernales de l'ouest par le TRG suit le déclin de ce troupeau alors que le TRAF, dont la taille de population semble relativement stable, continue d'utiliser ces zones. L'abandon de l'utilisation de l'aire hivernale du nord-ouest par le TRAF pourrait cependant être relié à une diminution des ressources disponibles. En effet, des conditions hivernales extrêmes peuvent diminuer l'accessibilité à la ressource (Miller et Gunn 2003). On peut donc supposer que des changements dans les conditions météorologiques hivernales et notamment du couvert nival aient réduit l'accès à la ressource hivernale. Les migrations précoces depuis le sud pour le TRAF pourraient représenter un intermédiaire entre migrations courtes et migrations longues. Les femelles commencent leur hivernage en taïga mais effectuent leur halte migratoire sur l'aire hivernale du nord, passant ainsi la fin de l'hiver en toundra. Par ailleurs, les changements dans les routes migratoires pourraient être liés au climat. En effet, la profondeur de neige, l'englacement des lacs ainsi que le régime des rivières ont un impact sur les coûts énergétiques liés aux déplacements et à la survie au cours de la migration (Weladji et Holand 2006; Miller et Gunn 1986) ce qui pourrait affecter les patrons de migration.

6.2 Phénologie de la migration

Les premières analyses sur la phénologie de la migration indiquent qu'un printemps hâtif et un hiver tardif ont un impact sur les dates de départ et d'arrivée au printemps et à l'automne. Au printemps, l'arrivée sur les aires de mise bas s'est vue retardée quand les températures étaient élevées. Lors d'un printemps précoce, il est logique que la fonte des neiges et la débâcle aient lieu plus tôt. De mauvaises conditions d'enneigement, telles que de la neige en train de fondre, peuvent augmenter le coût des déplacements (Weladji et Holland 2006). De plus, la traversée de lacs dont l'épaisseur de glace est insuffisante pour supporter le poids des animaux peut augmenter les risques de blessures et de noyades (Miller et Gunn 1986), ces lacs devenant alors des obstacles majeurs aux déplacements. Ainsi, un printemps hâtif pourrait rendre la migration plus difficile. Ceci semble être corroboré par les départs hâtifs que nous avons observés lors d'hivers doux, les caribous quittant plus tôt les aires d'hivernage afin de migrer avant la fonte des neiges. Cependant, nous avons également constaté que la présence de neige sur l'aire de mise bas avait retardé l'arrêt de la migration. Une neige trop abondante peut limiter l'accès aux ressources (Miller et Gunn 2003). Or, celles-ci sont primordiales en juin pour subvenir aux dépenses énergétiques accrues des femelles durant la mise bas et l'élevage des jeunes. À l'automne, nous avons observé une arrivée plus précoce lorsque la neige était peu abondante. Lors d'un hiver tardif, l'absence de neige au sol peut faciliter les déplacements permettant ainsi aux individus de se rendre plus vite sur les aires d'hivernage. Nous avons cependant constaté que lorsque la neige était abondante, la migration se terminait également plus tôt. Une neige trop abondante peut augmenter les coûts des déplacements (Weladji et Holland 2006), obligeant les individus à écourter leur migration.

Nos résultats suggèrent que les impacts potentiels des changements climatiques attendus seront différents entre les saisons. Au printemps, les femelles ont la contrainte de rejoindre les aires de mise bas à une période bien précise de leur cycle vital. Une mise bas sur un site non optimal ou désynchronisé avec le pic de croissance de la végétation pourrait affecter la survie juvénile (Post et Forchhammer 2008). Or, la survie juvénile est un paramètre clé dans la démographie des grands ongulés (Gaillard et al. 2000). Ainsi, les changements climatiques attendus pourraient avoir un impact négatif sur le caribou. Cependant, à l'automne, un hiver tardif semble faciliter la migration et comme les caribous montrent une grande variabilité tant dans les patrons de migration que dans les aires hivernales utilisées, on peut s'attendre à ce que l'impact des changements climatiques soit plus faible, voire favorable, par rapport au printemps. Que ce soit au printemps ou à l'automne, les conditions d'enneigement semblent être un facteur déterminant des comportements migratoires, les caractéristiques de la neige affectant le coût des déplacements (Weladji et Holland 2006) et l'accès aux ressources (Miller et Gunn 2003). Ces résultats restent cependant préliminaires. Nous avons considéré l'équivalent en eau de la neige comme indice de présence et d'abondance de neige mais il est nécessaire de tenir compte du couvert de neige et de la productivité végétale afin de mieux évaluer la disponibilité des ressources.

7. Conclusion et recommandations

Avant de pouvoir tester les effets des changements climatiques sur la phénologie et l'utilisation de l'espace par le caribou, il a été nécessaire de bien définir les patrons de migration. L'approche que nous avons utilisée nous a permis d'identifier de manière claire et

objective les dates de départ et d'arrivée des migrations printanière et automnale. Notre approche par segmentation a également permis de mettre en évidence des structures dans la migration telles que des pauses migratoires dont l'étude pourrait se révéler pertinente dans le cadre des impacts des changements climatiques. Cette approche est par ailleurs facilement exportable à d'autres espèces. En effet, plusieurs fonctions statistiques permettant d'appliquer les différentes méthodes que nous avons employées ont récemment été développées (Rgui v2.15.3; R Core Team 2013; package adehabitatLT, Calenge 2006). Concernant la phénologie des migrations, les premières analyses sont particulièrement intéressantes. Elles montrent un effet du climat aussi bien au printemps qu'à l'automne et laissent présager un impact différent des changements climatiques anticipés selon la saison. Dans le contexte actuel de déclin des troupeaux de caribous, évaluer l'impact des changements climatiques est essentiel, notamment au printemps où ils pourraient avoir un effet négatif sur le succès reproducteur des femelles. Les prochaines étapes du projet permettront de préciser ces effets.

Jusqu'à présent, la majeure partie des travaux a été portée sur la préparation des données et l'identification des patrons de migration. Un article méthodologique expliquant notre démarche de segmentation sera très prochainement soumis et il sera suivi par un second article portant sur l'évolution des patrons de migration au cours de la période d'étude. Les analyses sur la phénologie de la migration seront complétées afin de prendre en compte le couvert de neige et l'accessibilité aux ressources. Pour ce faire, nous intégrerons dans nos modèles les données de couvert de neige (images MODIS) et de productivité végétale (NDVI). Ces analyses feront l'objet d'un troisième article.

8. Références

Albon, S.D. et R. Langvatn. 1992. Plant phenology and the benefits of migration in a temperate ungulate. *Oikos* 65:502-513.

Bailleul, F., V. Lesage, M. Power, D.W. Doidge et M.O. Hammill. 2012. Differences in diving and movement patterns of two groups of beluga whales in a changing Arctic environment reveal discrete populations. *Endangered species research* 17:27-41.

Barraquand, F. et S. Benhamou. 2008. Animal movements in heterogeneous landscapes: identifying profitable places and homogeneous movement bouts. *Ecology* 89:3336-3348.

Bergerud, A.T., R. Ferguson et H.E. Butler. 1990. Spring migration and dispersion of woodland caribou at calving. *Animal Behaviour* 39:360-368.

Boelman, N.T., M. Stieglitz, K.L. Griffin et G.R. Shaver. 2005. Inter-annual variability of NDVI in response to long-term warming and fertilization in wet sedge and tussock tundra. *Oecologia* 143:588-597.

Bolger, D.T., W.D. Newmark, T.A. Morrison et D.F. Doak. 2008. The need for integrative approaches to understand and conserve migratory ungulates. *Ecology Letters* 11:63-77.

Bonsal, B.R. et B. Kochtubajda. 2009. An assessment of present and future climate in the Mackenzie Delta and the near-shore Beaufort Sea region of Canada. *International Journal of Climatology* 29:1780-1795.

Boulet, M., S. Couturier, S.D. Côté, R.D. Otto et L. Bernatchez. 2007. Integrative use of spatial, genetic and demographic analyses for investigating genetic connectivity between migratory, montagne and resident caribou herds. *Molecular Ecology* 16:4223-4240.

Bunnefeld, N., L. Boerger, B. van Moorter, C. M. Rolandsen, H. Dettki, E.J. Solberg et G. Ericsson. 2011. A model-driven approach to quantify migration patterns: individual, regional and yearly differences. *Journal of Animal Ecology* 80:466-476.

Byrne, M.E. et M. J. Chamberlain. 2012. Using first-passage time to link behaviour and habitat in foraging paths of a terrestrial predator, the racoon. *Animal Behaviour* 84:593-601.

Calenge, C. 2006. The package adehabitat for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling* 197:516-519.

Couturier, S., S.D. Côté, R.D. Otto, R.B. Weladji et J. Huot. 2009. Variation in calf body mass in migratory caribou: the role of habitat, climate and movements. *Journal of Mammalogy* 90:442-452.

de Elia, R. et H. Côté. 2010. Climate and climate change sensitivity to model configuration in the Canadian RCM over North America. *Meteorologische Zeitschrift* 19:325-339.

Dussault, C., J.-P. Ouellet, R. Courtois, J. Huot, L. Breton et H. Jolicoeur. 2005. Linking moose habitat selection to limiting factors. *Ecography* 28:619-628.

Fancy, S.G. et K.R. Whitten. 1991. Selection of calving sites by Porcupine herd caribou. *Canadian Journal of Zoology* 69:1736-1743.

Fauchald, P. et T. Tveraa. 2003. Using First-Passage Time in the analysis of area-restricted search and habitat selection. *Ecology* 84:282-288.

Festa-Bianchet, M., J.T. Jorgenson, C.H. Bérubé, C. Portier et W.D. Wishart. 1997. Body mass and survival of bighorn sheep. *Canadian Journal of Zoology* 75:1372-1379.

Festa-Bianchet, M., J.M. Gaillard et J.T. Jorgenson. 1998. Mass- and density-dependent reproductive success and reproductive costs in a capital breeder. *American Naturalist* 152:367-379.

Festa-Bianchet, M., J.C. Ray, S. Boutin, S.D. Cote et A. Gunn. 2011. Conservation of caribou (*Rangifer tarandus*) in Canada: an uncertain future. *Canadian Journal of Zoology* 89:419-434.

Frair, J.L., E.H. Merrill, D.R. Visscher, D. Fortin, H.L. Beyer et J.M. Morales. 2005. Scales of movement by elk (*Cervus elaphus*) in response to heterogeneity in forage resources and predation risk. *Landscape Ecology* 20:273-287.

Fryxell, J.M., J. Greever et A.R.E. Sinclair. 1988. Why are migratory ungulates so abundant? *American Naturalist* 131:781-798.

Gaillard, J.M., M. Festa-Bianchet, N.G. Yoccoz, A. Loison et C. Toïgo. 2000. Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31:367-393.

Graversen, R.G., T. Mauritsen, M. Tjernstrom, E. Kallen et G. Svensson. 2008. Vertical structure of recent Arctic warming. *Nature* 451:53-56.

Hall, D.K., V.V. Salomonson et G.A. Riggs. 2006. *MODIS/Terra Snow Cover 8-Day L3 Global 500m Grid*. Version 5. Boulder, Colorado USA: National Snow and Ice Data Center.

Hebblewhite, M. et E.H. Merrill. 2007. Multiscale wolf predation risk for elk: does migration reduce risk? *Oecologia* 152:377-387.

Hebblewhite, M. et E.H. Merrill. 2009. Trade-offs between predation risk and forage differ between migrant strategies in a migratory ungulate. *Ecology* 90:3445-3454.

Hurrell, J.W. 1995. Decadal trends in the North-Atlantic oscillation: regional temperatures and precipitation. *Science* 269:676-679.

Ito, T.Y., N. Miura, B. Lhagvasuren, D. Enkhbileg, S. Takatsuki, A. Tsunekawa et Z. Jiang. 2006. Satellite tracking of Mongolian gazelles (*Procapra gutturosa*) and habitat shifts in their seasonal ranges. *Journal of Zoology* 269:291-298.

Johnson, C.J., K.L. Parker, D.C. Heard et M.P. Gillingham. 2002. Movement parameters of ungulates and scale specific responses to the environment. *Journal of Animal Ecology* 71:225-235.

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

Jonsen, I.D., J.M. Flenming, et R.A. Myers. 2005. Robust state-space modeling of animal movement data. *Ecology* 86:2874-2880.

Kareiva, P. et G. Odell. 1987. Swarms of predators exhibit preytaxis if individual predators use area-restricted search. *American Naturalist* 130:233-270.

Kareiva, P.M. et N. Shigesada. 1983. Analyzing insect movement as a correlated random-walk. *Oecologia* 56:234-238.

Kofinas, G., P. Lyver, D. Russell, R. White, A. Nelson et N. Flanders. 2003. Towards a protocol for community monitoring of caribou body condition. *Rangifer Special Issue No. 14*:43-52.

Kreulen, D. 1975. Wildebeest Habitat Selection on the Serengeti Plains Tanzania in Relation to Calcium and Lactation a Preliminary Report. *East African Wildlife Journal* 13:297-304.

Latifovic, R. et D. Pouliot. 2005. Multitemporal land cover mapping for Canada: methodology and products. *Canadian Journal of Remote Sensing* 31:347-363.

Lavielle, M. 1999. Detection of multiple changes in a sequence of dependent variables. *Stochastic Processes and their Applications* 83:79-102.

Lavielle, M. 2005. Using penalized contrasts for the change-point problem. *Signal Processing* 85:1501-1510.

Mahoney, S.P. et J.A. Schaefer. 2002. Hydroelectric development and the disruption of migration in caribou. *Biological Conservation* 107:147-153.

Maxwell, B. 1992. Arctic Climate Potential for Change under Global Warming. Chapin, F. S. Iii, Et Al. (Ed.). *Physiological Ecology Series: Arctic Ecosystems in a Changing Climate: An Ecophysiological Perspective*. Xvii+469p. Academic Press, Inc.: San Diego, California, USA; London, England, Uk. Illus. Maps: 11-34.

McLoughlin, P.D., R.L. Case, R.J. Gau, H.D. Cluff, R. Mulders et F. Messier. 2002. Hierarchical habitat selection by barren-ground grizzly bears in the central Canadian Arctic. *Oecologia* 132:102-108.

McLoughlin, P.D., L.R. Walton, H.D. Cluff, P.C. Paquet et M.A. Ramsay. 2004. Hierarchical habitat selection by tundra wolves. *Journal of Mammalogy* 85:576-580.

Miller, F.L. et A. Gunn. 1986. Observations of Barren-Ground Caribou traveling on thin ice during autumn migration. *Arctic* 39:85-88.

Miller, F.L. et A. Gunn. 2003. Catastrophic die-off of Peary caribou on the western queen Elizabeth Islands, Canadian High Arctic. *Arctic* 56:381-390.

Mitchell, G.W., A.E.M. Newman, M. Wikelski et D.R. Norris. 2012. Timing of breeding carries over to influence migratory departure in a songbird: an automated radiotracking study. *Journal of Animal Ecology* 81:1024-1033.

Morales, J. M., D.T. Haydon, J. Frair, K.E. Holsiner et J.M. Fryxell. 2004. Extracting more out of relocation data: Building movement models as mixtures of random walks. *Ecology* 85:2436-2445.

Murray, M.G. 1995. Specific nutrient requirements and migration of wildebeest. *Serengeti II: Dynamics, management and conservation of an ecosystem*: 231-256.

Mysterud, A. et E. Østbye. 1995. Bed-site selection by European roe deer (*Capreolus capreolus*) in southern Norway during winter. *Canadian Journal of Zoology* 73:924-932.

Mysterud, A. et E. Østbye. 2006. Effect of climate and density on individual and population growth of roe deer *Capreolus capreolus* at northern latitudes: the Lier valley, Norway. *Wildlife Biology* 12:321-329.

Nams, V.O. 2005. Using animal movement paths to measure response to spatial scale. *Oecologia* 143:179-188.

Olthof, I., D. Pouliot, R. Latifovic et W.J. Chen. 2008. Recent (1986-2006) vegetation-specific NDVI trends in Northern Canada from satellite data. *Arctic* 61:381-394.

Pettorelli, N., F. Pelletier, A. von Hardenberg, M. Festa-Bianchet et S.D. Côté. 2007. Early onset of vegetation growth vs. rapid green-up: Impacts on juvenile mountain ungulates. *Ecology* 88:381-390.

Pinaud, D. et H. Weimerskirch. 2007. At-sea distribution and scale-dependent foraging behaviour of petrels and albatrosses: a comparative study. *Journal of Animal Ecology* 76:9-19.

Post, E., P.S. Bøving, C. Pedersen et M.A. MacArthur. 2003. Synchrony between caribou calving and plant phenology in depredated and non-depredated populations. *Canadian Journal of Zoology* 81:1709-1714.

Post, E. et M.C. Forchhammer. 2008. Climate change reduces reproductive success of an Arctic herbivore through trophic mismatch. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 363:2369-2375.

Post, E., J. Brodie, M. Hebblewhite, A.D. Anders, J.A.K. Maier et C.C. Wilmers. 2009. Global population dynamics and hot spots of response to climate change. *Bioscience* 59:489-497.

R Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <http://www.R-project.org/>.

Rettie, W.J. et F. Messier. 2000. Hierarchical habitat selection by woodland caribou: its relationship to limiting factors. *Ecography* 23:466-478.

Schick, R.S., S.R. Loarie, F. Colchero, B.D. Best, A. Boustany, D.A. Conde, P.N. Halpin, L.N. Joppa, C.M. McClellan et J.S. Clark. 2008. Understanding movement data and movement processes: current and emerging directions. *Ecology Letters* 11:1338-1350.

Sharma, S., S. Couturier et S.D. Cote. 2009. Impacts of climate change on the seasonal distribution of migratory caribou. *Global Change Biology* 15:2549-2562.

Sinclair, A.R.E. 1983. The function of distance movements in vertebrates. In: *The Ecology of Animal Movements* (eds. Swingland, I.R. & Greenwood, P.J.). Clarendon Press, Oxford, pp. 240-259.

Singh, N.J., L. Boerger, H. Dettki, N. Bunnefeld et G. Ericsson. 2012. From migration to nomadism: movement variability in a northern ungulate across its latitudinal range. *Ecological Applications* 22:2007-2020.

Stanley, C.Q., M. MacPherson, K.C. Fraser, E.A. McKinnon et B.J.M. Stutchbury. 2012. Repeat tracking of individual songbirds reveals consistent migration timing but flexibility in route. *Plos One* 7.

Stone D.A., A.J. Weaver et F.W. Zwiens. 2000. Trends in Canadian precipitation intensity. *Atmosphere-Ocean* 38:321 – 347.

Taillon, J., M. Festa-Bianchet et S.D. Côté. 2012. Shifting targets in the tundra: protection of migratory caribou calving grounds must account for spatial changes over time. *Biological Conservation* 147:163-173.

Tolon, V., S. Dray, A. Loison, A. Zeileis, C. Fischer et E. Baubet. 2009. Responding to spatial and temporal variations in predation risk: space use of a game species in a changing landscape of fear. *Canadian Journal of Zoology* 87:1129-1137.

Vistnes, I. et C. Nellemann. 2008. The matter of spatial and temporal scales: a review of reindeer and caribou response to human activity. *Polar Biology* 31:399-407.

Vors, L.S. et M.S. Boyce. 2009. Global declines of caribou and reindeer. *Global Change Biology* 15:2626-2633.

Weladji, R.B. et O. Holand. 2006. Influences of large-scale climatic variability on reindeer population dynamics: implications for reindeer husbandry in Norway. *Climate Research* 32:119-127.

Wikelski, M., E.M. Tarlow, A. Raim, R.H. Diehl, R.P. Larkin et G.H. Visser. 2003. Costs of migration in free-flying songbirds. *Nature* 423:704-704.