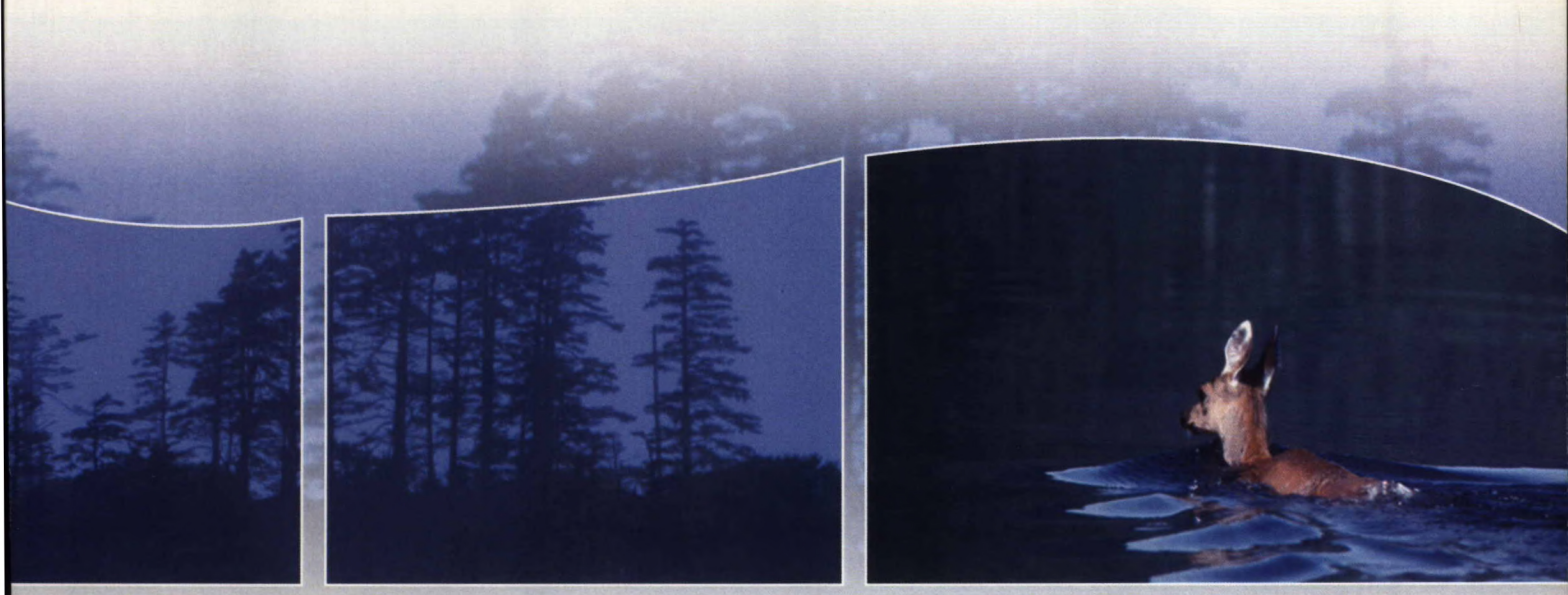
Environnement Canada Environment Canada

Anthony J. Gaston
Todd E. Golumbia
Jean-Louis Martin
Sean T. Sharpe
(coordinateurs)

Leçons des îles

Les espèces introduites et ce qu'elles nous apprennent sur le fonctionnement des écosytèmes

Publication spéciale
Service canadien de la faune



Canada



Anthony J. Gaston
Todd E. Golumbia
Jean-Louis Martin
Sean T. Sharpe
(coordinateurs)

Leçons des îles

Les espèces introduites et ce qu'elles nous apprennent sur le fonctionnement des écosystèmes

Publication spéciale
Service canadien de la faune

Actes du Symposium du Groupe de recherche sur les espèces introduites tenu à Queen Charlotte City, Colombie-Britannique, du 1er au 5 octobre 2002

Also available in English under the title *Lessons from the Islands: introduced species and what they tell us about how ecosystems work.*
Environment Canada, special publication

Ce document peut être cité comme suit :

Gaston, A.J.; Golumbia T.E.; Martin, J.-L.; Sharpe, S.T. (coordinateurs) 2008. Leçons des îles : Les espèces introduites et ce qu'elles nous apprennent sur le fonctionnement des écosystèmes. Actes du Symposium du Groupe de recherche sur les espèces introduites tenu à Queen Charlotte City, Îles de la Reine-Charlotte, Colombie-Britannique, 2002. Service canadien de la faune, Environnement Canada, Ottawa

Page couverture :
Arrière-plan
Légende : Brouillard sur le littoral de SGang Gwaay
Crédit photographique : RGIS, Jean-Louis Martin
Photo d'un cerf qui nage
Crédit photographique : RGIS, Tony Gaston

Intérieur de la page couverture :
Légende : Image satellite de Haïda Gwaii
Crédit photographique : Institut Gowgaia, C.P. 638, Queen Charlotte City, Haïda Gwaii, Canada V0T 1S0, www. spruceroots.org

Intérieur de la couverture arrière :
Légende : Image satellite de la baie de Laskeek
Crédit photographique : Institut Gowgaia, C.P. 638, Queen Charlotte City, Haïda Gwaii, Canada V0T 1S0, www. spruceroots.org

© Sa Majesté la Reine du chef du Canada, représentée par le ministre de l'Environnement, 2008.
Tous droits réservés.

N° de catalogue CW69-20/1-2007F
ISBN 978-0-662-09318-3

En ligne en format HTML et PDF à l'adresse http://www.cws-scf.ec.gc.ca/publications
N° de catalogue CW69-20/1-2007F -PDF
ISBN 978-0-662-09319-0

Catalogage avant publication de Bibliothèque et Archives Canada

Leçons des îles : les espèces introduites et ce qu'elles nous apprennent sur le fonctionnement des écosystèmes / Anthony J. Gaston ...[et al.] (éditeurs).

(Publication spéciale / Service canadien de la faune)
"Proceedings from the Research Group on Introduced Species 2002 Symposium held in Queen Charlotte City, British Columbia, on 1-5 October 2002".
Publ. aussi en anglais sous le titre: Lessons from the islands, introduced species and what they tell us about how ecosystems work.
Comprend des réf. bibliogr.
Également disponible sur l'Internet.
ISBN 978-0-662-09318-3
No de cat.: CW69-20/1-2007F

1. Cerf-mulet--Écologie--Colombie-Britannique--Reine-Charlotte, Îles de la --Congrès. 2. Écosystèmes--Colombie-Britannique--Reine-Charlotte, Îles de la. 3. Animaux--Introduction--Colombie-Britannique--Reine-Charlotte, Îles de la. 4. Écologie forestière--Colombie-Britannique--Reine-Charlotte, Îles de la --Congrès. 5. Faune--Aménagement--Colombie-Britannique--Reine-Charlotte, Îles de la --Congrès. 6. Écologie--Colombie-Britannique--Reine-Charlotte, Îles de la--Congrès. 7. Réhabilitation (Écologie)--Colombie-Britannique--Reine-Charlotte, Îles de la--Congrès. 8. Cerfs--Écologie--Colombie-Britannique--Amérique du Nord--Congrès. 9. Animaux--Introduction--Amérique du Nord--Congrès. I. Gaston, A. J. II. Service canadien de la faune III. Research Group on Introduced Species IV. Coll.: Publication spéciale (Service canadien de la faune).

QL737.U5514 2007 333.95'96530971112 C2007-980121-8

Mars 2008

À propos du Groupe de recherche sur les espèces introduites et du symposium de 2002

Le Groupe de recherche sur les espèces introduites (RGIS) a été créé en 1996 avec pour objectifs de mener des recherches et de diffuser de l'information sur les effets des espèces introduites sur les écosystèmes naturels de l'archipel de Haïda Gwaii (îles de la Reine-Charlotte) en Colombie-Britannique, au Canada. En 2001, il a été constitué en une association à but non lucratif établie à Queen Charlotte City. Il travaille en collaboration avec plusieurs organismes gouvernementaux fédéraux et provinciaux (Environnement Canada, Agence Parcs Canada et le ministère de l'Environnement de la Colombie-Britannique), ainsi qu'avec le Centre national de la recherche scientifique (CNRS) à Montpellier en France, et un groupe de conservation local, la Laskeek Bay Conservation Society.

L'objectif principal des projets de RGIS était l'examen des effets du cerf à queue noire et, dans une moindre mesure, de l'écureuil roux, tous deux introduits, sur l'écologie des forêts de l'archipel. L'accent a surtout été mis sur les écosystèmes forestiers naturels, mais des travaux ont également été menés dans les forêts exploitées. Ces recherches sur les conséquences de l'introduction d'espèces sur la biodiversité de l'archipel ont, entre 1996-2002, impliqué 14 scientifiques et 9 doctorants.

Le mandat de RGIS consiste aussi à améliorer la diffusion de l'information sur les espèces introduites, et en particulier, sur les conséquences de la surabondance des populations d'ongulés tant sur Haïda Gwaii qu'en dehors de l'archipel. Dans ce but, RGIS a organisé un symposium en octobre 2002 à Queen Charlotte City dont l'objectif était d'examiner les résultats des projets menés jusque-là, de recueillir les réactions des résidents locaux et de promouvoir les activités futures de régulation des espèces introduites dans les îles de la Reine-Charlotte. À cette occasion, RGIS a aussi invité plusieurs chercheurs concernés par les espèces introduites ou les problèmes liés à la surabondance des ongulés en particulier en Amérique du Nord. Leur présence était destinée à apporter une dimension plus large à cette rencontre et à permettre de partager des expériences acquises dans différents contextes.

Le présent volume comprend les sections suivantes :

- *Contexte* – introduction à l'écologie de Haïda Gwaii et du cerf à queue noire dans les forêts littorales du Pacifique et description de l'histoire de l'introduction de vertébrés dans l'archipel;
- *Leçons des îles* – exposé des recherches menées par RGIS sur les effets du cerf et de l'écureuil introduits sur la biodiversité;
- *Restauration : Potentiel et défis* – descriptions des expériences de régulation des cerfs effectuées sur deux îles, de la réponse de la végétation qui en a résulté et de la probabilité de recolonisation des îles par le cerf;
- *Leçons d'ailleurs* – examen des conséquences des introductions d'espèces et études de cas sur l'introduction de cerfs, leur surabondance et leur gestion ailleurs en Amérique du Nord;
- *Conclusions* – brefs résumés des résultats du symposium.

Remerciements

Le Groupe de recherche sur les espèces introduites a bénéficié du financement du Service canadien de la faune d'Environnement Canada, de l'Agence Parcs Canada (réserve de parc national et site du patrimoine haïda Gwaii Haanas), du Canada – British Columbia South Moresby Forest Replacement Account (SMFRA) (contrat n° SMFRA99DQC-002, SMFRA projet 24.2, « Pattern of Western Red Cedar Regeneration »), du Centre national de la recherche scientifique et du ministère des Affaires étrangères de France (PICS 489) ainsi que de Forest Renewal British Columbia, un partenariat regroupant des entreprises forestières, des ouvriers forestiers, des groupes environnementalistes, des Premières nations, des collectivités et le gouvernement de la Colombie-Britannique (Research Award PA97335-BRE). Le financement de Forest Renewal BC provient des droits de coupe et des redevances que les entreprises forestières doivent acquitter sur le bois coupé sur les terres de la Couronne ces fonds sont réinvestis dans les forêts, les emplois du secteur forestiers et les collectivités forestières. L'aide financière accordée par Forest Renewal BC ne signifie pas que ce dernier souscrit aux déclarations ou à l'information contenue dans le présent document. Le Service canadien de la faune, l'Agence Parcs Canada et la Laskeek Bay Conservation Society ont fourni un soutien logistique précieux. Le ministère de l'Environnement de la Colombie-Britannique, Région de Skeena, nous a accordé l'autorisation de mener des recherches dans la zone de gestion de la faune de la baie de Laskeek et le Conseil de gestion de l'archipel celle de le faire dans la réserve de parc national Gwaii Haanas.

Nous remercions toutes les personnes qui, de 1996 à 2002, ont travaillé avec nous, que ce soit sur le terrain, dans les laboratoires ou dans les bibliothèques, ainsi que tous les collègues qui nous ont apporté leur soutien et leur expertise dans les disciplines avec lesquelles nous étions moins familiers. Nous tenons à remercier tout particulièrement nos doctorants : Sylvain Allombert, Christophe Baltzinger, Isabel Buttler, Tanguy Daufresne, Christian Engelstoft, Mathieu Joron, Steve Stockton, Bruno Vila et Gwenaël Vourc'h, ainsi que nos coordinateurs : Barb Rowsell, Greg Martin et Tarmo Poldmaa. Nos remerciements les plus sincères vont également à Rob Kelly pour tous les services rendus. Enfin, nous n'exprimerons jamais assez notre profonde reconnaissance aux résidents de Haïda Gwaii pour leur aide et leur patience pendant toute la durée de cette recherche. Nos remerciements aux personnes qui ont participé aux divers projets de RGIS figurent à la fin de chacun des articles.

Cette publication a été réalisée par Édition et Services créatifs, Direction des communications, Environnement Canada. Les personnes suivantes en ont été responsables : Maureen Kavanagh, Susan Burns et Pierre Faucher – coordination; Linda Bartlett et Georgiana Chung – conception graphique; Marla Sheffer (réviseure contractuelle) – révision scientifique; France D. Bélanger – révision de la traduction française; Chris Pitre – correction d'épreuves (anglais); Nicole Parent – correction d'épreuves (français).

Table des matières

Collaborateurs vi

Frontispice A viii

Frontispice B ix

Contexte

Introduction à l'écologie de l'archipel de Haïda Gwaii 3
Jim Pojar

Histoire et situation actuelle des vertébrés introduits sur Haïda Gwaii 8
Todd Golumbia, Lisa Bland, Keith Moore et Patrick Bartier

Changements observés dans la végétation de l'archipel de Haïda Gwaii à l'époque historique 35
Jim Pojar

Écologie du cerf à queue noire dans les milieux côtiers septentrionaux 43
Michael P. Gillingham

Cadre conceptuel pour la recherche sur les espèces introduites dans l'archipel de Haïda Gwaii 53
Anthony J. Gaston et Jean-Louis Martin

Leçons des îles

Introduction à l'écologie terrestre de la baie de Laskeek 61
Stephen A. Stockton et Anthony J. Gaston

Histoire de la colonisation et de l'impact du cerf : la mémoire des plantes ligneuses 63
Bruno Vila et Jean-Louis Martin

Les effets du cerf sur la diversité végétale 70
Stephen A. Stockton

Interaction entre le cerf à queue noire de Sitka et le thuya géant : les leçons de Haïda Gwaii 77
Gwenaël Vourc'h, José Escarré et Jean-Louis Martin

Herbivorie et absence de sous-bois sur Haïda Gwaii 86
Christian Engelstoft, Matthew D. Kirchhoff et Donald Eastman

Les effets du cerf sur l'abondance et la diversité des invertébrés 96
Sylvain Allombert et Jean-Louis Martin

Les effets du cerf et de l'écureuil roux sur les oiseaux forestiers : structure des communautés, densités de population et reproduction 102
Jean-Louis Martin, Sylvain Allombert et Anthony J. Gaston

Restauration : Potentiel et défis

Réduction du nombre de cerfs sur les îles de Reef et de SGang Gwaay : progrès, résultats et modifications de la végétation 113
Anthony J. Gaston, Sean Sharpe, Stephen A. Stockton, Todd Golumbia et Jean-Louis Martin

Estimation des taux de colonisation par les cerfs d'îles isolées de Haïda Gwaii à l'aide de marqueurs microsatellites 129
T.E. Reimchen, R.J. Nelson et C.T. Smith

Leçons d'ailleurs

Science et gestion des espèces introduites 135
Daniel Simberloff

Les impacts du cerf de Virginie en Amérique du Nord et les défis posés par le contrôle d'un herbivore surabondant 148
Donald M. Waller

Réduction et régulation des populations de cerfs de Virginie dans quatre zones patrimoniales du sud-ouest de l'Ontario 163
Dan Reive et Bill Stephenson

Les densités élevées d'herbivores et l'écologie de la forêt boréale : le cerf de Virginie sur l'île d'Anticosti 170
Steeve D. Côté, Christian Dussault, Jean Huot, François Potvin, Jean-Pierre Tremblay et Vanessa Viera

Histoire naturelle et sociale de l'orignal introduit à Terre-Neuve 179
Brian E. McLaren

Vu d'Alaska : les populations de cerfs en présence de loups 189
Matthew D. Kirchhoff et David K. Person

Conclusions

Le cerf et la biodiversité sur Haïda Gwaii : leçons, questions et décisions 201
Jean-Louis Martin, Anthony J. Gaston, Todd Golumbia et Sean Sharpe

Cadre conceptuel pour la gestion des espèces introduites dans l'archipel de Haïda Gwaii 204
Todd Golumbia et Barb Rowsell

Collaborateurs

Sylvain Allombert
Centre national de la recherche scientifique, CEFE-UMR5175, 1919 route de Mende, F 34293 Montpellier Cedex 5, France

Patrick Bartier
Réserve de parc national et site du patrimoine haïda Gwaii Haanas, Box 37, Queen Charlotte City, BC, Canada V0T 1S0

Lisa Bland
Consultante, Queen Charlotte City, BC, Canada V0T 1S0

Steeve D. Côté
Chaire de recherche industrielle CRSNG–Produits forestiers Anticosti, Département de biologie et Centre d'études nordiques, Université Laval, Québec, QC, Canada G1K 7P4

Christian Dussault
Chaire de recherche industrielle CRSNG–Produits forestiers Anticosti, Département de biologie et Centre d'études nordiques, Université Laval, Québec, QC, Canada G1K 7P4

Donald Eastman
Department of Biology, University of Victoria, P.O. Box 3020, Station CSC, Victoria, BC, Canada V8W 3N5

Christian Engelstoft
Department of Biology, University of Victoria, P.O. Box 3020, Station CSC, Victoria, BC, Canada V8W 3N5

José Escarré
Centre national de la recherche scientifique, CEFE-UMR5175, 1919 route de Mende, F 34293 Montpellier Cedex 5, France

Anthony J. Gaston
Service canadien de la faune, Centre national de la recherche faunique, 1125 promenade Colonel By (Raven Road), Ottawa, ON, Canada K1A 0H3

Michael P. Gillingham
Natural Resources and Environmental Studies, University of Northern British Columbia, 3333 University Way, Prince George, BC, Canada V2N 4Z9

Todd Golumbia
Réserve de parc national et site du patrimoine haïda Gwaii Haanas, Box 37, Queen Charlotte City, BC, Canada V0T 1S0 (adresse actuelle : Gulf Islands National Park Reserve, 2220 Harbour Road, Sidney, BC, Canada V8L 2P6)

Jean Huot
Chaire de recherche industrielle CRSNG–Produits forestiers Anticosti, Département de biologie et Centre d'études nordiques, Université Laval, Québec, QC, Canada G1K 7P4

Matthew D. Kirchhoff
Alaska Department of Fish and Game, P.O. Box 240020, Douglas, AK 99824, USA

Jean-Louis Martin
Centre national de la recherche scientifique, CEFE-UMR5175, 1919 route de Mende, F 34293 Montpellier Cedex 5, France

Brian E. McLaren
Newfoundland and Labrador Department of Forest Resources and Agrifoods, P.O. Box 2222, Gander, NL, Canada A1V 2N9 (adresse actuelle : Faculty of Forestry and Forest Science, Lakehead University, Thunder Bay, ON P7B 5E1)

Keith Moore
Moore Resource Management, Queen Charlotte City, BC, Canada V0T 1S0

R.J. Nelson
British Columbia Forest Service, Postal Bag 5000, Smithers, BC, Canada V0J 2N0

David K. Person
Division of Wildlife Conservation, Alaska Department of Fish and Game, 2030 Sea Level Drive, Ketcikan AK 99907, USA

Jim Pojar
British Columbia Forest Service, Postal Bag 5000, Smithers, BC, Canada V0J 2N0

François Potvin
Société de la Faune et des Parcs du Québec, Direction de la recherche sur la faune, 675 boul. René-Lévesque Est, Québec, QC, Canada G1R 5V7

Tom E. Reimchen
Department of Biology, University of Victoria, Victoria, BC, Canada V8W 3N5

Dan Reive
Parc national de la Pointe-Pelée, 407 Monarch Lane, RR#1, Leamington, ON, Canada N8H 3V7

Barb Rowsell
Groupe de recherche sur les espèces introduites, Box 847, Queen Charlotte City, BC, Canada V0T 1S0

Sean Sharpe
British Columbia Ministry of Environment, Lands and Parks (à présent Ministry of Environment), P.O. Bag 5000, Smithers, BC, Canada V0J 2N0

Daniel Simberloff
Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Tennessee, Knoxville, TN 37996-1610, USA

C.T. Smith
Department of Biology, University of Victoria, Victoria, BC, Canada V8W 3N5

Bill Stephenson
Agence Parcs Canada, Section de la conservation des écosystèmes, 111 Water Street East, Cornwall, ON, Canada K6H 6S3

Stephen A. Stockton
Département de biologie, Université d'Ottawa, Ottawa, ON, Canada K1N 6N5 (adresse actuelle : 27 Bannockburn Ave., Toronto, ON M5M 2M7

Jean-Pierre Tremblay
Chaire de recherche industrielle CRSNG–Produits forestiers Anticosti, Département de biologie et Centre d'études nordiques, Université Laval, Québec, QC, Canada G1K 7P4

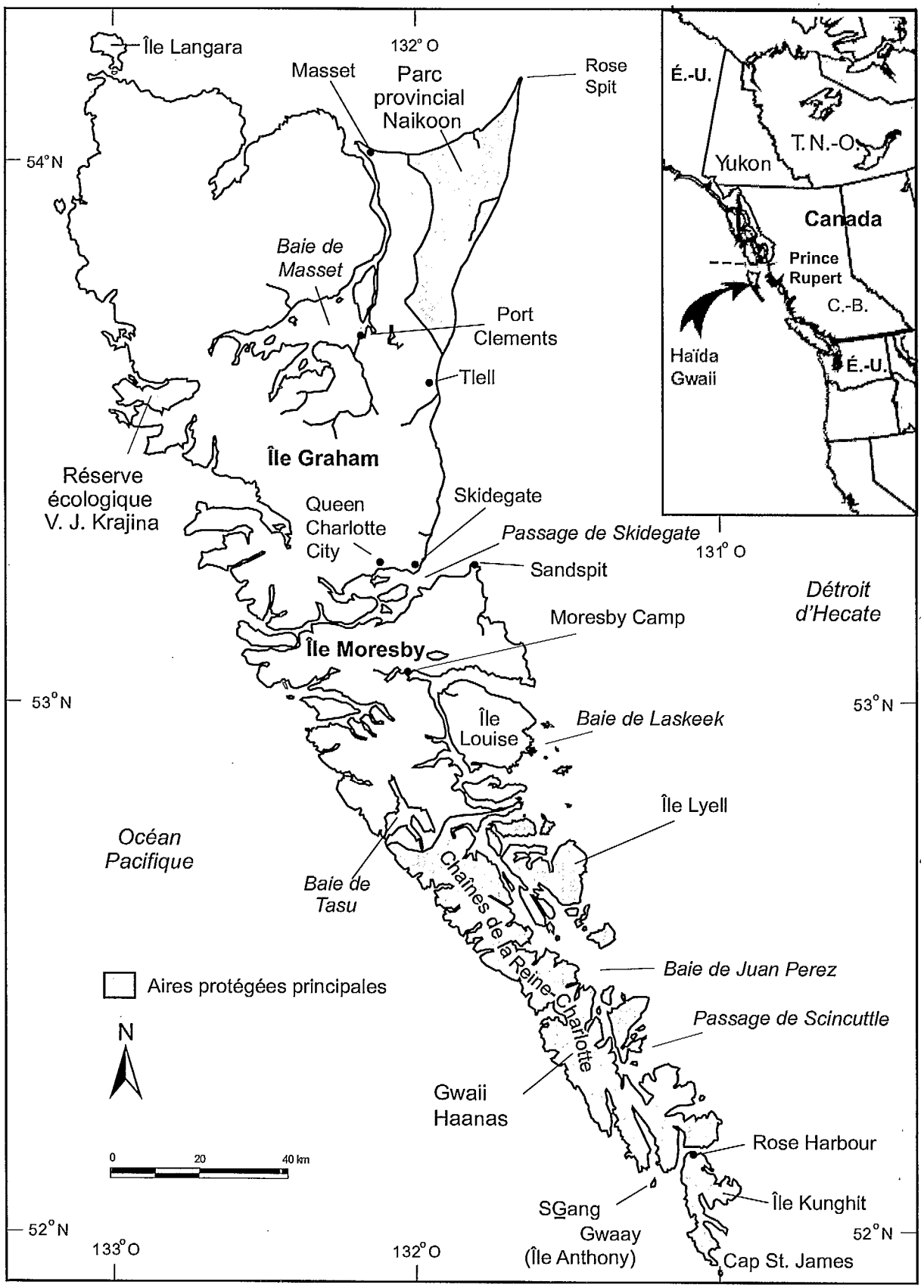
Vanessa Viera
Chaire de recherche industrielle CRSNG–Produits forestiers Anticosti, Département de biologie et Centre d'études nordiques, Université Laval, Québec, QC, Canada G1K 7P4

Bruno Vila
Institut Méditerranéen d'Écologie et de Paléoécologie / Centre National de la Recherche Scientifique, UMR6116, Faculté des sciences et techniques de Saint-Jérôme, avenue Escadrille-Normandie-Niemen, F-13397 Marseille Cedex 20, France

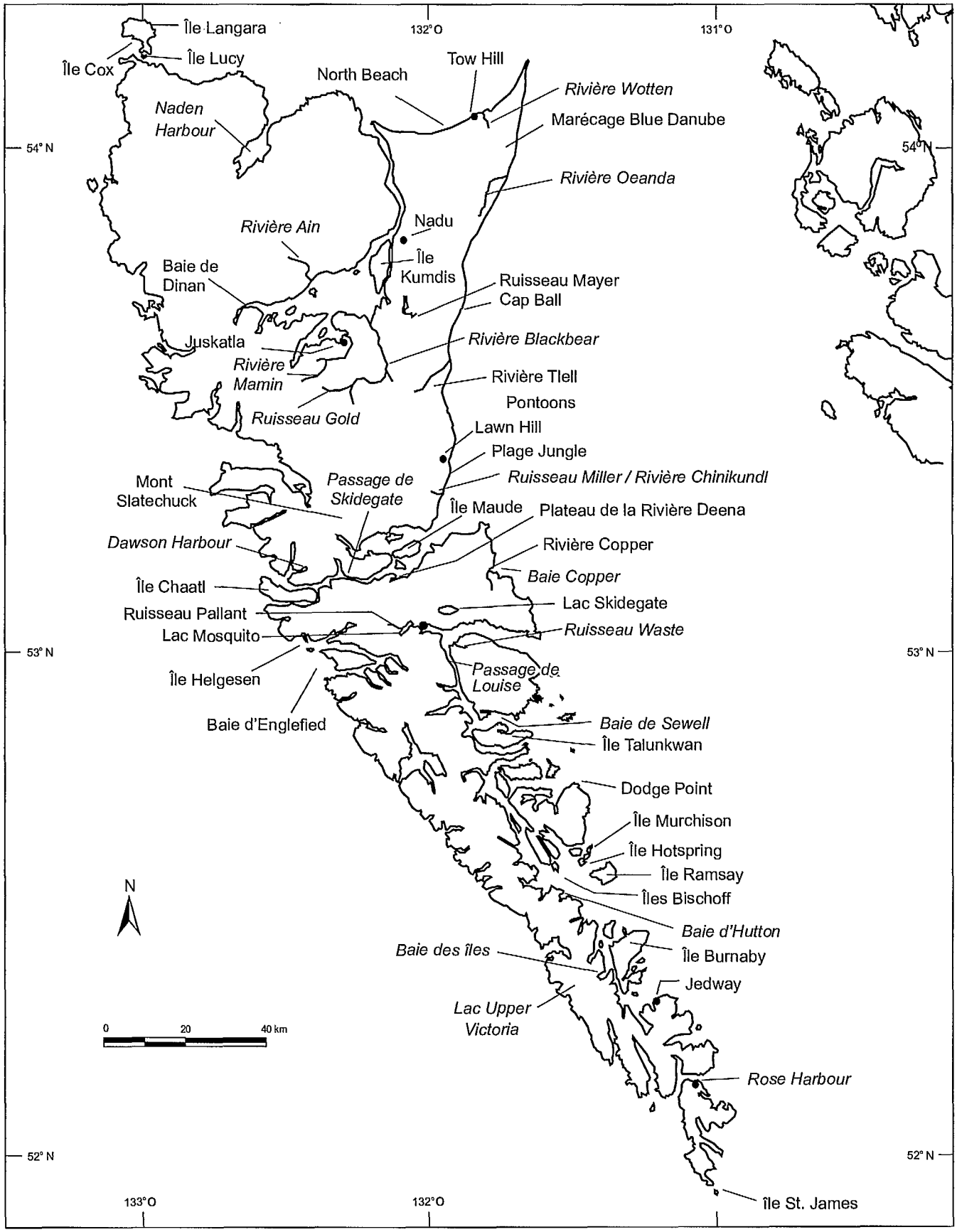
Gwenaël Vourc'h
Unité d'Épidémiologie Animale, Institut National de la Recherche Agronomique, 63122 Saint Genès-Champanelle, France

Donald M. Waller
Department of Botany & Environmental Studies, University of Wisconsin – Madison, Madison, WI 53706, USA

Frontispice A
L'archipel de Haïda Gwaii, qui signifie « îles du peuple » en langue haïda, est mieux connu sous le nom d'îles de la Reine-Charlotte. Pour d'autres noms de lieux dans cet archipel riche en espèces, voir le frontispice B placé avant la page titre et les cartes de la baie de Laskeek (pages 61 et 68) et SGang Gwaay (page 116).



Frontispice B
Cette carte complète le frontispice A et fournit des noms de lieux qu'il aurait été impossible d'indiquer faute d'espace.



Contexte



Légende : Vue de la baie De la Bêche
Crédit photographique : RGIS, Jean-Louis Martin

Introduction à l'écologie de l'archipel de Haïda Gwaii

Jim Pojar

1. Milieu physique

1.1 Localisation et superficie

Haïda Gwaii est le nom indien des îles de la Reine-Charlotte. En langue haïda, il signifie « îles du peuple ». Archipel le plus isolé au Canada, Haïda Gwaii est constitué de plus de 350 îles situées entre 50 et 130 km au large de la partie septentrionale des côtes de la Colombie-Britannique (Frontispices A et B). Les deux îles principales, Graham et Moresby, forment les neuf dixièmes des 995 000 ha de la superficie totale du groupe.

1.2 Aires protégées sur Haïda Gwaii

Il y a trois grandes aires protégées officielles sur Haïda Gwaii. Le parc Naikoon (71 000 ha) fut créé en 1973 pour préserver 100 km de plages et de dunes, ainsi que des tourbières à sphaigne et une forêt pluviale tempérée côtière. Gwaii Haanas (147 000 ha), qui s'étend sur 15 % environ de Haïda Gwaii et englobe plus de 200 îles. Établi en 1988, ce parc protège des écosystèmes marins, intertidaux et terrestres ainsi qu'une histoire culturelle riche et diversifiée. La réserve écologique V.J. Krajina (7 800 ha), sur la côte ouest de l'île Graham, renferme une forêt pluviale tempérée productive ainsi que des espèces de plantes vasculaires et de bryophytes rares (B.C. Parks 1992). Ces zones protègent un territoire important (23 % de l'archipel) et un large éventail d'écosystèmes et d'espèces insulaires. Il y a plusieurs autres réserves écologiques, petites mais très importantes sur le plan biologique, notamment celles de la pointe Rose, du marécage Tow Hill, du lac Drizzle et de la baie Lepas.

1.3 Physiographie et géologie du substrat rocheux

L'archipel compte trois régions physiographiques (Brown 1968) : 1) les massifs de la Reine-Charlotte, qui forment la région occidentale montagneuse et sauvage; 2) le plateau de Skidegate, une pénéplaine en partie disséquée localisée dans le nord de la région centrale et 3) les basses-terres de la Reine-Charlotte formées de plaines et de collines basses situées dans le secteur nord-est.

La géologie du substrat rocheux de Haïda Gwaii est complexe. Elle associe une forte proportion de roches volcaniques dures ou tendres, de roches sédimentaires et de roches intrusives acides (Brown 1968; Brown et Yorath 1989). Les forêts productives du plateau de Skidegate et des massifs de la Reine-Charlotte poussent surtout sur des roches volcaniques, et sur des roches sédimentaires d'une étendue plus restreinte mais très fertiles. Les roches sédimentaires constituent la base de la plupart des dépôts de surface épais des basses-terres de la Reine-Charlotte. Ils sont d'origines glaciaire ou marine. Les roches mères intrusives sont essentiellement limitées aux chaînes de la Reine-Charlotte, où, au même titre que les roches volcaniques dures, elles permettent la croissance des tourbières de pente et des forêts de faible productivité.

1.4 Climat

Le climat de type humide-perhumide est océanique, frais et tempéré. La fin de l'automne et le début de l'hiver sont très humides. L'hiver est frais, mais doux, pluvieux et enneigé. Les accumulations de neige sont en général éphémères le long de la côte, mais plus importantes à haute altitude (en particulier au-dessus de 600 m) ou dans l'intérieur des grandes îles. Les étés sont frais et humides, mais il y a parfois des vagues de chaleur. Le ciel est très souvent couvert et le brouillard fréquent. Des vents violents sont fréquents et constituent une des caractéristiques importante du climat. La température annuelle moyenne des stations de marée est de 8 °C; la fourchette des températures quotidiennes, saisonnières et annuelles de l'air est étroite. L'éventail des précipitations annuelles moyennes enregistrées va de 1 100 à 4 200 mm (Environnement Canada 1980). Les côtes orientales des îles Graham et Moresby, situées sous le vent, bénéficient de l'ombre pluviométrique des chaînes de la Reine-Charlotte, de sorte que les précipitations annuelles, estimées à 5 000 mm et plus sur certaines des pentes au vent, se réduisent à 1 000 mm environ dans les basses-terres orientales (G.O.V. Williams *in* Calder et Taylor 1968).

2. Végétation actuelle

2.1 Biome de la forêt tempérée pluviale

La couverture végétale de Haïda Gwaii est un complexe de milieux forestiers, de zones humides non

boisées, de communautés littorales et de haute altitude (Banner *et al.* 1983, 1989; Pojar et Broadhead 1984). Bien qu'on y trouve un éventail complet d'écosystèmes et de stades de succession, l'essentiel du paysage est couvert de forêts et, pendant la plus grande partie de l'ère préindustrielle, la plupart de ces forêts étaient primaires. Du fait d'une histoire où les perturbations à grande échelle destructrices de peuplements sont rares, d'un climat humide et tempéré et d'un relief montagneux, les forêts productives sont caractérisées par de gros vieux arbres et des accumulations considérables de biomasse. Elles comprennent des éléments structurels clés sous forme de débris ligneux grossiers (billes d'arbres abattus et arbres debout morts, ou chicots), et se renouvellent par la dynamique des trouées (c.-à-d. que le remplacement des arbres se fait la plupart du temps arbre par arbre, la régénération dans les trouées résultant de la mort d'individus ou de petits groupes d'arbres dominants) (Pojar et MacKinnon 1994; Lertzman *et al.* 1997).

La forêt pluviale tempérée côtière est un biome rare à l'échelle mondiale. Elle est représentée en Amérique du Nord par la forêt dense de conifères de la côte du Pacifique, qui s'étend du nord de la Californie jusqu'au sud-est de l'Alaska (Barbour et Billings 1988). Au siècle dernier, ce biome a été réduit à 44 % seulement des 25 millions d'hectares qu'il recouvrait, selon les estimations, à l'origine. La plupart des forêts restantes se trouvent au nord du 48^{e} degré de latitude nord (Schoonmaker *et al.* 1997). Haïda Gwaii, qui compte plus de 540 000 ha de forêts pluviales tempérées intactes, renferme une portion importante de ce qui reste (Alaback et Pojar 1997). La pruche occidentale *Tsuga heterophylla*[1], le thuya géant *Thuja plicata* et l'épicéa de Sitka *Picea sitchensis* dominent la forêt dense de conifères de Haïda Gwaii à basse altitude, tandis que la pruche subalpine *Tsuga mertensiana* et le cyprès jaune *Chamaecyparis nootkatensis* prennent de l'importance à plus haute altitude. Le cyprès jaune et le pin tordu *Pinus contorta* se joignent à la pruche occidentale (et souvent à la pruche subalpine), au thuya géant et à l'épicéa de Sitka dans les forêts tourbeuses exposées au vent.

2.2 Forêts zonales

Les peuplements mûrs et vieux des sites zonaux (moyens) de basse et de moyenne altitude se caractérisent par une abondante régénération naturelle de la pruche occidentale. En général on n'y trouve que peu ou pas de régénération de thuya géant ou de cyprès jaune, et la régénération de l'épicéa y est limitée aux trouées. Les arbres de l'étage supérieur forment une canopée dense qui laisse passer peu de lumière, si ce n'est au niveau des irrégularités de cette canopée qui sont nombreuses dans les forêts anciennes. Les bryophytes tapissent le sol. Les mousses et les lichens épiphytes sont abondants. L'absence d'arbustes dans le sous-bois (à l'exception de la régénération de la pruche) et d'herbacées est flagrante et semble résulter du manque de lumière (les herbes et les arbustes présents sont le plus souvent présents au niveau des trouées) et du broutage par le cerf. Des espèces du genre *Vaccinium* (airelle rouge *V. parvifolium*, airelle de l'Alaska *V. alaskaense*, airelle à feuilles ovales *V. ovalifolium*), la menziézie ferrugineuse *Menziesia ferruginea*, le salal *Gaultheria shallon* et l'if occidental *Taxus brevifolia* en sont les arbustes types. Parmi les herbacées caractéristiques, il y a des fougères (blechnum commun *Blechnum spicant* et *Dryopteris assimilis*), les listères *Listera caurina* et *L. cordata*, les streptopes *Streptopus amplexifolius* et *S. lanceolatus*, le cornouiller du Canada *Cornus canadensis*, *Coptis asplenifolia* et la pyrole uniflore *Moneses uniflora*.

2.3 Forêts azonales

Les forêts sèches sont peu fréquentes et dominées par le thuya géant, la pruche occidentale et, de temps à autre, le pin tordu. Le salal y est souvent abondant dans le sous-bois. Dans les sites humides mais bien drainés situés sur les pentes on observe une croissance vigoureuse de pruches occidentales et d'épicéas de Sitka en mélange, auxquels vient s'ajouter, en altitude, le cyprès jaune. Les forêts les plus spectaculaires des îles poussent sur les dépôts alluviaux récents qui se trouvent le long des cours d'eau ou sur les cônes fluviaux/colluviaux en terrain raviné. Ces peuplements sont dominés par des épicéas et des pruches de très gros diamètre, de grande taille et largement espacés. La strate arbustive est peu dense et le tapis végétal est souvent herbeux plutôt que composé de fougères et de mousses. Des forêts d'épicéas de Sitka se sont aussi établies le long des rivages maritimes, sur des dunes de sable stabilisées, et sur les pentes abruptes ou les promontoires rocheux exposés aux embruns salés.

Des forêts humides, plutôt broussailleuses, sont, en général, fréquentes sur les terrains mal drainés, surtout dans la partie orientale du plateau de Skidegate et les basses-terres de la Reine-Charlotte. Les pentes exposées au vent et ayant un substrat rocheux résistant et pauvre en éléments nutritifs sont couvertes de forêts et milieux boisés marécageux caractéristiques de la partie de l'île Moresby occupée par les massifs de la Reine-Charlotte. Ces forêts broussailleuses sont formées de mélanges de thuyas géants, de pruches occidentales et souvent de cyprès jaunes, de pins tordus et de pruches subalpines. Le salal, le blechnum commun, *Coptis aspleniifolia*, la maïanthème de l'Ouest *Maianthemum dilatatum*, le cornouiller du Canada, la vérâtre verte *Veratrum viride*, *Calamagrostis nutkaensis* et les carex (*Carex* spp.) sont les espèces vasculaires typiques du sous-bois.

2.4 Végétation subalpine

Sur Haïda Gwaii l'étage subalpin occupe les terrains situés entre 600 et 800 m d'altitude. Les forêts subalpines sont peu étendues, mais ont des caractéristiques

[1] La nomenclature des plantes vasculaires suit Douglas et al. (1998-2002).

bien marquées avec la pruche subalpine et le cyprès jaune comme espèces dominant des peuplements ouverts constitués d'arbres relativement courts à la forme très conique. Des espèces du genre *Vaccinium*, la menziézie ferrugineuse et *Elliottia (Cladothamnus) pyroliflorus* forment d'habitude le sous-bois arbustif, le plus souvent peu dense sauf là où l'ouverture du couvert et une faible intensité du broutage par les cerfs autorisent une végétation plus dense. Avec l'altitude cette forêt subalpine se raréfie pour devenir une mosaïque constituée de bosquets et de prairies à bruyère.

2.5 Végétation alpine

La végétation alpine pousse au-dessus de 600 à 800 m et est concentrée dans trois régions : le sud-ouest de l'île Graham, le centre-nord de l'île Moresby et les monts San Christoval, au sud de Tasu, sur l'île Moresby. Une lande alpine d'arbustes nains sempervirents, avec surtout des cassiopées (*Cassiope* spp.), *Phyllodoce glanduliflora* et la luetkéa pectinée *Luetkea pectinata*, est le type de végétation alpine dense qui domine. Les prairies alpines dominées par les herbacées sont moins fréquentes, mais, là où elles existent, elles sont très luxuriantes avec une variété de graminées (en particulier la canche gazonnante *Deschampsia cespitosa*), de carex (en particulier *Carex macrochaeta*) et des peuplements vigoureux de dicotylédones herbacées. Sur les affleurements rocheux, les falaises et les pentes des talus, ainsi que dans les coulées de rocailles, les rigoles et les ravines humides ou les couloirs d'avalanche, la couverture végétale est éparse et discontinue, mais avec une flore riche qui renferme bon nombre des espèces vasculaires rares que l'on trouve sur Haïda Gwaii.

2.6 Zones humides d'eau douce

Les zones humides d'eau douce comptent parmi les éléments les plus visibles de la couverture végétale de Haïda Gwaii (voir Banner *et al.* 1988). Les catégories de zones humides largement reconnues par les écologues et avec lesquelles bon nombre de gens sont assez familiers sont la tourbière oligotrophe, la tourbière minérotrophe, le marais et le marécage. Les tourbières oligotrophes plates ou bombées couvrent de grandes étendues dans les basses-terres de la Reine-Charlotte. Les tourbières oligotrophes de pentes sont particulièrement répandues sur les versants exposés au vent des massifs de la Reine-Charlotte, où, elles peuvent former un tapis essentiellement continu depuis le niveau de la mer jusqu'aux zones alpines. Ces deux types de tourbières sont caractérisées par une végétation constituée de conifères frutescents rabougris, d'arbustes à feuillage persistant, dont le genévrier commun *Juniperus communis*, le thé du Labrador *Ledum groenlandicum* et *Kalmia microphylla* spp. *occidentalis*, et de plusieurs espèces de cypéracées (ériophorons *Eriophorum* spp., scirpe gazonnant *Trichophorum cespitosum*, carex). Elles sont parsemées de nappes d'eau dormante où pousse le nénuphar jaune *Nuphar lutea* spp. *polysepala*, et de nombreux ruisselets et ruisseaux, et les sphaignes *Sphagnum* y abondent.

Les tourbières minérotrophes ont aussi des sols tourbeux, mais elles sont moins acides et plus riches en éléments nutritifs que les tourbières oligotrophes; leur végétation est dominée par les carex, les herbes et, souvent aussi, par des arbustes comme la spirée de Douglas *Spiraea douglasii*, le myrte bâtard *Myrica gale*, le pommier du Pacifique *Malus fusca*, des saules *Salix* spp. et le thé du Labrador. Les marais sont aussi relativement riches en éléments nutritifs, mais reposent sur des sédiments minéraux et ne permettent la croissance que d'une végétation rigoureusement herbacée qui émerge de l'eau stagnante. Les cariçaies sont le type de marais le plus courant sur Haïda Gwaii. Les tourbières minérotrophes et les marais se trouvent le long d'eaux courantes et en bordure de lacs, et sont peu étendus, même au nord-est de l'île Graham, où ils sont le plus fréquents. Le « Pontoons », dans la partie amont de la rivière Tlell, est le plus grand complexe de marais-tourbière minérotrophe des îles.

Les marécages sont des terres humides boisées, riches en minéraux et en éléments nutritifs, mais dont les eaux sont courantes plutôt que stagnantes, et dont les sols organiques sont suffisamment aérés pour permettre la croissance de hauts arbustes et d'arbres. Les marécages avec conifères sont fréquents sur Haïda Gwaii, mais restent localisés et ne dominent jamais le paysage comme pourraient le faire les tourbières oligotrophes. Les essences d'arbres dominantes sont le thuya géant, l'épicéa de Sitka, la pruche occidentale, parfois l'aulne rouge *Alnus rubra*, et le cyprès jaune à haute altitude. Le lysichiton *Lysichiton americanum* est une espèce très caractéristique du sous-bois des marécages, tout comme l'hépatique *Conocephalum conicum*.

2.7 Communautés maritimes

La végétation terrestre maritime est présente dans diverses terres inondées à marée haute et divers milieux secs situés entre la forêt et la mer. Les types non boisés limités à l'interface entre la terre et l'océan sont les communautés des plages sur sable et gravier, les communautés sur rochers et falaises, et les marais littoraux. Calder et Taylor (1968) présentent une description détaillée de ces types de végétation.

3. Végétation pré-européenne

Par végétation « pré-européenne », je veux dire la couverture végétale antérieure aux récits historiques écrits de première main, c'est-à-dire antérieurs à 1850. Je fais l'hypothèse selon laquelle la végétation de l'archipel de Haïda Gwaii était très semblable à la végétation actuelle des forêts pluviales tempérées du sud-est de l'Alaska et de la partie septentrionale de la côte du continent, en Colombie-Britannique (Pojar et MacKinnon 1994; Alaback et Pojar 1997), sauf qu'elle était relativement pauvre en espèces de plantes vasculaires, mais possédait certains taxons endémiques ou intéressants pour une raison ou une autre sur le plan phytogéographique (Schofield 1989; Taylor 1989; Brodo 1995). Selon des études paléobotaniques, les forêts de Haïda Gwaii « existent essentiellement sous leur forme actuelle depuis 5 500 ans à peu près, le seul grand changement naturel étant l'importance accrue du thuya durant les trois derniers millénaires » (Mathewes 1989).

Quel est notre état de référence pour la « forêt vierge » et comment pouvons-nous le reconnaître? D'après l'argumentation de Jackson *et al.* (2001), nous pouvons distinguer au moins trois périodes dans les impacts de l'être humain sur les écosystèmes et qui se chevauchent en partie: autochtone, coloniale et globale. Nous en sommes maintenant à la période globale, mais l'essentiel des changements subis par les forêts de Haïda Gwaii ont eu lieu pendant la période coloniale, c'est-à-dire de 1850 à 1970. Peut-on raisonnablement tenir pour acquis qu'avant 1850, pendant la période autochtone, au cours de laquelle seuls les Haïdas se trouvaient sur les îles, il n'y a pas eu d'impact significatif sur la végétation? Peut-être. Il est vrai que la culture haïda est fondée sur la mer. Les Haïdas ne s'aventuraient probablement pas très loin à l'intérieur des terres pour abattre de gros arbres, et leur coupe sélective s'accordait avec la dynamique des trouées de la forêt côtière. Ils ont toutefois eu beaucoup de temps, peut-être 13 000 ans (Hetherington 2002). Et 6 000 (Duff 1964) à 15 000 à 20 000 personnes (Fedje *et al.* 2001) doivent certainement avoir eu des effets sensibles sur la végétation indigène dans et autour des sites villageois ou sur le littoral et les terres inondées à marée haute, en particulier sur les espèces utilisées pour l'alimentation, la médecine ou pour la production de biens matériels (p. ex. thuya géant, if occidental). Il s'est avéré que les Haïdas pratiquaient une certaine forme d'agriculture, et pas uniquement basée sur les espèces indigènes. Ils cultivaient la pomme de terre, en mangeaient beaucoup et en faisaient largement le commerce (Meilleur 2001). Nous ne connaissons pas encore bien le rôle et l'importance du feu sur Haïda Gwaii. Les incendies de forêt semblent avoir joué un rôle mineur dans la formation de la végétation (Banner *et al.* 1989). Cependant, selon certains chercheurs, les Autochtones ont procédé à des brûlages le long du passage Skidegate (Turner 1999); or, s'il y a eu des brûlages à cet endroit, il y en a probablement eu ailleurs, surtout près des villages et dans les régions orientales arides, comme semblent l'indiquer le carbone des profils pédologiques ainsi que l'âge et la structure de certaines des forêts.

4. Impacts humains de l'ère post-industrielle[2]

Des explorateurs, comme Juan Perez, Juan Francisco de Bodega y Quadra et Jean-François de Galaup, Comte de La Pérouse, ont aperçu Haïda Gwaii à la fin du XVIII[e] siècle et la rumeur s'est bientôt répandue qu'il était possible de faire fortune en échangeant des fourrures de loutre de mer avec les Haïdas. Aucun poste de traite, ni fort, n'a toutefois été établi sur Haïda Gwaii et les marchands de fourrures et de loutres de mer ont disparu des îles au début des années 1800. Les îles ont connu une petite ruée vers l'or dans les années 1850, mais aucun établissement blanc n'en a résulté. Il y a eu d'autres activités d'extraction minière (surtout pour le cuivre ou le charbon près des côtes) par la suite au XIX[e] siècle, mais aucune véritable établissement n'a été créé avant 1869, année où la Compagnie de la Baie d'Hudson a établi des postes de traite à Masset et au passage Cumshewa. Le christianisme et une nouvelle vague de colons sont arrivés dans les années 1870. Au début du XX[e] siècle, une grande quantité de gens se sont établis et plusieurs agglomérations ont soudainement vu le jour, surtout dans la partie est de l'île Graham. Les principaux établissements qui survivent encore sont Masset, Queen Charlotte City, Sandspit et Port Clements, ainsi que d'autres établissements plus petits à Tlell, Lawn Point et Skidegate Landing. Il reste d'importants villages haïdas à Old Masset (Haïda) et à Skidegate.

Deux stations de chasse à la baleine, une à Rose Harbour et l'autre à Naden Harbour, ont été en activité pendant de nombreuses années, de 1910 environ à 1943. Au début du XX[e] siècle il existait des conserveries de saumon à Alliford Bay, à Naden Harbour, à Lagoon Inlet et à Masset. Il y avait des entrepôts frigorifiques et des usines de transformation du poisson à Pacofi, à Selwyn Inlet et au chenal Rennell, plusieurs ateliers de salaison du saumon, une conserverie de crabes, une conserverie de mollusques et des usines de transformation du varech (une à Pacofi et une autre, plus récemment, à Nadu). Des mines de fer ayant d'assez gros effectifs et dont la durée de vie a été brève ont été exploitées à la baie Ikeda, à Jedway et à Tasu, toutes sur l'île Moresby.

Un grand nombre de camps utilisés pour l'exploitation forestière sont apparus et ont disparu de 1910 à nos jours, y compris les nombreux petits camps flottants des bûcherons indépendants. D'importants camps terrestres et des réseaux étendus de routes ont été construits au passage Cumshewa, à Thurston Harbour, à Masset, à Juskatla, à Moresby Camp, à Sewell Inlet, à l'île Lyell, au lac Eden et dans le chenal Rennell, la plupart entraînant un établissement temporaire, mais intensif.

De toute évidence, tous ces établissements ont eu une influence sur la végétation indigène, soit directement ou indirectement. Des secteurs ont été défrichés pour construire des maisons et créer des pâturages, des jardins et des fermes; des arbres ont été abattus pour obtenir du bois de construction, des piquets et du bois de chauffage, et pour construire des chemins de rondins, et ainsi de suite. Des sentiers furent dégagés à coups de hache et des routes ouvertes dans les broussailles. Des animaux domestiques furent importés sur les îles et certains sont devenus féraux – comme les vaches sauvages du parc Naikoon – , ce qui a eu des incidences sur la végétation qu'il est seulement possible de deviner. Des espèces sauvages non indigènes furent introduites, tant végétales qu'animales. Il semble, à première vue, que l'établissement et la persistance d'une population humaine clairsemée, mais regroupée, aient eu sur la vie végétale de Haïda Gwaii des effets surtout locaux. Un examen plus attentif révèle toutefois des impacts considérables, sous forme de routes et d'accès, d'espèces introduites et de consommation d'énergie et de ressources naturelles, qui, ensemble, définissent l' « empreinte écologique » plutôt importante (Wackernagel et Rees 1996) de la population humaine résidente et non résidente.

De nos jours, même les forêts anciennes ne sont plus originelles et pourraient être qualifiées de « non naturelles ». Il arrive parfois, même au cours de périodes

[2] Voir Dalzell (1968, 1973).

récentes, que des changements radicaux se produisent si vite que le souvenir de l'état antérieur s'estompe rapidement (Golumbia et Rowsell le présent volume). La plupart des gens qui vivent aujourd'hui sur Haïda Gwaii n'ont jamais connu les forêts telles qu'elles étaient avant l'arrivée des cerfs et il leur est probablement difficile (à eux comme aux autres) de visualiser ou de comprendre ce qu'était ces forêts ou ce qu'elles *pourraient* être. Il semble y avoir une incapacité comparable à prendre la mesure de l'ampleur préindustrielle des remontées de saumons qui était sans commune mesure avec ce qu'il en reste aujourd'hui ou de l'abondance antérieure des mammifères et des oiseaux marins ou de la faune marine en général.

Documents cités

Alaback, P.A.; Pojar, J. 1997. Vegetation from ridgetop to seashore. Pages 69-87 *in* P.K. Schoonmaker, B. von Hagen et E.C. Wolf (sous la dir. de), The rainforests of home: profile of a North American bioregion. Island Press, Washington, D.C.

Banner, A.; Pojar, J.; Trowbridge, R. 1983. Ecosystem classification of the Coastal Western Hemlock Zone, Queen Charlotte Island Subzone (CWHg), Prince Rupert Forest Region, British Columbia. Rapport inédit, B.C. Ministry of Forests, Smithers, C.-B. 255 p.

Banner, A.; Hebda, R.J.; Oswald, E.T.; Pojar, J.; Trowbridge, R. 1988. Wetlands of Pacific Canada. Pages 305-346 *in* Groupe de travail national sur les terres humides, Terres humides du Canada. Série de la classification écologique du territoire, n° 24, Environnement Canada, Ottawa, Ontario.

Banner, A.; Pojar, J.; Schwab, J.W.; Trowbridge, R. 1989. Vegetation and soils of the Queen Charlotte Islands: recent impacts of development. Pages 261-279 *in* G.G.E. Scudder et N. Gessler (sous la dir. de), The outer shores. Queen Charlotte Islands Museum Press, Skidegate, C.-B.

Barbour, M.G.; Billings, W.D. (sous la dir. de). 1988. North American terrestrial vegetation. Cambridge University Press, Cambridge, R.-U. 434 p.

B.C. Parks. 1992. Guide to ecological reserves in British Columbia. Ecological Reserve #45 V.J. Krajina (2-45A), Ecological Reserve #93 Lepas Bay (2-93A). Planning and Conservation Services, B.C. Parks, Victoria, C.-B.

Brodo, I.M. 1995. Lichens and lichenicolous fungi of the Queen Charlotte Islands, British Columbia, Canada. 1. Introduction and new records for B.C., Canada and North America. Mycotaxon LVI: 135-173.

Brown, A.S. 1968. Geology of the Queen Charlotte Islands, British Columbia. Bulletin 54, B.C. Department of Mines and Petroleum Resources, Victoria, C.-B. 226 p.

Brown, A.S.; Yorath, C.J. 1989. Geology and non-renewable resources of the Queen Charlotte Islands. Pages 3-26 *in* G.G.E. Scudder et N. Gessler (sous la dir. de), The outer shores. Queen Charlotte Islands Museum Press, Skidegate, C.-B.

Calder, J.A.; Taylor, R.L. 1968. Flora of the Queen Charlotte Islands. Part 1. Systematics of the vascular plants. Monographie n° 4, Direction de la recherche, ministère de l'Agriculture, Ottawa, Ontario. 659 p.

Dalzell, K.E. 1968. The Queen Charlotte Islands, 1774-1966. Vol. 1. C.M. Adam, Terrace, C.-B. 340 p.

Dalzell, K.E. 1973. The Queen Charlotte Islands. Book 2: Of places and names. Cove Press, Prince Rupert, C.-B.

Douglas, G.W.; Meidinger, D.; Pojar, J. 1998-2002. Illustrated flora of British Columbia. Vol. 1-8. B.C. Ministry of Environment, Lands and Parks and B.C. Ministry of Forests, Victoria, C.-B.

Duff, W. 1964. The Indian history of British Columbia. 1: The impact of white man. Mémoire n° 5, Anthropology in British Columbia. B.C. Provincial Museum, Victoria, C.-B.

Environnement Canada. 1980. Canadian climate normals, 19511980. Temperature and precipitation, British Columbia. Service de l'environnement atmosphérique, Downsview, Ontario. 268 p.

Fedje, D.; Sumpter, I.; Morton, J. 2001. Gwaii Haanas archaeological resource description and analysis. Rapport inédit, Gwaii Haanas National Park Reserve and Haida Heritage Site, Queen Charlotte, C.-B. 150 p.

Hetherington, R. 2002. Interdisciplinary insights into paleoenvironments of the Queen Charlotte Islands/Hecate Strait region. Thèse de doctorat, University of Victoria, Victoria, C.-B. [résumé dans la base de données bibliographiques du Groupe canadien de recherche en géomorphologie].

Jackson, J.B.C.; Kirby, M.X.; Berger, W.H.; Bjorndal, K.A.; Botsford, L.W.; Bourque, B.J.; Bradbury, R.H.; Cooke, R.; Erlandson, J.; Estes, J.A.; Hughes, T.P.; Kidwell, S.; Lange, C.B.; Lenihan, H.S.; Pandolfi, J.M.; Peterson, C.H.; Steneck, R.S.; Tegner, M.J.; Warner, R.R. 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. Science 293: 629-638.

Lertzman, K.; Spies, T.; Swanson, F. 1997. From ecosystem dynamics to ecosystem management. Pages 361-382 *in* P.K. Schoonmaker, B. von Hagen et E.C. Wolf (sous la dir. de), The rainforests of home: profile of a North American bioregion. Island Press, Washington, D.C.

Mathewes, R. 1989. Paleobotany of the Queen Charlotte Islands. Pages 75-90 *in* G.G.E. Scudder et N. Gessler (sous la dir. de), The outer shores. Queen Charlotte Islands Museum Press, Skidegate, C.-B.

Meilleur, H. 2001. A pour of rain: stories from a west coast fort. Raincoast Books, Vancouver, C.-B.

Pojar, J.; Broadhead, J. 1984. The green mantle. Pages 49-71 *in* Islands at the edge. Douglas & McIntyre, Vancouver, C.-B.

Pojar, J.; MacKinnon, A. 1994. Plants of coastal British Columbia, including Washington, Oregon and Alaska. Lone Pine Publishing, Vancouver, C.-B. 527 p.

Schofield, W.B. 1989. Structure and affinities of the bryoflora of the Queen Charlotte Islands. Pages 109-119 *in* G.G.E. Scudder et N. Gessler (sous la dir. de), The outer shores. Queen Charlotte Islands Museum Press, Skidegate, C.-B.

Schoonmaker, P.K.; von Hagen, B.; Wolf, E.C. (sous la dir. de). 1997. The rainforests of home: profile of a North American bioregion. Island Press, Washington, D.C.

Taylor, R.L. 1989. Vascular plants of the Queen Charlotte Islands. Pages 121-125 *in* G.G.E. Scudder et N. Gessler (sous la dir. de), The outer shores. Queen Charlotte Islands Museum Press, Skidegate, C.-B.

Turner, N.J. 1999. "Time to burn." Traditional use of fire to enhance resource production by aboriginal peoples in British Columbia. Pages 185-218 *in* R. Boyd (sous la dir. de), Indians, fire, and the land in the Pacific Northwest. Oregon State University Press, Corvallis, Oregon.

Wackernagel, M.; Rees, W.E. 1996. Our ecological footprint: Reducing human impact on Earth. New Society Publishers, Gabriola Island, C.-B.

Histoire et situation actuelle des vertébrés introduits sur Haïda Gwaii

Todd Golumbia, Lisa Bland, Keith Moore et Patrick Bartier

Résumé

De nombreuses espèces de vertébrés ont été introduites sur Haïda Gwaii (îles de la Reine-Charlotte, Colombie-Britannique), particulièrement depuis le début du XX^{e} siècle. Il n'existe pas de compilation exhaustive de l'histoire de l'introduction d'espèces animales sur Haïda Gwaii. Une telle compilation est pourtant indispensable si l'ont veut assurer une base solide aux travaux à entreprendre en vue de la gestion des espèces introduites et pour assurer l'uniformisation des renseignements communiqués à ce sujet au public. Le présent article porte sur l'histoire de l'introduction des mammifères et donne quelques renseignements supplémentaires sur les oiseaux et les amphibiens. Bien que plus de 20 % de la flore vasculaire et un grand nombre de plantes non vasculaires soient aussi considérées comme introduites, cet article ne tente pas de les décrire. Les risques potentiels associés à bon nombre de ces espèces végétales, compte tenu de leur caractère envahissant, ont toutefois été abordés en partie par Engelstoft et Bland (2002) et Simberloff (le présent volume). L'information fournie par le présent article repose sur des documents, des rapports et des mémoires, ainsi que sur des entrevues avec des résidents de longue date. Toutes les observations confirmées et les données sur la répartition ont été numérisées et sont compilées sous la forme d'une base de données associée à un système d'information géographique. Cette base fournit des données de référence pour le suivi de l'évolution de la répartition des espèces. Nous identifions également les cas où l'information disponible est actuellement incomplète ou incertaine et faisons des recommandations pour en affiner le suivi. Enfin, nous présentons les études effectuées à ce jour sur les effets des espèces introduites sur Haïda Gwaii, ainsi que les recherches, les inventaires et les actions de gestion actuellement en cours sur ces espèces.

1. Introduction

À l'aube du XX^{e} siècle, des explorateurs et des naturalistes ont commencé à recueillir des informations sur la faune indigène de Haïda Gwaii (Osgood 1901; Cole et Lockner 1993). Bon nombre des espèces observées présentaient des caractéristiques endémiques. Il existe plus de sous-espèces restreintes à Haïda Gwaii que dans toute autre région de même dimension au Canada, ce qui a valu à cet archipel le titre de « Galápagos canadiennes » (Foster 1982). Cette région abrite aussi un ensemble de plantes rares qui sont considérées comme endémiques à l'échelle locale ou régionale, et dont plusieurs présentent une répartition discontinue (Lindsey 1989). Un examen de la littérature et des collections muséologiques effectué par la Réserve de parc national et site du patrimoine haïda, Gwaii Haanas a donné naissance à une base de données sur la biodiversité (terrestre et littorale marine) de la région de Haïda Gwaii. Cette liste inclut plus de 6 800 espèces animales et végétales. Le statut de conservation de près de 200 de ces espèces, dont plusieurs endémiques de la région, est considéré comme préoccupant par l'Union mondiale pour la nature, le Comité sur la situation des espèces en péril au Canada et le Centre de données sur la conservation de Colombie-Britannique. Au moins 217 autres espèces sont considérées comme des espèces exotiques. Bien que le présent rapport se limite aux vertébrés introduits, un travail considérable de collecte d'informations sur les espèces de plantes vasculaires introduites a aussi été effectué. Sur les quelques 665 espèces végétales inventoriées près de 25 % ont été introduites (Calder et Taylor 1968; Taylor 1989; Lomer et Douglas 1999).

Les 13 taxons de mammifères indigènes de Haïda Gwaii (11 espèces, dont deux ont deux sous-espèces chacune) (tableau 1) forment une faune relativement pauvre. Plusieurs de ces taxons sont considérés comme endémiques à l'échelle de la sous-espèce (Burles *et al.* 2004). Par comparaison, 20 espèces supplémentaires occupent les régions comparables du continent avoisinant (McTaggart-Cowan 1989). Haïda Gwaii abrite aussi 280 espèces d'oiseaux (Hamel et Hearne 2001), dont quatre sous-espèces d'oiseaux forestiers sédentaires qui sont considérées comme des endémiques. L'archipel est le principal lieu de nidification au Canada de plusieurs espèces d'oiseaux marins caractéristiques du nord-est du Pacifique (McTaggart-Cowan 1989) et il est reconnu à l'échelle internationale pour l'importance de ses populations d'oiseaux de mer.

Tableau 1
Espèces animales indigènes et introduites, y compris les animaux féraux mais en excluant l'avifaune indigène

Vertébrés indigènes[a]	Vertébrés introduits (la plus ancienne date connue)
Ours noir *Ursus americanus*	Wapiti des Rocheuses *Cervus elaphus nelsoni* (1929)
Caribou *Rangifer tarandus* (disparu)	Cerf noble *Cervus elaphus elaphus* (1918)
Loutre de rivière *Lutra canadensis*	Cerf à queue noire de Sitka *Odocoileus hemionus sitkensis* (1878)
Martre *Martres americana*	Raton laveur *Procyon lotor vancouverensis* (1940)
Hermine *Mustela ermina*	Castor *Castor canadensis leucodontus* (1936)
Souris sylvestre *Peromyscus keeni* (deux sous-espèces)	Rat musqué *Ondatra zibethica osoyoosensis* (1924)
Musaraigne sombre *Sorex monticolus* (deux sous-espèces)	Écureuil roux *Tamiasciurus hudsonicus anuginosus* (1950)
Chauve-souris argentée *Lasionycteris noctivagans*	Rat noir *Rattus rattus* (1908)
Chauve-souris de Californie *Myotis californicus*	Rat surmulot *Rattus norvegicus* (1901)
Chauve-souris de Keen *Myotis keenii*	Souris commune *Mus musculus domesticus* (1901)
Chauve-souris brune *Myotis lucifugus*	Faisan de Colchide *Phasianus colchicus* (1913)
Crapaud boréal *Bufo boreas*	Moineau domestique *Passer domesticus* (1890)
	Étourneau sansonnet *Sturnus vulgaris* (1890)
	Rainette du Pacifique *Hyla regilla* (1933)
	Grenouille à pattes rouges *Rana aurora* (2002)
	Bovins féraux (1893)
	Chèvres férales (1976)
	Chiens féraux (pas de date)
	Chats féraux (pas de date)
	Lapins féraux (1884)

[a] Liste au niveau des espèces.

La présence d'espèces non indigènes sur Haïda Gwaii est relativement récente alors que la flore et la faune autochtones ont évolué en isolement pendant des milliers d'années. Dans de nombreux cas, les mammifères non indigènes ont été introduits sur ces îles en vue de constituer une nouvelle source d'aliments pour les résidents ou de revenus pour les trappeurs. D'autres mammifères introduits sont arrivés en tant qu'animaux de compagnie, d'autres, enfin, par accident. Les Haïdas ont vraisemblablement aussi joué leur rôle, délibéré ou accidentel, en introduisant des espèces dans les îles à l'occasion de leurs visites régulières en canot sur le continent (Foster 1965; Golumbia 2001).

Pendant la colonisation européenne et la période du développement industriel de la fin du XVIII[e] siècle, des plantes et des animaux domestiques et sauvages ont accompagné les colons. Ces derniers se préoccupaient peu du risque écologique et appréciaient le réconfort que leur procurait, en terre étrangère, la présence de ces espèces familières. Depuis l'arrivée des Européens, dix espèces de mammifères non indigènes ont été introduites sur Haïda Gwaii, soit près de la moitié des espèces de mammifères présentes dans les îles de nos jours (tableau 1). Au moins cinq espèces de mammifères domestiqués ont de plus établi des populations férales. Nous ne disposons pas d'autant d'informations sur les amphibiens et les oiseaux, mais au moins deux espèces d'amphibiens et trois espèces d'oiseaux ont été introduites dans l'archipel, ou y sont arrivées après avoir été introduites sur le continent voisin.

Certaines espèces introduites ont formé des populations localisées autour des lieux d'habitation humains, tandis que d'autres plus envahissantes se sont répandues dans tout l'archipel. De ces dernières, une partie de celles dont l'impact destructeur potentiel sur la faune et la flore indigènes est le plus marqué ont été étudiées. Il en demeure beaucoup d'autres qui ont peu retenu l'attention et dont les effets sur l'environnement sont mal compris. Des programmes de gestion et de lutte ont été mis en place pour un petit nombre d'espèces, une entreprise complexe et qui porte souvent à controverse. La première introduction consignée date de 1792, soit 20 ans seulement après les premiers contacts documentés avec les Européens. Cette année-là, trois porcs domestiques ont été introduits à Magee Sound (sur la côte ouest de l'île Graham, semble-t-il, mais le nom n'est plus usité de nos jours). On n'a plus jamais entendu parler d'eux (Dalzell 1968). La Commission de la chasse de Colombie-Britannique a envisagé l'introduction d'orignaux dans l'archipel, mais rien n'indique que ce projet ait jamais franchi l'étape de la discussion (Province of British Columbia 1930). Des clubs de chasseurs et de pêcheurs locaux ont aussi recommandé l'introduction d'espèces telles que le Grand Tétras *Tetrao urogallus*, le Colin de Virginie *Colinus virginianus*, le Lagopède des saules *Lagopus mutus*, le bouquetin alpin *Capra ibex*, le chamois *Rupicapra rupicapra*, le tahr *Hemitragus jemlahicus*, l'orignal *Alces alces*, la chèvre *Capra hirsutus* et l'ours kodiak de l'Alaska *Ursus arctos* (Robinson 1957).

Un élevage de renards a été exploité à Sandspit pendant une courte période au cours des années 1930 (J. Carmichael, comm. pers. 2002) et un élevage de visons a existé près du lac Mayer (E. Ross, comm. pers. 2002). Certains témoins se souviennent aussi d'un deuxième élevage de visons établi à peu près à la même époque et au même endroit (S. DeBucy, comm. pers. 2001, 2002). Dans les deux cas, il semble que, lorsque ces élevages ont fermé leurs portes, les animaux aient été tués pour leur fourrure et que les propriétaires aient quitté les îles (S. DeBucy, comm. pers. 1989). La présence de ces élevages de visons *Mustela vison* ou d'élevages de renards *Vulpes vulpes* n'a pu être vérifiée dans les documents écrits ou dans les archives gouvernementales. Il est toutefois fait une fois référence à

des visons mis en liberté en 1944 (Province of British Columbia 1944).

À une époque plus récente, il a été question d'introduire des furets *Mustela putoria* sur l'île St. James pour qu'ils s'en prennent aux rats introduits, et la Direction de la pêche et de la faune de Colombie-Britannique a envisagé au milieu des années 1970 d'introduire des chèvres de montagne *Oreamnos americanus* sur les sommets de l'île Moresby pour la chasse sportive (K. Moore, comm. pers. 2001). Il a aussi été fait mention de l'introduction de la couleuvre rayée *Thamnophis sirtalis* aux environs de Port Clements à la fin des années 1980 ou au début des années 1990, mais aucune observation n'a jamais été confirmée.

2. Démarche adoptée

Les auteurs du présent article ont tenté de représenter avec exactitude l'état actuel des connaissances relatives aux vertébrés introduits sur Haïda Gwaii. Lorsqu'il existe des informations détaillées, elles sont présentées sous forme de synthèse des connaissances locales recueillies au cours d'entrevues et de résumés des documents publiés ou d'un examen des dossiers et fichiers pertinents se trouvant dans les archives privées et gouvernementales. Pendant la compilation du présent rapport, le Conseil de la Nation Haïda a élaboré un plan stratégique pour la gestion des espèces introduites sur Haïda Gwaii (Engelstoft et Bland 2002). Dans le cadre de ce processus, plusieurs entrevues avaient été réalisées. Le cas échéant, des renseignements supplémentaires viennent les compléter ici.

Chaque compte rendu individuel de ce rapport va 1) présenter l'histoire de chacune des espèces et ce que nous savons à l'heure actuelle de sa répartition et de son statut; 2) résumer les initiatives de recherche, de suivi et de gestion passées et en cours; 3) mettre en évidence les lacunes dans les données; et 4) formuler des recommandations pour des travaux à effectuer.

Chacun des comptes rendus associe l'histoire orale et les documents écrits. Au départ, des personnes qui connaissent les espèces introduites ont été interviewées. Ces entrevues ont été réalisées à quatre reprises, par Keith Moore en 1989, Lisa Bland en 2001, Lyle Dick en 2001 et Keith Moore et Todd Golumbia en 2002. Lorsque c'était possible, la concordance de ces renseignements a été vérifiée et ils ont été corroborés à l'aide de documents écrits publiés et inédits se trouvant dans des archives privées et gouvernementales.

Tous les enregistrements ou observations disponibles sur les espèces introduites ont été géoréférencés dans une base de données créée et tenue par l'Agence Parcs Canada. Chaque enregistrement est accompagné des informations sur l'emplacement, la date et l'espèce observée, et fait mention de la source. Lorsqu'il existe de la documentation indiquant l'absence ou la non-détection d'une espèce, cela est également consigné dans la base de données. Chaque compte rendu d'espèces comprend aussi une brève synthèse et plusieurs recommandations en vue de travaux futurs.

3. Comptes rendus sur les espèces

3.1 Ongulés

3.1.1 Wapiti des Rocheuses *Cervus elaphus nelsoni*

Contexte : Dès 1878, la présence de wapitis « était établie aux environs de la pointe nord-ouest de l'île, mais ils étaient rarement tués et n'étaient pas poursuivis à l'intérieur des terres » (Cole et Lockner 1993). Ces « wapitis » étaient très certainement des caribous de Dawson *Rangifer tarandus dawsoni*. Une « espèce spéciale de wapiti » chassée près de Rose Harbour, sur l'île Kunghit, a aussi été mentionnée, mais les dates de sa présence ne sont pas claires (Hagelund 1987). Il n'est pas question de ces animaux dans les documents de la Commission de la chasse de C.-B., qui en aurait vraisemblablement parlé, l'île Kunghit bénéficiant à cette époque d'un statut de réserve pour le gibier destiné à protéger la sauvagine (Province of British Columbia 1920) et d'un statut de sanctuaire pour le cerf à queue noire (Province of British Columbia 1930). Il est fort possible que le bateau qui transportait des wapitis vers le nord, de Vancouver à Queen Charlotte City, en 1929 ou en 1930 ait fait escale à Rose Harbour et qu'il y ait laissé quelques wapitis.

En 1929, six wapitis des Rocheuses femelles et deux wapitis mâles du parc Buffalo, de Wainright en Alberta, ont été relâchés sur Haïda Gwaii. Ils ont été débarqués d'un cargo à Queen Charlotte City, gracieusement offerts par M. J. B. Harkin, commissaire des Parcs nationaux du Canada, Ottawa (Province of British Columbia 1929). Selon des rapports officiels datant de 1930, lorsque ces animaux ont été lâchés, une femelle a tenté de nager jusqu'à l'île Maude et s'est noyée. Les cinq autres animaux ont survécu et ont eu des petits l'année suivante, ce qui a porté la population totale à 12 animaux. Huit autres animaux ont été amenés sur les îles depuis Penticton en 1930 (Province of British Columbia 1930). Les insulaires se souviennent bien de ces deux introductions (E. Piket, comm. pers. 1989; S. DeBucy, comm. pers. 2001; J. Carmichael, comm. pers. 2002; E. Ross, comm. pers. 2002). Le rapport de la Commission de la chasse de C.-B. de l'année 1938 indique que le nombre de wapitis augmente lentement et qu'on les trouve surtout sur l'île Moresby, où les conditions sont réputées mieux leur convenir que sur les îles avoisinantes (Province of British Columbia 1938). Les populations de wapitis ont augmenté au cours des années ayant suivi leur introduction et ils se sont assez largement répartis dans le nord de l'île Moresby et le sud de l'île Graham. Aux environs de 1948, les wapitis étaient surtout concentrés dans les « Pontoons » (rivière Tlell) (S. DeBucy, comm. pers. 2002), sur l'île Moresby, et derrière Queen Charlotte City jusqu'à ce qu'un hiver difficile vers 1969 ou 1970 en tue à peu près 90 % (G. Husband, comm. pers. 2001).

En réponse à l'inquiétude des insulaires sur l'état de la population de wapitis, une étude visant à déterminer le statut et l'écologie du wapiti des Rocheuses sur Haïda Gwaii

a été effectuée en 1975 (Trenholme et Hatter 1975). Les traces laissées par les wapitis suggéraient qu'ils passaient l'été le long du lit des cours d'eau, s'abritant et se nourrissant dans de petits bosquets forestiers ou encore dans les Pontoons où ils pouvaient aussi occasionnellement se reposer. Ces wapitis se nourrissaient de rameaux d'épicéas, de pommiers du Pacifique, et d'aulnes, ainsi que d'herbes et, pendant les hivers rigoureux, de thuyas (Trenholme et Hatter 1975). Au cours de l'étude de 1975, des empreintes et de vieux excréments de wapitis ont également été observés au cours d'une prospection à Dawson Harbour, mais on estimait que ce secteur n'abritait qu'un nombre limité d'animaux (Trenholme et Hatter 1975). Des chasseurs locaux ont mentionné avoir vu des wapitis à Dawson Harbour, sur l'île Chaatl, à la pointe Rose, à la baie Dinan, au lac Skidegate, à Skidegate Narrows, au mont Slatechuck, à Moresby Camp, à Naden Harbour et à Jedway (Trenholme et Hatter 1975). Les Pontoons et la région à l'ouest de Naden Harbour étaient considérés à ce moment-là comme des zones où la concentration de wapitis était la plus élevée.

Toujours, selon l'étude de 1975, la réduction du nombre de wapitis enregistrée dans les Pontoons avait été attribuée à des modifications de l'habitat. Après l'incendie qui avait ravagé les Pontoons au début des années 1920 (S. DeBucy, comm. pers. 2002), la régénération des pommiers du Pacifique et des saules, des espèces appréciées par les wapitis, avait été favorisée. Au fur et à mesure que ces espèces furent remplacées par d'autres espèces au cours de la succession forestière, le nombre de wapitis a commencé à diminuer. L'introduction du wapiti des Rocheuses, une sous-espèce de l'intérieur, plutôt que du wapiti de Roosevelt *Cervus canadensis roosevelti*, une sous-espèce côtière présente sur l'île de Vancouver, semble aussi être à l'origine du peu de succès apparent du wapiti sur Haïda Gwaii (Trenholme et Hatter 1975).

Répartition et situation actuelles de la population : L'aire de répartition des wapitis reste limitée (figure 1) et ne s'est pas autant agrandie, ni aussi rapidement, que celle du cerf à queue noire de Sitka *Odocoileus hemionus sitkensis* (voir ci-dessous). On pense que la majorité des wapitis reste concentrée dans le secteur des Pontoons situé dans le bassin versant de la rivière Tlell. Il y a toutefois toujours des observations non confirmées de wapitis sur l'île Moresby, aux environs de l'embouchure de la rivière Deena, de Moresby Camp et du lac Mosquito (J. Hilgemann, comm. pers. 2002). La population de wapitis est considérée comme stable et compte, selon les estimations, entre 40 et 100 animaux (D. Richardson, pers. comm. 2001). Il est possible que le cerf, en raison de son abondance actuelle, limite les ressources alimentaires disponibles pour les wapitis et joue un rôle de régulation de la répartition des wapitis.

Incidences écologiques : Les effets du broutage ou du piétinement ont été observés à l'échelle locale, mais aucune mesure quantitative n'a été prise. La population est concentrée dans les Pontoons, une zone considérée comme vulnérable sur le plan écologique.

Activités de gestion et recherches en cours : Deux études visant à décrire la population locale de wapitis ont été effectuées, l'une par Trenholme et Hatter (1975) et l'autre par Spalding (1992). Depuis ce temps, aucun travail n'a été fait à l'échelle locale, ni aucune tentative d'évaluer l'importance de la population ou ses tendances démographiques.

Bien que le nombre d'individus soit considéré comme faible, la chasse des mâles est autorisée sur l'île Graham entre le 15 septembre et le 15 novembre. En moyenne, de 8 à 10 animaux sont abattus chaque année, par 40 à 60 chasseurs environ (J. Hilgemann, comm. pers. 2002). La chasse est concentrée dans les Pontoons et on ignore si le wapiti est chassé dans d'autres secteurs de Haïda Gwaii et, si oui, quelle est l'importance de cette activité.

3.1.2 Cerf noble *Cervus elaphus elaphus*

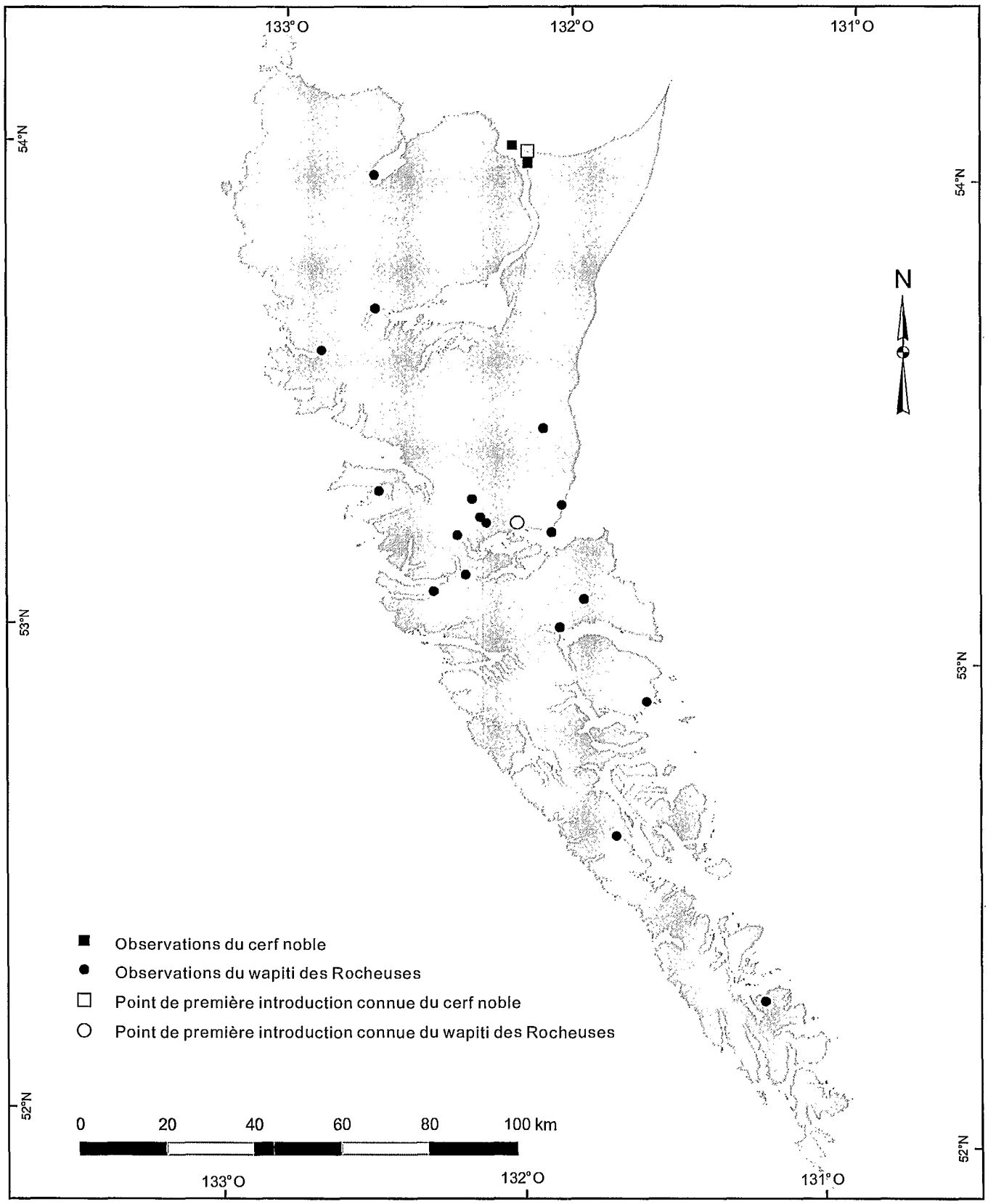
Contexte : Au printemps 1918, quatre cerfs nobles de Nouvelle-Zélande ont été transportés sur Haïda Gwaii et relachés près de Masset, dans la plaine côtière du Delkatla (figure 1) (Province of British Columbia 1914; B.C. Game Commission 1956). Au moment de leur mise en liberté, il y avait un cerf, quatre biches et deux faons; un troisième faon est né peu après (Province of British Columbia 1918). Il semble que ces cerfs aient constitué une menace pour les résidents (une femme a été jetée au sol par un cerf); ils ont donc été regroupés et transportés sur la côte sud de la baie Masset (Emmott 1918). En 1920, deux mâles et trois biches survivaient encore, mais elles ne portaient pas de faons (Province of British Columbia 1920). Le cerf noble se serait dispersé dans tout l'est de l'île Graham et le nord de l'île Moresby (E. Ross, comm. pers. 2002). Dans les années 1940, selon Ronald Stewart, agent de police et garde-chasse de Masset, ces animaux constituaient un grand troupeau. La population de cerfs nobles a chuté brusquement pendant les années de la Deuxième Guerre mondiale (1940-1944), ce que les résidents ont attribué à la chasse excessive à laquelle les militaires de passage se livraient (B.C. Game Commission 1956; Carl et Guiguet 1972).

Répartition et situation actuelles de la population : Bien que le cerf noble soit considéré comme ayant disparu des îles depuis un certain temps, on continue à en apercevoir et certains sont d'avis qu'il s'est peut-être croisé avec le wapiti des Rocheuses (Spalding 1992). On en aurait aperçu une vingtaine – mais cela n'a pas été confirmé – dans le bassin de la rivière Blackbear, sur l'île Graham (J. Hilgemann, comm. pers. 2002) ainsi que dans des endroits comme le chemin Nadu, le passage Cumshewa et le sud de l'île Moresby. En cas de croisement entre cerf noble et wapiti les descendants sont fertiles (Spalding 1992).

Incidences écologiques : Inconnues

Activités de gestion et recherches en cours : Aucune

Figure 1
Carte de Haïda Gwaii indiquant les zones d'observation connues du wapiti des Rocheuses et du cerf noble



3.1.3 Cerf à queue noire de Sitka *Odocoileus hemionus sitkensis*

Contexte : Le révérend William Collison, qui a vécu à Masset de 1876 à 1879 est le premier à avoir introduit des cerfs à queue noire dans l'archipel. À l'une de ses visites sur le continent, vraisemblablement en 1878, il a acheté sept cerfs à queue noire de Sitka à des chasseurs tsimshians et en a capturé un autre au cours de son voyage le long des côtes (Collison 1915). La Compagnie de la Baie d'Hudson les a transportés gratuitement vers les îles sur son bateau à vapeur, et ils ont été relâchés à Masset en 1878 (Dalzell 1968). L'année suivante, il y avait des signes de leur présence jusqu'à Skidegate (Osgood 1901), bien qu'ils n'aient été signalés à Queen Charlotte City qu'en 1928 (J. Carmichael, comm. pers. 2002). Le moment où les cerfs sont passés sur l'île Moresby n'est pas établi avec précision mais, selon Osgood (1901), un cerf a été tué par des chasseurs sur cette île avant 1901. Les cerfs près de Masset ont prospéré sous la protection d'Alexander McKenzie, agent de la Compagnie de la Baie d'Hudson mais auraient été exterminés (Collison 1915) après son décès. Ce dernier point reste toutefois incertain et il est probable qu'il en restait en 1911, année où l'introduction suivante a eu lieu.

Au printemps de 1911, la Commission de la chasse de C.-B. a estimé que les conditions étaient favorables à l'établissement d'une nouvelle espèce de gibier sur Haïda Gwaii. Des entrepreneurs travaillant pour le gouvernement ont capturé 28 cerfs sur l'île de Porcher, près de Prince Rupert, et les ont envoyés à Haïda Gwaii (Province of British Columbia 1914). Quinze autres cerfs à queue noire de Sitka (dont deux sont morts) y ont été expédiés plus tard cette même année 1911, six de plus en 1912 et sept au début de 1913.

Plus de précisions sur le sort de ces cerfs sont fournies par un autre récit, selon lequel 30 animaux de l'île Porcher ont été remorqués à l'île Ship, dans le passage Masset, sur une allège. M. Andy McCrea a été chargé de s'en occuper et les a gardés sur l'île Ship pendant un mois, après quoi il les a placés, par petits groupes, à différents endroits où leur nourriture naturelle était abondante (McCrea 1976).

La dernière introduction connue de cerfs à queue noire a eu lieu en 1925, année où trois mâles adultes ont été capturés près de l'île Price et mis en liberté à Sandspit par le commodore Knight de la Marine royale du Canada (Carl et Guiguet 1972).

Les insulaires se souviennent de l'abondance incroyable des cerfs dans les années 1930. Ces animaux étaient appréciés pour leur viande et parce qu'ils donnaient aux chasseurs l'occasion de pratiquer leur sport. George Husband, un insulaire, se souvient de « milliers » de cerfs présents partout à ce moment-là, souvent constitués en grands troupeaux (G. Husband, comm. pers. *in* Laskeek Bay Conservation Society 1998). Si le cerf était si abondant dans les années 1930, on peut supposer que l'introduction de 1878 avait réussi, puisque des taux de croissance typique de 1,2 à 1,3 n'auraient pu aboutir qu'à une population d'environ 1 500 cerfs sur la seule base de l'introduction de 1911.

Les cerfs « surabondants » devinrent plus petits et bon nombre avaient des verrues, des furoncles et des douves du foie (S. DeBucy, comm. pers. 2001). D'après un rapport de la Commission de la chasse de C.-B., les cerfs étaient atteints de maladies mais sont restés abondants pendant toutes les années 1940 (Province of British Columbia 1948). Cette abondance a été suivie d'une mortalité massive à la fin des années 1940 (Robinson 1957), les cerfs étant vraisemblablement affaiblis par la maladie, puis soumis à des conditions hivernales rigoureuses en 1950. Le nombre d'animaux était toutefois toujours considéré comme abondant en 1951 (Province of British Columbia 1950, 1951) et surabondant en 1954 (Province of British Columbia 1954).

Ce patron semble illustrer une période de croissance exponentielle à la suite de l'introduction, suivie par des cycles démographiques constitués de pics et d'effondrements et reposant sur une combinaison de pénurie alimentaire, d'accidents climatiques et de maladie. Au milieu du XX^{e} siècle l'intensification du rythme des coupes à blanc est venue compliquer davantage la dynamique des populations de cerfs. Selon les résidents, alors que les cerfs étaient surtout abondants autrefois dans les zones de muskeg, l'intensification de l'exploitation forestière leur a donné accès à de nombreuses coupes à blanc (S. DeBucy, comm. pers. 2001) et leurs populations ont commencé à augmenter de nouveau en réponse à l'abondante nourriture disponible dans ces zones (S. DeBucy, comm. pers. 2001; D. Richardson, comm. pers. 2001).

Les seules observations répertoriées pour les îles méridionales indiquent que le cerf avait atteint le sud de la baie Hutton en 1937 (Hall, 1937) et l'île Kunghit en 1946, mais n'était vraisemblablement arrivé sur SGang Gwaay qu'après cette date (Duff et Kew 1958). Les membres du personnel du Royal B.C. Museum qui se trouvaient à SGang Gwaay en 1957 ont signalé la présence de cerfs (Duff et Kew 1958).

Répartition et situation actuelles de la population : Il y a peu de régulateurs naturels des cerfs sur Haïda Gwaii. En raison de l'absence de prédateurs qui en font leur proie sur le continent ou sur l'île de Vancouver (loups ou couguars), de la douceur du climat, d'une nourriture abondante et de l'absence d'herbivores concurrents, les populations de cerfs ont prospéré au cours du siècle dernier. Bons nageurs, ils ont pu se répandre et coloniser pratiquement toutes les îles de Haïda Gwaii, à l'exception de huit petites îles situées au large et de deux îles où leurs populations ont été récemment fortement réduites (tableau 2) (Golumbia 2000). Il existe peut-être d'autres îles où les effets du cerf sont encore minimes ou inexistants, mais nous ne disposons pas de renseignements à leur sujet.

Tableau 2
Îles où il n'y a pas de cerfs ou dont les populations de cerfs ont été régulées

Nom de l'île	Superficie (ha)	Observations
Île Lost	10,4	
Île Low	8,5	
Île South Low	6,3	
Îles Tar (cinq)	23,0	
Îles sans cerfs, total	48,2	
Île Reef	243,0	Cerfs régulés en 1997-2001
SGang Gwaay	190,3	Cerfs régulés en 1998-2001
Cerfs supprimés, total	433,3	

À l'heure actuelle, la dynamique des populations, la densité et les déplacements saisonniers du cerf dans l'archipel ne sont pas pleinement compris. Martin et Baltzinger (2002) proposent un éventail de densités, allant de 13 à 30 cerf/km^2, et estiment la superficie de l'habitat disponible dans l'archipel à 8 500 km^2. Cela équivaudrait à des estimations de population allant de 110 500 à 255 500 cerfs. Sur les deux îles où ont été effectuée une forte réduction expérimentale des populations les données de l'abattage indiquent une densité minimale de 27 à 34 cerfs/km^2 (Gaston *et al.* le présent volume), ce qui suggère des densités plus élevées sur les îles situées au large que sur les grandes îles Graham et Moresby.

Incidences écologiques : Le cerf à queue noire de Sitka a probablement modifié l'archipel de Haïda Gwaii plus radicalement que toute autre espèce introduite. Selon un insulaire, George Husband, « avant que le cerf ne se répande sur l'île Moresby, les premiers bûcherons devaient couper les broussailles pour aller d'un arbre à l'autre, le salal leur arrivait bien au-dessus de la tête » (G. Husband, comm. pers. *in* Laskeek Bay Conservation Society 1998). Poole (1872) et Osgood (1901) ont également pris des notes sur l'état antérieur de la végétation. Dans les années 1950, des biologistes ont noté de nombreux secteurs où le broutage excessif était manifeste et ont pris conscience des fortes densités de cerfs dans les régions littorales de l'archipel ainsi que du lien qu'il y avait entre l'accroissement de l'abondance des cerfs et l'intensification de l'exploitation forestière (Robinson 1957). L'impact sévère sur la végétation avait été noté sur SGang Gwaay en 1957 (Duff et Kew 1958) : « Le broutage excessif récent par le cerf a détruit la plus grande partie de la strate buissonnante de l'île. Il y a de grandes zones dépourvues d'arbustes vivants et les salals n'ont absolument plus de feuilles en dessous d'une hauteur de quatre ou cinq pieds. » Dans les années 1970 les scientifiques et les forestiers ont commencé à s'intéresser de plus près à l'incidence des cerfs sur Haïda Gwaii. Leur intérêt pour la question n'a fait qu'augmenter depuis. Dans une étude sur les effets de la surabondance des cerfs à l'échelle mondiale, le chercheur britannique Robin Gill concluait que l'incidence du cerf sur Haïda Gwaii était comparable aux cas les plus sévères observés ailleurs (Gill 1999).

La strate arbustive et la strate herbacée de nombreux écosystèmes forestiers sur Haïda Gwaii ont subi une réduction phénoménale. Le broutage par le cerf à queue noire de Sitka a considérablement appauvri, voire fait disparaître les régénérations de thuyas géants *Thuja plicata* et de cyprès jaunes *Chamaecyparis nootkatensis* dans les peuplements mûrs ainsi que dans les sites en régénération après coupe (Banner *et al.* 1989). Dans les zones coupées à blanc, peu de plantules de thuyas et de cyprès atteignent le stade de jeunes arbres ou d'arbres adultes contrairement à l'épicéa et à la pruche. Le nombre de jeunes thuyas et de cyprès dans ces forêts en régénération est loin d'être ce qu'il serait en l'absence de cerfs ou ce qu'il était dans la forêt ancienne originelle (Martin et Baltzinger 2002). L'épicéa de Sitka *Picea sitchensis* est fortement brouté dans les clairières, en bordure de plage, sur les plaines fluviales et le long des routes, ainsi qu'à l'emplacement d'anciens villages haïdas (Moore 1988; Vila *et al.* 2002, 2003). L'industrie forestière utilise diverses méthodes de protection des jeunes arbres, comme les tubes en Vexar, pour réduire le broutage des plantations de thuyas et de cyprès (Henigman et Martinz 2000).

Les espèces arbustives sur lesquelles le broutage par le cerf a une forte incidence sont notamment les airelles (*Vaccinium* sp.), la menziézie ferrugineuse *Menziesia ferruginea*, le salal *Gaultheria shallon*, la ronce élégante *Rubus spectabilis*, l'aralie épineuse *Oplopanax horridus*, le polystic *Polystichum munitum*, le blechnum commun *Blechnum spicant*, le rosier de Nootka *Rosa nutkana*, le lysichiton *Lysichiton americanum*, le pommier du Pacifique *Malus fusca* et la tiarelle trifoliée *Tiarella trifoliata* (Banner *et al.* 1989; Laskeek Bay Conservation Society 1996). Les populations d'aralies épineuses et de lysichitons, en particulier, ont presque disparu par suite du broutage (Pojar *et al.* 1980; Lewis 1982; Pojar et Banner 1984) et des résidents affirment que le cerf a réduit les populations de fraisiers hybrides sauvages *Fragaria chiloensis* sur l'île Graham (D. Richardson, comm. pers. 2001). La présence de ronces petits-mûriers *Rubus chamaemorus* dans le muskeg a aussi considérablement diminué (B.C. Parks 1992). Les populations de rosiers de Nootka, de pommiers du Pacifique et d'ifs occidentaux *Taxus brevifolia*, qui étaient abondantes par le passé le long du rivage (Chittenden 1884; Osgood 1901) se sont fortement raréfiées. Bon nombre de ces espèces végétales ont une grande valeur culturelle pour les habitants de l'archipel.

La perte du feuillage provoquée par le broutage a été associée à une réduction des populations d'insectes (Allombert et Martin le présent volume) et d'oiseaux indigènes. Pour ces derniers ceci a été lié à une perte de sites de nidification, de ressources alimentaires et de couvert les protégeant des prédateurs indigènes (p. ex. les corneilles et les corbeaux) (Martin *et al.* 2001; Martin et Joron 2003). La première introduction de cerfs en 1878 a peut-être modifié l'habitat (Foster 1965) du caribou de Dawson, ou lui a peut-être transmis des maladies (J.B. Foster, comm. pers. 1989b). Dans les années 1920, le caribou était considéré comme éteint. Il doit exister d'autres liens entre la perte d'habitat et la régression de certaines espèces, par exemple celle de l'hermine *Mustela ermina haidarum* (Burles *et al.* 2004).

Activités de gestion et recherches en cours : Western Forest Products a installé plusieurs exclos expérimentaux à Sewell Inlet (Coates *et al.* 1985; Western Forest Products 1988; Bennett 1996) et sur l'île Ramsay (J. Barker, comm. pers. 1998). Cette société a suivi la végétation dans ces sites et les incidences subséquentes de l'absence de broutage par les cerfs. Un groupe de recherche multidisciplinaire sur les espèces introduites (RGIS), dont l'objectif est d'étudier les conséquences biologiques dues à la présence d'espèces introduites sur Haïda Gwaii, a été formé en 1995. En 1997, RGIS a mis en place un projet de recherche quinquennal étudiant les effets du cerf à queue noire de Sitka et de l'écureuil roux *Tamiasciurus hudsonicus*

lanuginosus sur Haïda Gwaii. Les études effectuées par RGIS portent à la fois sur les incidences directes du broutage sur la végétation (thuyas et plantes du sous-bois) et sur les incidences connexes sur l'entomofaune et la diversité de l'avifaune ainsi que sur les patrons de prédation des nids.

En 2000, sous le patronage du ministère des Forêts de la Colombie-Britannique, une étude visant à déterminer l'éventail des options qui pourraient réduire les effets du broutage par le cerf sur Haïda Gwaii a été réalisée. Le rapport de cette étude analyse les valeurs socioéconomiques du cerf, fournit un résumé de la recherche scientifique pertinente et présente des options de gestion des cerfs fondées sur des solutions utilisées ailleurs (Buck et Henigman 2000). Les méthodes d'inventaire des populations de cerfs sur les îles ont été analysées et les communautés locales ont été consultées et ont pu exprimer leurs points de vue. Les réponses des groupes locaux, des organismes et des particuliers variaient entre ne rien faire et créer une industrie de venaison. Pour de nombreux résidents, le cerf constitue un aliment sain et peu coûteux. Bien que la plupart reconnaissent les dommages causés à la végétation et à l'habitat indigène, prôner l'éradication, qui est réputée impossible sur le plan logistique, sauf dans de petites régions, est une position intenable. Des mesures moins draconiennes, comme la réduction locale de la population, sont considérées comme plus appropriées par beaucoup.

La chasse réglementée a commencé vers 1930, époque où la limite autorisée était de deux mâles (J. Carmichael, comm. pers. 2002). Une saison de chasse illimitée a été instituée dans les années 1950 dans le but de réduire le nombre de cerfs et d'améliorer leur santé (Province of British Columbia 1955, 1956; S. DeBucy, comm. pers. 2001). La chasse réglementée a été instaurée de nouveau en 1976; la réglementation actuelle sur l'archipel est libérale, la saison de chasse s'étendant sur neuf mois et la limite étant de dix animaux par chasseur. La chasse est concentrée aux environs des collectivités situées sur l'île Graham et dans le nord de l'île Moresby, et est en général plus intensive là où il y a un accès routier. Dans les autres régions de l'archipel, la pression exercée par la chasse est minime. Martin et Baltzinger (2002) ont montré que l'incidence du cerf sur la végétation était plus grande là où il n'y avait pas ou peu de chasse que là où l'activité de chasse était plus répandue. Cette pression de chasse ne semble pouvoir limiter le nombre de cerfs que ponctuellement dans l'espace et pendant une courte période. Le cerf est devenu partie intégrante du style de vie de Haïda Gwaii. Il est une source de nourriture, de récréation par la chasse sportive et un élément apprécié du paysage.

Les statistiques sur la chasse pour la période allant de 1988 à 1998 (tableau 3) montrent que chaque année entre 983 et 1 942 cerfs ont été abattus, la moyenne annuelle étant de 1 286 animaux. Ces chiffres n'incluent pas les animaux abattus par les Haïdas (Province of British Columbia 1999). Martin et Baltzinger (2002) estiment qu'en moyenne 1 300 et 600 cerfs sont tués chaque année sur l'île Graham et l'île Moresby respectivement. La pression de chasse a été relativement constante de 1988 à 1998 (figure 2), mais semble avoir été plus intensive par le passé (Martin et Baltzinger 2002). Depuis la désignation de Gwaai Haanas comme réserve de parc national la chasse, à l'exception de la chasse traditionnelle par les Autochtones, est interdite dans la partie sud de l'archipel, ceci en accord avec la *Loi sur les parcs nationaux du Canada*. Cependant, Gwaii Haanas étant éloigné, la chasse sportive n'aurait probablement que peu d'effet sur l'abondance du cerf, d'autant qu'il y en a suffisamment pour répondre aux besoins des chasseurs dans des régions plus accessibles.

3.2 Petits mammifères

3.2.1 Raton laveur *Procyon lotor vancouverensis*

Contexte : L'introduction de ratons laveurs sur Haïda Gwaii s'est faite au début des années 1940, mais la date exacte n'est pas connue avec certitude. Certaines sources disent que c'était en 1940 (Carl et Guiguet 1972), tandis que les résidents la font dater de manière moins précise au début des années 1940. Les animaux venaient

Figure 2
Nombre total de cerfs abattus et de chasseurs de cerfs pour la période 1988-1998. Données du gouvernement de la Colombie-Britannique (Province of British Columbia 1999)

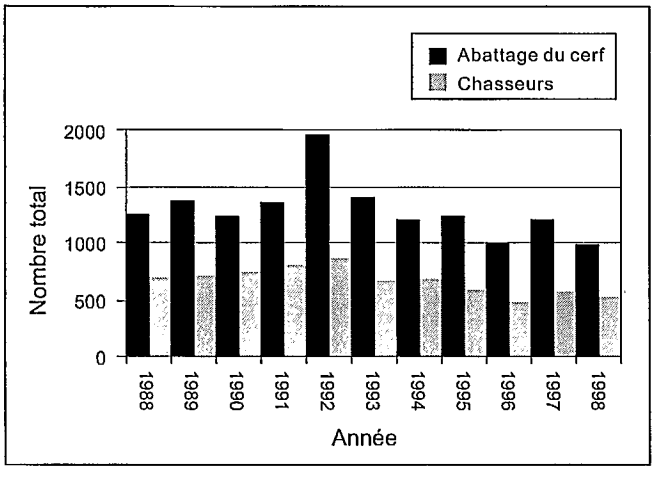


Tableau 3
Statistiques sur les cerfs abattus dans l'archipel de Haïda Gwaii de 1988 à 1998[a]

	Nombre de cerfs abattus				
Année	Mâles adultes	Femelles adultes	Jeunes	Total	Nombre de chasseurs
1988	917	292	41	1 250	694
1989	965	382	23	1 370	705
1990	935	238	57	1 230	731
1991	1 022	286	37	1 345	804
1992	1 416	489	37	1 942	863
1993	988	383	28	1 399	657
1994	914	266	24	1 204	677
1995	908	289	35	1 232	588
1996	727	260	7	994	477
1997	832	347	17	1 196	572
1998	817	166	0	983	521
Total	10 441	3 398	306	14 145	

[a] Données du gouvernement de Colombie-Britannique (Province of British Columbia 1999).

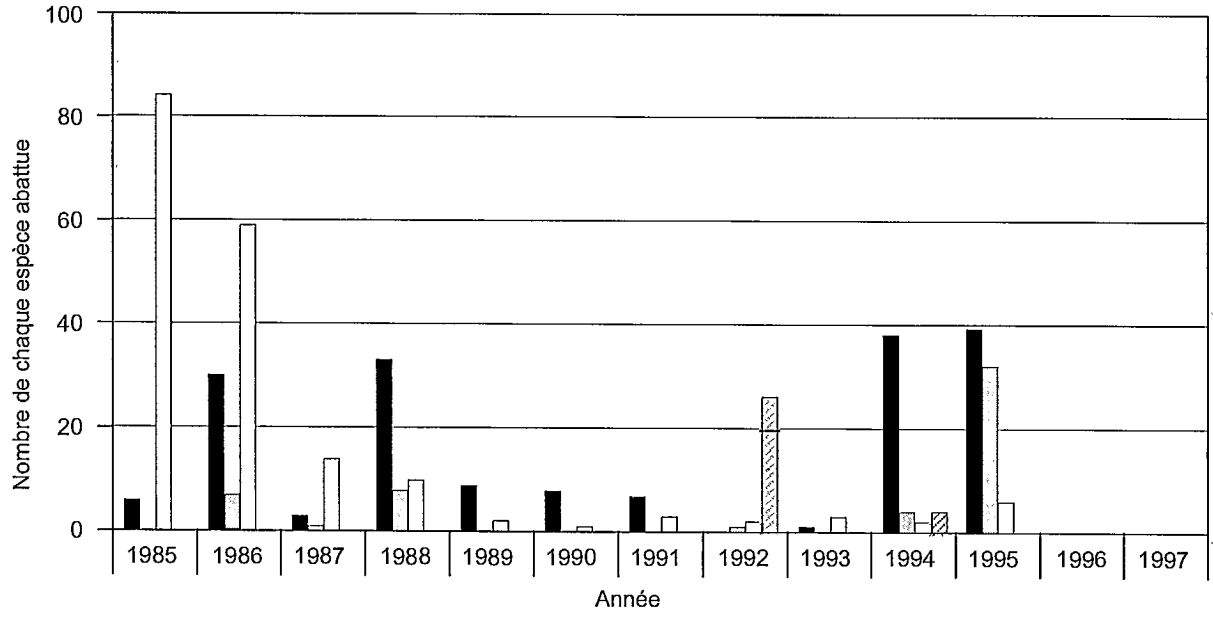
probablement des environs de Campbell River, sur l'île de Vancouver (McTaggart-Cowan 1989). Ils étaient censés fournir une nouvelle source de fourrure aux trappeurs. Selon George Husband, insulaire et trappeur de longue date (comm. pers. 1989), les trappeurs avaient demandé à la Commission de la chasse de C.-B. du vison pour leur parcours de piégeage, mais celle-ci leur a répondu que le vison nuirait aux oiseaux de mer. La Commission leur a alors envoyé des ratons laveurs à la place. Le sergent Dunbar, commissaire à la chasse et agent de la police locale, et le trappeur George Husband en ont relâché cinq ou six près de la plage Jungle à Lawn Hill vers 1940 (G. Husband, comm. pers. 1989). Des ratons laveurs ont probablement été relâchés à plusieurs endroits le long de la côte est de l'île Graham, entre les rivières Chinikundl et Tlell. Les peaux de raton laveur en valaient la peine au début, en raison de la demande des Américains pour en faire des chapeaux et des Japonais pour les peaux. Mais ce marché ne devait pas tarder à s'effondrer (G. Husband, comm. pers. 2001).

Vu la faible demande pour les fourrures et leur mauvaise qualité (du fait du climat doux), les prélèvements effectués furent faibles. Sans prédateurs naturels, la population de ratons laveurs a rapidement augmenté et s'est répandue sur la plus grande partie de Graham, de Moresby et de bon nombre de petites îles (Harfenist *et al.* 2000). On estime que les ratons laveurs ont colonisé Moresby à partir de Graham en traversant le détroit de Skidegate en 1958 (D. Gould, comm. pers. 1989). Les populations de ratons laveurs comptaient beaucoup plus d'individus par le passé et il y en avait à une époque partout le long de la plage (G. Husband, comm. pers. 2001). De 1985 à 1997, les titulaires de permis de prélèvement ont capturé 186 ratons laveurs (figure 3), dont près de la moitié au cours des années 1980 et 19 animaux seulement depuis 1988.

Répartition et situation actuelles de la population : Plusieurs enquêtes ont été effectuées au sujet des ratons laveurs au cours des dernières années (Powell 1988; Summers et Rodway 1988; VandenBrink 1992; Hartman 1993). D'après ces enquêtes, qui ont été résumées par Harfenist *et al.* (2000), les ratons laveurs ont colonisé un grand nombre d'îles et menacent toutes les îles situées à moins d'un kilomètre d'une source de colonisation (figure 4). Les ratons laveurs sont largement répandus, mais semblent plus abondants le long des rivages que dans les forêts de l'intérieur ou en haute altitude. Nous savons cependant peu de choses de leur répartition sur les grandes îles.

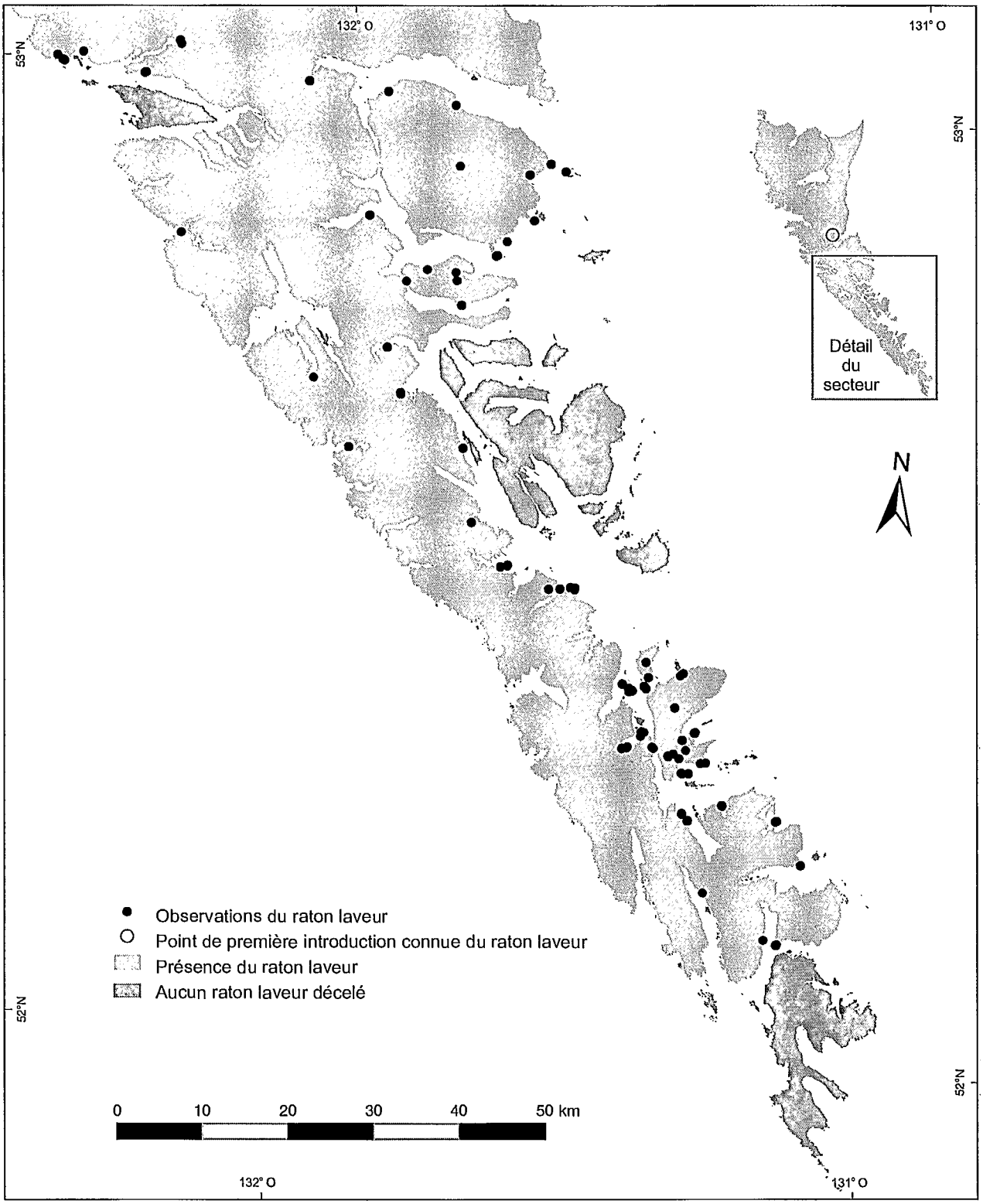
Incidences écologiques : Les ratons laveurs ont eu une incidence sur les colonies d'oiseaux de mer et des études ont été entreprises pour comprendre leurs effets. Au cours de leur évolution les oiseaux de mer se sont adaptés à la nidification sur des îles inaccessibles à la majorité des prédateurs. La presque totalité du 1,5 million d'oiseaux de

Figure 3
Données sur le piégeage des espèces introduites sur Haïda Gwaii pour la période 1985-1997. Données du gouvernement de la Colombie-Britannique (Province of British Columbia 1998)



	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997
■ Castor	6	30	3	33	9	8	7	0	1	38	39	0	0
□ Rat musqué	0	7	1	8	0	0	0	1	0	4	32	0	0
□ Raton laveur	84	59	14	10	2	1	3	2	3	2	6	0	0
▨ Écureuil	0	0	0	0	0	0	0	26	0	4	0	0	0

Figure 4
Carte de Haïda Gwaii indiquant les îles affectées par le raton laveur



mer nicheurs de Haïda Gwaii nichent dans ou sur le sol. Ces oiseaux peuvent éviter les prédateurs indigènes en réintégrant leurs colonies de nidification la nuit, mais ils sont mal adaptés pour faire face à des prédateurs nocturnes capables d'entrer dans les terriers ou de les déterrer. Les résultats d'une étude d'une durée de trois ans commencée en 1989 ont montré que la prédation par les ratons laveurs mettait en péril près de 80 % des colonies d'oiseaux de mer de Haïda Gwaii et menaçait 75 % des colonies d'oiseaux de mer nichant dans des terriers (Hartman et Eastman 1999).

Les ratons laveurs ont joué un rôle dans la disparition des oiseaux de mer sur les îles Helgesen et Saunders (Gaston et Masselink 1997) et dans le déclin d'une population sur les îles East Limestone et West Limestone (Hartman *et al.* 1997). Dans certains cas, les terriers de nidification sont détruits et les œufs, les oisillons et les oiseaux adultes sont mangés ou, parfois, simplement tués et laissés sur place (Golumbia 2000). Les ratons laveurs s'alimentent dans les écosystèmes forestiers, marins et d'eau douce. Dans les lacs et les ruisseaux, ils se nourrissent de poissons, d'escargots et de grenouilles. Leurs incidences sur la truite et le saumon ne sont pas connues. On peut présumer qu'ils ont un impact sur les milieux marins à travers la réduction localisée du nombre de mollusques et de crustacés et la concurrence avec les espèces indigènes dans la riche zone intertidale. On a observé la prédation par le raton laveur d'une espèce indigène du Nord-Ouest, le crapaud boréal *Bufo boreas boreas* à Naikoon et à Gwaii Haanas, ainsi que celle de nids de Plongeons catmarins *Gavia stellata*, de Grues du Canada *Grus canadensis* et de Bernaches du Canada *Branta canadensis* (Reimchen 1993; Laskeek Bay Conservation Society 1996).

En résumé, le raton laveur est une espèce opportuniste, dont l'amplitude d'habitat est étendue; il a par conséquent de multiples incidences écologiques, notamment sur les oiseaux de mer qui nichent au sol et dans les terriers, les limicoles, les hérons, les huards, les oies et les grues, ainsi que sur les organismes intertidaux et le crapaud boréal.

Activités de gestion et recherches en cours : En 1995, le ministère de l'Environnement, des Terres et des Parcs de la Colombie-Britannique, le Service canadien de la faune, British Columbia Parks, Parcs Canada, le Conseil de la Nation Haïda et la Laskeek Bay Conservation Society ont élaboré un plan de gestion et un protocole de suivi de la présence du raton laveur dans les colonies d'oiseaux de mer (Harfenist *et al.* 2000). Une évaluation des risques a été effectuée afin d'axer le suivi et la régulation des ratons laveurs sur les colonies d'oiseaux de mer les plus exposées. Tous les ratons laveurs découverts sur les îles étudiées et sur leur littoral ont été éliminés, et les résultats indiquent d'importantes améliorations dans la conservation des oiseaux de mer et de leurs habitats (Gaston et Masselink 1997). Bien que ces méthodes de régulation semblent efficaces pour protéger les colonies d'oiseaux de mer, elles nécessitent un effort continu et constant. La question du rétablissement des colonies et de la gestion des effets du raton laveur sur d'autres espèces reste entière.

3.2.2 Castor *Castor canadensis leucodontus*

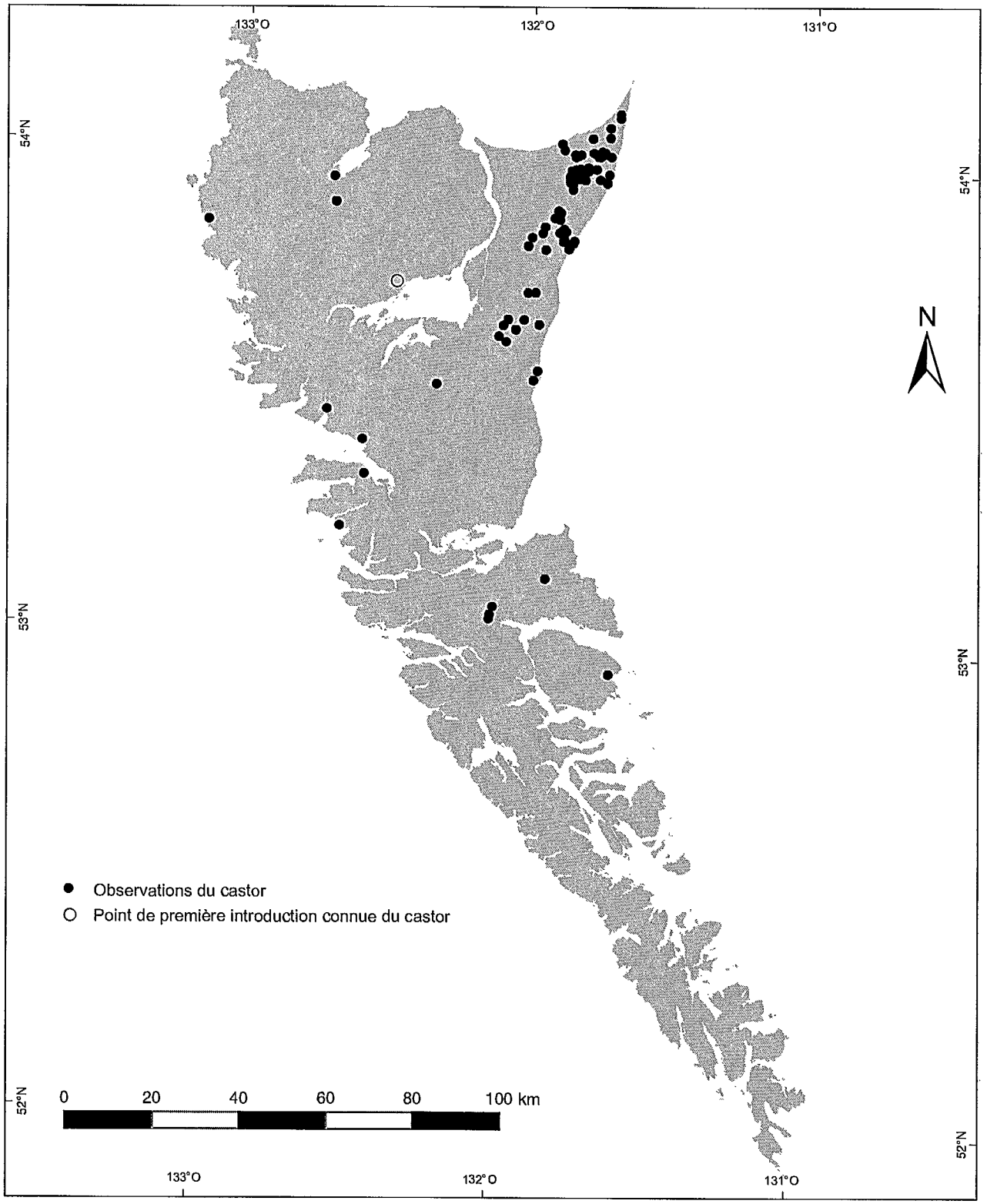
Contexte : Dès 1928 Haïda Gwaii a été officiellement reconnu comme étant un milieu adapté à l'introduction du castor (Province of British Columbia 1928). Mais l'on pense qu'il a pu y être introduit « de façon non officielle » dès les années 1920 aux abords de la rivière Ain par Ronald Stewart, agent de police et garde-chasse de Masset (D. Richardson, comm. pers. 1989). La première introduction avérée du castor date de 1936, année où six individus ont été relâchés sur l'île Graham par la Commission de la chasse de C.-B. (Province of British Columbia 1936) afin de répondre aux demandes des trappeurs locaux. Bien qu'il n'ait été fait aucune mention du lieu, on pense que le lâché a été effectué aux abords du lac Ian, dans les environs de Masset Inlet. Le rapport de 1937 de la Commission de la chasse de C.-B. indique que l'introduction de 1936 a été une réussite et recommande que de trois à cinq couples de plus soient lâchés sur l'île Graham (Province of British Columbia 1937). Ce n'est qu'en 1949 que se fait le deuxième envoi. À ce moment-là, 11 castors (trois femelles, six mâles et deux petits de sexe indéterminé), capturés vivants près de Campbell River, sont relâchés dans le ruisseau Gold, près du lac Mayer (Sugden 1949). Il y avait toutefois des castors dans ce ruisseau bien avant l'introduction de 1949 et des signes de leur présence ont été observés dès 1936 dans le secteur des Pontoons le long de la rivière Tlell (D. Richardson, comm. pers. 1989).

Répartition et situation actuelles de la population : Bien qu'aucun inventaire officiel n'ait été effectué, il semble que les castors occupent actuellement presque toutes les plaines de l'île Graham et une grande partie de la zone septentrionale de l'île Moresby, jusqu'au chenal Louise, plus au sud (figure 5). Ils sont très nombreux dans les basses-terres de la Reine-Charlotte – et dans certains secteurs du parc provincial Naikoon, ou de ses abords ainsi que le long des rivières Nadu, Wotten et Tlell (Reimchen 1992;
C. Marrs, comm. pers. 2001). Il semble aussi être présent dans des endroits isolés le long de la côte ouest de l'île Graham. En 1986, des traces d'impact du castor sur la végétation ont été relevées au ruisseau Waste, sur l'île Louise (Moore 1988), et une patrouille de la réserve de parc national Gwaii Haanas a rapporté des indices de présence ancienne au niveau du lac Upper Victoria, à l'extrémité sud de Gwaii Haanas. Mais la présence de l'espèce dans ces deux endroits (Golumbia 2001) n'a été confirmée par aucune observation directe.

Incidences écologiques : Sur Haïda Gwaii le castor se nourrit de l'aubier interne, de l'aulne rouge *Alnus rubra*, du saule (*Salix* sp.) et du pommier du Pacifique, puis utilise les branches et les troncs tombés pour construire sa hutte (C. Marrs, comm. pers. 2001). Il consomme aussi du thuya et a été vu en train de manger de l'if occidental. Des dommages causés par le castor aux ifs ont également été relevés le long de la rivière Tlell, et un gros if abattu par des castors a été vu à l'embouchure de la rivière Mamin (L. Vigneault, comm. pers. 2001). Le castor consomme aussi diverses plantes herbacées et divers carex et arbustes. Les effets combinés du castor et du cerf ont réduit le nombre de saules et de pommiers du Pacifique dans plusieurs secteurs. Ces pommiers étaient autrefois abondants le long des berges du lac Mayer et au bord des ruisseaux qui l'alimentent. Les arbres de ces secteurs ont été consommés et une partie des terres inondée, ce qui a fortement réduit le nombre d'arbres présents (C. Marrs, comm. pers. 2001).

Les castors creusent habituellement les berges pour construire leur terrier (C. Marrs, comm. pers. 2001), mais la construction de huttes est de plus en plus observée (L. Lee, comm. pers. 2001). Ils construisent également des

Figure 5
Carte de Haïda Gwaii indiquant les zones d'observation connues du castor



barrages pour faire monter et maintenir le niveau de l'eau pour pouvoir accéder plus facilement aux sources alimentaires et aux terriers. Les barrages de castors ont inondé certains terrains boisés et les niveaux d'eau élevés qui en résultent peuvent altérer le cours des ruisseaux, et perturber de ce fait l'habitat des poissons ou d'oiseaux nicheurs, tels que le Plongeon catmarin et la Bernache du Canada (B.C. Parks 1999a). Certains cours d'eau du parc Naikoon, qui auparavant s'écoulaient vers l'est, s'écoulent dorénavant vers le nord (B.C. Parks 1999a). Dans certains secteurs, l'activité du castor peut créer des habitats favorables aux poissons, comme par exemple des aires

d'alevinage pour le saumon coho *Oncorhynchus kisutch*. Mais, les barrages de castors peuvent aussi représenter un obstacle pour les saumons qui remontent les cours d'eau au moment du frai, particulièrement pour le saumon rose *O. gorbuscha* et le saumon kéta *O. keta*. Enfin, de fins débris organiques se déposent dans le secteur où les castors créent barrage après barrage, et provoquent l'envasement de frayères à saumon, réduisant ainsi la quantité d'oxygène disponible (C. Marrs, comm. pers. 2001).

Le castor peut être à l'origine de sérieux dommages dans les secteurs de basse altitude de l'île Graham (Banner *et al.* 1989). Du fait de l'absence de relief, un barrage de 30 cm peut avoir un impact marqué. L'inondation élève le niveau d'eau des petits lacs qui submergent alors les forêts et les tourbières acides adjacentes, tuant les plantes et les arbres environnants, saturant la sphaigne (ce qui fait baisser le pH) et modifiant profondément l'écosystème (C. Marrs, comm. pers. 2001). En construisant des barrages dans les dépressions du parc Naikoon, les castors ont réuni des lacs qui étaient vraisemblablement séparés depuis l'ère glaciaire. Des espèces à populations fortement fragmentées, comme c'est le cas de l'épinoche à trois épines *Gasterosteus aculeatus*, un poisson endémique, pourraient être affectées par la réunion de populations ayant acquis des caractéristiques distinctes (Foster 1982).

Activités de gestion et recherches en cours : Dix cours d'eau de la partie septentrionale de l'île Graham ont fait l'objet d'une étude visant à déterminer s'il y avait ou non du poisson dans les secteurs affectés par le castor (C. Marrs, comm. pers. 2001). Les North Graham Island Streamkeepers, avec la collaboration du ministère des Parcs de la Colombie-Britannique, ont protégé au moyen de grillages les pommiers du Pacifique dans le secteur du lac Mayer. Il est aussi prévu une étude des populations de castors destinée à évaluer l'étendue des dommages qu'ils infligent aux pommiers du Pacifique (J. Gray, comm. pers. 2001). Le parc Naikoon, considère la mise en place d'une stratégie de régulation des castors comme une de ses priorités, notamment du fait de leur impact sur ce secteur des basses-terres de la Reine-Charlotte (B.C. Parks 1999a). Un petit nombre de castors sont prélevés (figure 3), mais ce prélèvement est probablement insignifiant.

3.2.3 Rat musqué *Ondatra zibethica osoyoosensis*

Contexte : Une quinzaine de rats musqués, probablement prélevés dans le delta de la rivière Fraser, ont été mis en liberté par M. A.D. Hallett près de Masset en 1924 (McTaggart-Cowan 1989). Entre 1924 et 1934, des résidents ont également introduit des rats musqués à titre privé (Pritchard 1934). En 1928, Ken Richardson et George Leary, de Tlell, ont transporté et relâché huit rats musqués dans les Pontoons (D. Richardson, comm. pers. 2001). Les rapports annuels de 1928 et 1929 de la Commission de la chasse de C.-B. recommandaient l'envoi de rats musqués sur les îles à titre expérimental, dans le but de constituer une population, mais on ne dispose d'aucune information confirmant que d'autres introductions en ont suivi (Province of British Columbia 1928, 1929). Un habitant, Sergius DeBucy, se souvient que les rats musqués introduits par Richardson et Leary ont été l'objet de prélèvements par les trappeurs en 1933 (S. DeBucy, comm. pers. 2001). Des rats musqués étaient également capturés dans le secteur de la plage North et de la rivière Oeanda dans les années 1930 (E. Ross, comm. pers. 1989). Une autre introduction aurait été effectuée en 1930, année où 12 animaux auraient été mis en liberté dans les Pontoons et dans la région du cap Ball (D. Richardson, comm. pers. 1989), mais cela demeure incertain.

Les populations de rats musqués ont explosé dans les années 1930. « Tlell et Queen Charlotte City fourmillaient autrefois de rats musqués : ils étaient partout dans les fossés, les jardins et les puits » (S. DeBucy, comm. pers. 2001), et les zones intertidales. Les prés de Tlell étaient criblés de terriers de rats musqués, causant l'effondrement de grands secteurs (D. Richardson, comm. pers. 2001). Au printemps 1933, on s'est demandé si l'introduction de rats musqués sur Haïda Gwaii était une bonne chose lorsqu'on les a observés en train de manger du fretin de saumon rose au niveau d'une clôture de dénombrement de poissons (Pritchard 1934). Mais, après cette phase explosive, la population s'est effondrée brusquement en 1944-1945 (J. Carmichael, comm. pers. 2002).

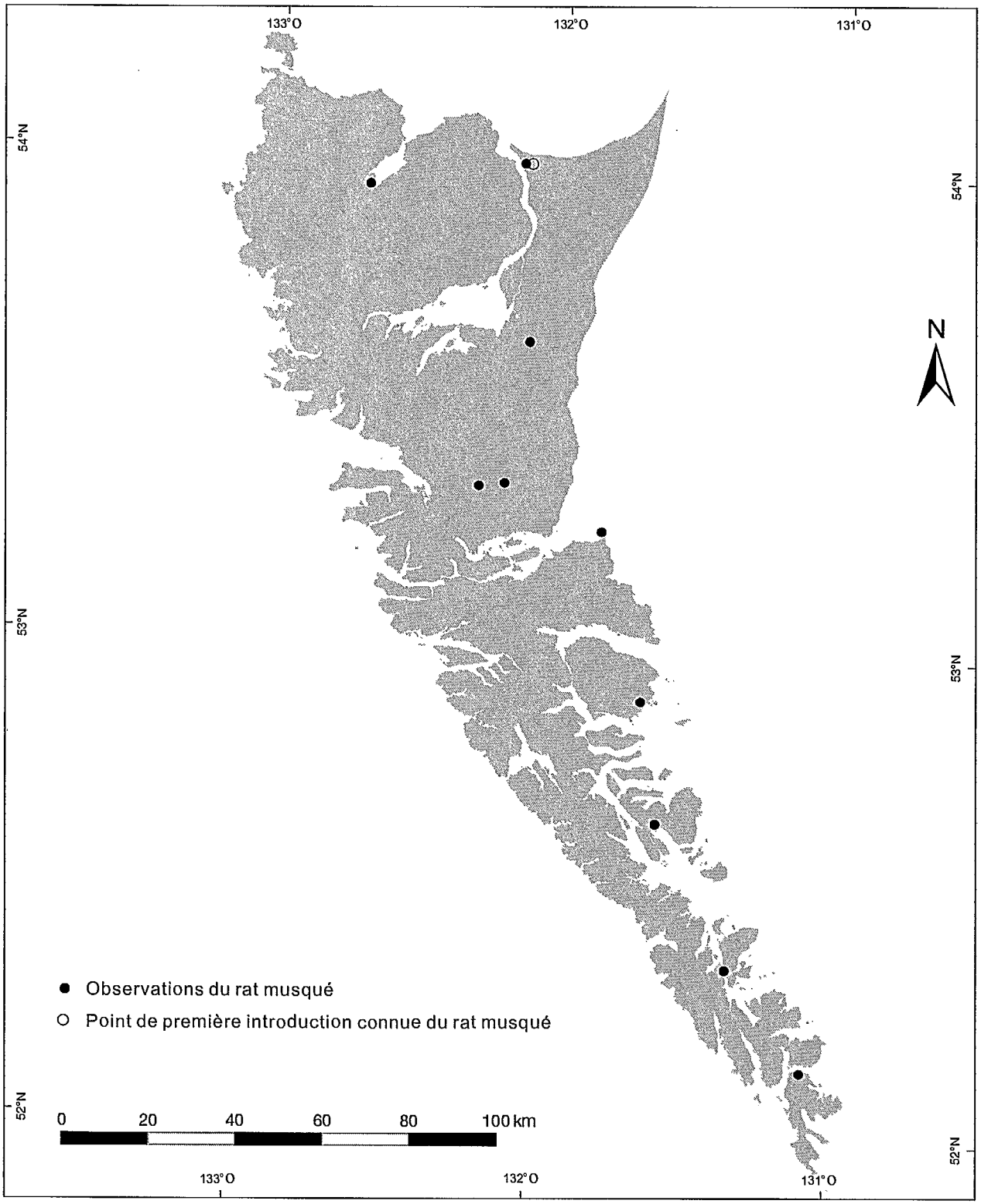
Le rat musqué n'a pas été étudié jusqu'à ce jour et la raison de la baisse rapide de la population sur Haïda Gwaii n'est pas connue. De nombreux animaux au dos difforme ont été observés au moment où il y en avait en grand nombre (G. Husband, comm. pers. 2001; S. DeBucy, comm. pers. 2002).

Dans les inventaires effectués en 1957, des rats musqués ont été observés dans les zones marécageuses des basses-terres du parc Naikoon ainsi que dans la zone de Naden Harbour et à l'embouchure de la rivière Copper, sur l'île Moresby (Robinson 1957).

Répartition et situation actuelles de la population : Bien qu'aucun inventaire officiel n'ait été effectué, la population semble être restée bien inférieure à ce qu'elle avait été en 1934-1935, années où elle avait atteint un maximum. Il se pourrait que le nombre de rats musqués soit de nouveau à la hausse, car leurs sentiers autour du lac Mayer sont plus nombreux qu'au cours des années précédentes (C. Marrs, comm. pers. 2001). D'après Moore (1988), les rats musqués occupent essentiellement les mêmes secteurs que le castor, mais en moins grand nombre. Outre l'île Graham, des rats musqués ont aussi été observés sur l'île Langara (McTaggart-Cowan 1989), mais n'y ont jamais été présents en nombre important (Kaiser *et al.* 1997). Ils ont vraisemblablement été éliminés de l'île en 1996 au cours du programme d'éradication des rats (G. Kaiser, comm. pers. 2001). D'après des informations récentes, ils sont surtout présents au nord et à l'est de l'île Graham et au nord de l'île Moresby, près de Sandspit, et aux environs du ruisseau Pallant (D. Burles, comm. pers. 2002) (figure 6). Une autre observation de 1989 indique la présence de rats musqués à la baie Breaker, dans l'est de l'île Louise (J.-L. Martin, comm. pers. 2003).

Incidences écologiques : Les rats musqués se nourrissent surtout de graminées et de roseaux, et leurs effets directs sur l'habitat riverain sont importants

Figure 6
Carte de Haïda Gwaii indiquant les zones d'observation connues du rat musqué



(C. Marrs, comm. pers. 2001). À l'échelle locale, très peu de recherches ont été effectuées sur le rat musqué.

Activités de gestion et recherches en cours : Les rats musqués sont prélevés en petit nombre (figure 3). Aucune autre initiative de régulation n'est en cours à l'heure actuelle.

3.2.4 Écureuil roux *Tamiasciurus hudsonicus anuginosus*

Contexte : Des écureuils roux ont été capturés dans la forêt Sayward, près de Campbell River, et envoyés à la Commission de la chasse de C.-B. en vue de leur

introduction sur les îles (McTaggart-Cowan 1989). Ces six écureuils arrivés sur Haïda Gwaii en 1950 (Carl et Guiguet 1972) ont été remis à l'agent de police local et commissaire à la chasse pour être relâchés à Queen Charlotte City (V. Fletcher, comm. pers. 1989). Il est possible que le Service des forêts de C.-B. ait également relâché des écureuils sur un certain nombre d'îles éloignées (à savoir Lyell, Talunkwan et Limestone) dans le but de faciliter la récolte des cônes et des graines d'épicéa utilisés en sylviculture, mais un examen des archives du ministère à Victoria ne nous a rien appris de plus à ce sujet, de sorte que la date et les lieux exacts de ces introductions ne sont pas connus et l'on ignore si le Service des forêts a agi seul ou en collaboration avec la Commission de la chasse de C.-B. Un autre document fournit des détails sur l'introduction de l'écureuil roux sur l'île Graham. En 1956, le Masset Rod and Gun Club avait demandé officiellement à la Commission de la chasse de C.-B. de relâcher des écureuils dans la région de Masset. L'objectif était d'augmenter le nombre de proies disponibles pour la martre *Martes americana* afin d'accroître ses populations et d'améliorer les ressources des trappeurs locaux. L'autre objectif mentionné était de faciliter la récolte de graines d'épicéas destinées aux pépinières grâce à la collecte des stocks de cônes entassés par les écureuils (Phillips 1956). Un programme de capture d'écureuils déjà établi aux environs de Skidegate et de Queen Charlotte City pour les relâcher à Masset était envisagé. Sa réalisation n'est pas documentée mais il est possible que le garde-chasse du district l'ait mis en œuvre (Walker 1956).

Répartition et situation actuelles de la population : Les écureuils se sont répandus sur les îles Moresby et Graham et sur de nombreuses petites îles et, vers le sud, jusqu'à la baie Rose et l'île Burnaby (figure 7, tableau 4). Comme tous les rongeurs, les écureuils sont très prolifiques et leurs populations peuvent croître de manière explosive et se répandre rapidement. Leur aptitude à traverser des eaux libres est peu connue, mais n'est probablement pas grande.

Incidences écologiques : Il semblerait que les populations de martres aient augmenté peu après l'introduction de l'écureuil (D. Richardson, comm. pers. 2001). Cette augmentation pourrait s'expliquer par l'apport constitué par cette nouvelle proie (Moore 1988; Burles *et al.* 2004). Les biologistes ont émis l'hypothèse que l'augmentation du nombre de martres aurait pu contribuer à réduire la population d'hermines du fait d'une pression de prédation plus forte de la part des martres (I. McTaggart-Cowan, comm. pers. *in* Moore 1988; Edie 2000). Les écureuils sont aussi connus pour être des prédateurs efficaces des nids d'oiseaux forestiers et pourraient de ce fait accentuer le déclin des populations d'oiseaux causé par l'impact du cerf sur la végétation (Martin, Allombert et Gaston, le présent volume).

Activités de gestion et recherches en cours : Le Groupe de recherche sur les espèces introduites (RGIS) a comparé des îles avec ou sans écureuils roux et avec ou sans cerfs à queue noire afin de comprendre les effets respectifs de la prédation par les écureuils et du broutage par les cerfs

Tableau 4
Îles où des écureuils ont été décelés ou n'ont pas été décelés dans la région Gwaii Haanas de Haïda Gwaii[a]

Aucun écureuil décelé	Écureuils décelés
Île Agglomerate	Îles Bischof[b]
Île Bolkus	Île Burnaby
Île Frederick[c]	Île De la Bêche[d]
Île Helgesen[c]	Île East Limestone
Île Hippa[c,d]	Île Graham
Île Kunga	Île Huxley[b]
Île Kunghit[c]	Île Kat
Île Lihou[c,d]	Île Louise
Île Lost	Île Lyell
Île Low	Île Moresby
Île Murchison	Île Talunkwan
Île Ramsay[c]	Île Wanderer
Île Reef	Île West Limestone[d]
Île Richardson	
Îles Skedans	
Île South Low	
Île Tanu	
Îles Tar	
Île Titul[c]	

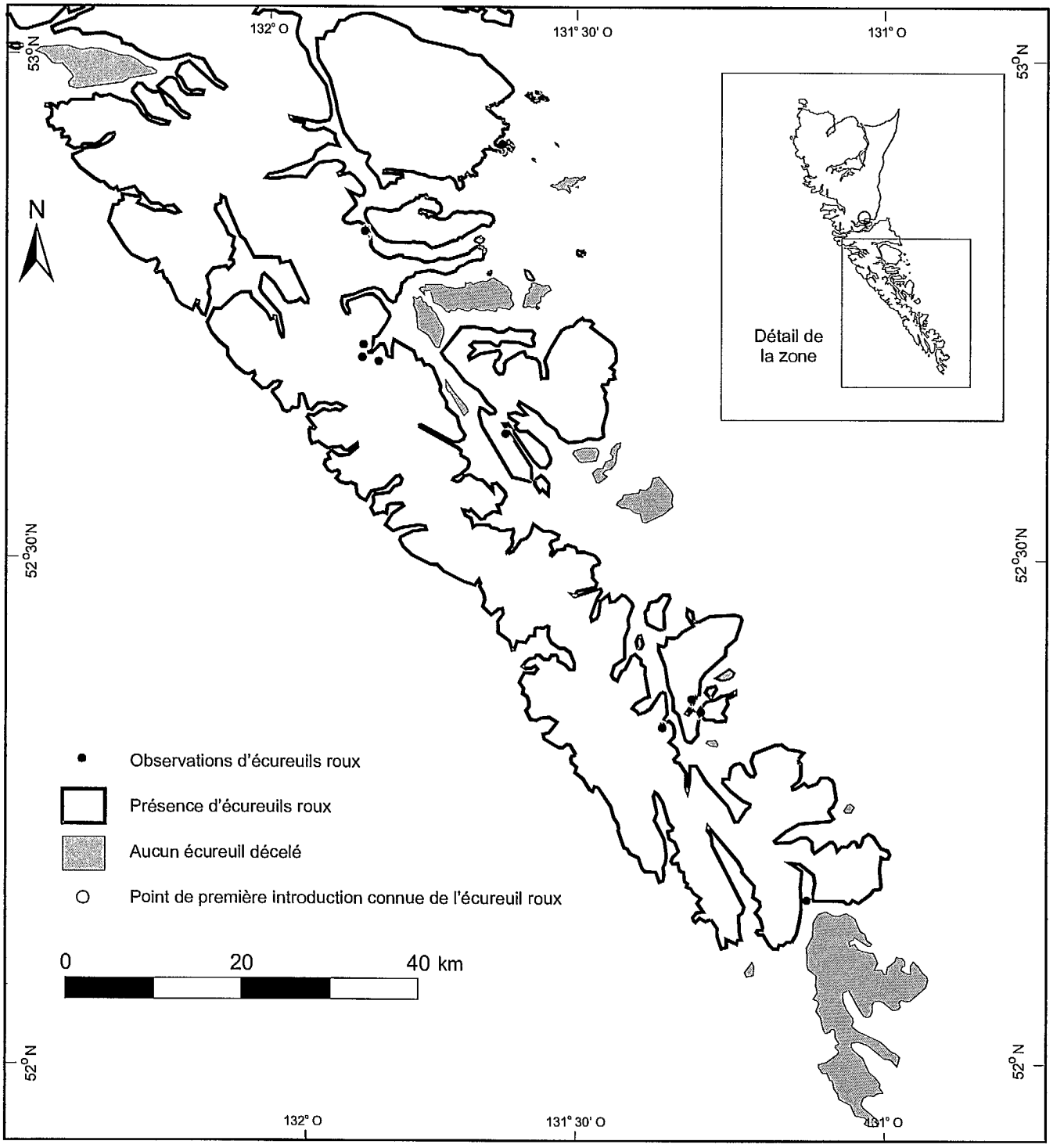
[a] Sauf indication contraire, les résultats sont attribués à Martin (1995).
[b] D. Burles, comm. pers. 2002.
[c] A.J. Gaston, comm. pers. 2003.
[d] J.-L. Martin, comm. pers. 2003.
[e] Rodway *et al.* (1988).

sur les populations d'oiseaux forestiers. De 1993 à 1996, de petits nids artificiels ont été appâtés avec des œufs de caille et les taux de prédation de ces nids ainsi que ceux de nids naturels ont été comparés sur les îles avec et sans écureuils. Les taux de prédation les plus élevés étaient observés sur les îles où il y avait des écureuils alors que la diminution du couvert végétal par le cerf rendait les nids plus vulnérables aux oiseaux indigènes prédateurs de nids (Martin *et al.* 2001; Martin et Joron 2003).

3.2.5 Rat noir *Rattus rattus* et rat surmulot *Rattus norvegicus*

Contexte : Le rat noir, aussi appelé rat des champs ou rat des granges, et le rat surmulot sont tous deux présents sur Haïda Gwaii (Carl et Guiguet 1972; Bertram et Nagorsen 1995). Le rat noir est probablement arrivé avec les premiers bateaux à voile européens. Il pourrait avoir été présent sur Haïda Gwaii dès la fin des années 1700 ou même avant (Golumbia 2000). Cette espèce a été observée pour la première fois en 1908 (probablement à Masset), plusieurs individus s'étant échappés d'un bateau amarré sur la plage pour être réparé (Harrison 1925). La présence du rat surmulot, une espèce plus grosse et plus agressive, est mentionnée sur l'archipel depuis 1901 (Osgood 1901), mais ce n'est qu'en 1981 qu'elle a été formellement identifiée sur l'île St. James (Bertram et Nagorsen 1995). En 1922, un des premiers naturalistes raconte avoir tiré sur un rat surmulot dans une cabane où il habitait à Tow Hill (Patch 1922). D'après les données dont on dispose, il y aurait eu de multiples introductions. Sur l'île Kunghit, Guiguet (1946) avait mentionné la présence du rat noir, alors que Harfenist

Figure 7
Carte de Haïda Gwaii indiquant les zones d'observation connues des écureuils roux



(1994) y a observé le rat surmulot. De la même manière, à partir de 1988 tous les rats observés sur l'île Langara sont des surmulots, ce qui suggère que cette espèce puisse avoir évincé le rat noir.

Répartition et situation actuelles de la population : La répartition des deux espèces de rats a été décrite par Bertram et Nagorsen (1995). Ils ont noté la présence de rats dans 17 des îles de Haïda Gwaii. La présence de rats a par ailleurs été confirmée pour quatre autres îles (D. Burles, comm. pers. 2002). Depuis 1995, les rats ont été éradiqués de huit de ces îles où ils n'ont pas été réobservés depuis (Kaiser *et al.* 1997; Golumbia 2002; D. Burles, comm. pers. 2004). Le tableau 5 donne la répartition actuelle des deux espèces de rats.

Incidences écologiques : L'île Langara a de tout temps abrité une des plus grandes colonies d'oiseaux de mer de Colombie-Britannique (Gaston 1994). On pense que, depuis 1946, le déclin de l'Alque à cou blanc *Synthliboramphus antiquus*, de l'Alque de Cassin *Ptychoramphus aleuticus*, du Macareux rhinocéros *Cerorhinca monocerata* et de l'Océanite à queue fourchue *Oceanodroma furcata* est dû à la présence de rats noirs (Gaston 1994). Les rats noirs ont depuis été remplacés par les rats surmulots (Harfenist 1994). La population d'Alques à cou blanc de l'île Langara a considérablement diminué. Évaluée à 50 000 - 90 000 couples reproducteurs dans les années 1970 (Gaston 1994), une étude comparative réalisée entre 1981 et 1988, suggèrait que sa superficie s'était réduite de plus de 50 % et le nombre de terriers d'environ 25 %. Bien que le nombre d'oiseaux semblait avoir augmenté au cours des années 1980 pour passer de 21 500 en 1981 à 24 100 en 1988, la population avait de fait diminué de 54 à 75 % par rapport aux années 1970. Le déclin progressif de cette colonie d'Alque à cou blanc, qui compte aujourd'hui moins de 15 000 couples reproducteurs, et la régression de la surface qu'elle occupe ont été documentés par Harfenist (1994).

Les rats peuvent aussi avoir entraîné la disparition de la population de souris sylvestres *Peromyscus maniculatus* de l'île Langara. Commune au milieu des années 1930, cette espèce est considérée comme absente depuis 1946. Un impact sur les musaraignes indigènes et d'autres espèces d'oiseaux a aussi été observé (Kaiser *et al.* 1997). Enfin, il semblerait que la présence des rats sur l'île Kunghit ait causé un allongement de la queue chez les souris sylvestres endémiques, une adaptation qui leur permettrait de mieux échapper aux rats (Foster 1965). Les rats sont peut-être aussi à l'origine d'une diminution des colonies d'Alques de Cassin et d'Alques à cou blanc sur les îles Murchison et Lyell (Summers et Rodway 1988). Rodway *et al.* (1988) décrirent les rats comme étant un des principaux prédateurs des Alques à cou blanc de la colonie du cap Dodge sur l'île Lyell, où Lemon (1993) a par ailleurs constaté une diminution de 25 % du nombre d'oiseaux. Sur l'île St. James les rats surmulots ont semble-t-il causé la disparition de la colonie d'Alques de Cassin et le déclin de la colonie de Macareux huppés *Fratercula cirrhata* (Bailey et Kaiser 1993). Le déclin des colonies d'oiseaux de mer de l'île Kunghit a aussi été attribué aux rats (Harfenist 1994).

Tableau 5
Résumé de la répartition des rats sur Haïda Gwaii. Les inscriptions en caractères gras indiquent les îles où les rats ont été éradiqués et n'ont pas été décelés par la suite (X indique la présence de rats; E indique une éradication réussie). Sauf indication contraire, le document de référence est Bertram et Nagorsen (1995).

Nom	Rat noir	Rat surmulot	Rat spp.	Date observé (X) ou éradiqué (E)	Source	Référence
Îles Bischof		**E**		**2003**	**D. Burles, données inédites**	
Île Burnaby	X			1946	Université de la Colombie-Britannique	
Île Cox			X	1993	G.W. Kaiser, données inédites	
Île Cox			**E**	**1997**		**Kaiser *et al.* 1997**
Île Ellen			X	1999	D. Burles, données inédites	
Île Graham	X			1919	Musée canadien de la nature	
Île Graham		X		1985	B.C. Provincial Museum	
Île Huxley	X			1992	D. Burles, données inédites	
Île Kunga			X	1998	R. Kelly, comm. pers.	
Île Kunghit	X			1946	Université de la Colombie-Britannique	
Île Kunghit		X		1993	B.C. Provincial Museum	Harfenist 1994
Île Kwaikans	X			1960	Université de la Colombie-Britannique	
Île Langara	X			1946	Université de la Colombie-Britannique	
Île Langara		X		1988	B.C. Provincial Museum	Bertram 1995
Île Langara	**E**	**E**		**1997**		**Kaiser *et al.* 1997**
Île Louise	X			?	?	
Île Lucy		X		1993	Université de la Colombie-Britannique	
Île Lucy		**E**		**1997**		**Kaiser *et al.* 1997**
Île Lyell	X			1960	Université de la Colombie-Britannique	
Île Moresby	X			1946	Université de la Colombie-Britannique	
Île Murchison	X			1960	Université de la Colombie-Britannique	
Île Park	X			1984	Rodway *et al.* 1988	
Île Shuttle	X			2002	D. Burles, données inédites	
Île St. James		X		1981	B.C. Provincial Museum	
Île St. James		**E**		**1998**	**Golumbia 2002**	**Golumbia 2002**
Îles Swan			X	1991	D. Burles, données inédites	
Île Talunkwan	X			1997	D. Burles, données inédites	
Île Tanu			X	1992	D. Burles, données inédites	

Activités de gestion et recherches en cours : En 1993, le Service canadien de la faune a lancé un programme d'éradication des rats sur les îles Langara, Cox et Lucy en utilisant des appâts empoisonnés. Ces îles ont été quadrillées de stations à appâts disposées à intervalles réguliers et approvisionnées jusqu'à éradication complète. Abstraction faite d'une mortalité élevée et inattendue chez le Grand Corbeau *Corvus corax*, les effets négatifs sur les autres espèces de l'île ont été limités (Kaiser *et al.* 1997). En 1997, un autre programme d'éradication a été mis en place au cap St. James (Golumbia 2000). Ces deux programmes semblent avoir réussi; il reste à voir si les rats recoloniseront ces îles ou si les populations d'oiseaux se reconstitueront. Le personnel de Gwaii Haanas a élaboré un programme de communication visant à renseigner les gens sur les risques qu'il y a à déplacer des rats de zones infestées à des zones non infestées sur Haïda Gwaii; d'autres programmes d'éradication sont prévus pour certaines îles dans la zone protégée (Golumbia 2001). Par ailleurs, on continue de suivre la situation sur l'île Langara et les propriétaires des camps de pêche prennent des dispositions pour prévenir la réintroduction des rats (Taylor *et al.* 2000).

3.2.6 Souris commune *Mus musculus domesticus*

Contexte : On dispose de peu d'informations sur la souris commune, mais on pense qu'elle serait arrivée sur Haïda Gwaii à la fin des années 1800 et on la trouve dorénavant dans tous les établissements humains (Foster 1989a). En 1901, la souris commune était abondante dans les villages de Clew et Skidegate, mais l'introduction de chats a entraîné une diminution de ses populations (Osgood 1901). Aucune étude n'a été effectuée, et rien n'indique que la souris commune ait eu une influence négative sur les biocénoses locales (Foster 1989a).

Répartition et situation actuelles de la population : Inconnues

Incidences écologiques : Inconnues

Activités de gestion et recherches en cours : Aucune

3.3 Oiseaux

3.3.1 Faisan de Colchide *Phasianus colchicus*

Contexte : Charles Turney a importé des Faisans de Colchide et les a relâchés au printemps 1913 (Dalzell 1968). La Commission de la chasse de C.-B. a relâché d'autres oiseaux au début des années 1920 et une courte saison de chasse a été autorisée en 1925 (Province of British Columbia 1925). On considérait que le taux de survie de cette population était médiocre du fait de la prédation des oisillons par les corneilles (Young 1927). Cependant, en 1946, les faisans étaient très répandus à Tlell (Cook 1947) et ils y ont été chassés pendant des années. On pense que c'est l'introduction de ratons laveurs qui est à l'origine de la diminution de leurs effectifs à la fin des années 1940 (Dalzell 1968) et 1950 (S. DeBucy, comm. pers. 1989). Une seconde population de faisans, établie près de l'aéroport de Sandspit, a quant à elle disparu à peu près à la même époque. La maladie ou les conditions météorologiques peuvent aussi avoir participé à leur déclin (G. Husband, comm. pers. 2001). Plusieurs couples de faisans ont été relâchés dans des secteurs très éloignés de Haïda Gwaii en 1966-1968 (Dalzell 1968; B.C. Parks 1992) ainsi qu'en 1985 (B.C. Parks 1992).

Répartition et situation actuelles de la population : Des faisans ont encore été aperçus à Tlell durant l'été 1999, mais on pense qu'il n'y en a plus maintenant (D. Richardson, comm. pers. 2001) ou s'ils sont encore présents, que leur nombre est insuffisant pour maintenir une population viable.

Incidences écologiques : Inconnues

Activités de gestion et recherches en cours : Aucune

3.3.2 Moineau domestique *Passer domesticus*

Contexte : Le Moineau domestique a été introduit en Amérique du Nord en 1850 et est probablement arrivé en Colombie-Britannique vers 1890 (Campbell *et al.* 2001). Il est aujourd'hui commun dans les zones d'habitations humaines, et est totalement absent dès que le couvert arboré est supérieur à 60 %. Il est considéré comme nuisible parce qu'il pose des problèmes à l'agriculture. Mais c'est aussi une proie abondante consommée par de nombreux rapaces (Campbell *et al.* 2001).

Répartition et situation actuelles de la population : La répartition du Moineau domestique sur Haïda Gwaii n'est pas connue. Il y est noté comme espèce « accidentelle ». Sur les îles et les côtes voisines il est considéré comme « essentiellement absent » (Campbell *et al.* 2001). Cinq observations ont été consignées (Hamel et Hearne 2001) et la première reproduction sur Haïda Gwaii a été notée à Tlell (Engelstoft et Bland 2002).

Incidences écologiques : Inconnues

Activités de gestion et recherches en cours : Aucune

3.3.3 Étourneau sansonnet *Sturnus vulgaris*

Contexte : Il existe très peu d'informations sur les passereaux introduits sur Haïda Gwaii. Après son introduction en 1890, l'Étourneau sansonnet s'est répandu partout en Amérique du Nord et est arrivé en Colombie-Britannique en 1945 (Campbell *et al.* 1997); sa présence sur Haïda Gwaii a été établie au milieu des années 1980 (Engelstoft et Bland 2002).

Répartition et situation actuelles de la population : Sa répartition est inconnue, mais ses effectifs ont augmenté de façon considérable depuis son arrivée (Engelstoft et Bland 2002). Cette espèce est répandue aux abords des villages et dans les milieux ouverts. Dans le parc Gwaii Haanas elle a été observée en 1991 sur l'île la plus

occidentale de la baie Island (J.-L. Martin, comm. pers. 2003) et à l'île Hotspring en 1989 (A.J. Gaston, comm. pers. 2003).

Incidences écologiques : L'Étourneau sansonnet n'a pas été étudié à l'échelle locale, mais il est reconnu comme faisant directement concurrence aux espèces indigènes, en particulier en occupant les cavités de nidification au détriment des espèces cavicoles locales. Il est reconnu comme un oiseau nuisible dans les régions urbaines et suburbaines et a joué un rôle dans le déclin de certaines espèces indigènes (Campbell *et al.* 1997).

Activités de gestion et recherches en cours : Aucune

3.4 Amphibiens

3.4.1 Rainette du Pacifique *Hyla regilla* et grenouille à pattes rouges *Rana aurora*

Contexte : Six grenouilles ont été amenées de Vancouver sur l'île Moresby vers 1933 (W. Mathers, comm. pers. *in* Reimchen 1991). Elles ont été relâchées au lac Swan, près de la baie Copper. Un habitant de l'archipel, Dale Rennie, avait lui aussi recueilli deux grenouilles et des têtards dans le secteur de Port Coquitlam et les a relâchés dans l'étang de Beaven (île Graham) près de Port Clements, au cours de l'été 1964. Entre 1968 et 1970, des grenouilles ont été capturées dans l'étang de Beaven pour être relâchées à Sandspit, où les populations ont continué de croître (D. Rennie, comm. pers. 2001). Dans les années 1970, ces grenouilles étaient observées dans le secteur du terrain de golf de Sandspit et, dans les années 1980, elles étaient largement répandues (W. Mathers, comm. pers. 1989).

Dès 1966, la population de rainettes du Pacifique de l'étang de Beaven était abondante. L'espèce avait aussi colonisé le ruisseau Woodpile et le secteur Kumdis de Port Clements; en 1967, elles étaient observées à Tlell, à Juskatla et au lac Mayer. Entre 1973 et 1977, un résident a capturé des individus du ruisseau Miller pour les relâcher à Queen Charlotte City, où d'après lui ils n'étaient pas présents à cette époque (F. Roberts, comm. pers. 1989).

En 2002, une deuxième espèce, la grenouille à pattes rouges, a été observée à plusieurs endroits près de Port Clements et de Juskatla (K. Ovaska, comm. pers. 2002). Certains des têtards amenés en 1964 appartenaient peut-être à cette espèce.

Répartition et situation actuelles de la population : Reimchen (1991) a recueilli toutes les données concernant la colonisation de l'île Graham et du nord de l'île Moresby par la rainette du Pacifique et sur sa répartition (voir figure 8). D'une manière générale il existe peu d'informations sur la répartition des amphibiens sur Haïda Gwaii et aucun inventaire systématique n'a été effectué.

Incidences écologiques : Les impacts dûs à la rainette du Pacifique n'ont pas été étudiés, mais on pense qu'elle peut avoir un effet négatif sur le crapaud boréal (Reimchen 1992; Burles *et al.* 2004).

Activités de gestion et recherches en cours : On devra procéder à d'autres recherches pour déterminer le nombre d'espèces de grenouilles présentes dans l'archipel ainsi que leur situation démographique et leur répartition actuelles. De gros têtards, qui pourraient être des grenouilles vertes *Rana clamitans* ou des ouaouarons *Rana catesbeiana*, ont été observés au lac Mayer, mais ces observations n'ont pas encore été confirmées (Engelstoft et Bland 2002). La grenouille à pattes rouges a été identifiée positivement dans les secteurs de Juskatla et de Port Clements (K. Ovaska, comm. pers. 2002), mais l'étendue de sa présence n'est pas connue. On sait peu de choses des effets des grenouilles introduites. Elles font peut-être directement ou indirectement concurrence aux crapauds indigènes et aux populations d'invertébrés aquatiques ou riverains. L'intérêt pour ces interactions écologiques ira en s'accroissant, d'autant que le Comité sur la situation des espèces en péril au Canada considère le crapaud boréal comme une espèce au statut préoccupant et l'a inscrite au titre de la *Loi sur les espèces en péril* du gouvernement fédéral.

3.5 Mammifères féraux

3.5.1 Bovins *Bos taurus*

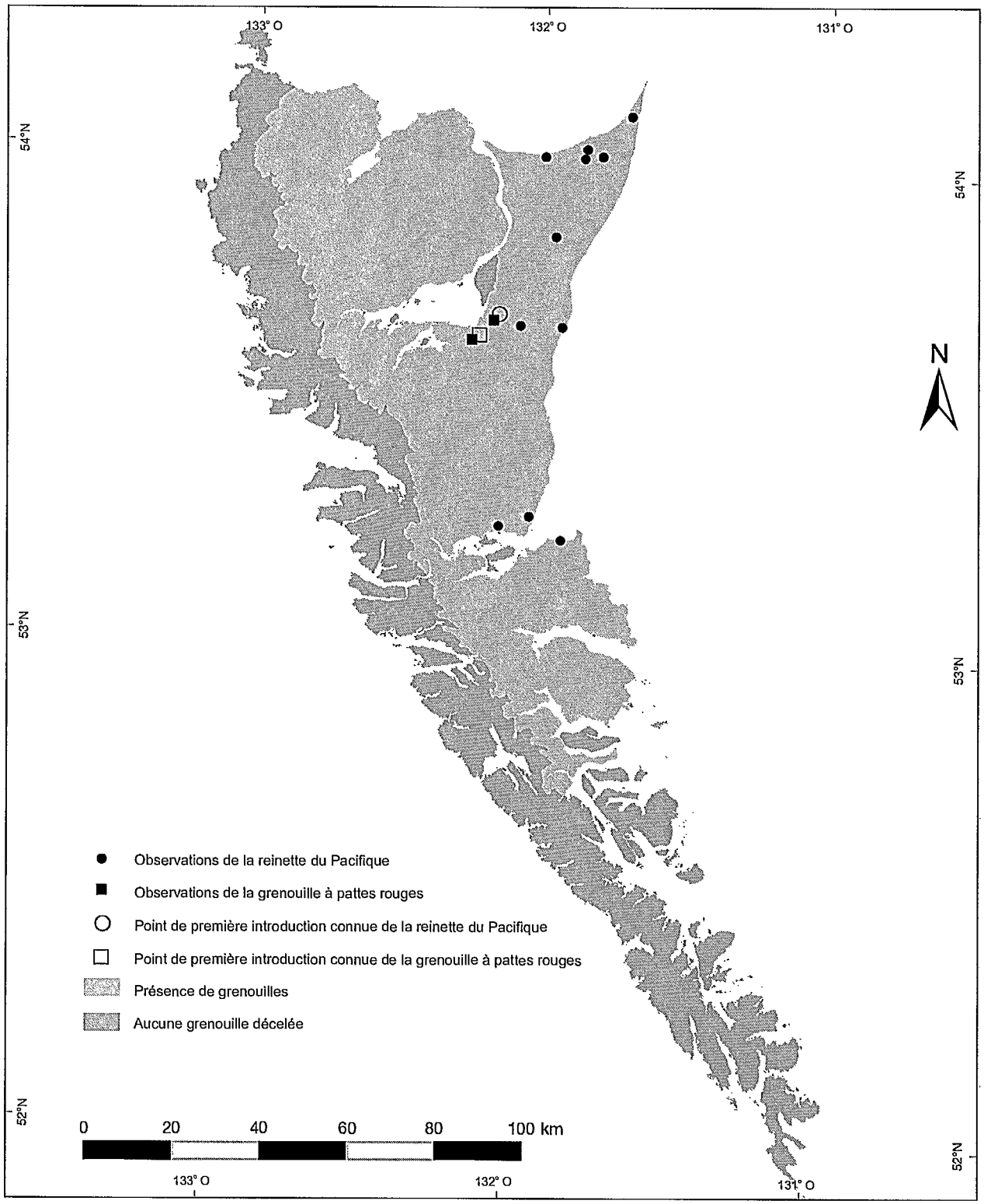
Contexte : Le premier abandon de bovins a eu lieu à Masset vers 1893 et a été le fait de M. J. M. Alexander (Dalzell 1968). Quelque quatre cents bovins de race Shorthorn devaient à l'origine être ramenés sur le continent. En raison du mauvais temps et des conditions difficiles en mer, ils ont fini par être abandonnés sur les plages du nord-est de l'île Graham.

En 1919, des colons ont loué des pâturages aux abords de la rivière Oeanda, où ils ont fait paître leurs bovins durant tout l'été. Les propriétaires n'ayant pas rassemblé toutes leurs bêtes, celles qui sont restées se sont mêlées aux bovins sauvages (B.C. Parks 1999b). Plus récemment, des bovins abandonnés au cap Ball se sont eux aussi mêlés aux bovins sauvages et, aujourd'hui, ce mélange de races comprend notamment des Shorthorn, des Guernsey, des Red Poll, des Ayrshire, des Hereford de couleur blanche et des vaches laitières (D. Richardson, comm. pers. 2001).

Les premiers colons ne rataient pas une occasion d'abattre ces animaux pour leur viande (Patch 1922), et le « Mexicain » Tom Hodges et d'autres colons ont tenté à plusieurs reprises de les capturer (Dalzell 1968).

Répartition et situation actuelles de la population : Selon les observations consignées, les troupeaux de bovins féraux auraient une distribution limitée circonscrite au secteur des basses-terres de la Reine-Charlotte situé le long de la côte nord-est de l'île Graham. Dans le cadre d'une évaluation de leurs effectifs par le Ministère des Forêts de C.-B. et de BC Parks en 1998, ils ont été observés le long des rivières Tlell, Oeanda et Cape Ball et dans les marécages Blue Danube et Bull. Le personnel du ministère des Forêts a observé 20 bovins dans le marécage Blue Danube et 30 à l'embouchure de la rivière Oeanda. Ces bovins (de race non précisée) ont été observés en groupes de 18 à 20 et paraissaient en bonne santé (B.C. Parks 1999b).

Figure 8
Carte de Haïda Gwaii indiquant les zones d'observations connues de la rainette du Pacifique et de la grenouille à pattes rouges



Incidences écologiques : Les bovins sauvages se nourrissent de graminées, de carex, d'arbustes, de saules et de jeunes épicéas. Ils créent des galeries et des abris au sein de la végétation forestière, endommagent les arbres contre lesquels ils se frottent et créent des sentiers, des monticules et des terrasses dans le secteur de la rivière Tlell (B.C. Parks 1999b). Parmi les incidences possibles à long terme, notons la modification de la composition en espèces végétales engendrée par le broutage, le piétinement et le pâturage intensif de certaines espèces telles que *Elymus mollis*, une espèce indigène et le pâturin (*Poa* spp.), ainsi que la propagation d'espèces exotiques envahissantes. Le

piétinement intensif peut modifier les communautés des tourbières et déstabiliser les dunes (Madrone Consultants Ltd. 1992). Il pourrait aussi y avoir des incidences sur la fragile végétation des marais salés des rivières Tlell et Cape Ball.

Bien qu'on estime qu'environ 80 % des impacts sur les écosystèmes dunaires du parc Naikoon sont causés par le cerf, on ne dispose pas d'informations suffisantes pour savoir si les bovins féraux constituent une menace importante pour les populations animales ou végétales ou les processus naturels (B.C. Parks 1999b). Si des recherches plus poussées sur la question ne constituent pas une priorité, une étude approfondie pour évaluer les tendances démographiques et les incidences sur la composition végétale des tourbières acides, des dunes et des marais salés serait toutefois nécessaire (Moore 1992).

Activités de gestion et recherches en cours : Compte tenu de leur caractère agressif et de l'isolement des secteurs où ils se regroupent, l'élimination de la population de bovins paraît difficile à envisager. Par ailleurs, les programmes d'abattage ou le recours à des chasseurs nécessiteraient l'obtention de permis auprès de plusieurs organismes (Moore 1992). Selon certains groupes locaux, l'importance historique de ces vaches pour les premiers colons de la région suffit à justifier leur présence dans le parc Naikoon. D'autres pensent que les chasseurs devraient pouvoir continuer à abattre les vaches pour leur viande (B.C. Parks 1999a). Bien que la chasse soit autorisée dans le parc, les animaux féraux sont exclus du *Wildlife Act* de la Colombie-Britannique, si bien qu'il n'y a pas de saison de chasse pour les vaches.

3.5.2 Chèvres *Capra hircus*

Contexte : En 1976, des chèvres domestiques ont été abandonnées sur l'île Ramsay par certains insulaires. Leur nombre a augmenté, pour atteindre la vingtaine, et divers organismes gouvernementaux ont commencé à trouver la situation préoccupante et ont indirectement encouragé les insulaires et les pêcheurs à les abattre. Trois ont été aperçues en 1984 : deux boucs et une femelle (Moore 1988). Les chèvres se trouvaient encore sur l'île en 1988, mais on pense qu'elles ont disparu depuis (L. McIntosh, comm. pers. *in* Burles et Gardiner 1991).

Répartition et situation actuelles de la population : La présence de chèvres férales n'est pas établie.

Incidences écologiques : Les chèvres ont des incidences graves sur la végétation à cause de l'intensité de la pression d'abroutissement qu'elles exercent.

Activités de gestion et recherches en cours : Aucune

3.5.3 Chiens *Canis familiaris*

Contexte : Des chiens féraux ont été découverts dans le parc Naikoon (B.C. Parks 1999a), mais leur nombre et leur répartition actuelle sont totalement inconnus. De petites meutes de chiens ont également été observées aux abords des collectivités sur Haïda Gwaii.

Répartition et situation actuelles de la population : La répartition actuelle est inconnue, mais on pense que des chiens féraux se concentrent surtout dans les secteurs proches des établissements humains.

Incidences écologiques : Les chiens harcèlent et chassent le cerf. Ils peuvent également être des vecteurs de virus et de parasites transmissibles à des mammifères indigènes.

Activités de gestion et recherches en cours : Aucune

3.5.4 Chats *Felis catus*

Contexte : Les chats ont un effet dévastateur sur les oiseaux forestiers, les petits mammifères et les oiseaux marins, et la menace grave qu'ils représentent pour la faune indigène est reconnue. Des chats ont été abandonnés sur plusieurs îles après le départ des habitants qui s'y étaient temporairement établis.

Répartition et situation actuelles de la population : La présence de chats féraux a été signalée autour de diverses collectivités actuelles ou anciennes, notamment sur les îles Langara, Murchison, Lyell, Kunghit, Hotspring et St. James (Moore 1988). Après l'éradication des rats, il serait étonnant qu'il reste encore beaucoup de chats sur les îles St. James et Langara. Un chat a été piégé et enlevé de l'île Lyell en 1994, mais on ignore s'il en reste d'autres sur cette île.

Incidences écologiques : Les chats féraux sont susceptibles de représenter une menace grave pour les colonies d'oiseaux de mer, comme c'est le cas dans d'autres écosystèmes insulaires de la planète (Bailey et Kaiser 1993). Introduits par des gardiens de phare sur l'île Langara, les chats féraux ont vraisemblablement causé de la mortalité chez les colonies d'Alques à cou blanc au début des années 1960, bien que ce ne soit pas avant 1989 que les études en fassent mention en tant que prédateurs (Bertram 1995). Il est probable que tous les chats se trouvant sur Langara aient été exterminés dans le cadre du programme d'éradication des rats.

Activités de gestion et recherches en cours : Aucune

3.5.5 Lapin domestique *Oryctolagus cuniculus*

Contexte : Les lapins ont été plusieurs fois introduits sur Haïda Gwaii. Les premières introductions ont été effectuées en 1884 par Alexander McKenzie, de Masset, et par le révérend Robinson sur l'île Bare, dans le détroit de Skidegate (Chittenden 1884). En 1913, Neil Walsh a placé quatre couples de Géants belges dans sa prairie à Tlell, et, d'après les témoins, les lapins ont été localement abondants jusque dans les années 1940 (Dalzell 1968). Au cours des années 1920, un habitant de Tlell gardait des lapins dans un

enclos de 0,2 ha. Il les a finalement relâchés pour cause de surpeuplement, ce qui explique qu'en 1936 les lapins étaient devenus très abondants à Tlell (D. Richardson, comm. pers. 2001).

La chasse, la prédation ou l'incapacité à lutter contre le froid et l'humidité ont apparemment eu raison de ces lapins. D'autres Géants belges et des Géants des Flandres ont été introduits sans succès (D. Richardson, comm. pers. 2001). Des lapins ont également été introduits sur l'île Lyell en 1986 (K. Moore, comm. pers. 2001) et sur l'île Murchison, mais ils ne semblent pas s'y être établis (Golumbia 2001).

Répartition et situation actuelles de la population : La présence de quelques lapins aux environs de Lawn Hill et de Tlell est connue, mais on ne dispose pas d'informations sur leur population ou répartition.

Incidences écologiques : Les incidences des lapins sur Haïda Gwaii ne sont pas connues mais, sur d'autres îles dans le monde, on sait qu'ils ont causé des problèmes graves liés au broutage de la végétation et au creusement de terriers (Moors et Atkinson 1984).

Activités de gestion et recherches en cours : Aucune

4. Conclusions

Dans la plupart des cas, les colons n'ont pas beaucoup réfléchi aux conséquences de l'introduction d'espèces sur Haïda Gwaii : ils souhaitaient simplement reproduire la vie qu'ils avaient laissée derrière sur le continent américain ou ailleurs. À l'exception des rats et des souris (introduction accidentelle) ou des grenouilles (introduction volontaire), l'introduction des vertébrés s'est souvent faite en partenariat avec le gouvernement. Jusque dans les années 1960, l'introduction des espèces relevait essentiellement de la Commission de la chasse de C.-B., et elle se faisait en réponse aux pressions des insulaires. Les espèces introduites continuent d'être une ressource pour de nombreux résidents soit pour leur viande soit pour leur fourrure; si certaines espèces sont aujourd'hui universellement considérées comme nuisibles, d'autres continuent d'être fort prisées. Les espèces introduites modifient les écosystèmes de Haïda Gwaii. Ces modifications peuvent être profondes et généralisées, ou moins évidentes et localisées, selon les espèces et leur aire de répartition. Les recherches actuelles donnent une image assez complète de l'impact de certaines espèces mais, dans de nombreux cas, nos connaissances restent très limitées. Les impacts du cerf, du castor et du raton laveur sont considérés comme les plus marqués et les plus répandus géographiquement, alors que les rats, les rats musqués et les bovins féraux ont eu un impact important mais plus limité dans l'espace.

Cette compilation de données historiques sur l'introduction des espèces a permis de faire le lien entre la documentation écrite et les connaissances locales. Ces deux sources sont pertinentes et importantes pour brosser un tableau d'ensemble de la situation. La mémoire locale permet souvent d'apporter un éclairage nouveau. Les données scientifiques et les rapports documentés peuvent nous aider à mieux saisir la philosophie de gestion de l'époque. Le présent rapport se veut exhaustif; il n'en reste pas moins que de nouvelles informations verront nécessairement le jour, ou de nouvelles espèces introduites seront identifiées, comme ce fut le cas pour la grenouille à pattes rouges, vraisemblablement présente sur l'archipel depuis un certain temps, mais qui n'a été identifiée qu'en 2002. Il y a plusieurs domaines où des informations supplémentaires pourraient être compilées et où des études sur les effets des espèces introduites se justifieraient. D'autres témoignages historiques, d'autres résultats de recherche sur diverses espèces vont certainement devenir disponibles. En conséquence, les données présentées ici devront être actualisées. Il faudra en particulier tenir à jour la base de données établie par l'Agence Parcs Canada sur la répartition des espèces introduites et y ajouter toute nouvelle information. Pour cela et pour que toutes les parties intéressées puissent consulter cette information, la base de données devra être accessible par Internet. Une compilation similaire des données sur la flore introduite est en cours, mais nécessitera l'obtention d'informations supplémentaires, particulièrement en ce qui concerne le moment et les lieux de ces introductions, ainsi que la répartition historique et actuelle des espèces. Ces données seront utiles pour suivre les répartitions passées, présentes et futures, ainsi que les efforts d'éradication ou de restauration.

Les alternatives à la gestion prêtent souvent à controverse. L'une d'entre elles consisterait à considérer l'introduction d'espèces comme une étape inévitable dans une progression inéluctable vers une biosphère plus homogène. Il s'agirait alors de laisser les conditions écologiques évoluer sans intervenir avec l'espoir que les espèces introduites atteindront un état d'équilibre. Mais cette attitude de laisser faire est incompatible avec l'objectif affiché de maintenir la biodiversité. Certaines espèces pourraient en effet disparaître (Golumbia 2000) du fait des introductions. De plus, en cette ère d'accroissement du commerce mondial et de libre circulation des biens et des personnes, il faut s'attendre à ce que d'autres espèces soient introduites sur Haïda Gwaii participant ainsi à la mise en place de ce que des chercheurs étudiant les effets mondiaux des introductions d'espèces ont désigné l'ère de l'Homogocène (UICN 2001).

Dans d'autres parties du monde, l'introduction de prédateurs et l'adoption de mesures de contrôle biologiques pour éliminer les espèces introduites ont souvent causé plus de problèmes qu'elles n'en ont résolu. Elles ne sont pas considérées à l'heure actuelle comme des solutions souhaitables sur Haïda Gwaii. L'archipel est riche de tout un éventail d'objectifs de gestion du territoire qui influenceront de diverses manières les mesures à prendre à l'égard des espèces introduites. L'exploitation forestière, la chasse, la conservation, les loisirs, l'agriculture et la répartition des lieux habités joueront tous un rôle (Golumbia 2000).

Dans la réserve de parc Gwaii Haanas, les décisions de gestion doivent être prises en fonction des écosystèmes terrestres, aquatiques et estuariens, en

conformité avec la Stratégie de conservation de l'écosystème terrestre (Golumbia 2001). Deux des trois enjeux de conservation les plus importants sont les effets du cerf introduit sur l'écologie forestière et les effets d'autres mammifères prédateurs introduits sur les mammifères indigènes (Golumbia 2001).

Le plan de gestion de 1999 du parc Naikoon énonce plusieurs objectifs en ce qui concerne les espèces introduites, dont le désir de mieux comprendre les espèces animales et végétales indigènes rares ou menacées, de mieux comprendre aussi les effets des espèces introduites – en particulier des bovins féraux – sur l'écosystème, d'élaborer des plans de gestion du castor et du raton laveur et d'autoriser la chasse réglementée de certaines espèces introduites (B.C. Parks 1999a).

Pendant l'hiver 2000-2001, le Conseil de la nation Haïda et le ministère de la Protection de l'eau, des terres et de l'air de Colombie-Britannique ont commandité un rapport pour établir les priorités en matière de restauration écologique et de gestion des espèces introduites (Engelstoft et Bland 2002). Cette initiative a aussi réuni les points de vue et les connaissances de spécialistes de diverses disciplines, de gestionnaires et des populations locales dans le cadre d'une série d'ateliers et d'entrevues. Le rapport fournit un état des connaissances sur les espèces introduites dans l'archipel, une synthèse des perspectives locales et le cadre stratégique pour un plan de restauration. Les résultats de cette initiative et la conférence de RGIS ont des points communs et sont complémentaires.

Un des résultats importants de l'atelier et du symposium qui ont suivi la conférence organisée par RGIS (Golumbia et Rowsell le présent volume) a été la formation d'un groupe de travail sur les espèces introduites. La mise en place d'un tel groupe d'action local devrait jouer un rôle important dans la poursuite de la dynamique actuelle et faciliter la mise en place de mesures de restauration concrètes sur le terrain.

Remerciements

Certaines des informations contenues dans cette publication proviennent de sources écrites, mais une bonne partie d'entre elles ont été recueillies auprès des populations locales et de personnes qui, au fil des années, ont travaillé sur les îles. Sans leur enthousiasme à faire partager leurs souvenirs et à interpréter l'information actuelle, cette publication aurait perdu beaucoup de son intérêt. Nous remercions Lyle Dick, historien, du Centre de services de Vancouver de l'Agence Parcs Canada, pour s'être plongé dans les archives provinciales et les dossiers gouvernementaux. La base de données des observations et des références concernant les différentes espèces a été conçue et compilée par Pat Bartier et Lynda Melney (membres du personnel de Gwaii Haanas).

Documents cités

Bailey, E.P.; Kaiser, G.W. 1993. Impacts of introduced predators on nesting seabirds in the northeast Pacific. Pages 218-226 *in* K. Vermeer, K.T. Briggs, K.H. Morgan et D. Siegel-Causey (sous la dir. de), The status, ecology, and conservation of marine birds of the North Pacific. Publication spéciale, Service canadien de la faune, Ottawa, Ontario.

Banner, A.; Pojar, J.; Schwab, J.W.; Trowbridge, R. 1989. Vegetation and soils of the Queen Charlotte Islands: recent impacts of development. Pages 261-279 *in* G.G.E. Scudder et N. Gessler (sous la dir. de), The outer shores. Queen Charlotte Islands Museum Press, Skidegate, C.-B.

Barker, J. 1998. Communication personnelle à T. Golumbia. Forester, Western Forest Products Ltd.

B.C. Game Commission .1956. Lettre de J. Hatter, biologiste en chef du gibier, à J. McLucus, datée du 13 mars 1956. British Columbia Archives.

B.C. Parks. 1992. Naikoon Park master plan background document (ébauche). Préparé pour B.C. Parks, Ministry of Environment, Lands and Parks, mars. 82 p.

B.C. Parks. 1999a. Naikoon management plan. Préparé par B.C. Parks, Smithers, C.-B. avril. 112 p.

B.C. Parks. 1999b. Naikoon Provincial Park cow assessment. Document inédit préparé pour le B.C. Ministry of Environment, Lands and Parks, Skeena District. 10 p.

Bennett, J. 1996. The effect of deer browsing on shrub and herbaceous plant growth and redcedar regeneration in Sewell Inlet, Queen Charlotte Islands. Report R8-5, F2421-20, Western Forest Products Ltd., Jordon River, C.-B.

Bertram, D.F. 1989. The status of Ancient Murrelets breeding on Langara Island, British Columbia, in 1988. Série de rapports techniques n° 59, Service canadien de la faune, Région du Pacifique et du Yukon, C.-B.

Bertram, D.F. 1995. The role of introduced rats and commercial fishing in the decline of Ancient Murrelets on Langara Island, British Columbia. Conserv. Biol. 9(4): 865-872.

Bertram, D.F.; Nagorsen, D.W. 1995. Introduced rats, *Rattus* spp., in the Queen Charlotte Islands: Implications for seabird conservation. Can. Field-Nat. 109: 6-10.

Buck, P.E.F.; Henigman, J. 2000. Options to reduce deer browsing on Haida Gwaii/ Queen Charlotte Islands. Rapport final au South Moresby Forest Replacement Account Management Committee. 71 p.

Burles, D. 2002. Communication personnelle à T. Golumbia, juillet. Membre du personnel de Gwaii Haanas.

Burles, D. 2004. Communication personnelle à T. Golumbia, septembre. Membre du personnel de Gwaii Haanas.

Burles, D.; Gardiner, D. 1991. Interim Park Conservation Plan for the proposed South Moresby/Gwaii Haanas National Park Reserve. Rapport inédit pour Parcs Canada, Queen Charlotte City, C.-B.

Burles, D.W.; Edie, A.G.; Bartier, P.M. 2004. Native land mammals and amphibians of Haida Gwaii: with management implications for Gwaii Haanas National Park Reserve and Haida Heritage Site. Rapports techniques en sciences des écosystèmes n° 40, Parcs Canada, Région de l'Atlantique, Halifax, N.-É. 119 p.

Calder, J.A.; Taylor, R.L. 1968. Flora of the Queen Charlotte Islands. Part 1. Systematics of the vascular plants. Monographie n° 4, Direction de la recherche, Ministère de l'agriculture, Ottawa, Ontario. 659 p.

Campbell, R.W.; Dawe, N.K.; McTaggart-Cowan, I.; Cooper, J.M.; Kaiser, G.W.; Stewart, A.C.; McNall, M.C.E. 1997. The birds of British Columbia. Vol. 3.

Passerines. Flycatchers through vireos. Royal British Columbia Museum, Victoria, C.-B., en association avec le Service canadien de la faune. 693 p.

Campbell, R.W.; Dawe, N.K.; McTaggart-Cowan, I.; Cooper, J.M.; Kaiser, G.W.; Stewart, A.C.; McNall, M.C.E. 2001. The birds of British Columbia. Vol. 4. Passerines. Wood-warblers through old world sparrows. Royal British Columbia Museum, Victoria, C.-B., en association avec le Service canadien de la faune. 739 p.

Carl, G.C.; Guiguet, C.J. 1972. Alien animals in British Columbia. B.C. Provincial Museum Handbook 14, Victoria, C.-B. 94 p.

Carmichael, J. 2002. Communication personnelle; interviewé par K. Moore et T. Golumbia. Résident de longue date de Queen Charlotte City, C.-B.

Chittenden, H.H. 1884. Exploration of the Queen Charlotte Islands. Réimpression 1984. Gordon Soules Book Publishers, Vancouver, C.-B. 93 p.

Coates, K.D.; Pollack, J.C.; Barker, J.E. 1985. The effect of deer browsing on the early growth of three conifer species in the Queen Charlotte Islands. Research Report 85002-PR, B.C. Ministry of Forests, Victoria, C.-B. 13 p.

Cole, D.; Lockner, B. (sous la dir. de). 1993. To the Charlottes. George Dawson's 1878 survey of the Queen Charlotte Islands. University of British Columbia Press, Vancouver, C.-B. 211 p.

Collison, W.H. 1915. In the wake of the war canoe. Seeley, Sevice & Co., Londres, R.-U. 352 p.

Cook, F.S. 1947. Notes on some fall and winter birds of the Queen Charlotte Islands, British Columbia. Can. Field-Nat. 61(4): 131-133.

Dalzell, K.E. 1968. The Queen Charlotte Islands 1774-1966. Vol. 1. C.M. Adam, Terrace, C.-B. 340 p.

DeBucy, S. 1989. Communication personnelle; interviewé par K. Moore. Résident de longue date de Queen Charlotte City, C.-B.

DeBucy, S. 2001. Communication personnelle; interviewé par L. Bland. Résident de longue date de Queen Charlotte City, C.-B.

DeBucy, S. 2002. Communication personnelle; interviewé par K. Moore et T. Golumbia. Résident de longue date de Queen Charlotte City, C.-B.

Duff, W.; Kew, M. 1958. Anthony Island: A home of the Haidas. British Columbia Museum Report for 1957, Royal British Columbia Museum, Victoria, C.-B.

Edie, A. 2000. Update COSEWIC status report on Queen Charlotte Islands ermine (*Mustela erminea haidarum* L.). Présenté au Comité sur la situation des espèces en péril au Canada. 43 p.

Emmott, F.N. 1918. Lettre inédite du 15 octobre 1918 au garde-chasse provincial W.G. McMynn. Correspondance du garde-chasse provincial, British Columbia Archives, Victoria, C.-B.

Engelstoft, C.; Bland L. 2002. Restoration priorities associated with introduced species impacts on Haida Gwaii/Queen Charlotte Islands: Perspectives and strategies. Rapport préparé pour le Council of the Haida Nation Forest Guardians et le B.C. Ministry of Water, Land and Air Protection. 112 p.

Fletcher, V. 1989. Communication personnelle à Keith Moore. Fils du commissaire à la chasse J. Fletcher, Queen Charlotte City, C.-B.

Foster, J.B. 1965. The evolution of the mammals of the Queen Charlotte Islands, British Columbia. B.C. Provincial Museum Occasional Paper 14, Victoria, C.-B. 130 p.

Foster, J.B. 1982. The Queen Charlotte Islands: The Canadian Galapagos. Rapport inédit reçu par le Department of Botany, University of British Columbia, Vancouver, C.-B., septembre. 11 p.

Foster, J.B. 1989a. Conservation on the Queen Charlotte Islands. Pages 281-301 *in* G.G.E. Scudder et N. Gessler (sous la dir. de), The outer shores. Queen Charlotte Islands Museum Press, Skidegate, C.-B.

Foster, J.B. 1989b. Communication personnelle; interviewé par K. Moore.

Gaston, A.J. 1994. Status of the Ancient Murrelet, *Synthliboramphus antiquus*, in Canada and the effects of introduced predators. Can. Field-Nat. 108: 211-222.

Gaston, A.J. 2003. Communication personnelle; interviewé par T. Golumbia.

Gaston, A.J.; Masselink, M. 1997. The impact of raccoons (*Procyon lotor*) on breeding seabirds at Englefield Bay, Haida Gwaii, Canada. Bird Conserv. Int. 7: 35-51.

Gill, R. 1999. Deer management to protect forest vegetation - British perspective. Pages 59-68 *in* G.G. Wiggins (sous la dir. de), Proceedings of the cedar symposium: growing western redcedar and yellow-cypress on the Queen Charlotte Islands/Haida Gwaii. B.C. Ministry of Forests / Canada – British Columbia South Moresby Forest Replacement Account, Victoria, C.-B.

Golumbia, T.E. 2000. Introduced species management in Haida Gwaii (Queen Charlotte Islands). Pages 327-331 *in* L.M. Darling (sous la dir. de), Proceedings of a conference on the biology and management of species and habitats at risk, Kamloops, B.C., 15-19 February 1999. Vol. 1. B.C. Ministry of Environment, Lands and Parks, Victoria, C.-B. et University College of the Cariboo, Kamloops, C.-B.

Golumbia, T. 2001. Gwaii Haanas terrestrial ecosystem conservation strategy. Rapport inédit; Parcs Canada, Queen Charlotte City, C.-B. 149 p.

Golumbia, T. 2002. St. James Island rat eradication program final report. Rapport inédit, Parcs Canada, Queen Charlotte City, C.-B. 35 p.

Gould, D. 1989. Communication personnelle; interviewé par K. Moore. Résident local, Sandspit, C.-B.

Gray, J. 2001. Communication personnelle; interviewé par L. Bland. Biologiste, Tlell, C.-B.

Guiguet, C.J. 1946. Notes de terrain inédites, 11 mai au 16 août 1946 et 6 mai au 25 août 1947. British Columbia Archives.

Hagelund, W.A. 1987. Whalers no more. Harbour Publishing Co. Ltd., Madeira Park, C.-B. 211 p.

Hall, W. 1937. Moresby Forest: Survey and preliminary management plan. Rapport inédit, B.C. Forest Service, Victoria, C.-B.

Hamel, P.J.; Hearne, M. 2001. Checklist of the birds of the Queen Charlotte Islands/Haida Gwaii. Rapport inédit présenté à la Réserve de parc national Gwaii Haanas, 27 mars, Queen Charlotte City, C.-B.

Harfenist, A. 1994. Effects of introduced rats on nesting seabirds of Haida Gwaii. Série de rapports techniques n° 218, Service canadien de la faune, Région du Pacifique et du Yukon, C.-B.

Harfenist, A.; MacDowell, K.; Golumbia, T.; Schultz, G. 2000. Monitoring and control of raccoons on seabird colonies in Haida Gwaii (Queen Charlotte Islands). Pages 333-339 *in* L.M. Darling (sous la dir. de), Proceedings of a conference on the biology and management of species and habitats at risk, Kamloops, B.C., 15-19 February 1999. Vol. 1. B.C. Ministry of Environment, Lands and Parks, Victoria, C.-B. et University College of the Cariboo, Kamloops, C.-B.

Harrison, C. 1925. Ancient warriors of the North Pacific: the Haidas, their laws, customs and legends, with some historical account of the Queen Charlotte Islands. H.F. & G. Witherby, Londres, R.-U. 222 p.

Hartman, L.H. 1993. Ecology of coastal raccoons (*Procyon lotor*) on the Queen Charlotte Islands, British Columbia, and evaluation of their potential impact on native burrow-nesting seabirds. Thèse de maîtrise ès sciences, University of Victoria, Victoria, C.-B.

Hartman, L.; Eastman, D. 1999. Distribution of introduced raccoons (*Procyon lotor*) on the Queen Charlotte Islands: Implications for burrow-nesting seabirds. Biol. Conserv. 88: 1-13.

Hartman, L.; Gaston, A.J.; Eastman, D. 1997. Raccoon predation on Ancient Murrelets on East Limestone Island, British Columbia. J. Wildl. Manage. 61: 377-388.

Henigman, J.; Martinz, M. 2000. Evaluation of deer browse barrier products to minimize mortality and growth loss to western redcedar. Rapport inédit présenté au Canada – British Columbia South Moresby Forest Replacement Account Management Committee. 49 p.

Hilgemann, J. 2002. Communication personnelle à T. Golumbia, juin.

Husband, G. 1989. Communication personnelle; interviewé par K. Moore. Résident de longue date et trappeur local, Tlell, C.-B.

Husband, G. 2001. Communication personnelle; interviewé par L. Bland, juin. Résident de longue date et trappeur local, Tlell, C.-B.

Kaiser, G. 2001. Communication personnelle à T. Golumbia.

Kaiser, G.W.; Taylor, R.H.; Buck, P.D.; Elliott, J.E.; Howald, G.R.; Drever, M.C. 1997. The Langara Island Seabird Habitat Recovery Project: eradication of Norway rats – 1993-1997. Série de rapports techniques n° 304, Service canadien de la faune, Région du Pacifique et du Yukon, Delta, C.-B. 81 p.

Laskeek Bay Conservation Society. 1996. Newsletter No. 3. Queen Charlotte City, C.-B. 12 p.

Laskeek Bay Conservation Society. 1998. Natural connections – Newsletter of the Laskeek Bay Conservation Society. Queen Charlotte City, C.-B., mars. 6 p.

Lee, L. 2001. Communication personnelle; interviewé par L. Bland. Biologiste, Tlell, C.-B.

Lemon, M. 1993. Survey of the Ancient Murrelet colony at Dodge Point, Lyell Island, in 1992. Pages 38-51 *in* A.J. Gaston (sous la dir. de), Laskeek Bay Conservation Society Science Report, 1992. Laskeek Bay Conservation Society, Queen Charlotte City, C.-B.

Lewis, T. 1982. Ecosystems of tree farm license 24. Rapport inédit préparé pour Western Forest Products Ltd. 185 p.

Lindsey, C.C. 1989. Part 2. Biotic characteristics of the Queen Charlotte Islands. Pages 107-108 *in* G.G.E. Scudder et N. Gessler (sous la dir. de), The outer shores. Queen Charlotte Islands Museum Press, Skidegate, C.-B.

Lomer, F.; Douglas, G.W. 1999. Additions to the vascular plant flora of the Queen Charlotte Islands, British Columbia. Can. Field-Nat. 113: 235-240.

Madrone Consultants Ltd. 1992. Naikoon Provincial Park vegetation and biodiversity assessment. Préparé pour B.C. Parks, Northern B.C. Region, octobre.

Marrs, C. 2001. Communication personnelle; interviewé par L. Bland. Technicien de l'habitat du poisson, Port Clements, C.-B.

Martin, J.-L. 1995. Report on the results of field reconnaissance trip for study of introduced species impacts. Rapport inédit au Archipelago Management Board. 3 p.

Martin, J.-L. 2003. Communication personnelle; interviewé par T. Golumbia.

Martin, J.-L.; Baltzinger, C. 2002. Interaction among deer browsing, hunting, and tree regeneration. Rev. can. rech. for. 32: 1254-1264.

Martin, J.-L.; Joron, M. 2003. Nest predation in forest birds: influence of predator type and predator's habitat quality. Oikos 102: 641-653.

Martin, J.-L.; Joron, M.; Gaston, A.J. 2001. The squirrel connection: Influence of squirrels as songbird nest predators in Laskeek Bay. Pages 43-60 *in* A.J. Gaston (sous la dir. de), Laskeek Bay Research 10. Laskeek Bay Conservation Society, Queen Charlotte City, C.-B.

Mathers, W. 1989. Communication personnelle; interviewé par K. Moore. Résident de longue date de Sandspit, C.-B.

McCrea, A.K. 1976. Westward wanderer: Synopsis of the life of "Andy" McCrea. Pages 55-57 *in* The Charlottes–A journal of the Queen Charlotte Islands. Vol. 4. The Queen Charlotte Islands Museum Society.

McTaggart-Cowan, I. 1989. Birds and mammals on the Queen Charlotte Islands. Pages 175-186 *in* G.G.E. Scudder et N. Gessler (sous la dir. de), The outer shores. Queen Charlotte Islands Museum Press, Skidegate, C.-B.

Moore, K. 1988. Problem, issue, concern statement. Rapport inédit préparé pour Parcs Canada, Queen Charlotte City, C.-B. 7 p.

Moore, K. 1992. Naikoon Park master plan background document. Rapport inédit, B.C. Parks, Smithers, C.-B. 82 p.

Moore, K. 2001. Communication personnelle; interviewé par L. Bland. Queen Charlotte City, C.-B.

Moors, P.J.; Atkinson, I.A.E. 1984. Predation on seabirds by introduced animals and factors affecting its severity. Pages 667-690 *in* J.P. Croxall, P.G.H. Evans et R.W. Schreiber (sous la dir. de), Status and conservation of the world's seabirds. Publication technique n° 2, Conseil international pour la préservation des oiseaux, Cambridge, R.-U.

Osgood, W.H. 1901. Natural history of the Queen Charlotte Islands, British Columbia. North American Fauna No. 21, Government Printing Office, Washington, D.C. 87 p.

Ovaska, K. 2002. Communication personnelle à T. Golumbia, 12 août.

Patch, C.A. 1922. A biological reconnaissance on Graham Island of the Queen Charlotte Group. Can. Field-Nat. 36: 100-105.

Phillips, H.B. 1956. Lettre à M. B.J. Bacon, Fish and Game Council, Mainland North Coast Zone, Prince Rupert, B.C., datée du 12 novembre. British Columbia Archives.

Piket, E. 1989. Communication personnelle; interviewé par K. Moore. Résident de longue date de Queen Charlotte City, C.-B.

Pojar, J.; Banner, A. 1984. Old growth forests and introduced black-tailed deer on the Queen Charlotte Islands, British Columbia. Pages 247-257 *in* W.R. Meehan, T. R. Merrell, Jr. et T.A. Hanley (sous la dir. de), Fish and wildlife relationships in old-growth forests: Proceedings of a symposium held in Juneau, Alaska, 12-15 April 1982. American Institute of Fishery Research Biologists, Morehead City, Caroline du Nord.

Pojar, J.; Lewis, T.; Roemer, H.; Wilford, D.J. 1980. Relationships between introduced black-tailed deer and the plant life in the Queen Charlotte Islands, British Columbia. Rapport inédit, B.C. Ministry of Forests, Smithers, C.-B. 63 p.

Poole, F. 1872. Queen Charlotte Islands: a narrative of discovery and adventure in the north Pacific. Hurst and Blackett, Londres, R.-U.

Powell, D. 1988. Raccoon colonization of South Moresby Island, Queen Charlotte Islands. Rapport inédit, Wildlife Branch, B.C. Ministry of Environment, Lands and Parks, Smithers, C.-B. 14 p.

Pritchard, A.L. 1934. Was the introduction of the muskrat to Graham Island, Queen Charlotte Islands, unwise? Can. Field-Nat. 48: 103.

Province of British Columbia. 1914. Annual report of the B.C. Game Commission. Victoria, C.-B.

Province of British Columbia. 1918. Annual report of the B.C. Game Commission. Victoria, C.-B.

Province of British Columbia. 1920. Annual report of the B.C. Game Commission. Victoria, C.-B.

Province of British Columbia. 1925. Annual report of the B.C. Game Commission. Victoria, C.-B.

Province of British Columbia. 1928. Annual report of the B.C. Game Commission. Victoria, C.-B.

Province of British Columbia. 1929. Annual report of the B.C. Game Commission. Victoria, C.-B.

Province of British Columbia. 1930. Annual report of the B.C. Game Commission. Victoria, C.-B.

Province of British Columbia. 1936. Annual report of the B.C. Game Commission. Victoria, C.-B.

Province of British Columbia. 1937. Annual report of the B.C. Game Commission. Victoria, C.-B.

Province of British Columbia. 1938. Annual report of the B.C. Game Commission. Victoria, C.-B.

Province of British Columbia. 1944. Annual report of the B.C. Game Commission. Victoria, C.-B.

Province of British Columbia. 1948. Annual report of the B.C. Game Commission. Victoria, C.-B.

Province of British Columbia. 1950. Annual report of the B.C. Game Commission. Victoria, C.-B.

Province of British Columbia. 1951. Annual report of the B.C. Game Commission. Victoria, C.-B.

Province of British Columbia. 1954. Annual report of the B.C. Game Commission. Victoria, C.-B.

Province of British Columbia. 1955. Annual report of the B.C. Game Commission. Victoria, C.-B.

Province of British Columbia. 1956. Annual report of the B.C. Game Commission. Victoria, C.-B.

Province of British Columbia. 1998. Furbearer harvest statistics 1985-1997. B.C. Ministry of Water, Land and Air Protection, Smithers, C.-B.

Province of British Columbia. 1999. Deer harvest statistics 1988-1998. B.C. Ministry of Water, Land and Air Protection, Smithers, C.-B.

Reimchen, T.E. 1991. Introduction and dispersal of the Pacific tree frog, *Hyla regilla*, on the Queen Charlotte Islands, British Columbia. Can. Field-Nat. 105: 288-290.

Reimchen, T.E. 1992. Naikoon Provincial Park, Queen Charlotte Islands/Haida Gwaii biophysical data for freshwater habitats. Préparé pour le B.C. Ministry of Environment, Lands and Parks par Islands Ecological Research, Queen Charlotte City, C.-B.

Reimchen, T.E. 1993. Aquatic inventory report for South Moresby National Park. Rapport inédit pour Parcs Canada, Queen Charlotte City, C.-B.

Rennie, D. 2001. Communication personnelle; interviewé par L. Bland, juin. Résident local de Port Clements, C.-B.

Richardson, D. 1989. Communication personnelle; interviewé par K. Moore. Résident de longue date de Tlell, C.-B.

Richardson, D. 2001. Communication personnelle; interviewé par L. Bland. Résident de longue date de Tlell, C.-B.

Roberts, F. 1989. Communication personnelle; interviewé par K. Moore. Résident de longue date de Queen Charlotte.

Robinson, D.J. 1957. Status of certain animals and birds of the Queen Charlotte Islands, March 15-22, 1957. Rapport inédit, B.C. Game Department, Nanaimo, C.-B.

Rodway, M.S.; Lemon, M.J.F.; Kaiser, G.W. 1988. Canadian Wildlife Service Seabird Inventory Report No. 1: East coast of Moresby Island. Série de rapports techniques n° 50, Service canadien de la faune, Région du Pacifique et du Yukon, Delta, C.-B.

Ross, E. 1989. Communication personnelle; interviewé par K. Moore. Résident de longue date de Tlell, C.-B.

Ross, E. 2002. Communication personnelle; interviewé par K. Moore et T. Golumbia. Résident de longue date de Queen Charlotte City, C.-B.

Spalding, D.J. 1992. The history of elk (*Cervus elaphus*) in British Columbia. Contributions to Natural Science No. 18, Royal British Columbia Museum, Victoria, C.-B. 27 p.

Sugden, L.G. 1949. Report on live trapping beaver (*Castor canadensis leucodontus*) on Vancouver Island and transplanting them on Graham Island of the Queen Charlotte group. June–July 1949. Rapport inédit, B.C. Game Commission. 8 p.

Summers, K.; Rodway, M. 1988. Raccoonseabird interactions (with notes on rats and marten) on Moresby Island, Queen Charlottes: A problem analysis. Rapport inédit préparé pour la Wildlife Branch, B.C. Ministry of Environment, Lands and Parks, Smithers, C.-B. 62 p.

Taylor, R.L. 1989. Vascular plants of the Queen Charlotte Islands. Pages 121-125 *in* G.G.E. Scudder et N. Gessler (sous la dir. de), The outer shores. Queen Charlotte Islands Museum Press, Skidegate, C.-B.

Taylor, R.H.; Kaiser, G.W.; Drever, M.C. 2000. Eradication of Norway rats for recovery of seabird habitat on Langara Island, British Columbia. Restor. Ecol. 8(2): 151-160.

Trenholme, N.S.; Hatter, I.W. 1975. Queen Charlotte Islands elk study. Rapport inédit, Wildlife Branch, B.C. Ministry of Environment, Smithers, C.-B. 11 p.

VandenBrink, M.N.M. 1992. Raccoon–seabird interactions on the Queen Charlotte Islands: assessing the risk. Report for the 1992 synoptic survey. Wildlife Branch, B.C. Ministry of Environment, Lands and Parks, Smithers, C.-B.

Vigneault, L. 2001. Communication personnelle; interviewé par L. Bland. Tlell, C.-B.

Vila, B.; Vourc'h, G.; Gillon, D.; Martin, J.-L.; Guibal, F. 2002. Is escaping deer browse just a matter of time in *Picea sitchensis*? A chemical and dendroecological approach. Trees Struct. Funct. 16: 488-496.

Vila, B.; Guibal, F.; Torre, F.; Martin, J.-L. 2003. Growth change of young *Picea sitchensis* in response to deer browsing. For. Ecol. Manage. 180: 423-424.

Walker, C.J. 1956. Lettre au commandant, B.C. Game Commission, Prince George, datée du 18 décembre. British Columbia Archives.

Western Forest Products. 1988. Deer exclosure trials. Rapport inédit, Western Forest Products Ltd., Port McNeil, C.-B.

Young, Reverend C.J. 1927. A visit to the Queen Charlotte Islands. Auk 4(1): 38-43.

Changements observés dans la végétation de l'archipel de Haïda Gwaii à l'époque historique

Jim Pojar

Résumé

La végétation naturelle de Haïda Gwaii (îles de la Reine-Charlotte, Colombie-Britannique) a beaucoup changé depuis 1850. Trois grandes introductions ou invasions ont eu les effets les plus graves et les plus permanents sur la végétation naturelle : l'homme à l'ère postindustrielle, la coupe à blanc intensive et le cerf à queue noire de Sitka *Odocoileus hemionus sitkensis*. L'époque coloniale et l'époque moderne ont été caractérisées par les défrichements, la construction de routes et l'introduction d'espèces végétales envahissantes. Ces dernières dominent aujourd'hui la végétation de nombreux habitats ouverts et perturbés. L'exploitation industrielle de la forêt a accru la fréquence des glissements de terrain, l'érosion des sols et la sédimentation et a, par conséquent, favorisé le développement des premiers stades de la succession végétale. La coupe à blanc a transformé de grandes étendues de forêts anciennes structurellement complexes en forêts jeunes et simplifiées. Le broutage intensif des cerfs introduits sur les îles a simplifié et homogénéisé encore un peu plus la végétation forestière, appauvrissant le sous-bois et retardant la régénération, notamment du thuya géant *Thuja plicata* et du cyprès jaune *Chamaecyparis nootkatensis*. Le broutage des cerfs a également contribué au déclin d'espèces végétales forestières et non forestières qui avaient une grande importance écologique, géographique et culturelle.

> Les invasions biotiques sont en train de modifier les communautés naturelles de la planète et leur caractère écologique à un rythme sans précédent. Si nous ne parvenons pas à mettre en œuvre des stratégies efficaces pour réduire les effets les plus dommageables des espèces envahissantes, nous risquons d'appauvrir et d'homogénéiser les écosystèmes dont nous dépendons pour soutenir notre agriculture, notre foresterie, nos pêches et nos autres ressources, et qui nous fournissent des services naturels irremplaçables. En raison de l'ampleur actuelle des invasions et de l'absence de politiques efficaces pour les prévenir ou les enrayer, les invasions biotiques sont devenues, au même titre que le changement atmosphérique et les changements d'utilisation des terres, des agents principaux du changement planétaire provoqué par l'homme.
>
> —*Mack et al. (2000)*

1. Introduction

La flore de l'archipel de Haïda Gwaii est bien connue, mais sa végétation était restée peu étudiée formellement (c.-à-d. de façon systématique, au moyen de placettes) jusqu'à la fin des années 1970. La colonisation par les Européens a commencé vers 1860, avec plusieurs épisodes de prise de concessions et de fondation de communes ayant pour objectifs soit la chasse à la baleine, la pêche et la transformation du poisson, l'exploitation minière, l'exploitation forestière, le sciage du bois d'œuvre ou l'élevage du bétail. Ces concessions et ces communes sont demeurées plutôt modestes et localisées mais, considérées dans leur ensemble, elles ont laissé une importante « signature écologique ». L'exploitation industrielle de la forêt a commencé au début des années 1900 et s'est intensifiée pendant les années de guerre (1917-1918; fin des années 1930 et 1940). Pendant les années 1950 et 1960 elle s'est fortement développée en se mécanisant et a atteint son apogée dans les années 1970. Elle se poursuit de nos jours à un rythme moins intense. Le cerf à queue noire de Sitka *Odocoileus hemionus sitkensis* a été introduit dans les îles au début des années 1900 et, en l'absence presque totale de prédateurs, a beaucoup augmenté en nombre et a envahi l'archipel, broutant tout sur son passage. Ces trois introductions ou invasions (l'homme à l'ère postindustrielle, l'exploitation forestière mécanisée et le cerf à queue noire) ont eu des effets nombreux et permanents sur la végétation indigène de Haïda Gwaii. Celle-ci a considérablement changé au cours des cent dernières années. L'essentiel de ce bouleversement est passé inaperçu ou n'a pas été documenté. Son histoire doit donc être reconstruite à partir des quelques observations historiques dont on dipsose, d'études et d'observations modernes (c.-à-d. postérieures à 1970) ainsi que d'interprétations, de rétrospections et d'extrapolations écologiques.

2. Plantes vasculaires introduites

La question des espèces introduites sur Haïda Gwaii, de leurs effets et des mesures à prendre en ce qui les concerne a été examinée par Engelstoft et Bland (2002). Bien qu'il existe plus d'une centaine d'espèces de plantes vasculaires introduites dans l'archipel, la plupart n'ont pas

encore envahi la végétation indigène. Seules les plantes tolérantes à l'ombre sont susceptibles d'envahir les écosystèmes de Haïda Gwaii. La majorité des mauvaises herbes ne le sont pas et ne croissent que dans des habitats ouverts et perturbés. La plupart des habitants de l'archipel sont sans nul doute familiers de la végétation rudérale qui croît en bordure des routes, dans les clairières, les carrières de gravier, les champs et les pâturages, végétation qui est en grande partie consitutée de plantes introduites. Songeons à des espèces communes comme le pissenlit *Taraxacum officinale*, la digitale *Digitalis purpurea*, la ronce discolore *Rubus discolor*, le rumex petite-oseille *Rumex acetosella*, le rumex crépu *Rumex crispus*, le chardon des champs et le chardon vulgaire *Cirsium arvense* et *C. vulgare*, le plantain lancéolé *Plantago lanceolata*, la lupuline *Medicago lupulina*, la pâquerette *Bellis perennis*, les laiterons *Sonchus arvensis* et *S. oleraceus*, la marguerite jaune *Leucanthemum vulgare*, la matricaire odorante *Matricaria discoidea*, l'épervière orangée *Hieracium aurantiacum*, l'oreille de chat *Hypochaeris radicata*, le séneçon vulgaire *Senecio vulgaris*, la capselle *Capsella bursa-pastoris* et le mouron des oiseaux *Stellaria media*, et à des graminées comme l'agrostis stolonifère *Agrostis gigantea*, la canche caryophyllée *Aira caryophyllea*, la houlque laineuse *Holcus lanatus*, la phléole des prés *Phleum pratense*, le pâturin annuel *Poa annua* et la vulpie faux-brôme *Vulpia bromoides*. L'ensemencement le long des routes et des droits de passage déboisés avec des mélanges commerciaux de graminées et de légumineuses (formés d'espèces non indigènes) a également favorisé la colonisation d'une végétation rudérale exotique le long de centaines de kilomètres de routes forestières. La logique sous-jacente semble être que la végétation indigène finira par supplanter et dominer les espèces exotiques, du moins sur les routes abandonnées. Cela reste à voir.

À mon avis, les espèces végétales introduites les plus nocives sont le genêt à balais *Cytisus scoparius*, l'ajonc d'Europe *Ulex europaeus*, le chardon des champs *Cirsium arvense*, le chardon des marais *C. palustre* et la renouée japonaise *Polygonum cuspidatum*. C'est probablement le genêt qui jusqu'ici a eu le plus d'effets sur la végétation indigène, ayant envahi plusieurs communautés végétales que l'on trouve le long de la rivière Tlell, notamment une forêt ouverte d'épicéas et des habitats dunaires stabilisés.

La laitue des murailles *Lactuca muralis* et le lierre *Hedera helix* sont des exceptions à la règle rudérale. Tous deux ont été jusqu'ici peu fréquents et localisés sur Haïda Gwaii. La vigilance s'impose toutefois car ces deux espèces ont réussi à s'infiltrer dans les forêts du sud-ouest de la Colombie-Britannique. On peut difficilement prédire quelles espèces seront un jour les plus nocives et quand elles le seront (Sakai *et al.* 2001; Simberloff le présent volume). Le type d'espèce susceptible de présenter le plus gros risque serait soit un arbuste, soit une plante herbacée d'ombre, déplaisant aux cerfs et pourvue d'un bon mécanisme de dispersion. Une telle espèce pourrait rapidement envahir le sous- bois des forêts de Haïda Gwaii d'autant plus que les cerfs l'ont soit fortement appauvri soit totalement dépouillé de végétation.

La végétation des plages sablonneuses semble aussi avoir beaucoup changé à l'époque historique. Même si, à première vue, les plages de sable semblent être peu susceptibles d'avoir été modifiées par l'homme, elle n'en n'ont pas moins subi les effets directs et indirects du pâturage et de l'exploitation forestière (voir la section 5.2). Ces habitats ouverts, naturellement instables sont de surcroît sensibles aux invasions. Une espèce de plante herbacée du littoral introduite par les Européens, l'ammophile à ligule courte *Ammophila arenaria*, couvre et domine la couverture végétale de plusieurs plages dans les parties à demi stabilisées, à proximité des zones où s'échoue le bois flotté. Une telle domination modifie la dynamique de la plage et peut provoquer un déclin des espèces locales distribuées en taches disséminées dans ce type de zones (Seabloom et Wiedemann 1994). Je suspecte que parmi les espèces dont les effectifs ont diminué, il y ait la carotte des sables *Glehnia littoralis*, l'abronie latifolia *Abronia latifolia*, l'ambrosie chamissonis *Ambrosia chamissonis*, la tanaisie du lac Huron *Tanacetum huronense*, le lupin littoralis *Lupinus littoralis*, le lathyrus littoralis *Lathyrus littoralis*, le liseron des sables *Calystegia soldanella* et même le carex macrocephala *Carex macrocephala* et le poa macranta *Poa macrantha.* Des plantes adventices introduites – des espèces comme le pissenlit, l'oreille de chat, le séneçon vulgaire, la renoncule âcre *Ranunculus acris*, le céraiste vulgaire *Cerastium vulgatum*, le rumex petite-oseille, la véronique des champs *Veronica arvensis*, la canche caryophyllée *Aira caryophyllea* et la houlque laineuse – ont envahi la zone de transition vers la forêt fermée. Le genêt à balais a également envahi cette zone, ainsi que la forêt littorale adjacente, et représente une grave menace pour la végétation naturelle des plages ainsi que pour d'autres communautés végétales se trouvant plus à l'intérieur des terres et qu'il pourrait envahir via la colonisation les bords des routes.

3. Incendies

À l'époque historique, les incendies naturels n'ont joué qu'un rôle mineur dans l'écologie forestière de Haïda Gwaii. Selon Parminter (1983), de 1940 à 1982, seulement quatre incendies allumés par la foudre ont été recensés pour tout l'archipel, et aucun n'a dévasté plus de 0,1 hectare. L'histoire des feux naturels plus anciens est mal connue. Pearson (1968) a relevé des traces d'incendies majeurs aux alentours de 1715 et de 1855. Harris et Farr (1974), dans le sud-est de l'Alaska, ont fait observer que même si la structure des classes d'âge semblait indiquer que plusieurs incendies d'importance se sont produits entre 1650 et 1850, la plupart des forêts étaient (comme sur Haïda Gwaii) inéquiennes et ne devaient pas leur origine au feu. Cela semble aussi être le cas pour les zones centrales et septentrionales de la côte de Colombie-Britannique (Pojar *et al.* 1999; Dorner et Wong 2002).

Il y a plusieurs grands incendies d'origine humaine qui datent de l'ère postindustrielle. Certains, notamment le long de la côte orientale, sont probablement liés aux activités de défrichement des terres par les colons. D'autres

étaient sans doute, au départ, des feux de débris liés à l'exploitation forestière des années 1940 et 1950 et qui sont devenus incontrôlables, comme par exemple l'incendie majeur qui a ravagé près de 5 000 ha autour du lac Skidegate. Dalzell (1973) a rapporté qu'un gros feu s'est propagé de Masset jusqu'aux sources de la rivière Tlell vers 1840. On ignore l'origine de cet incendie, mais l'excellente forêt de seconde venue constituée de pruches occidentales *Tsuga heterophylla*, de thuyas géants *Thuja plicata*, d'épicéas de Sitka *Picea sitchensis* et de pins tordus *Pinus contorta* var. *contorta* qui s'y est établie est très différente de la forêt ancienne de thuyas et de pruches qui occupait les lieux à l'origine.

4. Insectes et maladies

Les espèces d'insectes et de champignons pathogènes sont restées, semble-t-il, essentiellement au même niveau d'impact que le niveau de référence de 1850, à quelques exceptions notables près, dont la récente invasion de la tordeuse à tête noire de l'épinette *Acleris gloverana* dans les jeunes forêts à présent très étendues des îles Graham et Moresby. Le puceron de l'épinette *Elatobium abietinum* a été observé pour la première fois sur Haïda Gwaii en 1961 (Engelstoft et Bland 2002). Plusieurs épidémies sont survenues depuis lors, provoquant la défoliation, voire parfois la mort de l'épicéa de Sitka, surtout le long de la côte orientale des îles.

5. Incidences de l'exploitation forestière

5.1 Forêts

Les perturbations les plus importantes et les plus immédiatement perceptibles dans les forêts de l'intérieur des terres ont été occasionnées par l'exploitation forestière. Ce sont les défrichements, la coupe du bois de chauffage, le bucheronnage manuel, le débardage par câble, et, enfin et surtout, les coupes à blanc industrielles. L'exploitation forestière a eu de nombreuses incidences graves sur l'environnement – l'hydrologie, les poissons, la faune terrestre ou la stabilité des pentes – ainsi que d'énormes impacts visuels. Dans l'ensemble, cependant, l'exploitation forestière n'a pas modifié de façon permanente ou substantielle (à l'échelle du paysage) la composition en espèces végétales des forêts de Haïda Gwaii. Après coupe, les forêts se sont regénérées rapidement, la succession secondaire étant essentiellement composée des mêmes espèces que celles qui se trouvaient déjà dans la forêt d'origine, mais dans des proportions assez différentes. Les quelques feux importants liés au nettoyage des coupes des années 1940 et 1950 ne semblent pas avoir engendré autre chose que les mêmes peuplements dominants de conifères jeunes et denses qui occupaient les lieux à l'origine, à l'exception de certains peuplements d'espèces pionnières, comme l'aulne rouge *Alnus rubra* et la ronce élégante *Rubus spectabilis*. Cependant, ces espèces elles aussi font partie de la succession primaire (Smith *et al.* 1986) et s'établissent naturellement en cas d'exposition du sol minéral ou du matériau originel ou de la roche mère.

Nul doute que l'exploitation mécanisée à ses débuts, à une époque où les ruisseaux étaient vus comme des chemins de débardage et les « ressources forestières non ligneuses » comme un non-concept, a causé beaucoup d'érosion et déclenché de nombreuses successions végétales dominées par l'aulne rouge et des arbustes à feuilles caduques. La coupe à blanc classique (qui est pratiquée sur Haïda Gwaii depuis 1940 environ) et notamment la construction d'un réseau dense de routes forestières entraînent inévitablement des glissements de terrain et exacerbent les inondations. Les mouvements de masse (glissements de terrain, torrents et coulées de débris, effondrements-coulées de terrain, rupture du substrat rocheux) et les changements de courants sont, et continueront à être, des processus géomorphiques dominants sur Haïda Gwaii spécialement en terrain montagneux (Clague 1989). Les pentes abruptes des chaînes de la Reine-Charlotte et du plateau de Skidegate sont essentiellement instables. L'exploitation de telles pentes (qui abritent souvent de peuplements exceptionnels d'arbres) pose toujours problème et accélère le rythme d'érosion des sols et la modification de la structure fluviale ou des processus en aval (Hogan 1986; Banner *et al.* 1989). Par contre, l'exploitation forestière à basse altitude ne cause plus aujourd'hui une forte exposition de substrats minéraux.

À priori, la régénération des forêts ne devrait pas poser de problème, sauf en cas de broutage par les cerfs, en particulier pour les thuyas. Il serait quasi impossible d'empêcher les arbres de pousser sur la majeure partie de Haïda Gwaii, et les pruches occidentales s'établissent sur la plupart des sites exploités. Les espèces de bryophytes épixyles (qui poussent sur du bois en décomposition) ne semblent pas avoir trop souffert, encore une fois à l'échelle du paysage. On trouve encore beaucoup de débris ligneux (y compris des débris de grosse dimension) et divers micro-habitats dans la forêt de seconde venue, essentiellement parce que les forêts coupées sont aujourd'hui encore surtout des forêts anciennes riches en bois mort et que beaucoup de rebuts sont laissés sur le terrain.

La principale incidence écologique de l'exploitation forestière est l'énorme changement, essentiellement une inversion, de la répartition des classes d'âge des forêts dans le paysage. De grandes superficies – des dizaines de milliers d'hectares, notamment dans le centre fortement boisé du plateau de Skidegate – à lorigine couvertes à plus de 90 % de forêts anciennes (vieilles de 250 ans et plus, souvent de 500 ans et plus) sont aujourd'hui occupées à 90 % par des forêts jeunes (moins de 50 ans). Les forêts jeunes demeurent des forêts, mais elles diffèrent beaucoup des forêts anciennes, tant sur les plans structurel que fonctionnel, et en tant qu'habitats pour d'autres organismes (Lertzman *et al.* 1997; Carey 1998). La coexistence de forêts de tous types et de toutes classes d'âge est essentielle au maintien de la diversité de tous les groupes d'organismes, des microbes aux mammifères. Cependant, dans les forêts primaires pluviales tempérées les éléments de

la biodiversité associés aux forêts anciennes ou de succession tardive jouent un rôle primordial. La conversion à grande échelle de ces forêts anciennes en forêts de production exploitées tous les 60 à 80 ans a de grandes incidences sur les éléments typiques des derniers stades de la succession. Certains groupes d'organismes (p.ex les invertébrés spécialistes du couvert forestier, les lichens et les bryophytes épiphytes, les épixyles) sont plus sensibles à ces incidences que ne le sont d'autres groupes généralistes et vagiles (p.ex. la plupart des vertébrés). Sur Haïda Gwaii, l'exploitation forestière industrielle à grande échelle n'existe pas depuis assez longtemps pour que ces incidences se manifestent pleinement, et la plupart de celles-ci n'ont été que peu étudiées ou suivies. Je pense qu'à long terme la foresterie classique à courte rotation associée au rythme actuel de coupe, occasionnera un appauvrissement encore plus important de la faune et de la flore indigènes, accompagnée d'un accroissement des espèces introduites et des espèces indigènes généralistes.

5.2 Végétation non forestière

L'exploitation forestière a modifié indirectement, mais sensiblement, deux types de végétation maritime. Les plages et leur végétation dont la dynamique est intimement liée à la quantité de bois flotté qui s'y échoue. Le bois flotté a sans aucun doute toujours été présent sur ces plages, mais les quantités ont fortement augmenté avec l'exploitation industrielle des forêts qui stocke le bois en radeaux ou le transporte par flottage sur les rivières, et qui de surcroît accélère l'érosion le long des cours d'eau (voir Maser *et al.* 1988). Le bois flotté échoué crée un rempart en avant des plages, l'étendue de la zone avec du bois flotté augmente avec le temps et, comme l'accrétion se fait du côté de la mer, elle agrandit de ce fait la zone à demi stabilisée et l'habitat dont disposent les plantes colonisatrices, indigènes et introduites.

Les activités liées à l'exploitation forestière, notamment le stockage en radeau de flottage, l'établissement de camps flottants, les déversements d'hydrocarbures, les dépôts d'écorces et de troncs ou l'action mécanique des billes, ont endommagé certains marais littoraux, particulièrement dans les baies abritées. Les communautés infratidales, notamment les lits de zostère *Zostera marina*, ont probablement été les plus touchées.

Dans les deux types de végétation, le broutement du bétail et des cerfs introduits a de surcroît favorisé la colonisation par des espèces envahissantes.

6. Incidences des mammifères introduits, en particulier du cerf

6.1 Observations historiques

Le géologue G.M. Dawson a cartographié les îles en 1878 et a même collecté des plantes. C'était un naturaliste exceptionnel et un fin observateur, mais il ne s'est malheureusement pas beaucoup étendu (Cole et Lockner 1989) sur l'état de la végétation du sous-bois à cette époque où le cerf était absent. La plupart des premiers explorateurs et scientifiques, comme F. Boas et C.F. Newcombe, n'ont, eux aussi, que peu consigné d'observations sur la densité ou l'abondance relative des plantes, à l'exclusion des arbres. Même Calder et Taylor (1968) ont très peu fait mention des répercussions de la présence des cerfs, notant leur broutement intensif de la végétation maritime et l'absence de strate arbustive continue du sous-bois ou de couvert de plantes herbacées dans les forêts de l'intérieur. Ils ont toutefois observé que « le broutement intensif des jeunes pousses de thuyas géants par les cerfs empêchait le développement de cette espèce dans toutes les régions étudiées. »

Certains des premiers forestiers ont toutefois consigné des observations révélatrices sur l'état du sous-bois. Dans un inventaire des forêts de pruches occidentales, d'épicéas de Sitka et de thuyas géants effectué dans le nord-est de l'île Moresby, Gregg (1923), notait que « le sous-bois était en général très dense, les principales espèces étant la gaulthérie Shallon [*Gaultheria shallon*], l'airelle [*Vaccinium parvifolium*] et l'aralie épineuse [*Oplopanax horridus*].

Hopkinson (1931) remarquait que : « la croissance luxuriante de la végétation est très frappante dans les îles de la Reine-Charlotte. Les forêts sont une jungle et pour les traverser il faut en de nombreux endroits se frayer un chemin dans un sous-bois composé d'airelles rouges [*Vaccinium parvifolium*], d'airelles de l'Alaska [*V. alaskaense*], de framboisiers noirs [*Rubus parviflorus*], de ronces élégantes, de gaulthéries Shallon et d'aralies épineuses qui atteignent huit à dix pieds de haut... Il y a de magnifiques fougères en abondance... Le lysichiton [*Lysichiton americanum*], dont les feuilles ont trois ou quatre pieds de long, est une autre plante digne de mention qui pousse dans le muskeg... »

Un autre arpenteur (Hall 1937) a noté que : « les seuls grands obstacles à la régénération naturelle semblent être les accumulations de bois mort, et un sous-bois dense de gaulthérie Shallon et d'autres arbustes à baies. La gaulthérie Shallon atteint dix pieds de haut et forme un couvert continu » [trad.]. Hall a noté que des ronces élégantes de deux mètres de haut, mélangées à des gaulthéries Shallon et à des aralies épineuses occupaient les parties humides, notamment les pentes mal drainées et les lits de cours d'eau. Ailleurs les lits de cours d'eau étaient occupés par un couvert continu d'aralies épineuses de trois mètres de haut. Il notait également que les forêts immatures « renfermaient toutes des pruches, des épicéas et des thuyas en proportions variables [mais que] les thuyas dominaient dans les peuplements jeunes ».

Dans les années 1950, les biologistes ont aussi observé des incidences sur la faune. McTaggart-Cowan (1951) a consigné les observations de résidents locaux qui relataient que le cours inférieur de la rivière Tlell était jadis bordé d'un épais sous-bois de ronces élégantes, que le cours inférieur du ruisseau Gold avait déjà été bordé de gaulthéries Shallon et que « le lysichiton avait été abondant à une époque, mais avait disparu ». Robinson (1957) avait observé que « les zones où des restes de coupes avaient été brûlés se distinguaient des brûlis de l'île de Vancouver par la présence d'une grande quantité de graminées et par l'absence remarquable d'espèces arbustives et à feuilles caduques sans qu'on sache si cet état de choses est influencé par les cerfs. Le fait que les *Vaccinium* spp. et les thuyas

géants qui poussent dans ces brûlis soient fortement broutés, donne toutefois à penser que les cerfs influencent l'association végétale ».

Le tableau qui se dégage de ces récits est celui d'une incidence croissante du cerf sur la végétation, mais d'une incidence qui, même pendant les années 1960 et au début des années 1970, n'était pas encore considérée comme exceptionnelle ou majeure, sauf peut-être pour ce qui est du thuya géant.

6.2 Observations récentes (modernes)

Les écologues forestiers ont commencé l'échantillonnage extensif de la végétation et des sols de Haïda Gwaii à la fin des années 1970. Ils ont vite conclu que le broutage des cerfs introduits avait considérablement modifié la végétation des îles (Pojar *et al.* 1980; Pojar et Banner 1984; Banner *et al.* 1989; Pojar 1999). Leurs conclusions ont été corroborées par les travaux récents de J.-L. Martin et collaborateurs et de la Laskeek Bay Conservation Society (p. ex. Daufresne et Martin 1997; Martin et Daufresne 1999; Engelstoft 2001; Vila *et al.* 2001; Engelstoft le présent volume; Stockton le présent volume).

6.2.1 Forêts de l'intérieur

Le broutage excessif des cerfs introduits a de toute évidence modifié la structure de la végétation forestière et, pour ainsi dire, éliminé ou considérablement réduit les espèces de prédilection du cerf (Pojar *et al.* 1980; Pojar et Banner 1984; Pojar 1999). Il a gravement appauvri, voire éliminé, la régénération des thuyas géants dans de nombreuses forêts anciennes et dans les sites exploités (Bennett 1996; Martin et Baltzinger 2002). Le cyprès jaune a souffert lui aussi, surtout dans les forêts d'altitude, mais pas autant, dans l'ensemble, que le thuya géant. Les cerfs ont moins affecté l'épicéa de Sitka mais peuvent, localement, fortement retarder sa repousse (Vila *et al.* 2001; Vila et Martin le présent volume). L'essence la moins touchée dans l'ensemble est la pruche occidentale.

La strate arbustive et la strate herbacée de la plupart des forêts de Haïda Gwaii ont considérablement diminué. Entre autres arbustes, les cerfs ont beaucoup brouté les airelles et les myrtilles [*Vaccinium* spp.], la menziézie ferrugineuse *Menziesia ferruginea*, la gaulthérie Shallon et la ronce élégante. La quasi-élimination de la strate arbustive est particulièrement caractéristique (Stockton le présent volume). Or la forêt tempérée du nord-ouest est fondamentalement un système constitué par l'association de conifères, d'éricacées arbustives et de mousses (Pojar *et al.* 1997) dans lequel les mycorrhizes (y compris les mycorrhizes érichoïdes) jouent un rôle nutritif essentiel. Outre les modifications structurelles évidentes, l'élimination des éricacées arbustives et de leurs mycorrhizes pourrait donc avoir des conséquences fonctionnelles majeures dans ces forêts.

Les cerfs ont aussi appauvri les peuplements de fougères (fougère femelle *Athyrium filix-femina*, *Dryopteris assimilis*, dryoptéride disjointe *Gymnocarpium dryopteris*, blechnum commun *Blechnum spicant* et polystic *Polystichum munitum*) ainsi que d'autres dicotylédones herbacées côtières caractéristiques, comme les streptopes *Streptopus amplexifolius* et *S. lanceolatus*, le cornouiller du Canada *Cornus canadensis* et le framboisier rampant *Rubus pedatus*. Le tableau 1 résume les incidences sur les forêts anciennes zonales ou « moyennes » de l'abroutissement sur Haïda Gwaii.

D'aucuns ont critiqué l'hypothèse selon laquelle le cerf pourrait avoir un effet déstabilisateur sur les pentes abruptes du fait de l'élimination des arbustes et de la décomposition et du non-remplacement de leurs racines (Pojar *et al.* 1980). Ils considéraient cette hypothèse comme une tactique de diversion destinée à détourner l'attention des effets de la coupe à blanc. Je crois néanmoins que cette déstabilisation s'est vraiment produite. Même dans les forêts anciennes intactes les glissements de terrains à petite échelle sont devenus fréquents lorsque la pente est marquée (voir aussi Johnson et Wilcock 1998). La réponse des bryophytes à cette situation semble être un accroissement de l'abondance des mousses caractéristiques des substrats minéraux et des surfaces récemment perturbées (espèces du groupe du polytric – genres *Pogonatum*, *Polytrichum* et *Atrichum*, plus particulièrement) au détriment des mousses qui forment une trame, comme le rhytidiadelphe *Rhytidiadelphus loreus* et l'hypne éclatante *Hylocomium splendens* et constituent d'épais tapis sur les sols non perturbés des forêts anciennes.

Les effets de l'abroutissement sur la végétation du sous-bois sont particulièrement évidents dans les sites alluvionnaires et bien drainés plus riches et productifs, ainsi que dans les forêts zonales. Le tableau 2 montre l'incidence manifeste de l'abroutissement sur les plantes herbacées et les arbustes typiques des forêts des plaines innondables de

Tableau 1
Valeur de la proéminence (couverture moyenne × racine carrée de la fréquence) d'arbustes et de plantes herbacées typiques dans des placettes de 20 × 20 m dans les forêts zonales de Haïda Gwaii et de la partie septentrionale des côtes de la Colombie-Britannique

Espèces	Haïda Gwaii $n = 69$	Partie septentrionale des côtes de la Colombie-Britannique $n = 48$
Arbustes		
Airelle rouge *Vaccinium parvifolium*	25	33
Airelle de l'Alaska *Vaccinium alaskaense*	20	330
Airelle à feuilles ovées *Vaccinium ovalifolium*	5	62
Menziézie ferrugineuse *Menziesia ferruginea*	7	46
Plantes herbacées		
Blechnum commun *Blechnum spicant*	18	38
Dryopteris assimilis	2	26
Streptope rose *Streptopus lanceolatus*	2	32
Streptope à feuilles embrassantes *Streptopus amplexifolius*	2	8
Cornouiller du Canada *Cornus canadensis*	1	36
Framboisier rampant *Rubus pedatus*	1	53

Tableau 2
Valeur de la proéminence (couverture moyenne × racine carrée de la fréquence) d'arbustes et de plantes herbacées typiques dans des placettes de 20 × 20 m dans les forêts alluviales d'épicéas de Sitka de Haïda Gwaii et de la partie septentrionale des côtes de la Colombie-Britannique

Espèces	Haïda Gwaii $n = 15$	Partie septentrionale des côtes de la Colombie-Britannique $n = 12$
Arbustes		
Aralie épineuse *Oplopanax horridus*	2	260
Ronce élégante *Rubus spectabilis*	3	109
Airelle de l'Alaska *Vaccinium alaskaense*	4	74
Airelle à feuilles ovées *Vaccinium ovalifolium*	11	33
Groseillier à bractées *Ribes bracteosum*	1	42
Plantes herbacées		
Tiarelle trifoliée *Tiarella trifoliata*	5	69
Streptope rose *Streptopus lanceolatus*	4	91
Streptope à feuilles embrassantes *Streptopus amplexifolius*	2	8
Maïanthème de l'Ouest *Maianthemum dilatatum*	4	35
Comouiller du Canada *Cornus canadensis*	1	69
Lysichiton *Lysichiton americanus*	1	31
Framboisier rampant *Rubus pedatus*	1	69
Trisetum canescens	36	1
Autres graminées[a]	117	–
Dryoptéride disjointe *Gymnocarpium dryopteris*	25	95
Blechnum commun *Blechnum spicant*	4	16
Fougère femelle *Athyrium filix-femina*	9	43
Dryopteris assimilis	4	25

[a] *Elymus hirsutus, Melica subulata, Festuca subulata, Calamagrostis nutkaensis.*

Haïda Gwaii. Par rapport à des sites de la côte continentale voisine, on observe une diminution importante de l'abondance de la ronce élégante, de l'aralie épineuse, de la fougère femelle, de la dryoptéride disjointe et du lysichiton, ainsi que l'augmentation importante de la couverture herbacée. On observe donc aujourd'hui des différences remarquables entre le sous-bois des forêts anciennes de Haïda Gwaii et celui de forêts comparables du nord de la partie continentale de la C.-B. ou du nord de l'île de Vancouver.

Ces données et ces observations, ajoutées à celles provenant de milliers de relevés (placettes échantillons) effectués au cours des 30 dernières années dans les forêts côtières de Colombie-Britannique, nous fournissent la preuve indirecte que les forêts de Haïda Gwaii ont changé considérablement au cours des 100 dernières années et que l'essentiel de ce changement (du moins eu égard à la végétation du sous-bois) est dû au cerf.

6.2.2 Végétation maritime

Les communautés végétales littorales ont été soumises au broutage intensif du cerf, d'une part parce que lors des hivers rudes et enneigés cet herbivore se trouve obligé de fréquenter les zones intertidales, et d'autre part parce que ces habitats lui procurent de tout temps une quantité appréciable de fourrage. Comme il le fait ailleurs, le cerf consomme surtout des arbustes (*Vaccinium* spp., gaulthérie Shallon, framboisier noir *Rubus parviflorus*, ronce élégante, saule de Scouler *Salix scouleriana*, symphorine blanche *Symphoricarpos albus*, chèvrefeuille à involutes *Lonicera involucrata* et pommier du Pacifique *Malus fusca*), de jeunes arbres (même de jeunes épicéas de Sitka et de jeunes pruches occidentales), des fougères et des dicotylédones herbacées, en particulier les liliacées. La végétation littorale a par conséquent été beaucoup modifiée. L'absence de plantes herbacées en fleurs au printemps sur les littoraux rocailleux est particulièrement remarquable. Dans ces sites une abondance de fritillaires du Kamchatka *Fritillaria camschatcensis*, de potentilles villeuses *Potentilla villosa*, de *Plectritis congesta*, de mimules ponctués *Mimulus guttatus*, de *Claytonia sibirica*, de gyroselles pauciflores *Dodecatheon pulchellum*, de *Prenanthes alata*, d'ancolies gracieuses *Aquilegia formosa*, de renoncules d'Occident *Ranunculus occidentalis*, de maïanthèmes du Canada, de campanules à feuilles rondes *Campanula rotundifolia*, de castillégies de l'Unalaska *Castilleja unalaschcensis* et de lupins de Nootka *Lupinus nootkatensis*, notamment, s'offrait à la vue avant l'arrivée des cerfs (voir Stockton le présent volume). Les effectifs des plantes indigènes ayant diminué, ceux des espèces introduites ont considérablement augmenté dans ces habitants, surtout près des établissements et le long des routes. Plusieurs graminées (canche caryophyllée et canche précoce, brome mou *Bromus hordeaceus*, flouve odorante *Anthoxanthum odoratum*, houlque laineuse) et de nombreuses dicotylédones herbacées, comme le céraiste vulgaire, l'oreille de chat, la pâquerette, le laiteron potager *Sonchus oleraceus*, le plantain lancéolé, la renoncule âcre, le rumex petite-oseille et le trèfle rampant *Trifolium repens*, comptent parmi les espèces envahissantes.

Bien que les cerfs, et par endroits, le bétail broutent abondamment la végétation des marais littoraux, ces zones de battement des marées ne semblent pas avoir été aussi gravement touchées que les communautés de l'intérieur, probablement parce que la plupart des espèces ont des rhizomes souterrains et sont adaptées au broutage des ours, des oies et des cerfs.

6.2.3 Végétation des zones humides

Les zones humides d'eau douce comptent parmi les écosystèmes les plus remarquables de Haïda Gwaii. Le castor introduit a modifié certaines de ces zones, plus particulièrement dans les basses-terres de l'île Graham, où il a été introduit en premier. Certains marécages ont été inondés, tout comme certaines terres forestières avoisinantes. En théorie, l'inondation tue les arbres et la zone humide créée se transforme petit à petit en étendue d'eau libre peu profonde ou, à la longue, en tourbière surélevées ou en marais. Les castors auraient, d'après certains observateurs, éliminé les pommiers du Pacifique qui bordaient certaines zones humides ouvertes, comme c'est le cas au lac Mayer. Le broutage des cerfs a quant à lui considérablement réduit les effectifs de certaines espèces caractéristiques des forêts tourbeuses et marécageuses, comme le lysichiton, la ronce élégante, le blechnum

commun et d'autres fougères ainsi que ceux des jeunes thuyas géants et des jeunes cyprès jaunes. Le lysichiton, une plante robuste du sous-bois que l'on trouve dans la plupart des marais côtiers de la Colombie-Britannique, est remarquablement absent ou très chétif.

6.2.4 Végétation de haute altitude

Le broutage du cerf semble avoir eu moins d'incidence en haute altitude, mais son effet semble s'être accru ou être devenu plus évident au fil des 25 années au cours desquelles nous l'avons suivi. L'abroutissement constitue une menace importante pour les espèces rares et endémiques de plantes vasculaires, dont la majorité ne croissent ou n'abondent qu'en haute altitude. Certaines zones alpines et subalpines particulières abritent une grande diversité de plantes vasculaires, comme le lac Takakia et les environs du mont La Pérouse et du mont De la Touche. L'impact qu'a eu la chèvre des rocheuses *Oreamnos americanus*, sur la végétation de haute altitude et les plantes rares et endémiques du parc national Olympic, dans l'État de Washington, ou ce mammifère a apparemment été introduit, devrait être considéré comme un avertissement malgré les équivoques qui subsistent (Lyman 1994; Hutchins 1995).

Il y a plus de 20 ans, nous avions émis l'hypothèse que « certaines espèces de plantes vasculaires rares sur les Charlotte deviendraient encore plus rares. D'autres espèces, dont la plupart des espèces montagnardes peu communes, si elles ne sont pas menacées dans l'immédiat par le cerf du fait de leur préférence pour les zones rocheuses et abruptes en haute altitude, risquent fort, avec le temps et une pression de plus en plus forte de cet herbivore, de se retrouver repoussées dans les micro-habitats les plus inaccessibles » (Pojar *et al.* 1980). Et effectivement, R.T. Ogilvie écrivait par la suite que « douze ans plus tard, ces prédictions se sont confirmées. Le nombre excessif de cerfs est la menace la plus grande pour la flore endémique et rare des îles de la Reine-Charlotte » (Ogilvie 1994).

En théorie, le changement climatique et la remontée de la limite des arbres qui devrait s'en suivre pourraient entraîner un déclin de l'étendue des zones alpines... à moins que Haïda Gwaii ne devienne davantage comme les îles Aléoutiennes, qui abritent une toundra hypermaritime même à basse altitude.

7. Conclusions

Ces introductions et invasions – par l'homme à l'époque postindustrielle, la coupe à blanc extensive et le cerf à queue noire, ont eu des conséquences nombreuses, graves et permanentes sur la végétation naturelle de Haïda Gwaii.

La colonisation par l'homme après 1850 a eu de nombreux effets directs et indirects, mais les incidences persistantes et écosystémiques sur la végétation sont surtout attribuables au déboisement, à la construction des routes et à l'introduction d'espèces envahissantes, lesquelles ont fini par dominer la végétation rudérale des habitats ouverts et perturbés. L'exploitation industrielle de la forêt a favorisé l'augmentation des glissements de terrain et les modifications de la morphologie des cours d'eau, ainsi que l'apparition subséquente d'une végétation typique des premiers stades de la succession. La coupe à blanc intensive a également considérablement modifié la répartition des classes d'âge des peuplements d'arbres dans de nombreux paysages exploités, de grandes superficies étant dorénavant couvertes de forêts jeunes, à la structure, à la composition en épiphyte et au sous-bois simplifiés. Le broutage intensif des cerfs introduits a beaucoup appauvri les couches arbustive et herbacée de ces forêts, retardé la régénération des arbres, notamment du thuya géant et du cyprès jaune, et joué un rôle dans le déclin démographique des thuyas et d'espèces végétales endémiques et géographiquement importantes.

Documents cités

Banner, A.; Pojar, J.; Schwab, J.W.; Trowbridge, R. 1989. Vegetation and soils of the Queen Charlotte Islands: recent impacts of development. Pages 261-279 *in* G.G.E. Scudder et N. Gessler (sous la dir. de), The outer shores. Queen Charlotte Islands Museum Press, Skidegate, C.-B.

Bennett, J. 1996. The effect of deer browsing on shrub and herbaceous plant growth and redcedar regeneration in Sewell Inlet, Queen Charlotte Islands. Report R8-5, F2421-20, Western Forest Products Ltd., Vancouver, C.-B.

Calder, J.A.; Taylor, R.L. 1968. Flora of the Queen Charlotte Islands. Part 1. Systematics of the vascular plants. Monographie 4, ministère de l'Agriculture, Ottawa, Ont., 659 p.

Carey, A.B. 1998. Ecological foundations of biodiversity: lessons from natural and managed forests of the Pacific Northwest. Northwest Sci. 72: 127-133.

Clague, J.J. 1989. Quaternary geology of the Queen Charlotte Islands. Pages 65-74 *in* G.G.E. Scudder et N. Gessler (sous la dir. de), The outer shores. Queen Charlotte Islands Museum Press, Skidegate, C.-B.

Cole, D.; Lockner, B. 1989. The journals of George M. Dawson: British Columbia, 1875-1878. Vol. 1 et 2. University of British Columbia Press, Vancouver, C.-B.

Dalzell, K.E. 1973. The Queen Charlotte Islands. Book 2: Of places and names. Cove Press, Prince Rupert, C.-B.

Daufresne, T.; Martin, J.-L. 1997. Changes in vegetation structure and diversity as a result of browsing by a large herbivore: the impact of introduced black-tailed deer in the primary forest of Haida Gwaii, B.C. Pages 2-27 *in* A.J. Gaston (sous la dir. de), Laskeek Bay Research 7. Laskeek Bay Conservation Society, Queen Charlotte City, C.-B.

Dorner, B.; Wong, C. 2002. Natural disturbance dynamics on the north coast. Rapport inédit, B.C. Ministry of Sustainable Resource Management, Smithers, C.-B. 49 p.

Engelstoft, C. 2001. Effects of Sitka black-tailed deer (*Odocoileus hemionus sitkensis*) on understory in old-growth forests on Haida Gwaii (Queen Charlotte Islands), British Columbia. Thèse de maîtrise en sciences, University of Victoria, Victoria, C.-B., 113 p.

Engelstoft, C.; Bland, L. 2002. Restoration priorities associated with introduced species impacts on Haida Gwaii/Queen Charlotte Islands: perspectives and strategies.

Rapport inédit, Council of the Haida Nation Forest Guardians/B.C. Ministry of Water, Land and Air Protection, Victoria, C.-B., 111 p.

Gregg, E.E. 1923. Cruise on Queen Charlotte Islands. Rapport inédit, B.C. Forest Service, Victoria, C.-B.

Hall, W. 1937. Moresby Forest: Survey and preliminary management plan. Survey No. R. 49, B.C. Forest Service, Victoria, C.-B.

Harris, A.S.; Farr, W.A. 1974. The forest ecosystem of southeast Alaska. 7. Forest ecology and timber management. General Technical Report PNW-25, Pacific Northwest Research Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture, Portland, Oregon, 109 p.

Hogan, D.L. 1986. Channel morphology of unlogged, logged, and debris torrented streams in the Queen Charlotte Islands. Land Management Report No. 49, B.C. Ministry of Forests, Victoria, C.-B., 94 p.

Hopkinson, A.D. 1931. A visit to the Queen Charlotte Islands. Empire For. 10: 20-36.

Hutchins, M. 1995. Olympic mountain goat controversy continues. Conserv. Biol. 9: 1324-1326.

Johnson, A.C.; Wilcock, P. 1998. Effect of root strength and soil saturation on hillslope stability in forests with natural cedar decline in headwater regions of southeast Alaska. Pages 381-387 *in* M.J. Haigh, J. Krecek, G.S. Rajwar, and M.P. Kilmartin (sous la dir. de), Headwaters: water resources and soil conservation. A.A. Balkema, Rotterdam.

Lertzman, K.; Spies, T.; Swanson, F. 1997. From ecosystem dynamics to ecosystem management. Pages 361-382 *in* P.K. Schoonmaker, B. von Hagen et E.C. Wolf (sous la dir. de), The rainforests of home: profile of a North American bioregion. Island Press, Washington, D.C.

Lyman, R.L. 1994. The Olympic mountain goat controversy: a different perspective. Conserv. Biol. 8: 898-901.

Mack, R.N.; Simberloff, D.; Lonsdale, W.M.; Evans, H.; Cout, M.; Bazzaz, F. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control. Issues in Ecology No. 5, Ecological Society of America, Washington, D.C., 20 p.

Martin, J.-L.; Baltzinger, C. 2002. Interaction among deer browsing, hunting, and tree regeneration. Can. J. For. Res. 32: 1254-1264.

Martin, J.-L.; Daufresne, T. 1999. Introduced species and their impacts on the forest ecosystem of Haida Gwaii. Pages 69-85 *in* G.G. Wiggins (sous la dir. de), Proceedings of the cedar symposium: growing western redcedar and yellow-cypress on the Queen Charlotte Islands/Haida Gwaii. B.C. Ministry of Forests / Canada – British Columbia South Moresby Forest Replacement Account, Victoria, C.-B.

Maser, C.; Tarrant, R.F.; Trappe, J.M.; Franklin, J.F. (sous la dir. de). 1988. From the forest to the sea: a story of fallen trees. General Technical Report PNW-GTR-229, Pacific Northwest Research Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture, Portland, Oregon.

McTaggart-Cowan, I. 1951. Report on the deer population of Graham Island, Q.C.I. Rapport inédit, B.C. Game Department, Victoria, C.-B.

Ogilvie, R.T. 1994. Rare and endemic vascular plants of Gwaii Haanas (South Moresby) Park, Queen Charlotte Islands, British Columbia. FRDA Report 214, Canada – British Columbia Partnership Agreement on Forest Resource Development, Victoria, C.-B.

Parminter, J. 1983. Fire history and fire ecology in the Prince Rupert Forest Region. Pages 135 *in* R.L. Trowbridge and A. Macadam (sous la dir. de), Prescribed fire-forest soils, proceedings of a symposium. Land Management Report No. 16, B.C. Ministry of Forests, Victoria, C.-B.

Pearson, W.J. 1968. A review and analysis of the fire history of the Queen Charlotte Islands. Rapport inédit présenté à l'Association of British Columbia Professional Foresters, Vancouver, C.-B., 49 p.

Pojar, J. 1999. The effects of deer browsing on the plant life of Haida Gwaii. Pages 90-98 *in* G.G. Wiggins (sous la dir. de), Proceedings of the cedar symposium: growing western redcedar and yellow-cypress on the Queen Charlotte Islands/Haida Gwaii. B.C. Ministry of Forests / Canada – British Columbia South Moresby Forest Replacement Account, Victoria, C.-B.

Pojar, J.; Banner, A. 1984. Old-growth forests and introduced black-tailed deer on the Queen Charlotte Islands, British Columbia. Pages 247-257 *in* W.R. Meehan, T.R. Merrell, Jr. et T.A. Hanley (sous la dir. de), Fish and wildlife relationships in old-growth forests. Acte d'un symposium tenu du 12 au 15 avril 1982, Juneau, Alaska. American Institute of Fishery Research Biologists, Bethesda, Maryland, 425 p.

Pojar, J.; Lewis, T.; Roemer, H.; Wilford, D.J. 1980. Relationships between introduced black-tailed deer and the plant life of the Queen Charlotte Islands, British Columbia. Rapport inédit, B.C. Ministry of Forests, Smithers, C.-B. 63 p.

Pojar, J.; Klinka, K.; Meidinger, D.V.; Krestov, P.; Britton, G. 1997. Ericaceae (especially *Vaccinium*) in the forests of British Columbia: convergence, divergence, disturbance. Article présenté au 40e symposium annuel de l'Association internationale pour l'étude de la végétation, 18 au 22 août, Ceske Budejovice, République tchèque.

Pojar, J.; Rowan, C.; MacKinnon, A.; Coates, D.; LePage, P. 1999. Silvicultural options in the Central Coast. B.C. Environment and Land Use Committee, Victoria, C.-B., 97 p.

Robinson, D.J. 1957. Status of certain animals and birds of the Queen Charlotte Islands, March 15–22, 1957. Rapport inédit, B.C. Game Department, Nanaimo, C.-B.

Sakai, A.K.; Allendorf, F.W.; Holt, J.S.; Lodge, D.M.; Molofsky, J.; With, K.A.; Baughman, S.; Cabin, R.J.; Cohen, J.E.; Ellstrand, N.C.; McCauley, D.E.; O'Neil, P.; Parker, I.M.; Thompson, J.N.; Weller, S.G. 2001. The population biology of invasive species. Annu. Rev. Ecol. Syst. 32: 305-332.

Seabloom, E.W.; Wiedemann, A.M. 1994. Distribution and effects of *Ammophila breviligulata* Fern. (American beachgrass) on the foredunes of the Washington coast. J. Coastal Res. 10: 178-188.

Smith, R.B.; Commandeur, P.R.; Ryan, M.W. 1986. Soils, vegetation, and forest growth on landslides and surrounding logged and old-growth areas on the Queen Charlotte Islands. Land Management Report No. 41, B.C. Ministry of Forests, Victoria, C.-B., 95 p.

Vila, B.; Guibal, F.; Martin, J.-L. 2001. Impact of browsing on forest in Haida Gwaii: a dendro-ecological approach. Pages 62-73 *in* A.J. Gaston (sous la dir. de), Laskeek Bay Research 10. Laskeek Bay Conservation Society, Queen Charlotte City, C.-B.

Écologie du cerf à queue noire dans les milieux côtiers septentrionaux

Michael P. Gillingham

Résumé

Cet article fait le point sur l'écologie du cerf à queue noire dans différents milieux. Il met l'accent sur les aspects de leur écologie qui éclairent les conséquences de l'introduction du cerf à queue noire de Sitka *Odocoileus hemionus sitkensis* sur Haïda Gwaii (îles de la Reine-Charlotte, Colombie-Britannique). D'une manière générale, il souligne l'adaptabilité de cette espèce dans différents environnements. Je commencerai par résumer le statut taxonomique de la sous-espèce *Odocoileus hemionus* que l'on trouve en Colombie-Britannique, puis passerai brièvement en revue la situation actuelle de ces populations ainsi que les facteurs qui influencent leur abondance locale, tels que leurs paramètres démographiques, la prédation, la qualité du couvert ou de l'habitat, les patrons de déplacement et les caractéristiques de leur écologie. Les cerfs à queue noire de la côte du Pacifique sont limités en terme de ressource énergétique disponible, si bien que leur flexibilité alimentaire et physiologique est essentielle à leur survie dans les forêts tempérées côtières. Ils tirent parti de plusieurs espèces végétales, du changement saisonnier de la composition en espèces végétales ainsi que de la variété d'habitats disponibles. En été, ils consomment des plantes très nutritives qui leur permettent de récupérer leur masse corporelle, laquelle sera perdue au cours de l'hiver du fait d'une disponibilité alimentaire redevenue insuffisante par rapport à leurs besoins quotidiens en calories. Dans le cas des biches, la dépense énergétique est maximale au cours de la gestation et durant la lactation. Cette dernière coïncide avec le pic d'abondance alimentaire engendré par la repousse de la végétation au printemps. Le cerf à queue noire de Sitka a un impact important sur son environnement du fait de l'importance de ses prélèvements sur la végétation non ligneuse durant la saison de croissance et sur la végétation ligneuse durant l'hiver. À long terme, le prélèvement des organes de fructification ou de stockage peut nuire à la survie des plantes, et, si le phénomène perdure, nuire à la diversité de la forêt. D'une manière générale, les effets de l'abroutissement par les cerfs varient en fonction de leur nombre et de leur densité sur un territoire donné, et en fonction de l'aptitude des plantes à se défendre ou à se reconstituer après abroutissement.

1. Introduction

Le cerf à queue noire de Sitka *Odocoileus hemionus sitkensis* est un élément important dans les forêts des côtes du nord de la Colombie-Britannique et du sud-est de l'Alaska, tant du point de vue de la conservation des ressources biologiques, que du développement économique et culturel (Hanley 1993). Beaucoup de choses ont été écrites à propos de la biologie de ce cerf (p. ex. McTaggart-Cowan 1945; Klein 1965; Wallmo et Schoen 1979; Schoen *et al.* 1981; Wallmo 1981a; Hanley 1984; Parker *et al.* 1999) et sur son importance pour les humains (p. ex. Nelson 1997). Les écrits concernant l'écologie et la gestion du cerf à queue noire de Colombie *Odocoileus hemionus columbianus* sont encore plus abondants (p. ex. Bunnell *et al.* 1978; Wallmo 1981a; Nyberg *et al.* 1989; Kie *et al.* 2002). Il est, de ce fait, impossible de présenter une analyse complète et concise de l'écologie de ces cerfs dans les milieux côtiers septentrionaux. Je me limiterai donc aux aspects de l'écologie du cerf à queue noire de Sitka (en le comparant à l'écologie des autres sous-espèces de cerf à queue noire) qui soulignent la capacité d'adaptation de cette sous-espèce à une large gamme d'environnements. Une fois cette capacité d'adaptation mieux comprise nous devrions pouvoir mieux appréhender l'impact que le cerf à queue noire a eu sur Haïda Gwaii depuis son introduction, un des objectifs du présent volume.

Je commencerai par résumer la taxonomie et la répartition de la sous-espèce que l'on trouve sur Haïda Gwaii et sur les côtes du nord de la Colombie-Britannique et du sud-est de l'Alaska. J'examinerai ensuite les principaux facteurs ayant une incidence sur la dynamique de ses populations, à commencer par la démographie et la régulation des populations en présence et en l'absence de prédateurs. En me basant principalement sur des données concernant le cerf à queue noire de Sitka recueillies sur une période continue de deux ans et demi (voir Parker *et al.* 1993, 1996, 1999; Gillingham *et al.* 1997), j'examinerai la nutrition et le régime alimentaire de cette sous-espèce et je mettrai en évidence certaines des interactions entre ces cerfs et leurs milieux, ce qui devrait nous aider à comprendre leur succès depuis leur introduction sur Haïda Gwaii.

2. Taxonomie et aire de répartition

L'espèce cerf-mulet *Odocoileus hemionus* prise dans son ensemble a une vaste répartition et une grande adaptabilité. Ses sous-espèces sont disséminées dans divers habitats, des forêts côtières humides de l'Alaska et de la Colombie-Britannique jusqu'aux milieux désertiques arides et de la forêt boréale du Yukon jusqu'aux forêts arbustives semi-désertiques de l'intérieur dans le nord du Mexique (voir Wallmo 1981b pour une revue détaillée). Entre 7 et 13 sous-espèces ont été reconnues par les taxonomistes (p. ex. McTaggart-Cowan 1956; Wallmo 1981b) nombre qui varie en fonction de l'importance accordée au chevauchement des sous-espèces. Plus récemment, Krausmann (1994) a reconnu dix sous-espèces de *Odocoileus hemionus* distribuées de l'Alaska jusqu'au centre du Mexique.

En Colombie-Britannique, on distingue trois sous-espèces de cerfs-mulets, bien que dans certains secteurs, les aires de répartition de ces sous-espèces se chevauchent (voir Shackleton 1999). Le cerf-mulet des Rocheuses *Odocoileus hemionus hemionus* se rencontre essentiellement à l'est de la chaîne côtière et presque partout dans l'intérieur de la province où il tend à préférer les zones boisées ouvertes ou les forêts bordant des clairières (Shackleton 1999). Dans la région côtière les deux autres sous-espèces, le cerf à queue noire de Colombie et le cerf à queue noire de Sitka, habitent les forêts denses ainsi que des habitats plus ouverts tels que les bords de cours d'eau ou les premiers stades de succession forestière. Les deux sous-espèces tirent avantage du dense couvert forestier. Sur le terrain, elles sont difficiles à distinguer l'une de l'autre, en particulier dans les secteurs où leurs aires de répartition se chevauchent. On trouve le cerf à queue noire de Colombie sur l'île de Vancouver (Shackleton 1999), sur la plupart des petites îles voisines et sur les versants occidentaux de la chaîne côtière jusque vers le fjord de Rivers, où il commence à se mêler avec le cerf à queue noire de Sitka, une sous-espèce plus septentrionale que l'on trouve depuis le nord du fjord Rivers jusqu'à la passe Portland (Shackleton 1999), où sa distribution devient discontinue. Comme l'explique en détail le présent volume, dès les années 1870, le cerf à queue noire de Sitka a été introduit à plusieurs reprises sur certaines des îles de Haïda Gwaii afin de fournir du gibier aux collectivités locales. Il est aujourd'hui abondant sur les îles principales de l'archipel et il a colonisé toutes les îles à l'exception des plus petites et des plus isolées (Martin et Daufresne 1999). Tout au long de cet article, j'utiliserai le nom commun de « cerf-mulet » lorsque je me référerai aux travaux effectués sur *O. h. hemionus*. Lorsque je parlerai de façon générique de cerf à queue noire, c'est au cerf à queue noire de Colombie (*O. h. columbianus*) et au cerf de Sitka (*O. h. sitkensis*), que je ferai référence, à l'instar de Wallmo (1981a).

3. Situation de la population

Ces dernières années, les populations de cerfs-mulets et de cerfs à queue noire ont diminué dans un grand nombre de régions de l'ouest des États-Unis et du Canada. La prédation a souvent été avancée comme une explication possible (voir la revue de Ballard *et al.* 2001). L'impact des prédateurs est cependant confondu avec d'autres facteurs tels que la capacité de charge de l'habitat, le climat, les modes d'exploitation par l'homme et les modifications des milieux (Ballard *et al.* 2001). Conformément à la tendance générale, les populations de cerfs à queue noire de l'île de Vancouver ont décliné tout au long des deux dernières décennies (B.C. Ministry of Environment, Lands, and Parks 2001). Pendant l'hiver rigoureux de 1968-1969 pas moins de 100 000 cerfs sont morts de faim sur l'île de Vancouver.

Les estimations des populations de cerfs des régions côtières de Colombie-Britannique sont approximatives. C'est la difficulté à dénombrer cette espèce qui explique, selon Sharpe (1999), l'absence de données quantitatives sur le nombre de cerfs à queue noire de Sitka présents sur Haïda Gwaii. Néanmoins, des estimations datant de 1997 (Shackleton 1999), suggèrent qu'il y aurait en Colombie-Britannique (population du continent et de Haïda Gwaii comprises) plus de 65 000 cerfs à queue noire de Sitka. Martin et Baltzinger (2002) quant à eux suggèrent qu'il y aurait au moins 113 000 individus rien que sur Haïda Gwaii. Selon d'autres sources, les populations de cerfs-mulets et de cerfs à queue noire de Colombie-Britannique diminueraient actuellement dans 31 % de leur aire de répartition historique (surtout sur l'île de Vancouver; B.C. Ministry of Environment, Lands, and Parks 2001), mais que les populations de cerfs à queue noire de Sitka des régions côtières de Colombie-Britannique et de Haïda Gwaii, seraient « stables » (B.C. Ministry of Environment, Lands, and Parks 2001).

4. Démographie et régulation de la population

Comme pour la plupart des espèces de cervidés, les effectifs de cerfs à queue noire de Sitka peuvent augmenter rapidement. En général, les femelles ne se reproduisent pas avant leur deuxième année, bien que des cas aient été observés dès la première année (p. ex. McCullough 1997; K.L. Parker et M.P. Gillingham, données inédites). Après la première reproduction, les biches se reproduisent en général une fois par an, et ce, tout au long de leur vie, dont la durée approximative est de dix ans. En général, les faons naissent au début de juin et pèsent environ 3 kg à la naissance. Bien qu'il existe peu de données à ce sujet, il semblerait que les taux de reproduction soient plus élevés sur Haïda Gwaii qu'ailleurs. Sharpe (1999), a suggéré que, sur Haïda Gwaii, la reproduction commence dès la première année de vie de la biche et que les femelles se reproduisent une fois par an tout au long de leur vie, dont la durée varie entre sept et dix ans. La plupart des portées comptent deux faons (intervalle 1-3; Sharpe 1999).

S'il est vrai que le climat peut avoir des effets tant directs qu'indirects (p. ex. sur les disponibilités alimentaires) sur les espèces de cerfs en général (Connolly 1981), ces effets sont probablement bien moindres pour les populations de cerfs à queue noire vivant en milieux côtiers

où les conditions sont plus tempérées. Cet effet du climat sur la démographie sera également minimisé dans les régions où les prédateurs naturels sont absents (p. ex. Haïda Gwaii). En effet, la neige, lorsqu'elle est présente, ne jouera pas son rôle régulateur à plein qu'en présence de prédateurs dont elle facilite le succès. Connolly (1981) affirme que, d'une manière générale, la régulation des populations de cerfs résulte le plus souvent de l'action combinée du climat, des disponibilités alimentaires, de la prédation (y compris la chasse), des parasites, des maladies et des activités humaines au sein des milieux fréquentés par les animaux. Sharpe (1999) suggère que la nourriture et le climat sont les principaux facteurs régulateurs du nombre de cerfs sur Haïda Gwaii, mais que leurs effets combinés s'en trouvent considérablement réduits du fait de l'absence de leurs prédateurs habituels, le loup *Canis lupus* et le couguar *Puma concolor*.

4.1 Importance de la prédation et de la concurrence

Les prédateurs, lorsqu'ils sont présents, peuvent avoir des incidences importantes sur les populations de cerfs. Sur l'île Prince-de-Galles et les îles avoisinantes, dans le sud-est de l'Alaska, 90 % des échantillons fécaux provenant de loups *Canis lupus ligoni,* de l'Archipel Alexandre contenaient des restes de cerfs à queue noire de Sitka (n = 182; Kohira et Rexstad 1997). Quarante-cinq pour cent de ces excréments contenaient exclusivement des restes de cerfs (Person *et al.* 1996). L'île Coronation (sud-est de l'Alaska) a fourni une occasion de suivre la dynamique d'une population de cerfs à queue noire de Sitka d'abord en l'absence, puis en présence, puis de nouveau en l'absence de loups (voir Lewis 1992; Klein 1995). En 1960, des loups ont été introduits sur l'île Coronation et leur population s'est rapidement accrue et, conformément à ce qui était attendu, le nombre de cerfs a diminué et la végétation s'est rétablie. Au milieu des années 1970, les loups semblaient avoir disparu de l'île et la population de cerfs a de nouveau fortement augmenté à la fin des années 1980 (voir Kirchhoff et Person, le présent volume).

Dans une revue récente, Ballard *et al.* (2001) ont conclu que s'il était vrai que la prédation par les coyotes *Canis latrans*, les couguars et les loups pouvait être un facteur de mortalité important chez le cerf-mulet et le cerf à queue noire dans certaines parties de l'archipel et dans certaines circonstances, il n'existait cependant que très peu d'études publiées sur les effets de la prédation sur le cerf à queue noire. De plus, la plupart de celles qui existaient portaient sur le cerf à queue noire de Colombie de l'île de Vancouver. Un nombre important de loups aurait migré sur l'île de Vancouver pendant les années 1970 pour y reconstituer une population viable (Jones et Mason 1983; Atkinson et Janz 1994). Ils ont été considérés comme l'une des principales causes du déclin des populations locales de cerfs à queue noire. La régulation des populations de loups sur l'île de Vancouver a été suivie par des changements démographiques chez les cerfs à queue noire, en particulier un recrutement accru dans les populations adultes (Hatter 1988; Hatter et Janz 1994).

L'ours noir *Ursus americanus* et le grizzly *Ursus arctos* s'attaquent aussi au cerf à queue noire de Sitka, mais les incidences de cette prédation n'ont pas été étudiées. Cette prédation est susceptible de présenter un intérêt particulier sur Haïda Gwaii, où, lorsque les ours noirs sont présents, leur incidence comme prédateurs du cerf est reconnue mais peu documentée. Les effets de la prédation sont fortement influencés par la sévérité des hivers et par la modification des habitudes d'hivernage résultant de l'exploitation de la forêt (B.C. Ministry of Environment, Lands, and Parks 2001). Pour connaître les effets relatifs de la prédation et d'autres facteurs sur la démographie du cerf à queue noire, 95 cerfs à queue noire adultes de Colombie ont été équipés de colliers émetteurs de février 1982 à juin 1991 (McNay et Voller 1995). Les causes de mortalité incluaient les loups, les couguars, la chasse, le braconnage, la malnutrition et divers accidents; 61 % de tous les décès étaient attribuables aux loups et aux couguars. Le couguar était le principal prédateur. De février à juillet, les prédateurs ont semblé surtout s'en prendre aux femelles adultes. Très peu de cerfs adultes sont morts pendant l'été, période où, on peut supposer, les deux prédateurs ciblaient surtout les faons (McNay et Voller 1995). Selon McNay et Voller (1995), les taux de survie annuels des cerfs résidents (73 %) à basse altitude n'étaient pas suffisamment élevés pour maintenir les populations. Des 24 faons femelles (n = 12) et biches âgés d'un an (n = 12) munis d'un collier, un seul faon et neuf biches ont survécu jusqu'à l'âge adulte (McNay et Voller 1995). Le taux de survie global du cerf à queue noire adulte était de 74 %, alors que celui du cerf à queue noire migrateur était beaucoup plus élevé (90 %), sans doute parce que les cerfs résidents demeurent à basse altitude et sont, par le fait même, plus exposés à la prédation. Outre l'effet direct de la prédation, McNay et Voller (1995) ont fait ressortir qu'une condition essentielle au rétablissement des populations de cerfs à queue noire de Colombie était la quantité de forêts anciennes intactes qui subsistera à basse altitude sur l'île de Vancouver. Ils ont conclu que l'exploitation forestière (et les activités connexes) ainsi que l'isolement spatial des habitats hivernaux sont susceptibles d'intensifier la prédation sur les cerfs résidents et d'entraver le recrutement des cerfs migrateurs. Outre le fait qu'elle nuit à la survie, la prédation (y compris la chasse) influence aussi le comportement des herbivores (Brown *et al.* 1999) et la façon dont ils peuvent utiliser ou non leur habitat. Sur Haïda Gwaii, la régénération du thuya occidental *Thuja plicata* a été beaucoup plus grande et l'incidence générale du cerf plus faible dans les secteurs où il est chassé (Martin et Baltzinger 2002).

La compétition est un autre facteur extrinsèque qui affecterait la dynamique des populations de cerfs à queue noire. Les autres ongulés ne sont toutefois vraisemblablement pas des concurrents importants du cerf à queue noire de Sitka. Dans les zones du sud-est de l'Alaska où le wapiti *Cervus elaphus* a été introduit (il a aussi été introduit sur Haïda Gwaii, où son alimentation n'a pas été étudiée; voir Golumbia *et al.* le présent volume), le régime alimentaire du cerf et du wapiti est similaire pendant les hivers doux et relativement peu enneigés, les deux espèces

consommant le salal Shallon *Gaultheria shallon*, l'airelle rouge *Vaccinium parvifolium* et le thuya occidental (Kirchhoff et Larsen 1998). Le wapiti consomme cependant plus de graminées (Poacées) et de carex (Cypéracées) que le cerf; le cerf consomme plus de plantes herbacées et de jeunes feuilles de buisson à feuilles caduques que le wapiti (Kirchhoff et Larsen 1998).

4.2 Importance du couvert et de l'habitat

Dans l'ensemble de l'aire de répartition du cerf à queue noire de Sitka, le couvert est essentiel à sa survie. Il lui permet de réduire sa dépense d'énergie pour la thermorégulation et facilite ses déplacements en cas de fortes chutes de neige. Il limite l'accumulation de la neige sur la nourriture et offre un refuge vis-à-vis des prédateurs y compris l'homme (Nyberg *et al.* 1989). Les régions côtières du nord de la Colombie-Britannique et du sud-est de l'Alaska sont formées de montagnes escarpées, de forêts à fortes pluviosités et de milliers de kilomètres de littoral. Bien qu'il y ait occasionnellement des chablis importants dans les forêts côtières, le vent fait le plus souvent chuter des arbres individuels ou de petits groupes d'arbres, favorisant ainsi le maintien de peuplements hétérogènes où toutes les classes d'âge sont présentes (Brady et Hanley 1984). Par conséquent, les forêts côtières anciennes non exploitées sont souvent caractérisées par une fréquence élevée de perturbations de faible impact, créant un couvert forestier parsemé de trouées procurant une grande quantité de biomasse disponible pour le cerf. Cette juxtaposition d'habitats et de lisière est primordiale pour les cerfs (Kirchhoff et Schoen 1983; Kremsater et Bunnell 1992) et leur utilisation de différents stades de la succession et de divers types d'habitats dans les milieux côtiers varie selon la saison.

Dans la majeure partie de son aire de répartition, l'exploitation industrielle de la forêt a modifié l'habitat du cerf à queue noire. Les coupes à blanc offrent d'importantes quantités de biomasse en été, mais interceptent peu la neige en hiver contrairement au couvert dense des forêts anciennes qui à la fois intercepte la neige et offre une litière de lichens et de brindilles. Plusieurs études ont montré que la neige pouvait être un facteur important limitant la survie hivernale du cerf à queue noire de Colombie et du cerf à queue noire de Sitka (Klein et Olson 1960; Bunnell *et al.* 1978; Jones et Mason 1983), à la fois parce qu'elle réduit les ressources alimentaires disponibles (Harestad *et al.* 1982; Hanley et McKendrick 1983; Hovey et Harestad 1992) et qu'elle accroît les dépenses en énergie lors des déplacements (Parker *et al.* 1984). C'est dans les zones coupées à blanc que le cerf à queue noire s'enfonce le plus profondément dans la neige (Bunnell *et al.* 1990a,b). Il s'enfonce à une profondeur intermédiaire dans les peuplements de 20 ans, et moins profondément qu'ailleurs dans les forêts anciennes et les peuplements de 80 ans. Le coût énergétique des déplacements dans 25 cm de neige est à peu près 2,5 fois plus élevé que pour des déplacements dans 10 cm et s'accroît à mesure que l'épaisseur de la neige accumulée augmente (Parker *et al.* 1984). Dans le sud-est de l'Alaska, lorsque la profondeur de la neige était supérieure à 15 cm en zone découverte, le cerf à queue noire concentrait ses activités dans les vieux peuplements présents dans son domaine vital (Schoen et Kirchhoff 1990). En fait, durant les hivers rigoureux, les vieilles forêts sont essentielles pour la survie du cerf (voir Harestad 1980, 1985; Schoen *et al.* 1985) et en cas de neige persistante la mortalité est élevée. En 1999, un hiver rigoureux caractérisé par un enneigement fort et persistant a entraîné une forte augmentation de la mortalité des cerfs par famine contrairement à l'hiver doux de 1997-1998 (Farmer et Person 1999).

Les cerfs vivant dans les forêts de la côte du Pacifique ne sont habituellement exposés qu'à de faibles enneigements, contrairement aux populations de cerfs-mulets de l'intérieur (p. ex. Armleder *et al.* 1994). De plus, les températures hivernales fluctuent fréquemment au-dessus et au-dessous du point de congélation et peuvent permettre la formation d'un couvert de neige discontinu pendant une bonne partie de l'hiver. Les milieux côtiers offrent de surcroît aux cerfs des conditions thermiques relativement peu stressantes tout au long de l'année. Les températures en deçà desquelles le cerf ressent un stress thermique et doit commencer à accroître ses taux métaboliques pour maintenir une température corporelle acceptable varient selon son pelage saisonnier (Parker 1988). En hiver, la température minimale critique pour le cerf à queue noire est de -6 °C; en été, elle est de +12 °C. Pendant certains mois d'hiver dans le sud-est de l'Alaska, presque 40 % des observations météorologiques ont montré que les animaux subissaient un stress thermique (février; Parker *et al.* 1999), et que leur température corporelle tombait également souvent en dessous de la température minimale critique en juin lorsqu'ils ont revêtu leur pelage d'été (Parker *et al.* 1999). Pendant une bonne partie de l'année toutefois, le pourcentage du temps pendant lequel les animaux subissent un stress thermique était assez faible (Parker *et al.* 1999). Les températures moyennes pour Haïda Gwaii sont de 11,4 °C et de 4,8 °C pour l'été et l'hiver respectivement (Environnement Canada, fondé sur les données météorologiques de St. James et de Sandspit), de sorte que le cerf est plus susceptible d'être exposé à un déficit thermique en été.

Les forêts anciennes et les forêts exploitées commercialement diffèrent aussi beaucoup du point de vue des ressources alimentaires qu'elles produisent, de la digestibilité des protéines des feuilles poussant au soleil ou à l'ombre et du point de vue de leur capacité relative à assurer la subsistance des populations de cerfs à queue noire (Hanley *et al.* 1989). Sur l'île de Vancouver, le cerf occupait en général les forêts jeunes (6 à 45 ans) de préférence aux forêts anciennes et avait tendance à être présent dans des forêts jeunes la majeure partie du temps (65 % à 75 % des sites) (McNay 1995). Tant qu'une proportion suffisante d'habitat hivernal est mêlée à différents types d'habitats forestiers, les populations de cerfs à queue noire survivaient bien et, dans de nombreux cas, atteignaient des densités plus élevées que dans des paysages non perturbés. Par contre, dans le sud-est de l'Alaska, le cerf à queue noire de Sitka préférait les forêts anciennes aux peuplements équiennes de

seconde venue, surtout en hiver (Wallmo et Schoen 1980; Rose 1982; Schoen et Kirchhoff 1985; Yeo et Peek 1992). Ces variations dans la sélection de l'habitat s'expliquent par la variation de la disponibilité et de l'abondance des ressources alimentaires (Wallmo et Schoen 1980), par leur qualité nutritionnelle (Hanley *et al.* 1989) et par l'accumulation de neige (Kirchhoff et Schoen 1987).

Durant la plupart des saisons la diversité en habitats parait être essentielle pour expliquer la répartition du cerf à queue noire. Si les recherches sur l'importance des lisières pour le cerf ont donné des résultats équivoques, il ne semble que l'on puisse les évaluer sans tenir compte des paysages locaux (Kirchhoff et Schoen 1983). Les effets des lisières semblent moins importants lorsque disponibilités alimentaire et couvert sont juxtaposés (Kremsater et Bunnell 1992). Sharpe (1999) estime que les grandes coupes à blanc ne bénéficient au cerf sur Haïda Gwaii que si celles-ci sont orientées au sud et que la neige fond tôt au printemps. L'exploitation forestière a vraisemblablement contribué à l'accroissement du nombre de cerfs dans certaines parties de Haïda Gwaii, parce que l'ouverture du paysage a augmenté la quantité de nourriture disponible pour les cerfs à queue noire, tandis que des forêts anciennes restaient en général disponibles pour lui offrir un couvert. L'ampleur de la conversion de la forêt, surtout au cours des 40 dernières années, a cependant entraîné la formation de grandes zones de peuplements denses de seconde venue qui ne constituent pas un habitat particulièrement adéquat pour le cerf.

5. Patrons de déplacements

Bien qu'il y ait vraisemblablement chez les populations de cerfs à queue noire, des individus migrateurs et d'autres résidents, ainsi que des mouvements de dispersion. (p. ex. Bunnell et Harestad 1983; Harestad et Bunnell 1983), les déplacements saisonniers semblent être moins importants chez le cerf à queue noire de Sitka que chez le cerf-mulet. Les territoires individuels observés dans une série d'études (p. ex. Harestad 1980; Loft *et al.* 1984; Schoen et Kirchhoff 1985; McNay 1995; Boroski *et al.* 1999), variaient entre 12 ha et 500 ha, les individus migrateurs ayant des territoires de plus grandes tailles que les cerfs résidents, en raison essentiellement de leur déplacements saisonniers. Les territoires des cerfs vivant à basse altitude sur l'île de Vancouver étaient généralement plus petits que ceux des cerfs vivant à plus haute altitude (Harestad 1980). Dans les secteurs à faibles précipitations neigeuses les ressources alimentaires en fin d'été pourraient être limitantes pour les individus non migrateurs (Taber et Dasmann 1958); bien que de la végétation y soit toujours disponible, sa qualité pourrait être insuffisante.

Sur l'île Admiralty, dans le sud-est de l'Alaska, 75 % des cerfs à queue noire de Sitka munis d'un collier émetteur ($n = 51$) ont effectué une migration saisonnière entre leurs territoires hivernaux situés à basse altitude et leurs territoires d'été situés à haute altitude (en général en zone subalpine ou alpine); les 25 % d'individus restants résidaient toute l'année à basse altitude (Schoen et Kirchhoff 1985). En plus des mouvements migratoires de grande ampleur qui caractérisent les cerfs migrateurs ces individus ont été observés, en toute saison, à des altitudes plus élevées que les cerfs résidents (Schoen et Kirchhoff 1985).

McNay (1995) et d'autres ont muni 17 jeunes cerfs à queue noire de Colombie de colliers émetteurs afin d'étudier les patrons de dispersion sur l'île de Vancouver. Deux des 17 cerfs seulement se sont dispersés vers un nouveau territoire. Pour McNay (1995) le choix d'un territoire par les jeunes cerfs à queue noire dépendrait du potentiel de ressources, caractéristique du territoire de leur mère. McNay (1995) a identifié trois « types » d'animaux : les migrateurs « réguliers », qui passent chaque année de longues périodes loin de leur lieu de naissance, les « résidents », qui ne s'éloignent jamais de leur lieu de naissance et les migrants « irréguliers », qui s'éloignent de leur lieu de naissance moins régulièrement et pour de plus courtes périodes. Le territoire natal des migrants réguliers était situé à une altitude relativement élevée, à partir de laquelle ils parcouraient en moyenne 5,5 km pour se rendre dans leur territoire hivernal. Sur l'île de Vancouver, les conditions hivernales sont rarement rigoureuses aux altitudes les plus basses et les cerfs qui y sont observés demeurent dans leur territoire natal tout an long de l'année. Cette situation est similaire à celle des cerfs de Haïda Gwaii (voir Gaston *et al.* le présent volume).

L'eau est aussi un élément important des milieux côtiers. Le cerf traverse souvent des étendues d'eau pour se déplacer entre les îles de l'archipel. En Californie, le cerf à queue noire a souvent été observé franchissant de grandes retenues d'eau en groupes de deux ou trois individus (Boroski *et al.* 1999) et 389 cerfs à queue noire ont traversé une de ces retenues à la nage en plein jour en une seule migration. Dans une autre étude californienne, des cerfs à queue noire ont souvent été observés à traverser fréquemment des lacs de barrage sur des distances allant jusqu'à 1,6 km (Loft *et al.* 1984).

6. Nutrition, habitudes alimentaires et besoins énergétiques

Les études de terrain détaillées portant sur la nutrition et le régime alimentaire du cerf à queue noire sont rares et difficiles. Parker et ses collègues (1999) ont effectué une étude pluriannuelle approfondie du cerf à queue noire de Sitka sur l'île Channel (sud-est de l'Alaska). Dans toute cette section, je recourrai à ses résultats. Au cours de cette étude plus de 70 espèces végétales ont été identifiées comme faisant partie du régime alimentaire du cerf, dont 39 étaient des plantes herbacées (voir Parker *et al.* 1999 où se trouve une liste complète et des précisions sur l'utilisation saisonnière). Les cerfs ont de fait consommé des quantités variables de toutes les différentes plantes notées dans la zone d'études, mais certaines ne furent touchées qu'occasionnellement : le cyprès jaune *Chamaecyparis nootkatensis*, rejeté de temps en temps sur la plage de l'île, le sorbier des oiseaux *Sorbus aucuparia* ou la viorne comestible *Viburnum edule*, qui ne poussaient que sur une pente extrêmement abrupte et relativement inaccessible de

la zone d'étude. D'autres espèces, semblaient être goûtées pour estimer leur appétabilité mais n'étaient que rarement consommées (p. ex. l'épicéa de Sitka *Picea sitchensis*) (Parker *et al.* 1999).

Dans les forêts de la côte du Pacifique, les ressources alimentaires du cerf sont maximales en été, et sont constituées de plantes herbacées et de feuilles prélevées sur des ligneux décidus. En hiver, la biomasse alimentaire est réduite, mais la lente accumulation de neige sous la canopée dense de la forêt permet aux cerfs d'accéder aux plantes herbacées sempervirentes une bonne partie de l'hiver. Par conséquent, les cerfs se nourrissent surtout de feuilles et de plantes herbacées en été, et de buissons en hiver auxquels s'ajoutent quelques herbacées sempervirentes. Dans le sud-est de l'Alaska, les cerfs semblent, d'une manière générale, préférer les plantes herbacées (à l'exclusion des graminoïdes) aux buissons et les buissons aux conifères tout au long de l'année (Hanley et McKendrick 1985). Lorsque la strate herbacée était ensevelie sous la neige et que les cerfs consommaient surtout des buissons, on a estimé que la digestibilité des matières sèches de l'alimentation du cerf à queue noire avait diminué de 58 % à 38 %; le choix des aliments était fonction de l'énergie digestible (Hanley et McKendrick 1985). Des analyses de la composition en espèces et de la qualité des ressources alimentaires consommées par le cerf à queue noire et la qualité nutritionnelle de celles-ci ont montré que l'énergie et les protéines digestibles étaient probablement les facteurs nutritionnels les plus limitants pour le cerf en Alaska (Hanley et McKendrick 1985).

Dans une large mesure, c'est le climat qui détermine quels aliments seront disponibles en hiver pour le cerf à queue noire de Sitka (voir Parker 1994). Le vent peut faire tomber les lichens épiphytes les rendant disponibles au cerf (*Usnea* spp. et *Alectoria* spp.); la couverture de neige déterminera la disponibilité en plantes herbacées, comme le cornouiller du Canada *Cornus canadensis*, le framboisier rampant *Rubus pedatus* et la tiarelle trifoliée *Tiarella trifoliata*, ou les rameaux de l'airelle à feuilles ovées *Vaccinium ovalifolium* et de l'airelle de l'Alaska *V. alaskaense*. La température également (par le gel du sol) pourra déterminer la disponibilité en rhizomes de fougères (p. ex. *Dryopteris dilatata*) (Parker *et al.* 1999; Gillingham *et al.* 2000). Enfin, le retrait des marées hautes expose quotidiennement des zones intertidales toujours libres de neige et disponibles pour la recherche de nourriture (Parker *et al.* 1999).

La consommation des plantes dépend aussi de leur disponibilité temporelle. En automne, lorsque certains types de champignons étaient disponibles, les cerfs se focalisaient sur leur recherche. En hiver, au lendemain des fortes tempêtes, les cerfs à queue noire se concentraient sur la recherche de lichens arrachés par le vent (Parker *et al.* 1999). La consommation de parties de certaines espèces végétales dépend également de la phénologie des plantes. Par exemple, les cerfs consommaient les crosses de *Dryopteris* au début du printemps, leurs frondes vertes au printemps et en été, et leurs rhizomes en hiver. De même, ils consommaient les bourgeons et les chatons des aulnes *Alnus* au début du printemps, leurs tiges pendant l'hiver et leurs feuilles séchées à l'automne. À l'exception des espèces de *Carex* et de *Fucus* spp., les nombreuses plantes littorales étaient toutes des plantes herbacées saisonnières et qui, par conséquent, n'étaient pas disponibles en hiver.

D'une manière générale, les plantes herbacées, les fougères et le lysichiton *Lysichiton americanum* constituaient la principale composante de la matière sèche ingérée par les cerfs à queue noire de Sitka dans le sud-est de l'Alaska pendant toute l'année, à l'exception des mois de janvier, de février et de mars (Parker *et al.* 1999). Ces espèces composaient entre 41 % et 46 % de son alimentation en septembre, en novembre, en décembre et en avril, et de 55 % à 58 % en août et en octobre. De mai à juillet, les plantes herbacées composaient de 69 % à 74 % du régime alimentaire des cerfs. Ils consommaient aussi de grandes quantités de feuilles de ligneux décidus tout au long de l'été; en septembre, ils consommaient de grandes quantités de feuilles tombées au sol (*Malus* et *Alnus* spp.). Entre janvier et mars, alors que la strate herbacée était couverte de neige et ne représentait que 8 % de l'alimentation des cerfs, ceux-ci consommaient surtout le feuillage des ligneux décidus et des conifères. La consommation des buissons et des conifères était à son maximum (65 % de l'alimentation) en janvier, puis tombait à 42 %- 47 % en février et en mars (Parker *et al.* 1999).

Quel que soit le temps passé à rechercher de la nourriture et à se reposer, les cerfs à queue noire étaient actifs environ la moitié de la journée (Gillingham *et al.* 1997). En hiver, leurs besoins énergétiques étaient supérieurs à l'apport alimentaire tant chez les mâles que chez les femelles (Parker *et al.* 1999) : peu importe le temps que les cerfs consacraient à rechercher de la nourriture ou la distance qu'ils parcouraient, les dépenses étaient toujours supérieures aux gains. En été, cependant, les disponibilités alimentaires étant plus grandes et les aliments de meilleure qualité, les mâles étaient capables d'ingérer plus que leurs besoins. Dans le cas des femelles allaitant des jumeaux, l'équilibre énergétique était également négatif en milieu d'été, au plus fort de la période d'allaitement (Parker *et al.* 1999). Les biches ne parvenaient donc à équilibrer leurs besoins (avec des quantités ingérées supérieures de 50 % à celles des mâles) qu'au printemps et en automne, ce qui montre bien le rôle primordial des réserves corporelles dans la survie annuelle. Les réserves corporelles accumulées durant l'été, alors que l'énergie digestible des ressources alimentaires est abondante étaient essentielles à la survie hivernale. En hiver, les ressources alimentaires seules ne suffisent en effet pas à combler les besoins énergétiques, et ce sont les réserves corporelles qui devront compenser la différence chez les animaux qui survivront (Parker *et al.* 1999). Alors que les cerfs ont été incapables de combler leurs besoins énergétiques durant plus de la moitié de l'année, l'apport quotidien en protéines est toujours resté supérieur à la demande quel que soit le mois de l'année, à l'exception du mois de février (Parker *et al.* 1999).

D'une manière générale, la masse corporelle est à son maximum en septembre et en octobre, et à son minimum en mars. La masse corporelle des cerfs à queue

noire de Sitka du continent montre également un patron saisonnier bien défini, avec une diminution de 14 % à 31 % entre octobre et mars (Parker *et al.* 1993), la perte de masse corporelle pendant l'hiver variant en fonction de la masse corporelle maximale atteinte en automne (Parker *et al.* 1993). Le pourcentage de graisses corporelles chez le cerf à queue noire mâle semble être à son niveau le plus élevé d'octobre à novembre, juste avant le pic du rut en novembre, alors que la condition corporelle des biches est à son plus haut niveau à la fin de l'été (Parker *et al.* 1999).

7. Incidences sur la végétation

Les études utilisant des « exclos » ont démontré à maintes reprises que le cerf à queue noire avait divers impacts sur les plantes dont il se nourrit, notamment les plantes qui ont une longue durée de vie (p. ex. Stockton *et al.* 2001; Warner et Cushman 2002). Ceci est particulièrement vrai lorsque les animaux atteignent de fortes densités. Dans le sud-est de l'Alaska, Klein (1965) a observé que, sur l'île Coronation, la consommation intensive des plantes par le cerf à queue noire de Sitka a considérablement réduit la biomasse du sous-bois forestier et que ses plantes préférées avaient presque disparu. De profondes modifications des forêts de Haïda Gwaii par les cerfs ont été abondamment décrites (Pojar et Banner 1984; Pojar 1999) et sont le sujet de bon nombre d'articles du présent volume. La plupart des plantes fortement consommées par les cerfs du continent (voir Parker *et al.* 1999), dont l'airelle de l'Alaska, la menziézie ferrugineuse *Menziesia ferruginea*, *Dryopteris dilatata*, le cornouiller du Canada, le framboisier rampant, la ronce élégante *Rubus spectabilis*, l'aralie épineuse *Oplopanax horridus*, la maïanthème de l'Ouest *Maianthemum dilatatum* et le lysichiton, ont une abondance fortement réduite sur Haïda Gwaii (Pojar 1999). Le broutage par le cerf à queue noire de Sitka introduit sur Haïda Gwaii a radicalement modifié la végétation de cet archipel (B.C. Ministry of Forests 1980; le présent volume) et a virtuellement éliminé la plupart des espèces préférées par le cerf à queue noire (Pojar 1999). La combinaison d'analyses chimiques et dendroécologiques a récemment permis de mettre en évidence la relation qui existe entre la densité des cerfs et la capacité des jeunes épicéas de Sitka à échapper au broutage (Vila *et al.* 2002). S'il arrive aux cerfs à queue noire d'exercer une influence modérée ou forte sur les espèces et la biomasse qui composent le sous-bois, leur impact sur la digestibilité des matières sèches et la teneur en fibres, en azote et en phosphore de chacune des plantes serait négligeable (Hanley 1987).

Les plantes ont développé plusieurs façons de se défendre contre les herbivores, notamment des défenses physiques, comme les épines (p. ex. l'aralie épineuse) et des composés secondaires complexes, comme les terpènes (Connolly *et al.* 1980) et les tannins (Robbins *et al.* 1987a,b; McArthur *et al.* 1993). Bon nombre des plantes herbacées que consomme le cerf à queue noire de Sitka ont développé ce genre de défenses, même si certaines d'entre elles pourraient être plus faibles sur Haïda Gwaii (voir Vourc'h *et al.* 2002). La quantité et le type de défenses que produisent les plantes pour tenter de se prémunir contre les herbivores varient en fonction de leurs conditions de croissance. Par exemple, les feuilles de l'airelle de l'Alaska et du cornouiller du Canada provenant de trois coupes à blanc avaient une teneur en azote plus faible et une teneur en phénol soluble plus élevée (et une plus grande astringence) que celles de plantes provenant de deux forêts. Mais ces plantes ne différaient pas quant à la digestibilité de leurs matières sèches (Hanley *et al.* 1987; Van Horne *et al.* 1988) observée *in vitro*.

Le cerf à queue noire a toutefois coévolué avec ces défenses. Des protéines dans la salive du cerf se lient aux tannins végétaux pour en réduire au minimum l'absorption dans l'appareil digestif et ainsi en contrecarrer les effets sur la digestibilité (Robbins *et al.* 1987b; McArthur *et al.* 1993). Au printemps et en été, au cours de certaines séquences d'alimentation, le lysichiton peut constituer la presque totalité de l'alimentation du cerf (Parker *et al.* 1999; Gillingham *et al.* 2001) malgré sa teneur relativement élevée en cyanure. Ces composés ne semblent aucunement affecter le cerf à queue noire, qui choisit volontiers cette plante en raison des taux d'ingestion élevés que la consommation de ces grandes feuilles permet de réaliser. La consommation intensive de l'aralie épineuse, en dépit des épines qui recouvrent ses tiges, ses pétioles et le dessous de ses feuilles, est un autre exemple de l'adaptabilité du cerf à queue noire. Les cerfs ingèrent ces feuilles par le dessus et leur défense physique ne semble pas l'en dissuader.

8. Conclusions

Dans toute leur aire de répartition en Colombie-Britannique et en Alaska, le climat, la prédation, les modifications de l'habitat et le faible apport énergétique affectent les populations de cerfs à queue noire de Sitka. Les effets de ces facteurs sont interdépendants. L'effet de la prédation, par exemple, va varier avec celui des modifications de l'habitat.

Les populations de cerfs ont une très forte capacité de croissance du fait d'une maturité reproductrice précoce, d'une reproduction annuelle avec possibilité de donner naissance à des jumeaux. Ceci est mis en évidence par la rapidité avec laquelle se rétablissent des populations décimées par des hivers rigoureux et avec laquelle ces animaux répondent à la disparition de leurs prédateurs (p. ex. île Coronation). Les cerfs sont capables de survivre et de se reproduire dans un écosystème dans lequel ils sont en déficit alimentaire une bonne partie de l'année. Leur taux de reproduction élevé, conjugué à l'absence de prédation importante, ont ainsi entraîné une très forte augmentation des populations de cerfs à queue noire de Sitka sur Haïda Gwaii au cours du siècle dernier et provoqué les effets sur la végétation indigène décrits ailleurs dans ce volume. La présence vraisemblable d'individus résidents, migrateurs ou en dispersion dans de telles populations doit être étudiée pour évaluer leur capacité de recoloniser des secteurs.

Le cerf à queue noire semble être capable de s'accommoder d'un certain nombre des défenses mises en

place par les plantes et peut de ce fait avoir un impact considérable non seulement sur le volume de la biomasse végétale, mais aussi sur la structure de la communauté végétale. Il est capable d'exploiter divers habitats et de consommer un grand nombre d'espèces de plantes herbacées saisonnières. Son cycle biologique lui permet de tirer parti de l'abondance printanière d'aliments riches en protéines et en énergie. Il semble tirer le meilleur parti d'une période relativement courte pendant laquelle il consomme plus d'énergie qu'il n'en dépense, comme le montrent les fluctuations marquées de sa masse corporelle et sa capacité à constituer des réserves pour l'hiver, une période où les ressources alimentaires sont restreintes, même dans les écosystèmes intensément broutés. Les défis que pose le cerf à queue noire de Sitka sont en partie liés à l'adaptabilité de l'espèce à laquelle il appartient.

Remerciements

Le présent article est une compilation de données originales et d'études originales; je remercie sincèrement tous ceux qui ont fait progresser notre compréhension de l'écologie du cerf à queue noire. Les précieux commentaires de K.L. Parker, J.-L. Martin, T. Golumbia et A.J. Gaston sur les ébauches de ce manuscrit ont été très appréciés. Je tiens à remercier également le Groupe de recherche sur les espèces introduites pour le soutien financier, grâce auquel j'ai pu assister à la conférence.

Documents cités

Armleder, H.M.; Waterhouse, M.J.; Keisker, D.G. 1994. Winter habitat use by mule deer in the central interior of British Columbia. Rev. can. zool. 72: 1721-1725.

Atkinson, K.T.; Janz, D.W. 1994. Effect of wolf control on black-tailed deer in the Nimpkish valley on Vancouver Island. Wildlife Bulletin No. B-73, B.C. Ministry of Environment, Lands, and Parks, Nanaimo, C.-B.

Ballard, W.B.; Lutz, D.; Keegan, T.W.; Carpenter, L.H.; deVos, J.C. 2001. Deer-predator relationships: a review of recent North American studies with emphasis on mule and black-tailed deer. Wildl. Soc. Bull. 29: 99-115.

B.C. Ministry of Environment, Lands, and Parks. 2001. Environmental Indicator 2000: Wildlife populations in British Columbia; final technical background document (February). Victoria, C.-B. 29 p.

B.C. Ministry of Forests. 1980. Relationships between introduced black-tailed deer and the plant life of the Queen Charlotte Islands, British Columbia. Smithers, C.-B. 63 p.

Boroski, B.B.; Barrett, R.H.; Kie, J.G. 1999. Movement patterns and survivorship of black-tailed deer migrating across Trinity Reservoir, California. Calif. Fish Game 85: 63-69.

Brady, W.W.; Hanley, T.A. 1984. The role of disturbance in old-growth forests: some theoretical implications for southeastern Alaska. Pages 213-218 *in* W.R. Meehan, T.R. Merrell, Jr. et T.A. Hanley (sous la dir. de), Fish and wildlife relationships in old-growth forests: Proceedings of a symposium held in Juneau, Alaska, 12-15 April 1982. American Institute of Fishery Research Biologists, Morehead City, Caroline du Nord.

Brown, J.S.; Laundré, J.W.; Gurung, M. 1999. The ecology of fear: optimal foraging, game theory, and trophic interactions. J. Mammal. 80: 385-399.

Bunnell, F.L.; Harestad, A.S. 1983. Dispersal and dispersion of black-tailed deer: models and observations. J. Mammal. 64: 201-209.

Bunnell, F.L.; Ellis, R.M.; Stevenson, S.K.; Eastman, D.S. 1978. Evaluating ungulate populations and range in British Columbia. Trans. N. Am. Wildl. Nat. Resour. Conf. 47: 311-322.

Bunnell, F.L.; Hovey, F.W.; McNay, R.S.; Parker, K.L. 1990a. Forest cover, snow conditions, and black-tailed deer sinking depths. Rev. can. zool. 68: 2403-2408.

Bunnell, F.L.; Parker, K.L.; McNay, R.S.; Hovey, F.W. 1990b. Sinking depths of black-tailed deer in snow, and their indices. Rev. can. zool. 68: 917-922.

Connolly, G.E. 1981. Limiting factors and population regulation. Pages 245-285 *in* O.C. Wallmo (sous la dir. de), Mule and black-tailed deer of North America. University of Nebraska Press, Lincoln, Nebraska.

Connolly, G.E.; Ellison, B.O.; Fleming, J.W.; Geng, S.; Kepner, R.E.; Longhurst, W.M.; Oh, J.H.; Russell, G.F. 1980. Deer browsing of Douglas-fir trees in relation to volatile terpene composition and *in vitro* fermentability. For. Sci. 26: 179-193.

Farmer, C.J.; Person, D.K. 1999. Research progress report: Effect of even-aged timber management on survivorship of Sitka black-tailed deer. Federal Aid in Wildlife Restoration Project W-27-2, Job 14.16, Alaska Department of Fish and Game, Juneau, Alaska. 10 p.

Gillingham, M.P.; Parker, K.L.; Hanley, T.A. 1997. Forage intake by black-tailed deer in a natural environment: bout dynamics. Rev. can. zool. 75: 1118-1128.

Gillingham, M.P.; Parker, K.L.; Hanley, T.A. 2000. Partial consumption of shield fern, *Dryopteris dilatata*, rhizomes by black-tailed deer, *Odocoileus hemionus sitkensis*, and its potential implications. Can. Field-Nat. 114: 21-25.

Gillingham, M.P.; Parker, K.L.; Hanley, T.A. 2001. Habitat use by black-tailed deer in relation to rate of forage intake. Alces 37: 339-352.

Hanley, T.A. 1984. Relationships between Sitka black-tailed deer and their habitat. General Technical Report PNW-168, Pacific Northwest Research Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture, Portland, Oregon. 27 p.

Hanley, T.A. 1987. Physical and chemical response of understory vegetation to deer use in southeastern Alaska. Rev. can. rech. for. 17: 195-199.

Hanley, T.A. 1993. Balancing economic development, biological conservation, and human culture: the Sitka black-tailed deer *Odocoileus hemionus sitkensis* as an ecological indicator. Biol. Conserv. 66: 61-67.

Hanley, T.A.; McKendrick, J.D. 1983. Seasonal changes in chemical composition and nutritive value of native forages in a spruce-hemlock forest, southeastern Alaska. Research Paper PNW-312, Pacific Northwest Research Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture. Portland, Oregon. 41 p.

Hanley, T.A.; McKendrick, J.D. 1985. Potential nutritional limitations for black-tailed deer in a spruce-hemlock forest, southeastern Alaska. J. Wildl. Manage. 49: 103-114.

Hanley, T.A.; Cates, R.G.; Van Horne, B.; McKendrick, J.D. 1987. Forest stand-age-related differences in apparent nutritional quality of forage for deer in southeastern Alaska. Pages 9-17 *in* F.D. Provenza, J.T. Flinders et E.D.

McArthur (sous la dir. de), Plant-herbivore interactions: Proceedings of the 4th wildland shrub symposium, Snowbird, Utah, 7 – 9 August 1984. General Technical Report INT-222, Intermountain Forest and Range Experiment Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture, Ogden, Utah.

Hanley, T.A.; Robbins, C.T.; Spalinger, D.E. 1989. Forest habitats and the nutritional ecology of Sitka black-tailed deer: a research synthesis with implications for forest management. General Technical Report PNW-230, Pacific Northwest Research Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture Portland, Oregon. 52 p.

Harestad, A.S. 1980. Seasonal movements of black-tailed deer on North Vancouver Island. Fish and Wildlife Report No. R-3, B.C. Ministry of Environment, Victoria, C.-B. 98 p.

Harestad, A.S. 1985. Habitat use by black-tailed deer on northern Vancouver Island. J. Wildl. Manage. 49: 946-950.

Harestad, A.S.; Bunnell, F.L. 1983. Dispersal of a yearling male black-tailed deer. Northwest Sci. 57: 45-48.

Harestad, A.S.; Rochelle, J.A.; Bunnell, F.L. 1982. Old-growth forests and black-tailed deer on Vancouver Island. Trans. N. Am. Wildl. Nat. Resour. Conf. 47: 343-353.

Hatter, I.W. 1988. Effects of wolf predation on recruitment of black-tailed deer on northeastern Vancouver Island. Fish and Wildlife Report No. R-23, B.C. Ministry of Environment, Victoria, C.-B. 82 p.

Hatter, I.W.; Janz, D.W. 1994. Apparent demographic changes in black-tailed deer associated with wolf control on northern Vancouver Island. Rev. can. zool. 72: 878-884.

Hovey, F.W.; Harestad, A.S. 1992. Estimating effects of snow on shrub availability for black-tailed deer in southwestern British Columbia. Wildl. Soc. Bull. 20: 308-313.

Jones, G.W.; Mason, B. 1983. Relationship among wolves, hunting, and population trends of black-tailed deer in the Nimpkish Valley on Vancouver Island. Fish and Wildlife Report No. R-7, B.C. Ministry of Environment, Victoria, C.-B. 26 p.

Kie, J.G.; Bowyer, R.T.; Nicholson, M.C. 2002. Landscape heterogeneity at differing scales: effects on spatial distribution of mule deer. Ecology 83: 530-544.

Kirchhoff, M.D.; Larsen, D.N. 1998. Dietary overlap between native Sitka black-tailed deer and introduced elk in southeast Alaska. J. Wildl. Manage. 62: 236-242.

Kirchhoff, M.D.; Schoen, J.W. 1983. Black-tailed deer use in relation to forest clear-cut edges in southeastern Alaska. J. Wildl. Manage. 47: 497-501.

Kirchhoff, M.D.; Schoen, J.W. 1987. Forest cover and snow: Implications for deer habitat in southeast Alaska. J. Wildl. Manage. 51: 28-33.

Klein, D.R. 1965. Ecology of deer range in Alaska. Ecol. Monogr. 35: 259-284.

Klein, D.R. 1995. The introduction, increase, and demise of wolves on Coronation Island, Alaska. Pages 275-280 *in* L.N. Carbyn, S.H. Fritts et D.R. Seip (sous la dir. de), Ecology and conservation of wolves in a changing world. Institut circumpolaire canadien, University of Alberta, Edmonton, Alberta.

Klein, D.R.; Olson, S.T. 1960. Natural mortality patterns of deer in southeast Alaska. J. Wildl. Manage. 24: 80-88.

Kohira, M.; Rexstad, E.A. 1997. Diets of wolves, *Canis lupus*, in logged and unlogged forests of southeastern Alaska. Can. Field-Nat. 111: 429-435.

Krausmann, P.R. 1994. The subspecies. Page 251 *in* D. Gerlach, S. Atwater et J. Schnell (sous la dir. de), The wildlife series: Deer. Stackpole Books, Mechanicsburg, Pennsylvanie.

Kremsater, L.L.; Bunnell, F.L. 1992. Testing responses to forest edges: the example of black-tailed deer. Rev. can. zool. 70: 2426-2435.

Lewis, S.W. 1992. Relationships between deer and vegetation on Coronation Island, southeastern Alaska. Thèse de maîtrise ès sciences, University of Alaska, Fairbanks, Alaska. 93 p.

Loft, E.R.; Menke, J.W.; Burton, T.S. 1984. Seasonal movements and summer habitats of female black-tailed deer. J. Wildl. Manage. 48: 1317-1325.

Martin, J.-L.; Baltzinger, C. 2002. Interaction among deer browsing, hunting, and tree regeneration. Rev. can. rech. for. 32: 1254-1264.

Martin, J.-L.; Daufresne, T. 1999. Introduced species and their impacts on the forest ecosystem of Haida Gwaii. Pages 69-85 *in* G.G. Wiggins (sous la dir. de), Proceedings of the cedar symposium: growing western redcedar and yellow-cypress on the Queen Charlotte Islands/Haida Gwaii. B.C. Ministry of Forests / Canada – British Columbia South Moresby Forest Replacement Account, Victoria, C.-B.

McArthur, C.; Robbins, C.T.; Hagerman, A.E.; Hanley, T.A. 1993. Diet selection by a ruminant generalist browser in relation to plant chemistry. Rev. can. zool. 71: 2236-2243.

McCullough, D.R. 1997. Breeding by female fawns in black-tailed deer. Wildl. Soc. Bull. 25: 296-297.

McNay, R.S. 1995. The ecology of movements made by Columbian black-tailed deer. Thèse de doctorat, University of British Columbia, Vancouver, C.-B. 194 p.

McNay, R.S.; Voller, J.M. 1995. Mortality causes and survival estimates for adult female Columbian black-tailed deer. J. Wildl. Manage. 59: 138-146.

McTaggart-Cowan, I. 1945. The ecological relationships of the food of the Columbian black-tailed deer in the coast forest region of southern Vancouver Island, B.C. Ecol. Monogr. 15: 110-139.

McTaggart-Cowan, I. 1956. Life and times of the coast black-tailed deer. Pages 523-617 *in* W.P. Taylor (sous la dir. de), The deer of North America. Stackpole Books, Harrisburg, Pennsylvanie.

Nelson, R. 1997. Heart and blood: Living with deer in America. Alfred A. Knopf, New York. 389 p.

Nyberg, J.B.; McNay, R.S.; Kirchhoff, M.K.; Forbes, R.; Bunnell, F.; Richardson, E. 1989. Integrated management of timber and deer: coastal forests of British Columbia and Alaska. General Technical Report PNW GTR 226, Pacific Northwest Research Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture, Portland, Oregon. 65 p.

Parker, K.L. 1988. Effects of heat, cold, and rain on coastal black-tailed deer. Rev. can. zool. 66: 2475-2483.

Parker, K.L. 1994. The cost of living. Pages 306-314 *in* D. Gerlach, S. Atwater et J. Schnell (sous la dir. de), The wildlife series: Deer. Stackpole Books, Mechanicsburg, Pennsylvanie.

Parker, K.L.; Robbins, C.T.; Hanley, T.A. 1984. Energy expenditures for locomotion by mule deer and elk. J. Wildl. Manage. 48: 474-488.

Parker, K.L.; Gillingham, M.P.; Hanley, T.A.; Robbins, C.T. 1993. Seasonal patterns in body mass, body composition, and water transfer rates of free-ranging and captive black-tailed deer (*Odocoileus hemionus sitkensis*) in Alaska. Rev. can. zool. 71: 1397-1404.

Parker, K.L.; Gillingham, M.P.; Hanley, T.A.; Robbins, C.T. 1996. Foraging efficiency: energy expenditure versus energy gain in free-ranging black-tailed deer. Rev. can. zool. 74: 442-450.

Parker, K.L.; Gillingham, M.P.; Hanley, T.A.; Robbins, C.T. 1999. Energy and protein balance of free-ranging black-tailed deer in a natural forest environment. Wildl. Monogr. 143: 5-48.

Person, D.K.; Kirchhoff, M.D.; Van Ballenberghe, V.; Iverson, G.C.; Grossman, E. 1996. The Alexander Archipelago wolf: a conservation assessment. General Technical Report PNW-384, Pacific Northwest Research Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture, Portland, Oregon. 42 p.

Pojar, J. 1999. The effects of deer browsing on the plant life of Haida Gwaii. Pages 90-98 *in* G.G. Wiggins (sous la dir. de), Proceedings of the cedar symposium: growing western redcedar and yellow-cypress on the Queen Charlotte Islands/Haida Gwaii. B.C. Ministry of Forests / Canada – British Columbia South Moresby Forest Replacement Account, Victoria, C.-B.

Pojar, J.; Banner, A. 1984. Old-growth forests and introduced black-tailed deer on the Queen Charlotte Islands, British Columbia. Pages 247-257 *in* W.R. Meehan, T.R. Merrell, Jr. et T.A. Hanley (sous la dir. de), Fish and wildlife relationships in old-growth forests: Proceedings of a symposium held in Juneau, Alaska, 12-15 April 1982. American Institute of Fishery Research Biologists, Morehead City, Caroline du Nord.

Robbins, C.T.; Hanley, T.A.; Hagerman, A.E.; Hjeljord, O.; Baker, D.L.; Schwartz, C.C.; Mautz, W.W. 1987a. Role of tannins in defending plants against ruminants: reduction in protein availability. Ecology 68: 98-107.

Robbins, C.T.; Mole, S.; Hagerman, A.E.; Hanley, T.A. 1987b. Role of tannins in defending plants against ruminants: reduction in dry matter digestion? Ecology 68: 1606-1615.

Rose, C.L. 1982. Deer response to forest succession on Annette Island, southeast Alaska. Thèse de maîtrise ès sciences, University of Alaska, Fairbanks, Alaska. 56 p.

Schoen, J.W.; Kirchhoff, M.D. 1985. Seasonal distribution and home-range patterns of Sitka black-tailed deer on Admiralty Island, southeast Alaska. J. Wildl. Manage. 49: 96-103.

Schoen, J.W.; Kirchhoff, M.D. 1990. Seasonal habitat use by Sitka black-tailed deer on Admiralty Island, Alaska. J. Wildl. Manage. 54: 371-378.

Schoen, J.W.; Wallmo, O.C.; Kirchhoff, M.D. 1981. Wildlife-forest relationships: Is a reevaluation of old growth necessary. Trans. N. Am. Wildl. Nat. Resour. Conf. 46: 531-544.

Schoen, J.W.; Kirchhoff, M.D.; Thomas, M.H. 1985. Seasonal distribution and habitat use by Sitka black-tailed deer in southeastern Alaska. Federal Aid in Wildlife Research Final Report, Project W-17-11, W-21-1, W-21-2, W-22-3, and W-22-4, Alaska Department of Fish and Game, Juneau, Alaska. 44 p.

Shackleton, D.M. 1999. Hoofed mammals of British Columbia. Royal British Columbia Museum Handbook 3, University of British Columbia Press, Vancouver, C.-B. 268 p.

Sharpe, S. 1999. Management of deer on the Queen Charlotte Islands: Biology of the species. Pages 118-124 *in* G.G. Wiggins (sous la dir. de), Proceedings of the Cedar Symposium: growing western redcedar and yellow-cypress on the Queen Charlotte Islands/Haida Gwaii. B.C. Ministry of Forests / Canada – British Columbia South Moresby Forest Replacement Account, Victoria, C.-B.

Stockton, S.; Gaston, A.J.; Martin, J.-L. 2001. Where are all the flowers gone? The impact of introduced black tailed deer on the shoreline vegetation of Haida Gwaii, British Columbia. Pages 31-42 *in* A.J. Gaston (sous la dir. de), Laskeek Bay Research 10. Laskeek Bay Conservation Society, Queen Charlotte City, C.-B.

Taber, R.D.; Dasmann, R.F. 1958. The black-tailed deer of the chaparral / its life history and management in the north coast range of California. Game Bulletin No. 8, California Department of Fish and Game, Sacramento, Californie. 163 p.

Van Horne, B.; Hanley, T.A.; Cates, R.G.; McKendrick, J.D.; Horner, J.D. 1988. Influence of seral stage and season on leaf chemistry of southeastern Alaska deer forage. Rev. can. rech. for. 18: 90-99.

Vila, B.; Vourc'h, G.; Gillon, D.; Martin, J.-L.; Guibal, F. 2002. Is escaping deer browse just a matter of time in *Picea sitchensis*? A chemical and dendroecological approach. Trees Struct. Funct. 16: 488-496.

Vourc'h, G.; Vila, B.; Gillon, D.; Escarré, J.; Guibal, F.; Fritz, H.; Clausen, T.P.; Martin, J.-L. 2002. Disentangling the causes of damage variation by deer browsing on young *Thuja plicata*. A chemical and dendrochronological approach. Oikos 98: 271-283.

Wallmo, O.C. (sous la dir. de). 1981a. Mule and black-tailed deer of North America. University of Nebraska Press, Lincoln, Nebraska.

Wallmo, O.C. 1981b. Mule and black-tailed deer distribution and habitats. Pages 1-25 *in* O.C. Wallmo (sous la dir. de), Mule and black-tailed deer of North America. University of Nebraska Press, Lincoln, Nebraska.

Wallmo, O.C.; Schoen, J.W. (sous la dir. de). 1979. Sitka black-tailed deer: proceedings of a conference held in Juneau, Alaska. Forest Service, U.S. Department of Agriculture, Alaska Region.

Wallmo, O.C.; Schoen, J.W. 1980. Response of deer to secondary forest succession in southeast Alaska. For. Sci. 26: 448-462.

Warner, P.J.; Cushman, J.H. 2002. Influence of herbivores on a perennial plant: variation with life history stage and herbivore species. Oecologia 132: 77-85.

Yeo, J.J.; Peek, J.M. 1992. Habitat selection by female Sitka black-tailed deer in logged forests of southeastern Alaska. J. Wildl. Manage. 56: 253-261.

Cadre conceptuel pour la recherche sur les espèces introduites dans l'archipel de Haïda Gwaii

Anthony J. Gaston et Jean-Louis Martin

Résumé

L'introduction d'espèces exotiques sur des îles par les humains est un phénomène vieux de plusieurs milliers d'années. Sur Haïda Gwaii (îles de la Reine-Charlotte, Colombie-Britannique), la plupart des introductions ont été délibérées. L'arrivée d'une espèce exotique aura nécessairement des conséquences pour les biotopes indigènes. Notre réponse à ces introductions doit s'appuyer sur une analyse des coûts-bénéfices prenant en compte un ensemble très varié de facteurs biologiques, économiques, culturels ou esthétiques. Nous examinons ici le rôle de la recherche dans ce processus décisionnel et mettons l'accent sur la valeur de la biodiversité en tant que garantie d'intégrité biologique.

> Une politique de conservation rationnelle doit reconnaître les forces du changement et s'inscrire dans une perspective suffisamment large qui inclut notamment des situations où aucune gestion n'est ni possible ni nécessaire. Conservation n'est pas synonyme de préservation ni de maintien du statu quo, mais de gestion raisonnée des espèces sauvages dans un environnement dynamique constamment altéré par l'homme.
>
> —*King (1984:190)* (trad.)

1. Introduction

De tout temps, l'homme a transporté avec lui des plantes et des animaux d'un lieu à l'autre de la planète. Le dingo, chien sauvage d'Australie, aurait été introduit en Australie vers 1500 av. J.-C. (Diamond 1997). Les pirogues utilisées pour coloniser les îles éloignées du Pacifique ont amené poulets, porcs et rats polynésiens *Rattus exulans* en Mélanésie dès 1500 av. J.-C. et sur Hawaï dès 500 apr. J.-C (Jennings 1979; Atkinson 1985).

Les humains transfèrent des organismes en dehors de leur aire de répartition habituelle, soit accidentellement, comme dans le cas des rats s'échappant des bateaux naufragés, ou délibérément, comme les cerfs, les écureuils et les ratons laveurs relâchés sur Haïda Gwaii. Ces espèces peuvent être introduites en tant qu'animaux domestiques ou dans le cadre d'une tentative délibérée de naturalisation. Après leur introduction, certains animaux retournent à l'état sauvage, comme ce fut le cas des lapins en Grande-Bretagne ou du bétail sur Haïda Gwaii. La plupart des espèces introduites qui se sont maintenues dans l'archipel sont toutefois arrivées dans le cadre de tentatives délibérées de naturalisation. Des principaux mammifères introduits dans cet archipel, seuls les rats sont arrivés accidentellement.

Tous les organismes qui ont été importés sur Haïda Gwaii n'ont pas nécessairement réussi à s'établir. Aucune des deux grandes espèces de cervidés introduites – le wapiti des Rocheuses *Cervus elaphus nelsoni* et le cerf noble *Cervus elaphus elaphus* – n'a prospéré, et seuls les wapitis survivent en petit nombre. Les chats, les chiens et les lapins sont fort heureusement restés pour l'essentiel des animaux domestiques contrairement à ce qui s'est souvent produit ailleurs (Moors et Atkinson 1984; Moors 1985). De même, parmi les nombreuses espèces végétales introduites depuis l'arrivée des Européens la plupart sont, à ce jour, restées confinées dans des zones fortement perturbées par les activités humaines : les lisières de routes, les zones coupées à blanc, les pâturages et les jardins. En fait, seule une minorité d'organismes introduits dans l'archipel a réussi à s'implanter de manière significative et à établir des populations reproductrices au sein des écosystèmes locaux. C'est ce dernier groupe d'organismes et leurs effets sur les écosystèmes qu'ils occupent qui ont constitué la base des travaux du Groupe de recherche sur les espèces introduites (RGIS).

2. La recherche sur les espèces introduites — intérêt fondamental

Les introductions de plantes et d'animaux sont un sujet qui intéresse les biologistes parce qu'elles constituent des expérimentations écologiques involontaires (Elton 1958; Vitousek 1990). Ces perturbations inédites et délibérées de certains écosystèmes peuvent nous renseigner sur la manière dont les écosystèmes répondent à des changements rapides. Elles peuvent aussi permettre de tester les prévisions élaborées dans le cadre de théories sur le fonctionnement des écosystèmes (Vitousek 1990). Enfin, elles peuvent révéler des interactions inattendues au sein des écosystèmes

qui permettront de formuler de nouvelles idées ou de tester les hypothèses actuelles sur le rôle des interactions entre différentes composantes d'un écosystème ou entre ses espèces (Moulton et Pimm 1983; Vitousek 1990; Simberloff *et al.* 2000). Nous espérons que nos recherches sur Haïda Gwaii, notamment celles de nos doctorants, dont les travaux sont par nature destinés à faire progresser nos connaissances fondamentales, auront permis une meilleure compréhension du fonctionnement des écosystèmes terrestres. Notre contribution devrait apparaître clairement dans les articles qui suivront celui-ci.

3. La recherche sur les espèces introduites – intérêt pratique

En écologie, dire que tout a un impact est une lapalissade. L'énergie qui entre dans un écosystème est déterminée par le rayonnement solaire et par des flux provenant des écosystèmes voisins. L'espace, quant à lui, est limité. Toute espèce nouvellement arrivée ne peut s'établir qu'aux dépens des éléments déjà en place, de sorte qu'il n'est pas utile de se demander si telle ou telle introduction aura ou non des incidences sur les écosystèmes existants. Il faut plutôt se demander :

1. En quoi une introduction affecte-t-elle les écosystèmes indigènes?
2. Quelle est l'ampleur des changements occasionnés?
3. Quelle est la trajectoire suivie par ces changements et quel sera le résultat final probable?
4. Quels seront les bénéfices?
5. Quels seront les coûts?

Avec du temps et de l'argent, la science peut fournir des réponses assez nettes aux deux premières questions. Elle peut aussi apporter des éléments de réponses à la troisième, tout en sachant que les prédictions sont malaisées, entre autre du fait des fluctuations du contexte environnemental. Toutes ces questions seront examinées dans les articles présentés par la suite dans ce volume.

Les questions 4 et 5 ont trait à la valeur que nous attachons à un écosystème ou à un paysage. Seule la collectivité en tant que telle peut y répondre à travers l'expression d'une volonté commune, soit de manière construite, en définissant des politiques et des règlements, soit de manière incontrôlée, en ignorant le problème et en laissant les facteurs économiques décider du cours des choses. Ce sujet sera abondamment traité par Simberloff (le présent volume).

Au cours de ses recherches, RGIS a tenté de quantifier les changements subis par la végétation de Haïda Gwaii suite à l'introduction du cerf à queue noire de Sitka *Odocoileus hemionus sitkensis*. Une partie de nos travaux s'est intéressée aux effets sur le thuya géant *Thuja plicata*, une espèce importante du point de vue économique et culturel, et dont le sort avait déjà attiré l'attention (Wiggins 1999). La plus grosse partie de notre effort de recherche a toutefois été consacré à mettre en évidence l'éventail complet des effets du cerf sur la biodiversité des écosystèmes forestiers indigènes.

La biodiversité est un concept qui englobe les différentes sortes de diversité qui existent au sein des écosystèmes, qu'il s'agisse d'une forêt tempérée pluviale ou de ce qui se développe dans une tasse de café non lavée. Pour les biologistes les variations de la biodiversité dans un écosystème donné constituent un indicateur de la santé de cet écosystème. Une baisse de biodiversité en un lieu donné est considérée comme une diminution de sa valeur biologique, entraînant une diminution de la productivité et de la stabilité des écosystèmes concernés, les rendant de ce fait plus susceptible de se dégrader davantage (Simberloff et Van Holle 1999; Cabin *et al.* 2000). En plaçant les effets sur la biodiversité au centre de la stratégie de recherche de RGIS, notre objectif était d'acquérir une perception aussi complète que possible des modifications subies par les écosystèmes locaux.

Dans la plupart des cas étudiés, les conséquences biologiques des introductions sont négatives (perte de diversité), alors que leurs effets économiques et culturels peuvent être positifs. Dans ce type d'équation les décisions de gestion devront être prises sur la base de critères qui appartiennent à des systèmes de valeur très différents. L'intérêt que nous biologistes portons au monde vivant va de toute évidence influencer l'attention que nous portons aux écosystèmes et la manière dont nous percevons une baisse de biodiversité. Nous espérons toutefois, à travers nos travaux sur les changements de la biodiversité provoqués par l'expansion des populations de cerfs sur Haïda Gwaii, pouvoir apporter des éléments d'information qui faciliteront des choix éclairés quant aux lignes de conduite à adopter dans l'avenir. En tant qu'individus, nous avons certainement nos propres perceptions sur la présence des cerfs sur Haïda Gwaii mais, à travers notre recherche, notre ambition n'en demeure pas moins de fournir la meilleure information possible sur ses bénéfices et ses coûts biologiques. Bien que notre travail nous habilite certainement à participer à la réflexion sur les stratégies d'action, ou d'inaction, notre rôle essentiel demeure toutefois, et avant tout, celui de fournir un diagnostic.

Il a été suggéré qu'il était inutile de poursuivre des recherches sur le cerf à Haïda Gwaii. Dans ce contexte, il serait acquis que le cerf a des effets indéniables sur la régénération de la forêt et que ceci en fait un animal nuisible, d'autant plus nuisible qu'il a été introduit dans l'archipel et qu'il est de ce fait un « étranger ». Si au lieu de forêts nous avions affaire à des terres arables, nous accepterions qu'il faille éliminer les cerfs pour cultiver des aliments et les agriculteurs investiraient plus ou moins pour l'exclure ou en limiter le nombre, en fonction de leur propre analyse des coûts économiques. Mais les forêts, y compris les forêts exploitées, sont de plus en plus perçues comme ayant une valeur d'usage qui dépasse leur valeur strictement marchande. Nous pouvons donc nous attendre à ce que les décisions relatives à la gestion du cerf passent d'un modèle de type gestion des ravageurs à un modèle incluant une évaluation des coûts et des bénéfices du point de vue d'une

multitude d'usages, incluant les bénéfices tirés de la chasse. Les renseignements recueillis par RGIS sur le comportement du cerf, sur l'incidence de l'abroutissement, sur la croissance des jeunes arbres et, dans le cas du thuya géant, sur l'utilité éventuelle des défenses chimiques, peuvent probablement contribuer utilement aux calculs économiques de l'impact du cerf sur les forêts exploitées. D'autres informations sur son impact sur la biodiversité et sur les cascades d'effets au sein des écosystèmes forestiers seront quant à eux utiles à une approche plus large du problème.

Un grand nombre des résultats de RGIS ont trait aux effets du cerf sur les écosystèmes forestiers non touchés par l'exploitation forestière ou par l'exploitation intensive d'autres ressources. Notre contribution présente de ce fait un intérêt direct dans le choix de stratégies de gestion du cerf à adopter dans les forêts non exploitées de Haïda Gwaii. Toutefois, comme cela apparaîtra de plus en plus clairement au fil de ce volume, la simplification de l'écosystème qui résulte de la surabondance des cerfs peut être considérée comme représentative de toute simplification d'un écosystème forestier (p. ex. par l'exploitation forestière intensive ou par la suppression des grands prédateurs) et de ses conséquences sur la complexité biologique de ces milieux. Dans le reste du présent article, nous traitons du cadre conceptuel dans lequel ces stratégies de gestion de la forêt peuvent être élaborées.

4. Des études de cas

4.1 Le lapin

Le lapin *Oryctolagus cuniculus* a été introduit en Angleterre au XII[e] siècle comme animal semi-domestique (Sheail 1971). Une fois naturalisé, il est devenu un véritable architecte d'écosystème. En s'alimentant il a créé des pelouses rases et denses, favorisé la survie d'espèces végétales naines ou rampantes et prévenu l'installation des arbustes. Les landes broutées par le lapin sont devenues des étendues de terre où ne poussent que certains types de plantes qui forment des paysages caractéristiques. Le lapin est aussi devenu un maillon important dans la chaîne alimentaire. Lorsqu'il est abondant, il est la proie principale de la Buse variable *Buteo buteo* et de l'hermine *Mustela erminea*. Il fait aussi partie du régime alimentaire des busards (*Circus* spp.), du renard roux *Vulpes vulpes* et du blaireau *Meles meles*. En 1953, le virus de la myxomatose a été introduit en Angleterre et, en moins d'un an, 99 % de la population de lapins a été anéantie. Dans certaines régions, les lapins écrasés étaient si nombreux que les routes en devenaient glissantes (la myxomatose rend les lapins aveugles). Depuis lors, le lapin est devenu peu à peu résistant à la maladie et a pratiquement retrouvé son abondance antérieure, plus robuste que jamais.

Il y a plusieurs leçons à tirer de cette histoire : il aura fallu une longue durée (plusieurs siècles) jusqu'à ce que le lapin s'adapte aux conditions locales; il est alors devenu une proie importante pour certains prédateurs indigènes et a créé un paysage unique avec une flore particulière; l'introduction d'une maladie extrêmement virulente et spécifique à cette espèce n'a donné qu'un bref répit d'à peine quelques décennies, au prix de souffrances animales qui seraient probablement considérées comme inacceptables dans le contexte actuel de droits des animaux (A.J.G. témoin de l'événement dans son enfance, l'a trouvé traumatisant).

4.2 Le rat noir, alias rat des champs ou rat des granges et le rat surmulot ou rat d'égout

Le genre *Rattus* est originaire d'Asie et deux de ses espèces sont devenues des commensaux cosmopolites des humains : le rat noir *R. rattus*, que l'on appelle aussi communément le rat des champs ou rat des granges et le rat surmulot ou rat d'égout *R. norvegicus*, plus gros. Le rat noir est le principal hôte intermédiaire du virus à l'origine des épidémies de peste bubonique. Il en existe plusieurs morphes, dont un morphe gris foncé et le rat d'« Alexandrie », plus pâle.

En général, les rats continuent d'être associés aux activités humaines, se nourrissant de provisions, d'ordures ou de déchets agricoles (Corbet 1966). Le rat noir a réussi à coloniser de nombreuses îles même lointaines que ce soit sous les tropiques ou dans les régions subpolaires et il s'y nourrit de plantes, d'oiseaux et, dans certains cas, d'espèces intertidales (Atkinson 1985). Récemment, le rat noir a été supplanté par le rat surmulot, plus gros et plus agressif, sur une bonne partie de son ancienne aire de répartition et, au cours de la seconde moitié du XVIII[e] siècle et du début du XIX[e] siècle, il a disparu de presque toute l'Europe, à l'exception des ports maritimes. Une exclusion compétitive similaire est survenue à de nombreuses reprises lorsque les surmulots ont colonisé des îles de régions tempérées ou froides déjà occupées par le rat noir alors que les deux espèces coexistent sur de nombreuses îles océaniques tempérées ou tropicales (Atkinson 1985). Sur les îles où il est présent, le rat noir a souvent profondément perturbé les populations d'oiseaux nicheurs, réduisant leur abondance (Penloup *et al.* 1997), modifiant les assemblages de communautés (Martin *et al.* 2000) et faisant disparaître des groupes entiers d'espèces ou de sous-espèces (Thibault *et al.* 2002).

En ce qui concerne les rats qui peuplent les îles éloignées, on peut affirmer ici qu'ils n'ont aucunement diversifié le paysage ni formé la base d'importantes chaînes alimentaires, sauf pour d'autres espèces introduites. Ils ont plutôt fortement contribué à réduire la diversité de l'avifaune et, dans certains cas, des insectes et des plantes; leur rôle de vecteurs de maladies et leur association avec les déchets ne leur vaut que très peu de sympathie, ce qui rend sans aucun doute leur éradication plus acceptable auprès du public.

4.3 Ratons laveurs sur Haïda Gwaii

C'est pendant les années 1940 que le raton laveur *Procyon lotor* fut introduit sur Haïda Gwaii dans le but de

procurer une ressource supplémentaire en fourrures pour les trappeurs (Carl et Guiget 1972). Le raton laveur a colonisé l'archipel et a atteint presque toutes les îles situées à moins de 600 m de la source de colonisation la plus proche (Hartman 1993; Golumbia *et al.* le présent volume). Sa fourrure n'a à l'heure actuelle pas de grande valeur commerciale et peu sont piégés à l'échelle locale (communications personnelles des résidents). Localement il n'a guère de prédateur.

Sur les petites îles qui abritent des colonies d'oiseaux de mer, le raton laveur peut se spécialiser dans la prédation des oiseaux de mer adultes (Rodway 1991; Gaston et Masselink 1997; Hartman *et al.* 1997), notamment des Alcidés qui nichent dans des terriers (Macareux rhinocéros *Cerorhinca monocerata*, Starique de Cassin *Ptychoramphus aleuticus*, Alque à cou blanc *Synthliboramphus antiquus*), et il a provoqué leur disparition sur plusieurs îles (Rodway *et al.* 1988; Gaston et Masselink 1997). Le raton laveur peut aussi influer sur le succès reproducteur des oiseaux nichant en bord de mer, comme le Goéland à ailes grises *Larus glaucescens* et l'Huîtrier de Bachman *Haematopus bachmani* (Vermeer *et al.* 1997), et probablement aussi le Gravelot semipalmé *Charadrius semipalmatus* (Cooper et Miller 1997). Leur impact sur la vie intertidale n'est pas connu, mais doit être étudié.

L'impact des ratons laveurs sur les oiseaux de mer a donné lieu à un accord inter-organismes dans le but de les éradiquer (au fusil) de toute île abritant d'importantes colonies d'oiseaux de mer, d'effectuer un suivi permettant de détecter les (re)colonisations éventuelles et de procéder à leur éradication au besoin. Les sites servant potentiellement de source de colonisation ont également fait l'objet de suivis sur les grandes îles et les animaux y ont été abattus à intervalles réguliers. Jusqu'à présent, cette politique semble en mesure d'empêcher la poursuite de l'érosion des colonies d'oiseaux de mer.

Ces mesures ont été prises en réponse à des menaces pesant sur des populations d'oiseaux précises ayant une importance internationale; les éradications ont de ce fait été ponctuelles et, à ce jour, les autres conséquences de l'introduction des ratons laveurs sur Haïda Gwaii, à l'échelle des écosystèmes intertidaux ou autres, demeurent inconnues.

4.4 Contrastes

La comparaison de ces trois exemples avec la situation qui a résulté de l'introduction du cerf à queue noire sur Haïda Gwaii est riche d'enseignements. L'incidence des lapins sur des terres non agricoles a favorisé certains types de paysages aux détriments d'autres paysages en créant des conditions favorables à certains éléments de la flore et de la faune. Du temps et de l'argent ont été consacrés pour revenir à la situation préexistante. Mais, lorsque les lapins ont été décimés par la myxomatose, les modifications des écosystèmes qui en ont suivi ont en général été jugées indésirables — les landes étaient recolonisées par les broussailles. À l'échelle du paysage rural les lapins ajoutaient une certaine diversité, à la fois biologique et pittoresque. Ils étaient aussi bons à manger, bien qu'ils furent peu à peu dédaignés lorsqu'ils devinrent très communs. Il est peu probable qu'il y ait d'autres tentatives d'éradication du lapin en Grande-Bretagne, et les opérations de contrôle continueront à se limiter aux zones agricoles.

Le cas des rats est différent. Dans de grandes parties de leur aire de répartition, ils sont restés essentiellement des commensaux des activités humaines. Ils n'ont eu aucun effet bénéfique, pas plus sur la flore que sur le paysage. Leur incidence sur la biodiversité a surtout été négative. Lorsqu'ils envahissent les petites îles, ils deviennent souvent prédateurs et ont fortement affecté la diversité des oiseaux de nombreuses îles. À Haïda Gwaii, ils sont considérés comme nuisibles pour la nature indigène, et beaucoup d'efforts ont été consentis en vue de leur éradication. Ces efforts se poursuivent et leur éradication totale de Haïda Gwaii semble une perspective réalisable et souhaitable.

Pour ce qui est des ratons laveurs les informations à notre disposition suggèrent que leur impact concerne surtout les oiseaux de mer qui nichent sur certaines petites îles. L'éradication au fusil — une méthode moins cruelle que l'empoisonnement et qui épargne les espèces non ciblées — semble permettre de maîtriser la situation. D'autres recherches destinées à déterminer des effets possibles sur d'autres communautés biologiques seraient très souhaitables. Elles pourraient nous amener à modifier notre gestion des ratons laveurs.

5. Coûts et bénéfices de la présence du cerf sur Haïda Gwaii

Les effets de la présence du cerf sur Haïda Gwaii comportent des aspects bénéfiques et des aspects néfastes. Les cerfs ont sans conteste profondément modifié les paysages. Le sous-bois ouvert dont parle Pojar dans le premier article du présent volume est une caractéristique remarquable des forêts primaires dans pratiquement tout l'archipel, comme l'est la régénération dense de la pruche de l'ouest *Tsuga heterophylla* et, par endroits, de l'épicéa de Sitka *Picea sitchensis* (Vila et Martin le présent volume). Dans les clairières le long de la côte, plus particulièrement sur les versants méridionaux ensoleillés, il semble qu'il faille attribuer au cerf le maintien des prairies herbacées qui constitue un des attraits indéniables de localités comme Vertical Point sur l'île Louise. Les bonsaïs d'épicéa de Sitka associés à ces clairières y constituent un élément caractéristique du paysage. Tous ces changements ajoutent probablement à l'attrait qu'offre l'archipel aux touristes : la présence d'un sous-bois impénétrable réduirait l'accessibilité et la visibilité en forêt, et limiterait fortement le nombre de sites disponibles pour camper. Il existe plusieurs études qui suggèrent que les gens préfèrent un paysage où alternent clairières et forêts à un couvert forestier continu (Wilson 1984; Kellert et Wilson 1993). Enfin, la facilité avec laquelle il est possible d'obtenir du gibier frais du fait de la présence du cerf représente sans aucun doute un bénéfice social et économique.

Parmi les coûts identifiés figure sans conteste l'effet sévère exercé par le cerf sur la régénération de la forêt. Il favorise la pruche et l'épicéa aux dépens du thuya géant (Martin et Baltzinger 2002), tout en ralentissant leur croissance (Vila *et al.* 2001, 2002, 2003). Il a aussi un impact très négatif sur la diversité en arbustes et en fleurs sauvages (Stockton le présent volume) et sur l'abondance et la diversité des insectes (Allombert et Martin le présent volume) ou des oiseaux (Martin, Allombert et Gaston le présent volume) qui leur sont associées. Certaines des plantes et certains des oiseaux touchés sont des taxons qui n'existent que sur Haïda Gwaii. Certains des insectes affectés n'ont été observés dans l'archipel que là où le cerf est absent. La biodiversité est exceptionnellement faible dans les régions les plus intensément broutées, dont les îles Reef, Kunga et Ramsay offrent de bons exemples, sauf là où des ravins ou des falaises en pente raide empêchent le cerf d'atteindre la végétation. Les fleurs sauvages sont quasiment éliminées ce qui réduit considérablement le nombre de gros insectes et de colibris. À l'exception des grands arbres et des décomposeurs de la litière, ces forêts sont devenues des quasi-déserts biologiques. Dans quelle mesure la rareté actuelle de certains éléments de l'écosystème originel, comme l'hermine de Haïda *Mustela erminea haidarum* ou la sous-espèce locale de l'Autour des palombes *Accipiter gentiles laingi*, doit être imputée à des changements provoqués par le cerf est encore difficile à dire. Toutefois les oiseaux forestiers ont vraisemblablement constitué une part importante du régime alimentaire pour ces deux espèces et les effectifs de ces proies ont sans conteste diminué après l'arrivée du cerf (Martin, Allombert et Gaston le présent volume). La réduction ou la perte de plantes médicinales, alimentaires et textiles importantes utilisées par les Haïdas pour des activités culturelles a été considérable (sections 3.1 et 3.5 dans Golumbia et Rowsell le présent volume).

Et puis il y a la perte des anciens paysages. Aujourd'hui, l'apparence et la structure du paysage d'il y a un siècle ne peuvent être imaginées qu'à partir d'une poignée de journaux et de manuscrits archivés, de quelques photographies et des souvenirs de personnes âgées. Selon les récits et les photographies de Haïda Gwaii avant l'arrivée du cerf, les côtes étaient couvertes de peuplements très denses de ronces élégantes *Rubus spectabilis*, de framboisiers noirs *Rubus parviflorus*, de sureaux rouges *Sambucus racemosa* et d'autres arbustes. Des fourrés de gaulthéries Shallon *Gaultheria shallon* et d'aralies épineuses *Oplopanax horridus* rendaient l'intérieur des forêts impénétrables. Les expériences menées par RGIS donnent à penser que les communautés du littoral et de l'intérieur des forêts sont fortement modifiées. Ces changements traduisent une perte du patrimoine historique.

Là où dans les îles il y a eu coupe à blanc ou une transformation du territoire en terres agricoles, nous ne pouvons pas escompter que toutes les plantes et les animaux indigènes prospèrent. De nouveaux écosystèmes ont été créés, auxquels de nombreux organismes indigènes sont moins bien adaptés que les organismes immigrants provenant de régions cultivées et perturbées depuis plus longtemps. Vouloir empêcher que des plantes ou des animaux non indigènes ne se répandent dans ces milieux n'a que peu d'intérêt du point de vue de la préservation de l'histoire ou de la culture locale ni, sans doute, aucun intérêt sur le plan biologique. Le principal souci réside dans le risque que les espèces installées dans ces milieux prolifèrent au point de pouvoir envahir les écosystèmes naturels. Ce genre d'invasion a lieu de manière imprévisible et quelquefois longtemps après l'arrivée de l'espèce. Il s'ensuit qu'aucune espèce exotique ne doit être négligée (Simberloff le présent volume).

Par ailleurs, les écosystèmes indigènes de Haïda Gwaii représentent des associations uniques de plantes et d'animaux. Nos recherches suggèrent qu'une part de leur originalité est à relier à l'absence initiale de grands mammifères herbivores, absence qui a créé des conditions permettant à certaines plantes et à certains animaux de devenir dominants. Il s'agit là d'un accident lié à l'histoire : s'il y avait eu des cerfs dans la zone du pont continental du détroit d'Hécate à la fin du Pléistocène, les cerfs feraient sans aucun doute partie de la faune indigène des îles. Si les cerfs avaient été présents, leurs prédateurs l'auraient probablement été également, contribuant au même équilibre que celui qui existe sur le continent. La végétation aurait alors été très semblable à celle des forêts des côtes du Pacifique.

Durant la dernière journée de cette réunion, nous avons examiné certaines des options disponibles en vue de gérer les populations de cerfs sur l'archipel. Pour ce faire, nous avons d'abord pris acte de plusieurs éléments. Dans un premier temps, à l'instar du lapin au Royaume-Uni, le cerf n'est ni une pure bénédiction ni un irréductible ravageur. C'est d'ailleurs ce qui fait tout l'intérêt du débat... en fait, c'est bien pour cela qu'il y a débat. Ensuite, la façon d'aborder la question risque fort de différer selon que l'on s'intéresse à des forêts exploitées par l'industrie ou à des forêts naturelles. En effet les valeurs attachées à ces forêts diffèrent et, par conséquent, les arguments en faveur et en défaveur de la régulation des populations vont eux aussi différer. Enfin, les arguments biologiques en faveur d'une régulation des populations de cerfs découlent surtout de leur impact sur la biodiversité, un concept relativement récent et dont l'importance reste sujette à débat (Tilman 1999, 2000; Chapin *et al.* 2000; McCann 2000). Les modifications de la biodiversité peuvent être cryptiques, soit parce que les objets d'étude sont relativement obscurs (insectes, limaces et escargots) ou que les incidences du cerf sont à ce point répandues et omniprésentes qu'il n'existe pas vraiment de point de référence auquel se référer pour estimer son impact. De ce fait, le cas du cerf à queue noire dans l'archipel de Haïda Gwaii constitue un exemple de situation où des recherches intensives et détaillées sont nécessaires pour déterminer le véritable coût biologique de son introduction, connaissance qui pourra alors être appliquée, de concert avec les autres considérations, aux décisions de gestion qui seront prises.

Documents cités

Atkinson, I.A.E. 1985. The spread of commensal species of *Rattus* to oceanic islands and their effects on island avifaunas. Pages 35-81 *in* P.J. Moors (sous la dir. de), Conservation of island birds. Publication technique n° 3, Conseil international pour la préservation des oiseaux, Cambridge, R.-U.

Cabin, R.J.; Weller, S.G.; Lorence, D.H.; Flynn, T.W.; Sakai, A.K.; Sandquist, D.; Hadway, L.J. 2000. Effects of long-term ungulate exclusion and recent alien species control on the preservation and restoration of a Hawaiian tropical dry forest. Conserv. Biol. 14: 439-453.

Carl, G.C.; Guiget, C.J. 1972. Alien animals in British Columbia. B.C. Provincial Museum Handbook 14, Victoria, C.-B. 94 p.

Chapin, F.S., III; Zavaleta, E.S.; Eviner, V.T.; Naylor, R.L.; Vitousek, P.M.; Reynolds, H.L.; Hooper, D.U.; Lavorel, S.; Sala, O.E.; Hobbie, S.E.; Mack, M.C.; Díaz, S. 2000. Consequences of changing biodiversity. Nature (London) 405: 234-242.

Cooper, J.M.; Miller, E.H. 1997. Populations, status and biology of shorebirds breeding near Masset, Queen Charlotte Islands. Pages 123-129 *in* K. Vermeer et K.H. Morgan (sous la dir. de), The ecology, status, and conservation of marine and shoreline birds of the Queen Charlotte Islands. Publication hors série n° 93, Service canadien de la faune, Ottawa, Ontario.

Corbet, G.B. 1966. The terrestrial mammals of Western Europe. Foulis & Co., Londres, R.-U.

Diamond, J. 1997. Guns, germs and steel: the fates of human societies. Norton, New York.

Elton, C. 1958. The ecology of invasions by animals and plants. Methuen, Londres, R.-U.

Gaston, A.J.; Masselink, M. 1997. The impact of raccoons, *Procyon lotor*, on breeding seabirds at Englefield Bay, Haida Gwaii, Canada. Bird Conserv. Int. 7: 35-51.

Hartman, L.H. 1993. Ecology of coastal raccoons (*Procyon lotor*) on the Queen Charlotte Islands, British Columbia, and evaluation of their potential impact on native burrow-nesting seabirds. Thèse de maîtrise ès sciences, University of Victoria, Victoria, C.-B.

Hartman, L.; Gaston, A.J.; Eastman, D. 1997. Raccoon predation on Ancient Murrelets on East Limestone Island, British Columbia. J. Wildl. Manage. 61: 377-388.

Jennings, J.D. (sous la dir. de). 1979. The prehistory of Polynesia. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

Kellert, S.R.; Wilson, E.O. (sous la dir. de). 1993. The biophilia hypothesis. Island Press/Shearwater Books, Washington, D.C.

King, C. 1984. Immigrant killers: introduced predators and the conservation of birds in New Zealand. Oxford University Press, Aukland, Nouvelle-Zélande.

Martin, J.-L.; Baltzinger, C. 2002. Interaction among deer browsing, hunting, and tree regeneration. Rev. can. rech. for. 32: 1254-1264.

Martin, J.-L.; Thibault, J.C.; Bretagnolle, V. 2000. Black rats, island characteristics and colonial nesting birds in the Mediterranean: current consequences of an ancient introduction. Conserv. Biol. 14: 1452-1466.

McCann, K.S. 2000. The diversity-stability debate. Nature (London) 405: 228-233.

Moors, P.J. (sous la dir. de). 1985. Conservation of island birds. Publication technique n° 3, Conseil international pour la préservation des oiseaux, Cambridge, R.-U.

Moors, P.J.; Atkinson, I.A.E. 1984. Predation on seabirds by introduced animals and factors affecting its severity. Publication technique n° 2, Conseil international pour la préservation des oiseaux, Cambridge, R.-U.

Moulton, M.P.; Pimm, S.L. 1983. The introduced Hawaiian avifauna: biogeographic evidence for competition. Am. Nat. 121: 669-690.

Penloup, A.; Martin, J.-L.; Gory, G.; Brunstein, D.; Bretagnolle, V. 1997. Nest site quality and nest predation as factors explaining the distribution of pallid swifts (*Apus pallidus*) on Mediterranean islands. Oikos 80: 78-88.

Rodway, M.S. 1991. Status and conservation of breeding seabirds in British Columbia. Pages 43-102 *in* J.P. Croxall (sous la dir. de), Seabird status and conservation: a supplement. Conseil international pour la préservation des oiseaux, Cambridge, R.-U.

Rodway, M.S.; Lemon, M.J.F.; Kaiser, G.W. 1988. British Columbia seabird colony inventory. Report No. 1: East coast of Moresby Island. Série de rapports techniques n° 50, Service canadien de la faune, Région du Pacifique et du Yukon, Delta, C.-B. 275 p.

Sheail, J. 1971. Rabbits and their history. David & Charles, Londres, R.-U.

Simberloff, D.; Van Holle, B. 1999. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? Biol. Invasions 1: 21-32.

Simberloff, D.; Dayan, T.; Jones, C.; Ogura, G. 2000. Character displacement and release in the small Indian mongoose, *Herpestes javanicus*. Ecology 81: 2086-2099.

Thibault, J.C.; Martin, J.-L.; Penloup, A.; Meyer, J.Y. 2002. The role of introduced animals in the extinction of Polynesian monarchs. Biol. Conserv. 108: 161-174.

Tilman, D. 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. Ecology 80: 1455-1474.

Tilman, D. 2000. Causes, consequences and ethics of biodiversity. Nature (London) 405: 208-211.

Vermeer, K.; Morgan, K.H.; Smith, G.E.J. 1997. Oystercatcher habitat selection, reproductive success and their relationship with Glaucous-winged Gulls. Colon. Waterbirds 15: 14-23.

Vila, B.; Keller, T.; Guibal, F. 2001. Influence of browsing cessation on *Picea sitchensis* radial growth. Ann. For. Sci. 58: 853-859.

Vila, B.; Vourc'h, G.; Gillon, D.; Martin, J.-L.; Guibal, F. 2002. Is escaping deer browse just a matter of time in *Picea sitchensis*? A chemical and dendroecological approach. Trees – Struct. Funct. 16: 488-496.

Vila, B.; Guibal, F.; Torre, F.; Martin, J.-L. 2003. Growth change of young *Picea sitchensis* in response to deer browsing. For. Ecol. Manage. 201: 171-185.

Vitousek, P.M. 1990. Biological invasions and ecosystem processes: towards an integration of population biology and ecosystem studies. Oikos 57: 7-13.

Wiggins, G.G. (sous la dir. de). 1999. Proceedings of the cedar symposium: growing western redcedar and yellow-cypress on the Queen Charlotte Islands/Haida Gwaii. B.C. Ministry of Forests / Canada – British Columbia South Moresby Forest Replacement Account, Victoria, C.-B.

Wilson, E.O. 1984. Biophilia. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

Leçons des îles



En haut, à gauche :
Légende : Camp de base, Île Reef
Crédit photographique : RGIS, Jean-Louis Martin

En haut, au centre :
Légende : Expérience de choix alimentaire
Crédit photographique : RGIS, Gwenaël Vourc'h

En haut, à droite :
Légende : Tri d'échantillons d'insectes
Crédit photographique : RGIS, Jean-Louis Martin

Au milieu, à gauche :
Légende : Prise de mesure sur une Grive à collier
Crédit photographique : RGIS, Jean-Louis Martin

Au milieu, au centre :
Légende : Inventaire de la végétation près d'un exclos
Crédit photographique : RGIS, Jean-Louis Martin

Au milieu, à droite :
Légende : Section d'arbre déformée par des cicatrices dues aux frottis du cerf
Crédit photographique : RGIS, Bruno Vila

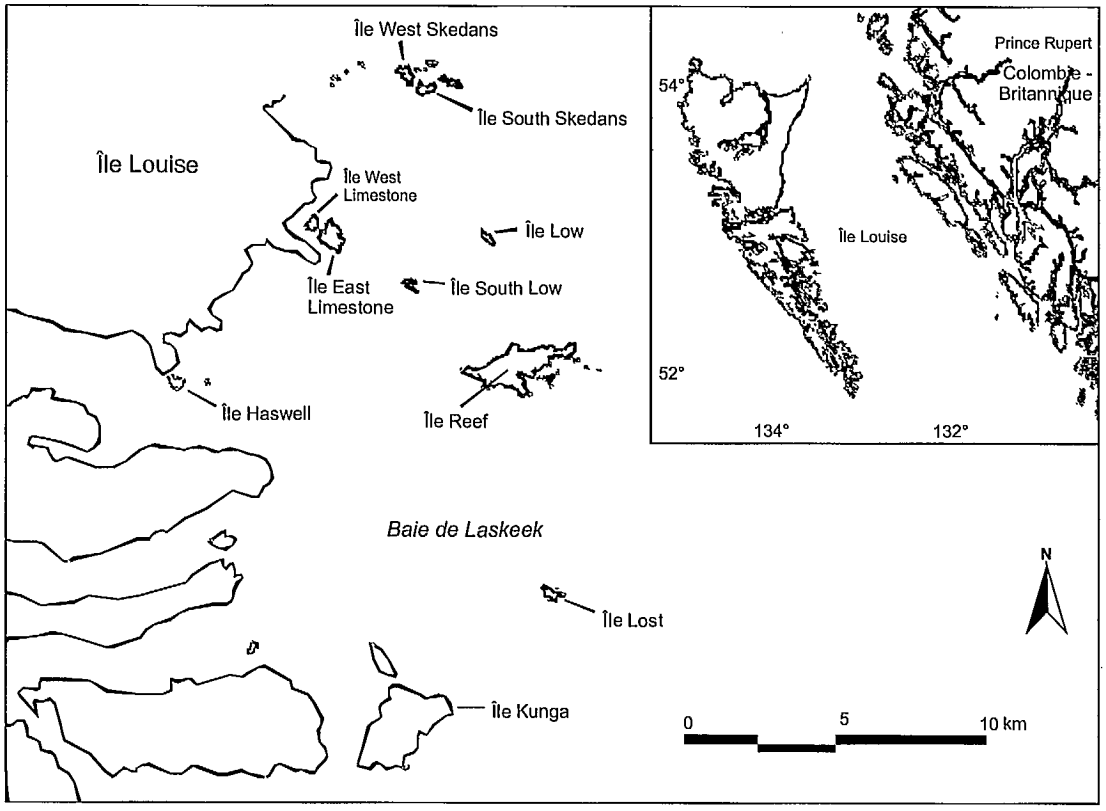
En bas :
Légende : Vue aérienne de la baie de Laskeek
Crédit photographique : Institut Gowgaia, C.P. 638, Queen Charlotte City, Haïda Gwaii, Canada VOT 1S0, www. spruceroots.org

Introduction à l'écologie terrestre de la baie de Laskeek

Stephen A. Stockton et Anthony J. Gaston

La baie de Laskeek, sur la côte est de Haïda Gwaii (îles de la Reine-Charlotte, Colombie-Britannique), a été de 1996 à 2002 la principale zone d'étude du Groupe de recherche sur les espèces introduites. Elle renferme 15 îles de superficie variable, plus ou moins isolées les unes des autres. Nos sites d'étude principaux étaient constitués de dix îles (figure 1) dont la plus grande, l'île Reef (249 ha), est la plus isolée des îles de plus de 100 ha de l'archipel, ce qui a motivé son choix pour notre expérience d'éradication des cerfs (Gaston *et al.* le présent volume). Deux autres grandes îles, Kunga (395 ha) et East Limestone (41 ha), ont servi de sites témoins pour cette expérience. Les sept îles restantes, Haswell, West Limestone, West Skedans, South Skedans, Low, South Low et Lost, furent l'objet d'une étude comparative des impacts du cerf. Ces îles qui sont de plus petite taille sont situées à moins de 17 km les unes des autres et ont une superficie variant entre 4,5 ha et 16 ha (tableau 1). L'île West Limestone, les îles West Skedans et South Skedans, et les îles South Low et Low font partie d'une aire de gestion de la faune de la Colombie-Britannique, tandis que l'île Lost fait partie de la Réserve du parc national et site du patrimoine haïda Gwaii Haanas. À noter que des recherches complémentaires ont été effectuées dans la partie sud-est de l'île Louise, la plus grande des îles de la baie de Laskeek (25 000 ha), sur l'île Graham plus au nord et dans le sud de l'archipel.

Figure 1
Carte de Haïda Gwaii et de la baie de Laskeek, montrant les îles « laboratoires », les îles où les populations de cerfs ont été fortement réduites et leurs sites témoins



Toutes les îles de la baie de Laskeek sont recouvertes d'une forêt tempérée de conifères dominée par l'épicéa de Sitka *Picea sitchensis* sur les îles les plus petites et les plus au large, et par la pruche occidentale *Tsuga heterophylla* et l'épicéa sur les autres. Le thuya géant *Thuja plicata* est présent en quantité variable sur toutes les îles, à l'exception des îles Lost et South Low. De petites quantités de pins tordus *Pinus contorta* var. *contorta* poussent sur les versants exposés du sud de l'île Reef. De petits peuplements de pommiers du Pacifique *Malus fusca* sont éparpillés dans toute la baie de Laskeek où ils sont surtout associés à d'anciens sites d'occupation des Haïdas. Aucune des dix îles étudiées n'a subi d'exploitation forestière et elles n'ont conservé que leur couvert forestier primaire. En général, les îles que nous avons étudiées étaient trop petites et trop accidentées pour que l'on y trouve des zones humides ou des cours d'eau importants. Nous n'avons donc pas pu recueillir beaucoup d'informations sur ces écosystèmes.

De petites zones non boisées se rencontrent sur les côtes exposées. Il y pousse soit des plantes herbacées et des arbustes bas ou des formations herbacées uniformes constituées de touffes de calamagrostides pourpres *Calamagrostis nutkaensis*. Cette dernière formation est particulièrement développée à l'extrémité est de l'île Reef.

Nous avons pu estimer la durée de la présence du cerf sur les différentes îles de la baie de Laskeek (tableau 1) grâce à des analyses comparatives des structures d'âge des tiges de certains arbustes et en datant les blessures par frottis (Vila et Martin le présent volume). Aucun indice de la présence, passée ou actuelle, du cerf n'a été relevé sur les îles South Low, Low et Lost. Sur les îles West Skedans et South Skedans les indices de présence du cerf remontent à moins de 20 ans et sur les îles Reef, Kunga, East Limestone, West Limestone et Haswell, ils remontent à plus de 50 ans.

Outre le cerf, des écureuils roux *Tamiasciurus hudsonicus* et des ratons laveurs *Procyon lotor* ont été introduits dans la baie de Laskeek. Les deux espèces sont, ou ont été, présentes sur les îles Louise, East Limestone et West Limestone. Les ratons laveurs ont été éradiqués d'East Limestone en 1992 et n'y sont revenus que très sporadiquement.

Tableau 1
Caractéristiques des sept petites îles de la baie de Laskeek qui constituent notre laboratoire naturel. La durée de présence du cerf a été déterminée par l'analyse des cernes de croissance des arbres pour établir la date des premières blessures par frottis causées par les cerfs (voir Vila *et al.* 2002). L'isolement des îles est la distance par rapport à la chaîne d'îles principale (d'après Martin *et al.* 1995)

Île	Durée de la présence (années)	Superficie de l'île (ha)	Isolement de l'île : distance de l'île Louise (m)
Haswell	>50	13,3	150
West Limestone	>50	16,0	350
West Skedans	<20	8,2	1350
South Skedans	<20	5,6	2400
South Low	Aucune	4,5	2900
Low	Aucune	9,6	5400
Lost	Aucune	5,3	7300

Documents cités

Martin, J.-L.; Gaston, A.J.; Hitier, S. 1995. The effect of island size and isolation on old growth forest habitat and bird diversity in Gwaii Haanas (Queen Charlotte Islands, Canada). Oikos 72: 115-131.

Vila, B.; Vourc'h, G.; Martin, J.-L.; Guibal, F. 2002. Is escaping deer browse just a matter of time in *Picea sitchensis*? A chemical and dendroecological approach. Trees – Struct. Funct. 16: 488-496.

Histoire de la colonisation et de l'impact du cerf : la mémoire des plantes ligneuses

Bruno Vila et Jean-Louis Martin

Résumé

En l'absence de sources de données plus traditionnelles, la dendrochronologie offre une information particulièrement précieuse sur la variation temporelle et spatiale des événements écologiques dans un milieu donné. Les arbres et les arbustes peuvent enregistrer les impacts du cerf et d'autres herbivores dans leur structure ligneuse, sous forme de signatures. Nous nous sommes servis de cette faculté pour comprendre la colonisation de l'archipel de Haïda Gwaii (îles de la Reine-Charlotte, Colombie-Britannique) par le cerf, ainsi que la variation de l'intensité de la pression d'abroutissement dans le temps et dans l'espace. Ces signatures prennent la forme de changements de port et de blessures de frottis chez les arbres et les arbustes, et se traduisent par d'importantes modifications de la croissance et de la structure d'âge des tiges des arbustes. Ces modifications varient en fonction de la capacité des espèces et des individus à exprimer des défenses chimiques ou physiques. Elles montrent que la présence des cerfs aboutit à un changement de la dynamique forestière, parce qu'elle favorise les épicéas de Sitka *Piecea sitchensis* au détriment des pruches occidentales *Tsuga heterophylla* et surtout des thuyas géants *Thuja plicata*, et à la disparition progressive mais totale des arbustes du sous-bois. La structure d'âge des tiges des arbustes montre que le cerf a commencé à avoir un fort impact sur les zones étudiées il y a une quarantaine d'années, beaucoup de variations locales pouvant toutefois être observées. Les blessures de frottis, un moyen de datation de la colonisation plus précis, nous ont permis de montrer que celle-ci s'est produite jusqu'à deux décennies avant que les impacts sur le sous-bois ne soient marqués. Selon les résultats obtenus, la colonisation de l'archipel s'est faite rapidement et la pression du cerf n'a cessé d'augmenter depuis.

1. Introduction

Les séries de cernes sont un système naturel d'enregistrement de données écologiques et historiques qu'il est possible de décoder en utilisant les « clés » appropriées. En fournissant des données pour l'interprétation d'environnements passés, d'évènements historiques ou de paramètres écologiques, comme les perturbations qu'ont subies ou que subissent à l'heure actuelle les forêts (Banks 1991), cette information, qui souvent ne peut être obtenue à partir d'autres sources, donne à la dendrochronologie un rôle unique.

Des perturbations se produisent dans tous les écosystèmes; elles peuvent être chroniques, intermittentes ou sporadiques, et sont classées en perturbations d'origine géomorphologique, climatique ou biotique. Leur fréquence et leur intensité peuvent être particulières à un arbre, à l'âge d'un arbre, à une espèce ou à un peuplement, ou elles peuvent ne pas être spécifiques et toucher les forêts d'une grande région géographique (Banks 1991). Les perturbations qui présentent le plus d'intérêt en dendroécologie sont celles qui produisent des changements observables et mesurables dans au moins un des attributs du cerne (Schweingruber 1988, 1996).

Parmi les perturbations causées par des facteurs biotiques, figurent celles qui résultent de l'explosion d'une population d'herbivores. Elles peuvent être déclenchées par des processus naturels ou résulter de déséquilibres liés aux activités humaines, comme l'introduction d'espèces. Quelle que soit leur origine, ces perturbations stressent les arbres et les arbustes, et laissent des traces dans les séries de cernes. Quand l'espèce impliquée dans la perturbation est identifiée et quand la signification de sa signature dans la matière ligneuse est comprise, une corrélation entre la présence/l'abondance de cette espèce et l'intensité de la signature enregistrée peut être établie (Schweingruber 1988, 1996).

Les ongulés sont parmi les principales espèces susceptibles de laisser une signature sur les plantes. Les dendrochronologistes ont utilisé les signatures laissées dans les séries de cernes pour étudier les variations spatiales et temporelles de l'abondance de plusieurs espèces (Payette 1987; Bordage et Filion 1988; Morneau et Payette 1998, 2000. Motta (1995, 1996, 1997) a étudié l'âge et la distribution des frottis et des écorçages dus à des ongulés dans les forêts des Alpes pour comprendre la dynamique des populations d'ongulés dans le temps.

L'archipel de Haïda Gwaii (îles de la Reine-Charlotte, Colombie-Britannique) offre une occasion unique pour ce genre d'étude, en raison de l'introduction du cerf à queue noire de Sitka *Odocoileus hemionus sitkensis* Merriam à la fin du XIX^{e} siècle. Comprendre le rôle écologique de cette espèce introduite est devenu, au cours des dernières années, une des principales priorités de la

recherche et une des grandes préoccupations des communautés locales et des gestionnaires. Il était de ce fait devenu essentiel de mieux comprendre la colonisation des îles par le cerf, l'évolution de la pression d'abroutissement au fil du temps à la fois à l'échelle régionale qu'à celle des populations locales de plantes et des individus qui les composent. Pour ce faire, les signatures que les cerfs ont laissées dans le bois constituent probablement la source d'information la plus répandue et la plus fiable, à condition que nous puissions mettre au point des outils permettant de les lire. Nous allons présenter brièvement les outils que nous avons élaborés et ce qu'ils nous ont appris sur les impacts passés et à venir du cerf sur les plantes ligneuses de Haïda Gwaii.

2. Les signatures laissées par le cerf

Les changements radicaux observés sur Haïda Gwaii, en ce qui concerne l'abondance et le recouvrement de la végétation, ont été soulignés à plusieurs reprises (Pojar *et al.* 1980; Pojar le présent volume sur les modifications de la végétation à l'époque historique; Stockton le présent volume). Ces changements résultent de dommages répétés au feuillage, aux rameaux et à l'écorce, ou de ceux causés par les frottis et qui ont conduit à la mise en place dans le sous-bois d'une limite d'abroutissement qui se situe entre 1 et 1,5 m de hauteur (Vila *et al.* 2001, 2003a,b; Vila 2002; Vourc'h *et al.* 2002).

2.1 Sur les arbres en régénération et les arbres adultes

En dessous de la limite d'abroutissement, le port des arbres en régénération est souvent très compact du fait d'un intense processus de ramification. Quand l'apex de ces arbres prostrés dépasse la limite d'abroutissement, la tige et les branches reprennent une croissance normale qui contraste fortement avec la partie basale qui est compacte avec des branches courtes. La tige sous la ligne d'abroutissement est parfois sinusoïdale et multiple (figure 1; Vila *et al.* 2001, 2003a,b).

Le cerf peut aussi laisser des blessures sur les jeunes arbres et les arbres adultes (ou sur les tiges des gros arbustes) en se nourrissant de l'écorce en hiver lorsque la nourriture est rare ou bien en frottant ses bois sur les arbres ou les arbustes pendant la période du rut ou de la mue. Ces blessures sont facilement reconnaissables. Elles sont dues à l'arrachement local de l'écorce qui cause des lésions et arrête la formation des cernes. Les blessures que nous avons observées au cours de notre étude avaient essentiellement été provoquées par les frottis. Parmi les arbres, le cerf a choisi de préférence le thuya géant *Thuja plicata*. Le saule (*Salix* sp.) et l'aulne rouge *Alnus rubra* ont été utilisés par le cerf en l'absence de thuya. Les arbres choisis par les cerfs avaient une circonférence inférieure à 50 cm. Pour chacun des arbres blessés, deux ou trois cicatrices ont en général été consignées. Ces blessures sont situées sur la tige à une hauteur comprise entre 35 et 70 cm par rapport au sol, mesurent 35 cm de long et ont de 5 à 6 cm de large (figure 2; Vila *et al.* 2004a).

Figure 1
Représentation schématique d'épicéas rabougris fortement broutés et plus petits que la limite d'abroutissement et d'épicéas ayant échappé aux cerfs et ayant dépassé la limite d'abroutissement. Le port prostré des épicéas échappés sous la limite d'abroutissement contraste avec le port normal au-dessus de cette limite. Sous la limite d'abroutissement, les tiges sont parfois sinusoïdales et multiples (d'après Vila *et al.* 2002).

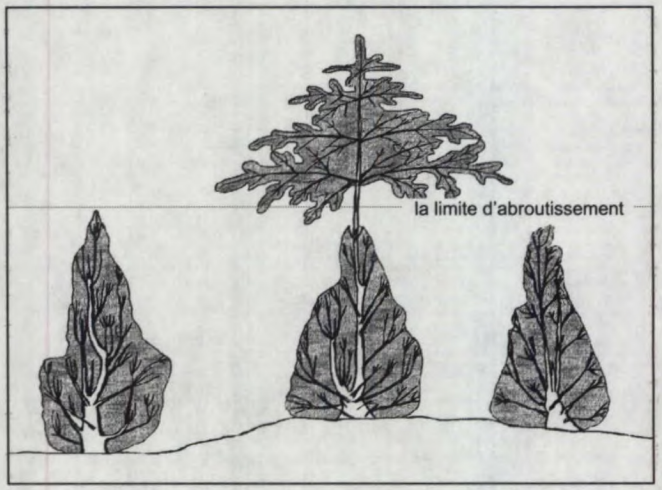


Figure 2
Blessure de frottis sur le thuya géant.



2.2 Sur les arbustes

L'abroutissement répété modifie beaucoup le port des arbustes. Chez l'airelle rouge *Vaccinium parvifolium*, par exemple, en l'absence de cerfs, le taux d'émission de nouvelles pousses est faible, mais suffisant pour compenser la mortalité des vieilles tiges. Quand l'airelle rouge est fortement broutée, les pousses continuent à émerger du lignotuber, mais elles sont systématiquement broutées. Ces chicots s'accumulent à la base des quelques tiges qui étaient suffisamment hautes pour que leur feuillage échappe au cerf au moment de son arrivée. Par conséquent, le nombre moyen de tiges est significativement plus élevé sur les îles sans cerfs (moyenne ± écart-type 7,8 ± 1,4) que sur les îles avec cerfs (2,0 ± 0,2) et le nombre moyen de pousses par individu est significativement plus petit sur les îles sans cerfs (0,9 ± 0,5) que sur les îles avec cerfs (9,3 ± 1,1) (Vila *et al.* 2004b).

3. Comment le cerf peut-il modifier la dynamique forestière?

3.1 L'influence du cerf sur les arbres

3.1.1 Arbres en régénération et arbres adultes

L'abroutissement et les frottis modifient le port de la plante et l'exposent à la maladie. La croissance radiale et la croissance en hauteur sont aussi particulièrement touchées. Par exemple, l'abroutissement répété du feuillage induit une diminution radicale de la croissance radiale du Salal *Gaultheria shallon* (Vila *et al.* 2005). Une des illustrations les plus spectaculaires de l'impact du cerf sur la croissance des plantes est fournie par les changements observés lorsque les arbres en régénération atteignent la limite d'abroutissement et réussissent à échapper au cerf (figure 3). Le patron de croissance de ces arbres est caractérisé par : 1) une phase initiale de stagnation de la croissance (phase 1) pendant laquelle les cernes sont étroits (< 0,5 mm/an); 2) une phase d'augmentation soudaine de la croissance lorsque l'arbre atteint la limite d'abroutissement (phase 2); et 3) une phase de stabilisation de la croissance (phase 3) caractérisée par des cernes larges (1 à 3 mm/an). Vila *et al.* (2003a) ont montré sans ambiguïté que ce patron de croissance radiale et les variations corrélées de port sont exclusivement régulés par l'abroutissement.

Il est possible d'utiliser les cernes étroits, qui correspondent à la période d'abroutissement intense, pour : 1) quantifier les conséquences de l'abroutissement sur la croissance radiale et sur la croissance en hauteur; 2) comprendre les mécanismes des processus par lesquels les arbres échappent à l'abroutissement; et 3) calculer des indices de croissance quand le cerf est présent et estimer le retard de recrutement des jeunes arbres causé par le cerf (Vila *et al.* 2001, 2003a,b; Vila 2002).

La croissance radiale moyenne des arbres ayant dépassé la limite d'abroutissement était à peu près sept fois plus importante au-dessus qu'au-dessous de la limite (figure 4). La croissance en hauteur moyenne des arbres ayant dépassé la limite d'abroutissement était près de deux fois plus importante au-dessus qu'au-dessous de la limite (figure 4). Ces différences, qui quantifient les pertes de croissance attribuables au cerf, varient en fonction de l'espèce examinée (Vila 2002; Vila *et al.* 2002, 2003a,b; Vourc'h *et al.* 2002). Elles retardent la régénération des arbres. Dans nos sites d'étude, il a fallu 13 ans environ à de jeunes épicéas (sur les îles Reef et East Limestone) et 20 ans à de jeunes pruches (de la baie Koya sur l'île Moresby) pour atteindre le 1,20 m nécessaire pour que le bourgeon apical

Figure 3
Patron de croissance radiale montrant la variation caractéristique de la largeur des cernes au fil du temps chez quatre épicéas de Sitka ayant échappé aux cerfs échantillonnés sur l'île West Limestone (d'après Vila *et al.* 2003a).

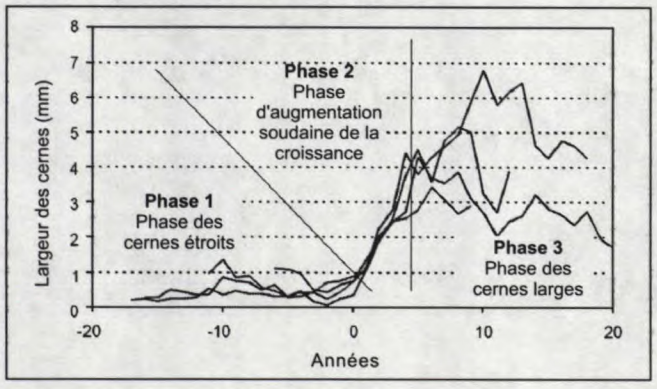
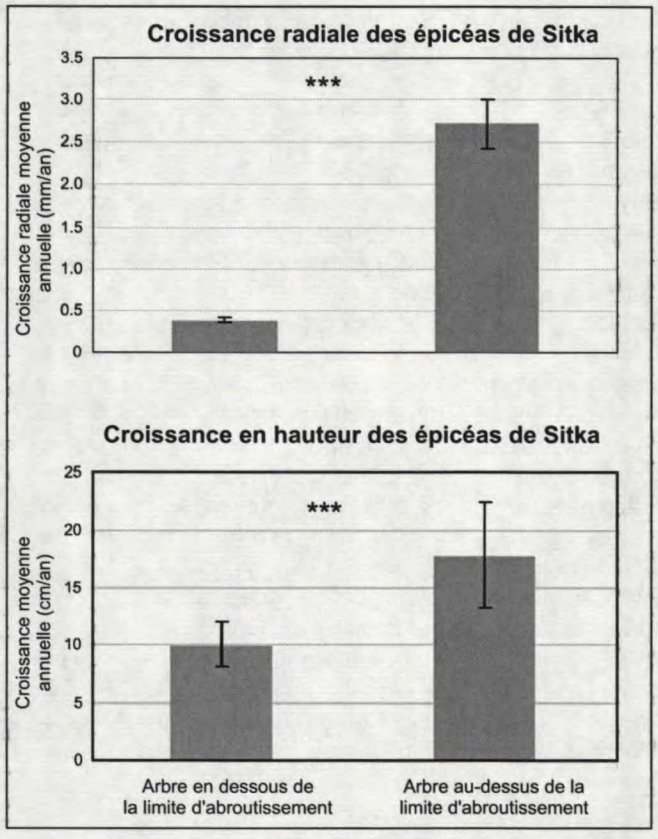


Figure 4
Indices de croissance radiale et en hauteur des épicéas de Sitka en dessous et au-dessus de la limite d'abroutissement montrant les pertes de croissance imputables à l'abroutissement. Les barres verticales correspondent aux erreurs-types. *** = $P < 0{,}001$ (d'après Vila *et al.* 2003a).



soit à l'abri des cerfs. En nous basant sur le travail de Coates *et al.* (1985) sur les îles de Haïda Gwaii, montrant qu'un arbre non brouté atteint 1,10 m en cinq ans seulement, nous concluons que l'abroutissement intense par le cerf retarde d'au moins 8 ans la régénération des épicéas (Vila *et al.* 2003a) et de 15 ans celle des pruches (Vila *et al.* 2003b), lorsque la densité des cerfs et les conditions du milieu sont comparables à celles que nous avons échantillonnées.

Les mécanismes de la réponse des arbres à l'abroutissement varient en fonction de l'espèce. Chez l'épicéa de Sitka, l'âge est le principal facteur. Les individus de petite taille intensément broutés sont simplement plus jeunes que les individus ayant échappé aux cerfs; ils finiront par atteindre la limite d'abroutissement (Vila 2002; Vila *et al.* 2002). Au fur et à mesure que l'arbre abrouti prend de l'épaisseur, le bourgeon apical est de plus en plus protégé par les aiguilles ligneuses et très pointues qui caractérisent cette espèce et par la rigidité de sa tige.

Chez le thuya géant, l'âge n'est pas le seul facteur en cause. L'aptitude à pousser et à échapper aux cerfs semble aussi dépendre de la capacité de certains arbres de produire suffisamment de défenses chimiques pour dissuader les cerfs de les brouter (voir Vila 2002; Vourc'h *et al.* 2002 et le présent volume; Vila *et al.* 2003a). Chez cette espèce, la texture souple des feuilles et la flexibilité de la tige offrent peu de protection contre le cerf.

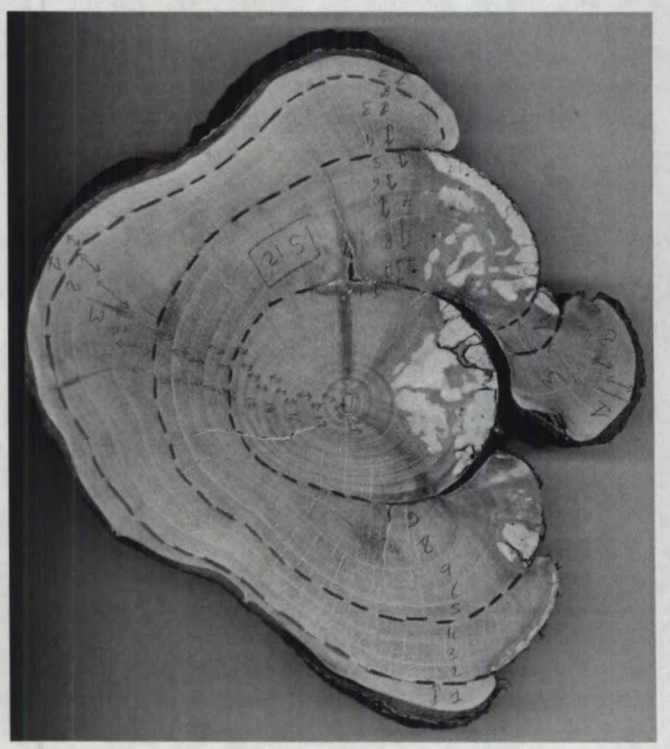
Chez la pruche occidentale le délai que nous avons observé avant qu'elle n'échappe aux cerfs est plus long que chez les deux autres espèces de conifères (Vila *et al.* 2003b). Là aussi, la texture souple des aiguilles et la flexibilité de la tige rendent cette espèce plus vulnérable que ne l'est l'épicéa de Sitka (Vila *et al.* 2003a). Par contre, lorsque la nourriture est assez abondante, la pruche est moins broutée (Martin et Baltzinger 2002). Nous n'avons pas de données sur la chimie de cette espèce qui présente des individus prostrés et échappés poussant côte à côte.

Enfin, les lésions comme celles qui sont causées par les frottis exposent les arbres aux maladies. Ainsi, sur l'île Reef, il y avait des galeries d'insectes ou du bois en décomposition en arrière des blessures chez 91,2 % des thuyas géants présentant ce genre de blessures. Seuls 8,8 % des thuyas géants n'étaient pas touchés. Quand le bois se décompose, des cavités apparaissent dans le tronc. Aucun signe de compartimentalisation (confinement du bois décoloré) n'a été observé chez cette espèce (figure 5). Sur l'île South Skedans, chez tous les arbres étudiés, le bois présentait une coloration particulière derrière la blessure, mais il n'y avait pas de bois en décomposition ni de cavités. Tous les arbres échantillonnés présentaient des signes de compartimentalisation (figure 6). Il existait de grandes différences entre les espèces. Le nombre moyen d'années nécessaires pour fermer une blessure de taille moyenne est d'environ 13 ans pour l'aulne, 15 ans pour le saule et de 29 ans pour le thuya géant. Cette absence de compartimentalisation associée à une faible vitesse de cicatrisation favorise la décomposition du bois. Dans le cas des thuyas géants, l'absence de compartimentalisation mène peut-être à la disparition d'arbres qui auraient joué un rôle dans la future population d'arbres matures (Vila *et al.* 2004a).

Figure 5
Rondelle de thuya géant caractérisée par du bois en décomposition et l'absence de compartimentalisation.



Figure 6
Conséquences des frottis sur l'intégrité du bois et la santé de l'arbre. Rondelle de saule montrant de la décoloration et de la compartimentalisation destinées à stoper la progression de la maladie.



3.1.2 Influence à long terme du cerf sur la dynamique forestière

Nos résultats confirment l'hypothèse de Pojar et Banner (1984), selon laquelle l'impact du cerf entraînera probablement la disparition du thuya géant comme espèce d'importance commerciale sur Haïda Gwaii ainsi qu'une augmentation des dommages sur l'épicéa de Sitka et la pruche occidentale. Au niveau actuel des pressions exercées par le cerf, nos analyses confirment aussi les travaux antérieurs (Coates *et al.* 1985; Martin et Daufresne 1999; Martin et Baltzinger 2002; Vila 2002; Vourc'h *et al.* 2002; Vila *et al.* 2003a,b; données inédites du Groupe de recherche sur les espèces introduites) selon lesquels la régénération du thuya géant a cessé en forêt primaire. Le cerf a également un effet rétroactif en mettant en péril certains des thuyas déjà établis avant son arrivée en leur infligeant des blessures (Vila *et al.* 2004a). La régénération des thuyas géants est aujourd'hui limitée aux forêts secondaires (Martin et Baltzinger 2002), où leur abondance future sera déterminée par la pression de chasse (Martin et Baltzinger 2002). Enfin, comme le cerf induit un délai de régénération plus long chez la pruche que chez l'épicéa, il pourrait induire des changements locaux dans la proportion relative entre les deux espèces (Vila 2002).

3.2 Dynamique des arbustes : un sous-bois de morts vivants?

Nous avons analysé l'impact du cerf sur les arbustes en étudiant l'âge de leurs tiges. L'absence de recrutement des tiges causée par l'abroutissement des nouvelles pousses modifie fortement la structure d'âge des tiges des arbustes. En l'absence de cerfs, les tiges meurent en moyenne à 25,2 ± 15,1 ans et sont régulièrement remplacées par de nouvelles pousses. Quand le cerf est présent, ce processus de remplacement est arrêté. Les tiges qui étaient assez hautes à l'arrivée du cerf pour lui échapper continuent à pousser et à vieillir. L'âge moyen de ces vieilles tiges est de 57,8 ± 16,3 ans. Ces vieilles tiges finissent par s'étioler du fait de l'épuisement des réserves nutritives du lignotuber et les plantes meurent (Vila *et al.* 2004b). En même temps, l'abroutissement interdit toute régénération à partir de graines. Ces résultats suggèrent que, dans les sous-bois de forêts primaires étudiés, la population d'arbustes est, en présence de cerfs, composée de plantes vieillissantes qui disparaîtront peu à peu, à mesure que les individus meurent (Vila *et al.* 2004b).

4. Peut-on reconstruire l'histoire de la colonisation par le cerf?

4.1 Peut-on dater la colonisation par le cerf et ses impacts?

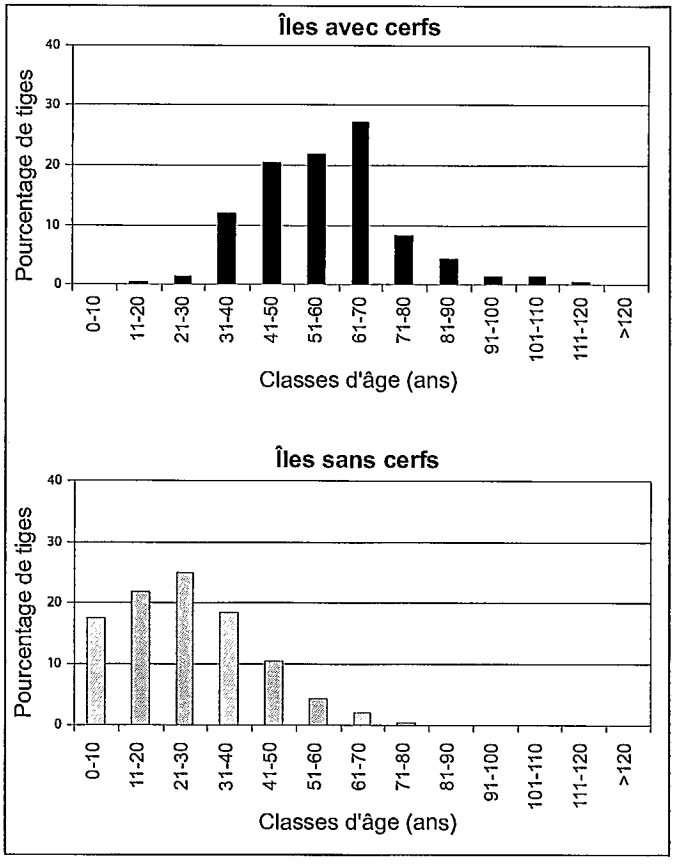
En l'absence de documents écrits, les signatures laissées dans les plantes ligneuses par l'abroutissement fournissent plusieurs façons d'appréhender l'histoire locale de la colonisation par le cerf et de son abondance (voir Pojar le présent volume, sur la végétation à l'époque historique; Golumbia *et al.* le présent volume).

Le premier moyen pour estimer la date minimale de colonisation d'une localité par le cerf est d'utiliser l'arrêt du recrutement de nouvelles tiges chez les arbustes. Celui-ci a lieu dès que l'abroutissement atteint une certaine intensité. Cet arrêt du recrutement est enregistré dans la structure d'âge des tiges (nombre de tiges par classe d'âge) qui peut être considérée comme un indicateur synthétique de l'importance globale de l'impact du cerf et du moment où cet impact est devenu prépondérant dans les localités étudiées (Vila *et al.* 2004b).

Sur les îles sans cerfs, 93,6 % des tiges avaient moins de 50 ans et 15 % des tiges au minimum appartenaient aux quatre premières classes d'âge (figure 7). Sur les îles de la baie de Laskeek ayant des cerfs, seules 35 % des tiges avaient moins de 50 ans et on observait un déficit marqué de tiges dans les trois ou quatre premières classes (figure 7). Sur les îles Louise, Haswell et Reef, la proportion de tiges de moins de 30 ans était respectivement de 2 %, de 0 % et de 2,5 %. Sur Reef, seules 6,3 % des tiges avaient moins de 40 ans, alors que sur Louise et Haswell, cette proportion atteignait respectivement 14,5 % et 14,3 % (Vila *et al.* 2004b).

Ces résultats semblent indiquer que le cerf était répandu dans la baie de Laskeek (îles Louise, Reef et Haswell) 40 ans au moins avant notre étude. Ils montrent que l'impact est plus prononcé sur l'île Reef, où il est mesurable 10 ans plus tôt que sur Louise et Haswell.

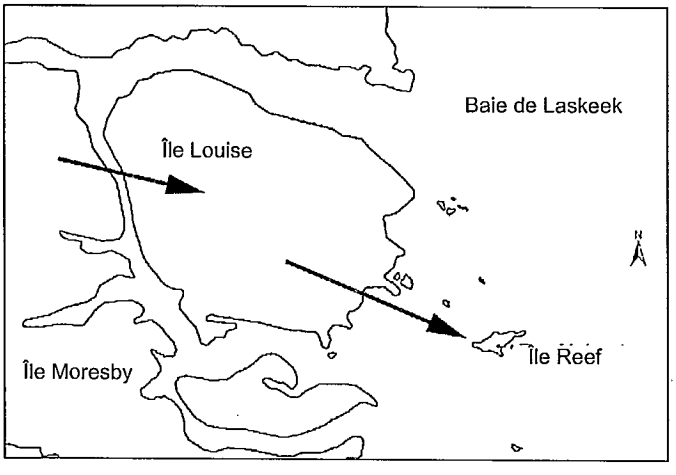
Figure 7
Structure d'âge des tiges dans des échantillons d'airelle rouge sur des îles sans cerfs et avec cerfs de la baie de Laskeek, exprimée en pourcentage de tiges par classes de dix ans.



Cependant, Reef étant la plus isolée des îles avec des cerfs que nous ayons étudiées, elle a probablement été colonisée en dernier. D'une superficie de 249 ha, elle est uniformément recouverte de forêt. L'île Louise est beaucoup plus grande et facilement accessible depuis l'île Moresby, qui encore plus grande (figure 8). Sur Louise et Moresby, les cerfs ont facilement accès, en été, à des pelouses alpines et à des coupes forestières. L'île Haswell, qui n'a que 13,3 ha de superficie, est recouverte de forêt adulte et séparée de Louise par un chenal de 150 m seulement. Comme la colonisation de l'île Reef a dû se faire via celle de Louise ou de Moresby, l'antériorité apparente d'un impact fort du cerf sur Reef suggère qu'il a fallu moins de temps au cerf pour avoir un impact marqué sur la végétation du sous-bois de Reef. L'isolement de cette île pourrait limiter la dispersion des cerfs et augmenter leur densité (effet de confinement de Krebs *et al.* 1969). L'impossibilité faite aux cerfs de Reef d'accéder à des ressources alimentaires saisonnières telles que celles fournies par les habitats alpins pourrait être une autre explication.

En dépit de l'ampleur et des causes des variations locales, la structure d'âge des tiges permet, dans cette situation de colonisation relativement récente par un ongulé, d'estimer à quel moment l'herbivore colonisateur a commencé à avoir un impact marqué en différents endroits de l'archipel (Vila *et al.* 2004b, 2005). Nous avons ainsi pu montrer, grâce aux structures d'âge, que le cerf était devenu le facteur dominant de structuration du sous-bois depuis 40 à 50 ans sur une grande partie de la moitié sud de l'archipel (échantillons de la baie de Laskeek et des îles Ramsay et Burnaby) avec quelques petites variations locales (Vila 2002; Vila *et al.* 2004b, 2005). Il existe une exception notable : le sud de l'île Moresby, où un impact sévère sur le sous-bois ne semble remonter qu'à une décennie au moment de cette étude, et ceci bien que les cerfs y aient été présents depuis au moins 50 ans (Vila *et al.* 2004b, 2005). Des conditions climatiques plus rigoureuses, qui peuvent influencer la dynamique des populations de cerfs, pourraient expliquer ce délai plus long dans l'apparition d'un impact sévère.

Figure 8
Agrandissement de la région de la baie de Laskeek montrant l'isolement de l'île Reef et la nécessité pour le cerf de coloniser d'abord les îles Louise ou Moresby pour atteindre Reef (flèches).



En résumé, l'absence d'un gradient nord-sud dans l'apparition d'un impact sévère sur le recrutement des arbustes suggère que la colonisation de l'archipel par le cerf s'est faite rapidement. Les exceptions, comme l'île South Skedans et le sud de l'île Moresby, semblent indiquer que ce patron général peut être modifié par des particularités locales.

Parce qu'il existe un délai entre le moment où le cerf colonise une île et le moment où les changements deviennent apparents dans l'habitat, et en raison des variations locales tout juste mentionnées, la structure d'âge des tiges fournit une estimation minimale du temps écoulé depuis qu'une localité a été colonisée (Vila *et al.* 2004b). Une façon d'obtenir une estimation plus précise consiste à analyser l'âge et la répartition par âge des blessures de frottis et des écorçages (Vila *et al.* 2004a). Les blessures par frottis apparaissent probablement dès qu'une population de cerfs est établie; l'âge de la cicatrice la plus ancienne fournit par conséquent une estimation plus précise de la date de l'arrivée du cerf dans un endroit donné. Ces blessures restent visibles pendant des décennies. Enfin, il est possible de comparer ces datations avec l'estimation que fournit l'analyse de la structure d'âge des tiges d'arbustes (Vila *et al.* 2004b). Nous avons surtout étudié les blessures par frottis dans le secteur de la baie de Laskeek, où nous les avons comparées sur les îles Reef et South Skedans. Nous ne serons donc pas en mesure de brosser le tableau de la répartition des blessures pour l'ensemble de l'archipel. Nos résultats montrent néanmoins tout le potentiel offert par ce type de signature dendrochronologique. L'âge des blessures les plus anciennes révèle, en effet, des différences radicales entre l'histoire de la colonisation de Reef et de South Skedans. La blessure la plus ancienne sur South Skedans semble indiquer une colonisation récente (tout juste avant 1987), alors que les plus anciennes sur Reef donnent à penser que le cerf a colonisé cette île dans les années 1940 (une estimation à comparer aux années 1960 indiquées par les structures par âge des tiges). Cette date de colonisation plus récente de l'île South Skedans donnée par l'étude dendrochronologique est en parfait accord avec les études comparant la diversité des plantes, de l'entomofaune ou de l'avifaune sur cette île à celle des autres îles colonisées par le cerf (voir Allombert et Martin le présent volume; Martin *et al.* le présent volume). La diversité végétale et animale est maximale sur les îles qui n'ont jamais été colonisée par le cerf, minimale sur les îles colonisées depuis au moins au moins 50 ans, comme Reef, et intermédiaire sur l'île South Skedans, où la colonisation, d'après les données dendrochronologiques, est plus récente. Si, en théorie, des épisodes antérieurs de colonisation et d'extinction, suivis d'un rétablissement de l'écosystème pendant les périodes sans cerfs, ne sont pas à exclure comme alternative pour expliquer ces différences, ce scénario n'est pas en accord avec notre incapacité à découvrir des blessures de frottis plus anciennes sur South Skedans (Vila *et al.* 2004a).

4.2 Est-ce que la pression du cerf augmente?

Parmi les épicéas que nous avons étudiés, ceux qui avaient échappé au cerf avaient atteint la limite d'abroutissement à l'âge de 13 ans environ, entre 9 à 12 ans

avant notre étude, alors que les individus prostrés âgés de 13 ans au moment de notre étude étaient encore de 0,20 à 0,30 m en dessous de la limite d'abroutissement. Ceci semble indiquer que la pression exercée a augmenté au cours des 15 années précédant notre étude (Vila *et al.* 2003a). Cette augmentation est peut-être due à un accroissement de la densité de cerf, ou de la pression d'abroutissement dans un contexte de raréfaction des ressources disponibles. Selon les estimations actuelles du taux de croissance, les épicéas rabougris au moment de notre étude devraient échapper à l'abroutissement lorsqu'ils auront 23 ans (Vila 2002).

La répartition par âge des blessures au cours des 50 à 60 ans ayant précédé l'étude sur l'île Reef et des 10 à 15 ans l'ayant précédé sur l'île South Skedans montre une augmentation croissante du nombre de blessures (Vila *et al.* 2004a). La longue persistance des blessures dans le temps suggère que cet accroissement au fil du temps traduit bien une augmentation de la pression exercée par le cerf. Bien que les différences de densité de blessures entre sites aient souvent été interprétées à tort comme le reflet de différences dans les densités de cerfs, des relations positives entre le nombre de blessures de frottis ou d'écorçage et densité de la population de cerfs ont été signalées (Gill 1992). Dans notre cas, le nombre croissant de blessures par frottis au fil du temps est de surcroît cohérent avec l'augmentation de la densité des cerfs attendue après la colonisation d'une île.

Remerciements

Nous remercions tous ceux qui ont travaillé avec nous; plus particulièrement Cory Millard, Brian Koepke, Georges Yau, Rob Kelly et Isabel Buttler pour leur aide sur le terrain, et Mark Salzl, Todd Golumbia, Gwenaël Vourc'h et Steve Stockton pour leur aide scientifique.

Documents cités

Banks, J.C.G. 1991. A review of the use of tree rings for the quantification of forest disturbances. Dendrochronologia 9: 51-70.

Bordage, G.; Filion, L. 1988. Analyse dendroécologique d'un milieu riverain fréquenté par le castor (*Castor canadensis*) au mont du Lac-des-Cygnes (Charlevoix, Québec). Le Naturaliste canadien 115: 117-124.

Coates, K.D.; Pollack, J.C.; Barker, J.E. 1985. The effect of deer browsing on the early growth of three conifer species in the Queen Charlotte Islands. Research Report 85002-PR, B.C. Ministry of Forests, Victoria, C.-B. 13 p.

Gill, R.M.A. 1992. A review of damage by mammals in north temperate forests: 1. Deer. Forestry 65(2): 145-169.

Krebs, C.J.; Keller, B.L.; Tamarin, R.H. 1969. *Microtus* population biology: Demographic changes in fluctuating populations of *M. ochrogaster* and *M. pennsylvanicus* in southern Indiana. Ecology 50(4): 587-607.

Martin, J.-L.; Baltzinger, C. 2002. Interaction among deer browsing, hunting, and tree regeneration. Rev. can. rech. for. 32: 1254-1264.

Martin, J.-L.; Daufresne, T. 1999. Introduced species and their impacts on the forest ecosystem of Haida Gwaii. Pages 69-85 *in* G.G. Wiggins (sous la dir. de), Proceedings of the cedar symposium: growing western redcedar and yellow-cypress on the Queen Charlotte Islands/Haida Gwaii. B.C. Ministry of Forests / Canada British Columbia South Moresby Forest Replacement Account, Victoria, C.-B.

Morneau, C.; Payette, S. 1998. A dendroecological method to evaluate past caribou (*Rangifer tarandus* L.) activity. Ecoscience 5(1): 64-70.

Morneau, C.; Payette, S. 2000. Long-term fluctuations of a caribou population revealed by tree-ring data. Rev. can. zool. 78: 1784-1790.

Motta, R. 1995. Dendroecology in ungulate forest damages: 1. Fraying scars. Dendrochronologia 13: 33-41.

Motta, R. 1996. Impact of wild ungulates on forest regeneration and tree composition of mountain forests in the Western Italian Alps. For. Ecol. Manage. 88: 93-98.

Motta, R. 1997. Dendroecology in ungulate forest damage: 2. Bark stripping scars. Dendrochronologia 15: 11-22.

Payette, S. 1987. Recent porcupine expansion at tree line: a dendroecological analysis. Rev. can. zool. 65: 551-557.

Pojar, J.; Banner, A. 1984. Old-growth forests and introduced black-tailed deer on the Queen Charlotte Islands, British Columbia. Pages 247-257 *in* W.R. Meehan, T.R. Merrell, Jr., and T.A. Hanley (sous la dir. de), Fish and wildlife relationships in old-growth forests: Actes d'un symposium tenu à Juneau, Alaska, 12-15 avril 1982. American Institute of Fishery Research Biologists, Morehead City, Caroline du Nord.

Pojar, J.; Lewis, T.; Roemer, H.; Wildford, D.J. 1980. Relationships between introduced black-tailed deer and the plant life of the Queen Charlotte Islands, British Columbia. Rapport inédit, B.C. Ministry of Forests, Smithers, C.-B.

Schweingruber, F.H. 1988. Tree-rings, basics and applications of dendrochronology. D. Reidel Publishing Company, Dordrecht, Pays-Bas. 276 p.

Schweingruber, F.H. 1996. Tree rings and environment. Dendroecology. Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research, Birmensdorf. Paul Haupt, Berne, Stuttgart. 609 p.

Vila, B. 2002. Influence d'un grand mammifère phytophage sur la dynamique forestière Étude dendrochronologique des conséquences actuelles et passées du cerf à queue noire sur la végétation ligneuse de l'archipel de Haïda Gwaii (Canada). Thèse de doctorat, Université d'Aix-Marseille III, Marseille, France. 81 p. + annexes.

Vila, B.; Keller, T.; Guibal, F. 2001. Influence of browsing cessation on *Picea sitchensis* radial growth. Ann. For. Sci. 58: 853-859.

Vila, B.; Vourc'h, G.; Martin, J.-L.; Guibal, F. 2002. Is escaping deer browse just a matter of time in *Picea sitchensis*? A chemical and dendroecological approach. Trees Struct. Funct. 16: 488-496.

Vila, B.; Guibal, F.; Martin, J.-L.; Torre, F. 2003a. Growth change of young *Picea sitchensis* in response to deer browsing. For. Ecol. Manage. 180: 413424.

Vila, B.; Torre, F.; Martin, J.-L.; Guibal, F. 2003b. Response of young *Tsuga heterophylla* to deer browsing: developing tools to assess deer impact on forest dynamics. Trees Struct. Funct. 17: 547-553

Vila, B.; Guibal, F.; Torre, F.; Martin, J.-L. 2004a. Assessing spatial variation in browsing history by means of fraying scars. J. Biogeogr. 31: 987-995.

Vila, B.; Martin, J.-L.; Guibal, F.; Torre, F. 2004b. Can we reconstruct browsing history and how far back? Lessons from *Vaccinium parvifolium* Smith *in* Rees. For. Ecol. Manage. 201: 171-185.

Vila, B.; Guibal, F.; Torre, F., Martin, J.-L. 2005. Can we reconstruct deer browsing history and how? Lessons from *Gaultheria shallon* Pursh. Ann. For. Sci. (sous presse).

Vourc'h, G.; Vila, B.; Gillon, D.; Escarré, J.; Guibal, F.; Fritz, H.; Clausen, T.P.; Martin, J.-L. 2002. Disentangling the causes of damage variation by deer browsing on young *Thuja plicata*. Oikos 98: 271-283.

Les effets du cerf sur la diversité végétale

Stephen A. Stockton

Résumé

Nous avons examiné les effets du cerf sur le couvert végétal et sur la diversité des plantes du sous-bois en recourant à une expérimentation naturelle involontaire, l'introduction du cerf à queue noire de Sitka *Odocoileus hemionus sitkensis* Merriam sur Haïda Gwaii (îles de la Reine-Charlotte, Colombie-Britannique) à la fin du XIX^{e} siècle. L'absence de loups *Canis lupus* L. et de couguars *Puma concolor* L., et les conditions hivernales douces qui prévalent dans cet archipel, libèrent ces cerfs des contraintes démographiques externes, isolant en quelque sorte la relation plantes-herbivores. Nous avons mesuré le couvert végétal et le nombre d'espèces de plantes vasculaires présentes dans 105 placettes circulaires de 10 m de rayon sur un groupe de sept îles : deux d'entre elles ont été colonisées par les cerfs depuis plus de 50 ans, deux d'entre elles ont des cerfs depuis moins de 20 ans et sur trois d'entre elles il n'y a jamais eu de cerfs. Dans ce groupe d'îles, le couvert végétal et la diversité des plantes déclinent avec l'augmentation de la durée de présence des cerfs. Nos résultats montrent que les populations de cerfs qui ne sont pas soumises à la pression des prédateurs peuvent altérer considérablement la végétation du sous-bois.

1. Introduction

En raison de l'absence de prédateurs naturels, les populations de cerfs sont devenues un des principaux facteurs de régulation de la dynamique des écosystèmes forestiers dans de nombreuses régions d'Amérique du Nord (Sullivan *et al.* 1990; Diamond 1992) et d'Europe (Hester *et al.* 1991; Baines *et al.* 1994; Gill 1999). Face à l'augmentation manifeste de l'abondance des cerfs (McShea *et al.* 1997), il est d'autant plus important de bien en comprendre les conséquences à long terme sur la diversité des plantes.

De nombreuses études ont démontré les effets des fortes densités de cerfs de Virginie *Odocoileus virginianus* sur la végétation des forêts de feuillus de l'Est de l'Amérique du Nord (voir Waller le présent volume). Le cerf de Virginie est considéré comme responsable de la réduction de l'abondance, de la diversité (Frelich et Lorimer 1985; Alverson *et al.* 1988; Tilghman 1989; deCalesta 1997a,b; Waller et Alverson 1997; McShea et Rappole 2000) et, dans certains cas, de l'extirpation des plantes ligneuses de ces forêts (Hough 1965; Whitney 1984; Rooney et Dress 1997a). Il a été associé à une modification de la composition de la communauté végétale, désormais dominée par des graminées et des fougères (Horsley et Marquis 1983) aux dépens des arbustes et des plantes herbacées, et à la réduction de la fréquence de nombreuses espèces végétales menacées ou en voie de disparition (Miller *et al.* 1992; Anderson 1994; Rooney et Dress 1997a; Augustine et Frelich 1998). En revanche, seules quelques rares études ont examiné les effets du cerf mulet *Odocoileus hemionus* ou du cerf à queue noire *Odocoileus hemionus* sspp. sur les communautés végétales des forêts pluviales tempérées d'Amérique du Nord (Klein 1965; Banner *et al.* 1989; Woodward *et al.* 1994; Daufresne et Martin 1997; Wiggins 1999). L'introduction délibérée du cerf sur Haïda Gwaii (îles de la Reine-Charlotte) à la fin du XIX^{e} siècle (Osgood 1901; Munro 1935; Golumbia *et al.* le présent volume) a fourni une bonne occasion d'étudier un exemple remarquablement évident du potentiel de modification de la végétation forestière par le cerf à queue noire de Sitka *Odocoileus hemionus sitkensis.*

2. Méthodes

Les sept îles sur lesquelles porte notre étude — Haswell, West Limestone, West Skedans, South Skedans, Low, South Low et Lost — ont été choisies de manière à minimiser les différences de taille entre les îles et à inclure des îles qui différaient par la durée de présence des cerfs (pour plus de précisions, voir Stockton et Gaston le présent volume).

Nous avons obtenu des estimations de la durée de présence du cerf sur les différentes îles de la baie de Laskeek (tableau 1 dans Stockton et Gaston le présent volume) en effectuant des analyses comparatives de la structure d'âge des tiges d'arbustes et en datant les blessures de frottis causées par les cerfs (Vila 2002). Aucun signe de présence de cerfs, passée ou actuelle, n'a été décelé sur South Low, Low et Lost. Sur les îles West et South Skedans, la présence de cerfs date de moins de 20 ans. Sur West Limestone et Haswell elle date de plus de 50 ans.

Nous avons identifié deux types d'habitats sur ces îles : la lisière de la forêt et l'intérieur de la forêt. De par

leur nature même, les petites îles ont un rapport lisière/intérieur élevé. De surcroît la lisière est soumise aux effets du vent et des embruns salés (Calder et Taylor 1968). Nous avons établi dans chacune des îles dix placettes-échantillons circulaires de 10 m de rayon en lisière de forêt et cinq, également de 10 m de rayon, dans l'intérieur de la forêt; nous avons ainsi inventorié de 3 % à 10 % de la superficie de chacune des îles. Les espèces ont été identifiées selon Pojar et MacKinnon (1994) et vérifiées au moyen de Hitchcock et Cronquist (1991).

Le pourcentage de recouvrement de chaque espèce végétale vasculaire ainsi que le recouvrement total de la végétation présente dans cinq strates ont été estimées par les deux mêmes observateurs à l'aide d'une charte d'estimation du taux de recouvrement de la végétation (Mueller-Dombois et Ellenberg 1974). Les strates ont été définies comme suit : 0-0,5 m; 0,5-1,5 m; 1,5-4 m; 4-8 m; et >8 m. Nous les avons choisies à la fois pour mettre en évidence les effets du cerf, dont on sait qu'il se nourrit surtout de plantes poussant entre 0 et 1,5 m de hauteur (Martin et Daufresne 1999) et pour décrire les caractéristiques principales de ces communautés végétales.

Une analyse de la variance (ANOVA) de type 1 a servi à étudier les différences de recouvrement et de composition en espèces entre les sept îles. Des tests post-hoc de Tukey HSD (Spjotvoll/Stoline) (Sokal et Rohlf 1995) ont permis d'évaluer la signification des différences entre les îles.

3. Résultats

Dans toutes les strates, le pourcentage de recouvrement végétal variait beaucoup entre les sept îles tant pour les placettes d'intérieur (figures 1-5) que pour celles de lisière (figures 6-8) de la forêt. Dans les strates les plus basses (moins de 1,5 m), le pourcentage moyen de recouvrement était toujours moins élevé dans les placettes

Figure 1
Couvert végétal dans la strate 0-0,5 m des placettes de 10 m dans l'intérieur des forêts : barres vides = non brouté; barres ombrées = présence de cerfs depuis moins de 20 ans; barres pleines = présence de cerfs depuis plus de 50 ans. Les valeurs ayant la même lettre ne diffèrent pas significativement dans les tests post-hoc de Tukey HSD (Spjotvoll/Stoline) ($P > 0,05$).

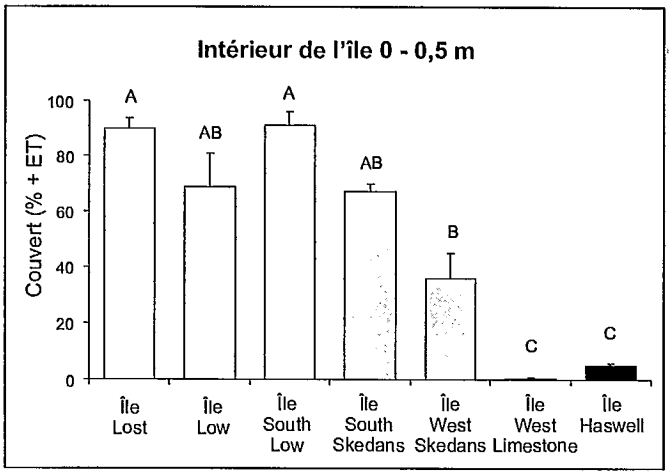


Figure 2
Couvert végétal dans la strate de 0,5-1,5 m des placettes dans l'intérieur des forêts : mêmes conventions que pour la figure 1

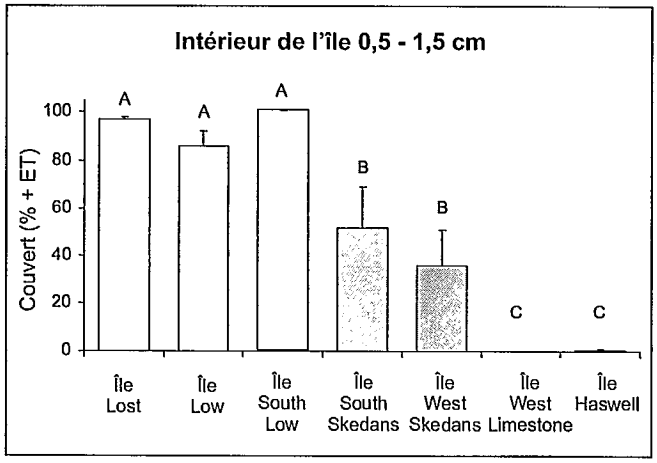


Figure 3
Couvert végétal dans la strate de 1,5-4 m des placettes dans l'intérieur des forêts : mêmes conventions que pour la figure 1

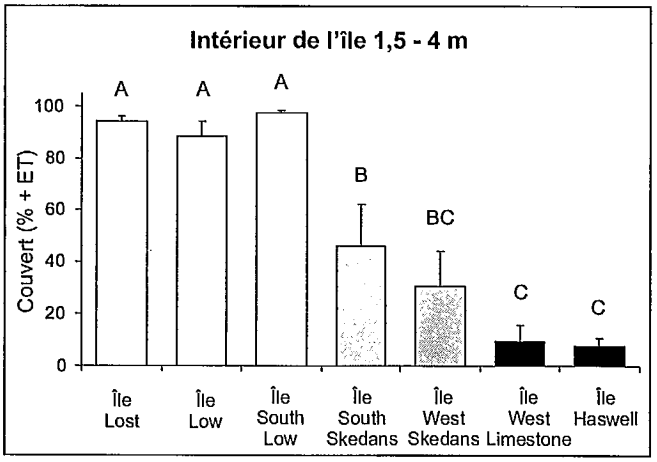


Figure 4
Couvert végétal dans la strate de 4-8 m des placettes dans l'intérieur des forêts : mêmes conventions que pour la figure 1

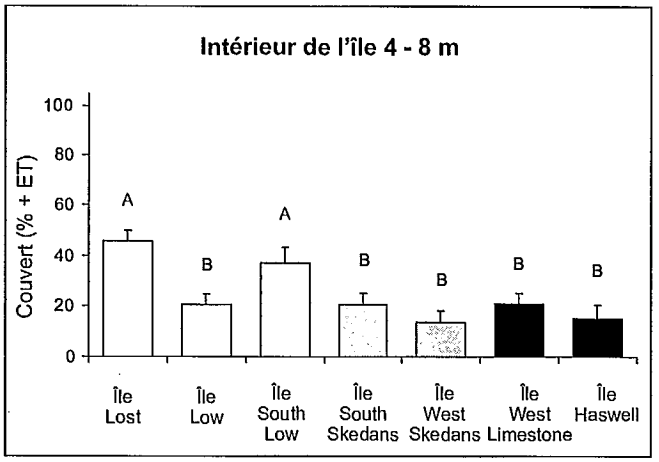


Figure 5
Couvert végétal dans la strate de plus de 8 m des placettes dans l'intérieur des forêts : mêmes conventions que pour la figure 1

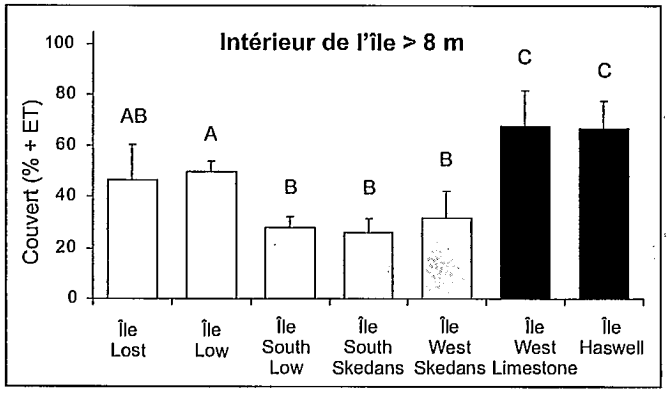


Figure 6
Couvert végétal dans la strate de 0-0,5 m des placettes à la lisière de la forêt : mêmes conventions que pour la figure 1

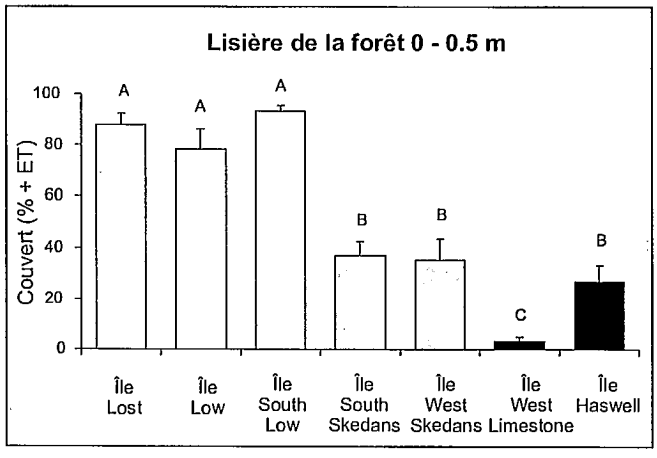


Figure 7
Couverture végétale dans la strate de 0,5-1,5 m des placettes à la lisière de la forêt : mêmes conventions que pour la figure 1

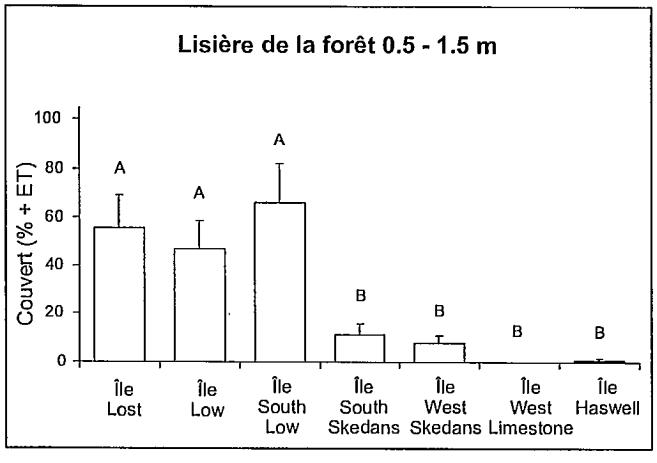
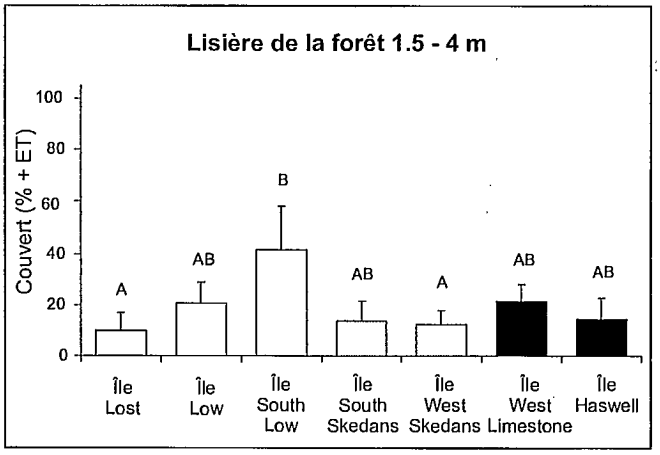


Figure 8
Couvert végétal dans la strate de 1,5-4 m des placettes à la lisière de la forêt : mêmes conventions que pour la figure 1



des îles avec cerfs que dans les placettes des îles sans cerfs (différence significative dans tous les cas sauf un). Sur l'île South Skedans (où le cerf est présent depuis moins de 20 ans), le pourcentage de recouvrement moyen des placettes de l'intérieur de la forêt dans la strate la plus basse (< 0,5 m) ne différait pas significativement de celui des îles Lost, Low et South Low (toutes sans cerfs). Les strates supérieures (plus de 1,5 m) présentaient des patrons non corrélés à la présence de cerfs, à l'exclusion de la strate 1,5-4 m dans les placettes d'intérieur, lesquelles présentaient à nouveau un pourcentage de recouvrement moyen plus faible sur les îles avec cerfs.

Le pourcentage de recouvrement moyen des placettes situées à l'intérieur de la forêt (figures 1-5) diminuait graduellement, à mesure que la durée de présence des cerfs augmentait (voir catégories 0-0,5 m, 0,5-1,5 m et de 1,5-4 m). Les recouvrements dans les strates de 0,5-1,5 m et de 1,5-4 m variaient beaucoup d'une placette à l'autre sur les îles West Skedans et South Skedans (où le cerf est présent depuis moins de 20 ans), avec des placettes caractérisées par un fort recouvrement de salal Shallon *Gaultheria shallon* et d'autres pratiquement dépourvues de végétation. La diminution du couvert végétal entre 1,5 et 4 m, à une hauteur non immédiatement accessible au cerf, semble attribuable au fait que le cerf renverse et broute les arbustes ayant des tiges flexibles, un comportement qui a été observé à plusieurs reprises. Dans la strate de 4-8 m, le pourcentage moyen de recouvrement par placette à l'intérieur des îles Lost et South Low (constitué essentiellement de ronces élégantes *Rubus spectabilis* et de framboisiers noirs *Rubus parviflorus*) était de beaucoup plus élevé que celui qui était observé sur toutes les autres îles. Dans les placettes d'intérieur de forêt des îles West Limestone et Haswell (où le cerf est présent depuis plus de 50 ans), le recouvrement de la végétation au-dessus de 8 m différait beaucoup d'une placette à l'autre, mais était, en moyenne, plus élevé que celui observé sur les cinq autres îles.

Le pourcentage moyen de recouvrement dans les strates 0-0,5 m et 0,5-1,5 m dans les placettes de lisière (figures 6-8) était fortement réduit sur toutes les îles avec

cerfs. Le couvert en dessous de 0,5 m sur l'île Haswell était surtout composé de plantes qui avaient persisté dans une couche épaisse de mousses. Entre 1,5 et 4 m, la végétation de lisière de toutes les îles était essentiellement composée d'épicéas de Sitka rabougris *Picea sitchensis*. Le pourcentage moyen de recouvrement végétal sur l'île South Low (qui comprenait un fort recouvrement d'*Elymus mollis* et d'épilobes à feuilles étroites *Epilobium angustifolium* en plus de l'épicéa) était plus élevé que celui des six autres îles, qui elles avaient un couvert similaire. En lisière on n'observe pas de végétation au-dessus de 4 m quelle que soit l'île.

Le nombre moyen d'espèces observées par placette variait significativement entre les sept îles, tant en lisière (figure 9) qu'à l'intérieur de la forêt (figure 10). Dans tous les cas, nous avons observé un nombre d'espèces inférieur par placette sur les îles avec cerfs que sur les îles sans cerfs. À la lisière de la forêt, cette différence était significative dans tous les cas. Sur les îles Lost et South Low il y avait un nombre d'espèces plus élevé par placette d'intérieur de forêt que dans les placettes d'intérieur de forêt des îles South Skedans et West Limestone. Le nombre moyen d'espèces par placette d'intérieur de forêt sur les îles Low, West Skedans et Haswell était intermédiaire.

Figure 9
Richesse en espèces (nombre moyen d'espèces par placette circulaire de 10 m de rayon) dans les placettes à la lisière de la forêt : mêmes conventions que pour la figure 1

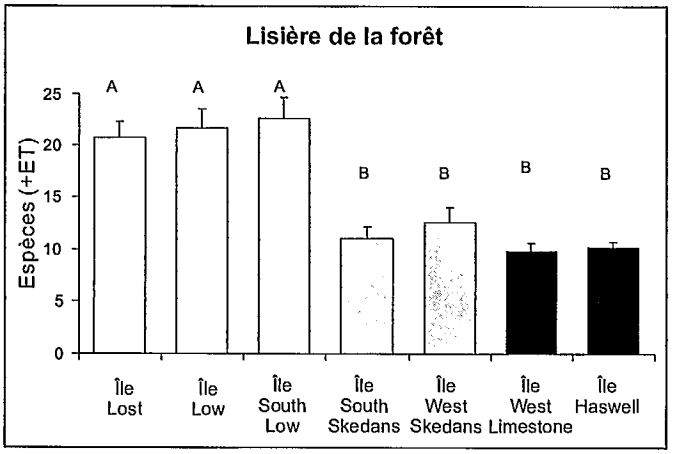
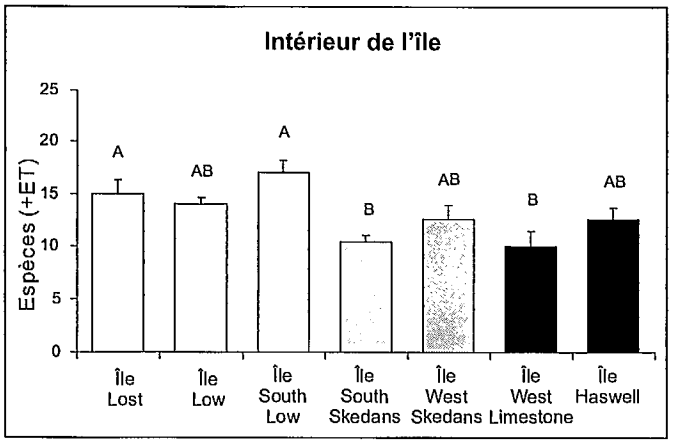


Figure 10
Richesse en espèces (nombre moyen d'espèces par placette circulaire de 10 m de rayon) dans les placettes dans l'intérieur de la forêt : mêmes conventions que pour la figure 1



4. Discussion

Notre étude démontre que les populations non régulées de cerfs à queue noire de Sitka ont eu des effets marqués sur l'abondance et la diversité de la végétation dans notre zone d'étude. Les placettes établies sur les îles avec cerfs présentaient une couverture et une diversité végétale considérablement moindres que celles observées sur les îles sans cerfs. La différence de végétation entre les îles avec et sans cerfs était souvent extrême, passant d'une végétation dense, luxuriante et parfois impénétrable sur les îles sans cerfs à des zones dénudées sur les îles les plus broutées où il ne restait que quelques individus rabougris.

Le couvert végétal à l'intérieur de la forêt diminuait à mesure que la durée de la présence des cerfs augmentait (figures 1-5), démontrant bien l'ampleur des modifications que la pression d'herbivorie par les cerfs peut exercer. Sur les îles où les cerfs étaient présents depuis moins de 20 ans, la diversité de fougères et d'arbustes que l'on trouvait en abondance dans le sous-bois des îles sans cerfs, était réduite à quelques îlots de végétation composés surtout de salal. Sur les îles où les cerfs étaient présents depuis plus de 50 ans, la végétation du sous-bois avait presque entièrement disparu. Bien qu'un feuillage abondant puisse persister au-delà des hauteurs accessibles aux cerfs, de nombreux arbustes dépassant les 1,5 m de haut avaient été renversés et défoliés. En faisant disparaître la végétation à leur portée, les cerfs perturbent probablement aussi la régénération des étages supérieurs de la forêt (Vila *et al.* 2001) en réduisant ou en éliminant la régénération des arbres (Anderson et Loucks 1979; Alverson *et al.* 1988; Anderson et Katz 1993).

Cette étude a également clairement démontré que le cerf avait modifié la végétation en lisière de forêt. Le couvert végétal dans cette zone diminuait en effet à mesure qu'augmentait la durée de la présence des cerfs (figures 6-8). Bien que la couche épaisse de mousses sur l'île Haswell semble pouvoir offrir un refuge à certaines plantes vasculaires, l'essentiel de la végétation 0-1,5 m avait disparu.

La densité relativement plus forte de la canopée (les strates supérieures à 8 m; figure 5) dans les placettes d'intérieur de forêt des îles Haswell et West Limestone pourrait en partie expliquer la présence d'un sous-bois plus ouvert sur ces îles, mais cet effet semble limité. En effet, malgré les variations du recouvrement de la végétation des strates hautes de ces placettes d'intérieur de forêt, leur sous-bois reste uniformément vide, même là où la canopée est plus ouverte. En revanche, le sous-bois des placettes d'intérieur de forêt sur les îles sans cerfs est uniformément dense, quel que soit le degré d'ouverture de la canopée. Les placettes situées en lisière de forêt (figures 6 et 7), pour lesquelles il n'y a pas d'effet de la canopée (aucune végétation supérieure à 4 m), présentaient des réductions

similaires du recouvrement de la végétation là où les cerfs étaient présents. Ainsi, l'effet du degré de fermeture de la canopée dans la composition du couvert végétal du sous-bois semble mineur comparé à celui de la présence de cerfs.

Trois éléments confirment que les différences de végétation observées entre les îles résultent essentiellement de la présence de cerfs. Premièrement, dans les îles où le cerf est présent, nous avons observé dans les zones difficiles d'accès, comme les falaises abruptes, les amas rocheux, les souches ou les chicots, une végétation luxuriante et diversifiée comparable à celle que l'on trouve sur les îles sans cerfs. Des effets similaires de l'abroutissement par le cerf ont d'ailleurs été enregistrés pour des plantes herbacées sensibles aux cerfs dans des forêts de l'Est (Rooney 1997). Deuxièmement, le cerf à queue noire de Sitka se nourrit surtout de végétation ne dépassant pas 1,5 m (Martin et Daufresne 1999). Par conséquent, le patron de réduction du couvert végétal observé essentiellement au-dessous de 1,5 m est une indication claire du rôle prédominant du cerf dans la composition de la structure actuelle de la végétation dans les îles qu'il a colonisées. Troisièmement, le sous-bois clairsemé que l'on observe aujourd'hui sur une grande partie de Haïda Gwaii (Calder et Taylor 1968; Banner *et al.* 1989; Pojar 1999) contraste fortement avec le sous-bois uniformément dense observé par les premiers forestiers et les premiers visiteurs (Gregg 1923; Hopkinson 1931; Hall 1937; Carr 1951), ce qui laisse présumer que les grands changements de végétation survenus dans cet archipel sont relativement récents et contemporains à l'expansion du cerf.

Une modification de cette ampleur est susceptible d'influencer les processus écosystémiques, dont le cycle des nutriments et les régimes de perturbation (Hobbs 1996), ainsi que de réduire la quantité d'habitats et de ressources disponibles dans la chaîne alimentaire. Une diminution de l'abondance des oiseaux forestiers et des insectes là où le cerf est présent, a été démontrée dans la baie de Laskeek (Martin, Allombert et Gaston le présent volume; Allombert et Martin le présent volume). Des diminutions semblables de l'abondance et de la diversité des communautés d'oiseaux imputables à la modification de la végétation forestière par les cerfs (deCalesta 1997b) ont été enregistrées dans l'Est de l'Amérique du Nord. De plus, une moins grande diversité faunique risque de diminuer la viabilité des espèces végétales restantes du fait de la réduction du nombre de pollinisateurs et de vecteurs de propagation des graines. Une réduction de la pollinisation a été constatée sur plusieurs îles tropicales où des espèces d'herbivores avaient été introduites (Cox et Elmqvist 2000). L'arrivée du cerf à Haïda Gwaii pourrait ainsi être à l'origine d'une spirale de dégradation des écosystèmes qui réduit la viabilité et la productivité de toutes les composantes de la forêt.

Les effets liés à de fortes populations de cerfs que nous observons dans notre étude concordent généralement avec les résultats d'études antérieures consacrées aux effets du cerf à queue noire sur le sous-bois de la forêt (Klein 1965; Woodward *et al.* 1994; Daufresne et Martin 1997) ou aux effets d'autres espèces de cerfs sur la végétation forestière (Alverson *et al.* 1988; Anderson et Katz 1993; deCalesta 1997b); ces études ont toutes enregistré une diminution de l'abondance des plantes ou de la richesse en espèces végétales en présence d'une densité modérée ou élevée de cerfs. Cependant, dans la baie de Laskeek, les effets du cerf étaient plus prononcés que ceux qui avaient été enregistrés dans la plupart des études réalisées sur le continent (Alverson *et al.* 1988; Woodward *et al.* 1994; deCalesta 1997b). Sur le continent, plusieurs autres facteurs (industrie forestière, agriculture et expansion urbaine) peuvent avoir joué un rôle dans le patron observé. L'étude de régions où très peu de facteurs externes interviennent suggère que les cerfs ont la capacité à engendrer à eux seuls de profondes modifications du couvert et la diversité de la végétation (Rooney et Dress 1997b). Cette absence de facteurs confondants interférant avec l'interaction du cerf et de la forêt dans notre étude rend nos résultats particulièrement pertinents pour déterminer le rôle précis que peuvent jouer les cerfs dans les modifications actuelles des écosystèmes forestiers.

5. Conclusions

Notre étude suggère qu'en l'absence de prédateurs, ou lorsque la pression exercée par les prédateurs est très réduite, le cerf a des effets très marqués sur le couvert végétal et sur la diversité des plantes. Les effets en cascade que cette forte pression d'abroutissement peut engendrer sur les interactions plantes-plantes et plantes-animaux sont susceptibles d'affecter la flore et la faune de l'une des dernières grandes étendues de forêt tempérée pluviale côtière. Comme bon nombre de ces espèces végétales ont aussi une grande importance culturelle pour les Haïdas (Turner 1995, 1998), la modification de la flore et de la faune dans cette région a des impacts culturels directs. Dans ce contexte, il faut souligner la grande valeur, en termes de conservation, des quelques îles dépourvues de cerfs sur Haïda Gwaii. Ces petites îles isolées, telles que les îles Low, South Low et Lost, peuvent servir de refuge à des espèces rares ou endémiques sensibles aux effets de l'abroutissement. La préservation de ces refuges insulaires peut être indispensable au maintien de la biodiversité de cette région. Ils pourraient constituer de précieuses réserves de graines dans le cadre d'efforts de restauration futurs. Enfin, à une échelle géographique plus large, nos résultats soulignent que le maintien des populations de prédateurs et des autres mécanismes de régulation des populations de cerfs devrait être une priorité de conservation en forêt tempérée pluviale.

6. Remerciements

Cette étude n'aurait pu être possible sans les conseils de Tony Gaston et de Jean-Louis Martin. Je leur suis très reconnaissant pour leurs conseils et leur patience incessante. J'ai été très chanceux d'avoir pu travailler avec une équipe aussi talentueuse et aussi ingénieuse que le Groupe de recherche sur les espèces introduites, plus particulièrement avec Liann Bobechko, qui m'a aidé à maintenir le cap et a ensoleillé toutes les journées pluvieuses.

Documents cités

Alverson, W.S.; Waller, D.M.; Solheim, S.L. 1988. Forests too deer: edge effects in northern Wisconsin. Conserv. Biol. 2: 348-358.

Anderson, R.C. 1994. Height of white-flowered trillium *Trillium grandiflorum* as an index of deer browsing intensity. Ecol. Appl. 4: 104-109.

Anderson, R.C.; Katz, A.J. 1993. Recovery of browse-sensitive tree species following release from white-tailed deer *Odocoileus virginianus* Zimmerman browsing pressure. Biol. Conserv. 63: 203-208.

Anderson, R.C.; Loucks, O.L. 1979. White-tailed deer *Odocoileus virginianus* influence on structure and composition of *Tsuga canadensis* forests. J. Appl. Ecol. 16: 855-861.

Augustine, D.J.; Frelich, L.E. 1998. Effects of white-tailed deer on populations of an understory forb in fragmented deciduous forests. Conserv. Biol. 12: 995-1004.

Baines, D.; Sage, R.B.; Baines, M.M. 1994. The implications of red deer grazing to ground vegetation and invertebrate communities of Scottish native pinewoods. J. Appl. Ecol. 31: 776-783.

Banner, A.; Pojar, J.; Schwab, J.W.; Trowbridge, R. 1989. Vegetation and soils of the Queen Charlotte Islands: recent impacts of development. Pages 261-279 *in* G.G.E. Scudder et N. Gessler (sous la dir. de), The outer shores. Queen Charlotte Islands Museum Press, Skidegate, C.-B.

Calder, J.A.; Taylor, R.L. 1968. Flora of the Queen Charlotte Islands. Part 1. Systematics of the vascular plants. Monographie n° 4, ministère de l'Agriculture, Ottawa, Ont.

Carr, E. 1951. Klee Wyck. Clarke Irwin, Toronto.

Cox, P.A.; Elmqvist, T. 2000. Pollinator extinction in the Pacific islands. Conserv. Biol. 14: 1237-1239.

Daufresne, T.; Martin, J.-L. 1997. Changes in vegetation structure and diversity in relation to the presence of a large herbivore: the impact of introduced black-tailed deer on the old-growth forests in Haida Gwaii. Pages 2-26 *in* A.J. Gaston (sous la dir. de), Laskeek Bay Research 7. Laskeek Bay Conservation Society, Queen Charlotte City, C.-B.

deCalesta, D.S. 1997a. Ecosystem management for deer. Pages 267-279 *in* W.J. McShea, J.H. Rappole et H.B. Underwood (sous la dir. de), The science of overabundance: deer ecology and population management. Smithsonian Institution, Washington, D.C.

deCalesta, D.S. 1997b. Deer, ecosystem damage, and sustaining forest resources. *In* Deer as public goods and public nuisances — Issues and policy options in Maryland. Actes d'une conférence. Center for Agricultural and Natural Resource Policy, University of Maryland, College Park, Maryland. Disponible à l'adresse http://www.arec.umd.edu/Policycenter/Deer-Management-in-Maryland/decalesta.htm.

Diamond, J.M. 1992. Must we shoot deer to save nature? Nat. Hist. 8: 2-8.

Frelich, L.E.; Lorimer, C.G. 1985. Current and predicted long-term effects of browsing on hemlock forests in Michigan, U.S.A. Biol. Conserv. 34: 99-120.

Gill, R. 1999. Deer management to protect forest vegetation, a British perspective. Pages 59-68 *in* G.G. Wiggins (sous la dir. de), Proceedings of the cedar symposium: growing western redcedar and yellow-cypress on the Queen Charlotte Islands/Haida Gwaii. B.C. Ministry of Forests / Canada – British Columbia South Moresby Forest Replacement Account, Victoria, C.-B.

Gregg, E.E. 1923. Cruise on Queen Charlotte Islands. Rapport inédit, B.C. Forest Service, Victoria, C.-B.

Hall, W. 1937. Moresby Forest: Survey and preliminary management plan. Rapport inédit, B.C. Forest Service, Victoria, C.-B.

Hester, A.J.; Miles, J.; Gimmingham, C.H. 1991. Succession from heather moorland to birchwood. 1: Experimental alteration of specific environmental conditions in the field. J. Ecol. 79: 303-315.

Hitchcock, C.L.; Cronquist, A. 1991. Flora of the Pacific Northwest. University of Washington Press, Seattle, Washington.

Hobbs, N.T. 1996. Modification of ecosystems by ungulates. J. Wildl. Manage. 60: 695-713.

Hopkinson, A.D. 1931. A visit to Queen Charlotte Islands. Empire For. 10: 20-36.

Horsley, S.B.; Marquis, D.A. 1983. Interference by weeds and deer with Allegheny hardwood reproduction. Rev. can. rech. for. 13: 61-69.

Hough, A.F. 1965. A twenty-year record of vegetation change in a virgin Pennsylvania forest. Ecology 46: 370-373.

Klein, D.R. 1965. Ecology of deer range in Alaska. Ecol. Monogr. 35: 259-284.

Martin, J.-L.; Daufresne, T. 1999. Introduced species and their impacts on the forest ecosystem of Haida Gwaii. Pages 69-85 *in* G.G. Wiggins (sous la dir. de), Proceedings of the cedar symposium: growing western redcedar and yellow-cypress on the Queen Charlotte Islands/Haida Gwaii. B.C. Ministry of Forests / Canada – British Columbia South Moresby Forest Replacement Account, Victoria, C.-B.

McShea, W.J.; Rappole, J.H. 2000. Managing the abundance and diversity of breeding bird populations through manipulation of deer populations. Conserv. Biol. 14: 1161-1170.

McShea, W.J.; Underwood, H.B.; Rappole, J.H. (sous la dir. de). 1997. The science of overabundance: deer ecology and population management. Smithsonian Institution, Washington, D.C.

Miller, S.G.; Bratton, S.P.; Hadidan, J. 1992. Impacts of white-tailed deer on endangered and threatened vascular plants. Nat. Areas J. 12: 67-75.

Mueller-Dombois, D.; Ellenberg, H. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley and Sons, New York.

Munro, J.A. 1935. The introduction of coast deer and ring-necked pheasant on Graham Island, British Columbia. B.C. Game Commission, Victoria, C.-B.

Osgood, W.H. 1901. Natural history of the Queen Charlotte Islands, British Columbia. North American Fauna No. 21, Government Printing Office, Washington, D.C. 87 p.

Pojar, J. 1999. The effects of deer browsing on the plant life of Haida Gwaii. Pages 90-97 *in* G.G. Wiggins (sous la dir. de), Proceedings of the cedar symposium: growing western redcedar and yellow-cypress on the Queen Charlotte Islands/Haida Gwaii. B.C. Ministry of Forests / Canada – British Columbia South Moresby Forest Replacement Account, Victoria, C.-B.

Pojar, J.; MacKinnon, A. 1994. Plants of coastal British Columbia, including Washington, Oregon and Alaska. Lone Pine Publishing, Vancouver, C.-B.

Rooney, T.P. 1997. Escaping herbivory: refuge effects on the morphology and shoot demography of the clonal forest herb, *Maianthemum canadense*. Bull. Torrey Bot. Club 124: 280-285.

Rooney, T.P.; Dress, W.J. 1997a. Species loss over sixty-six years in the ground layer of Heart's Content, an old growth forest in Pennsylvania. Nat. Areas J. 17: 297-305.

Rooney, T.P.; Dress, W.J. 1997b. Patterns of plant diversity in overbrowsed old growth and mature second growth hemlocknorthern hardwood forest stands. J. Torrey Bot. Soc. 124: 43-51.

Sokal, R.R.; Rohlf, F.J. 1995. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 3e éd., W.H. Freeman, New York.

Sullivan, T.P.; Harestad, A.S.; Wilkeem, B.M. 1990. Control of mammal damage. Pages 8-34 *in* D.P. Lavender, R. Parish, C.M. Johnson, G. Montgomery, A. Vyse, R.A. Willis et D. Winston (sous la dir. de), Regenerating British Columbia forests. University of British Columbia Press, Vancouver, C.-B.

Tilghman, N.G. 1989. Impacts of white-tailed deer on forest regeneration in northwestern Pennsylvania. J. Wildl. Manage. 53: 524-532.

Turner, N.J. 1995. Food plants of coastal First Peoples. University of British Columbia Press, Vancouver, C.-B.

Turner, N.J. 1998. Plant technology of First Peoples in British Columbia. University of British Columbia Press, Vancouver, C.-B.

Vila, B. 2002. Influence d'un grand mammifère phytophage sur la dynamique forestière — Étude dendroécologique des conséquences actuelles et passées de l'introduction du cerf à queue noire sur la végétation ligneuse de l'archipel de Haida Gwaii (Canada). Thèse de doctorat, Université d'Aix-Marseille III, Marseille, France. 81 p. + annexes.

Vila, B.; Guibal, F.; Martin, J.-L. 2001. Impact of browsing on forest in Haida Gwaii: a dendro-ecological approach. Pages 62-73 *in* A.J. Gaston (sous la dir. de), Laskeek Bay Research 10. Laskeek Bay Conservation Society, Queen Charlotte City, C.-B.

Waller, D.M.; Alverson, W.S. 1997. The white-tailed deer: a keystone herbivore. Wildl. Soc. Bull. 25: 217-226.

Whitney, G.G. 1984. Fifty years of change in the arboreal vegetation of Heart's Content, an old growth hemlock – white pine – northern hardwood stand. Ecology 65: 403-408.

Wiggins, G.G. (sous la dir. de). 1999. Proceedings of the cedar symposium: growing western redcedar and yellow-cypress on the Queen Charlotte Islands/Haida Gwaii. B.C. Ministry of Forests / Canada – British Columbia South Moresby Forest Replacement Account, Victoria, C.-B.

Woodward, A.; Schreiner, E.G.; Houston, D.B.; Moorhead, B.B. 1994. Ungulate – forest relationships in Olympic National Park: retrospective exclosure studies. Northwest Sci. 68: 97-110.

Interaction entre le cerf à queue noire de Sitka et le thuya géant : les leçons de Haïda Gwaii

Gwenaël Vourc'h, José Escarré et Jean-Louis Martin

Résumé

L'archipel de Haïda Gwaii (îles de la Reine-Charlotte, Colombie-Britannique) est recouvert par une forêt tempérée pluviale. Il a évolué sans grands herbivores brouteurs depuis la dernière glaciation (10 000 ans BP) jusqu'au moment où le cerf à queue noire de Sitka *Odocoileus hemionus sitkensis* y a été introduit à la fin du XIX^{e} siècle. Cette situation quasi expérimentale nous a permis d'étudier comment l'herbivorie par un grand mammifère, le cerf à queue noire de Sitka, influence les traits de défenses d'une plante longévive, le thuya géant *Thuja plicata*. Nous avons montré que les monoterpènes sont l'une des clés qui déterminent les choix alimentaires du cerf à queue noire en ce qui concerne le thuya géant, alors que les diterpènes et les éléments nutritifs n'expliquent pas les différences de broutage. Nous servant de l'absence de brouteurs herbivores sur Haïda Gwaii, nous avons examiné la possibilité que les défenses aient un coût en vérifiant si les thuyas géants de Haïda Gwaii sont moins défendus que ceux du continent. Nous avons constaté que la proportion d'arbres ayant peu de défenses chimiques a augmenté dans la population de thuyas géants de Haïda Gwaii, ce qui semble indiquer que les défenses ont un coût modéré. Enfin, nous avons utilisé l'introduction du cerf sur Haïda Gwaii ainsi que des expériences contrôlées sur la variation dans des défenses sur de jeunes thuyas géants pour montrer que la pression qu'exerce l'herbivorie par le cerf favorise la sélection des thuyas géants les plus défendus là où la régénération est possible et assez abondante.

1. Introduction

Ceux qui ont eu la chance de visiter les quelques îles sans cerfs de Haïda Gwaii ont pu admirer l'abondance et la densité de leur étage inférieur et le contraste qu'il offre avec le sous-bois ouvert des forêts primaires sur les îles où il y a des cerfs. Ce qui intrigue l'observateur, c'est que l'étage inférieur des îles avec cerfs semble encore plus ouvert que celui des forêts continentales de Colombie-Britannique où les populations de cerfs sont élevées. Faut-il en chercher la cause dans certaines particularités des populations de plantes poussant sur Haïda Gwaii?

Les défenses des plantes sont des traits qui diminuent leur consommation par les herbivores. Ces traits peuvent être physiques, comme les épines, ou chimiques, comme les terpènes. Ces traits peuvent par ailleurs avoir d'autres fonctions que la défense. Les terpènes, par exemple, qui jouent un rôle important dans la défense des plantes contre les herbivores (Paré et Tumlinson 1999, Phillips et Croteau 1999), les protègent aussi contre les températures élevées (Sharkey et Yeh 2001, Peñuelas et Llusià 2002). Les herbivores se sont, de leur côté, adaptés pour contourner ces défenses (Simms 1990, Robbins *et al.* 1995, Hanley 1997). Après avoir ingéré la plante, ils peuvent en métaboliser et en dégrader les composés chimiques, ou les excréter. Ils peuvent de plus choisir les plantes les moins défendues en s'aidant, par exemple, de leur odorat. Les défenses chimiques varient selon les espèces; les feuilles des chênes (*Quercus* spp.) ont, par exemple, de fortes concentrations en tannins, alors que certaines digitales (*Digitalis* spp.) ont des glycosides cardiotoniques. Elles varient également entre les populations d'une même espèce (p. ex. morphes cyanogéniques et acyanogéniques du trèfle rampant *Tripholium repens*, Dirzo et Harper 1982), ou même, pour un individu donné, en fonction de son stade de développement ou de son expérience récente de l'herbivorie. La variation des défenses en fonction de l'âge peut résulter de contraintes de développement ou d'une sélection favorisant les individus les mieux défendus contre les herbivores et les pathogènes qui s'exerce plus fortement au stade juvénile qu'au stade adulte (Bryant et Julkunen-Tiitto 1995, Fritz *et al.* 2001, Swihart et Bryant 2001). L'abroutissement d'un individu peut en outre augmenter sa qualité nutritionnelle par modification du rapport carbone-azote (Chapin *et al.* 1985) ou la réduire en provoquant l'induction de défenses chimiques (Tallamy et Raupp 1991, Karban et Baldwin 1997, Agrawal et Karban 1999).

En étudiant la variation des défenses chimiques des plantes, nous devons tenir compte (p. ex. Rhoades et Cates 1976, Coley 1986, Simms 1992) : 1) des avantages des défenses pour les plantes (réduction de la consommation des plantes les mieux défendues); 2) le coût de la production des défenses, en supposant que l'énergie utilisée ne pourra pas être affectée ailleurs (p. ex. à la reproduction ou à la croissance); et 3) les contraintes métaboliques ou génétiques associées à la production des défenses.

Les travaux théoriques et expérimentaux sur les défenses des plantes contre les herbivores se sont surtout intéressés à des plantes brévivives (généralement des herbacées) et/ou à des herbivores invertébrés (p. ex. Berenbaum *et al.* 1986, Marquis 1992, Mauricio et Rausher 1997, Elle *et al.* 1999). Grâce à leur temps de génération court, ces modèles biologiques sont, en effet, relativement plus faciles à utiliser que les plantes longévives. Les études portant sur des plantes longévives et de grands herbivores sont moins nombreuses (Danell *et al.* 1985, Palo et Robbins 1991, Bryant *et al.* 1992, Snyder et Linhart 1998), mais néanmoins essentielles, car les plantes longévives sont une des grandes composantes de la biomasse terrestre. Les mammifères herbivores sont les principaux herbivores dans les écosystèmes tempérés ou polaires, surtout en hiver, saison pendant laquelle les invertébrés sont absents ou inactifs (Swihart et Bryant 2001). Un autre point intéressant, c'est que les plantes longévives interagissent le plus souvent, au cours de leur vie, avec plusieurs espèces et plusieurs générations d'herbivores (Wallin et Raffa 2001), l'effet de l'herbivore variant en fonction du stade de développement de la plante (Pollard 1992). Une plantule risque bien plus d'être broutée qu'un arbre de 60 m de haut. Le temps et l'espace nécessaires pour les expériences, ainsi que la difficulté que représente la production d'estimations de la valeur sélective, qui sont cruciales en biologie évolutive, sont les difficultés associées à l'étude de cette interaction (Barbosa et Schultz 1987).

Le climat tempéré de la Colombie-Britannique et ses forêts, dominées par quelques espèces de conifères longévives et un nombre limité de grands herbivores, offrent un système naturel idéal pour l'étude des interactions entre grands herbivores et plantes longévives. L'introduction, dans les forêts de Haïda Gwaii à la fin du XIX^{e} siècle, du cerf à queue noire de Sitka (*Odocoileus hemionus sitkensis* Merriam), le cervidé le plus commun dans ce type de forêts sur le continent, a fourni l'occasion de procéder à une expérience naturelle non planifiée visant à examiner : 1) l'existence de coûts pour la production de défenses chimiques par les plantes longévives; 2) l'effet du niveau des défenses d'une plante sur le choix effectué par l'herbivore; et 3) les conséquences de ce choix sur la sélection naturelle des plantes bien défendues. Nous avons pour ce faire focalisé notre attention sur l'interaction entre le thuya géant (*Thuja plicata* Donn ex D. Don), un des conifères dominants dans ces forêts, et le cerf à queue noire (Pojar *et al.* 1980; Coates *et al.* 1985).

2. Méthodes et résultats

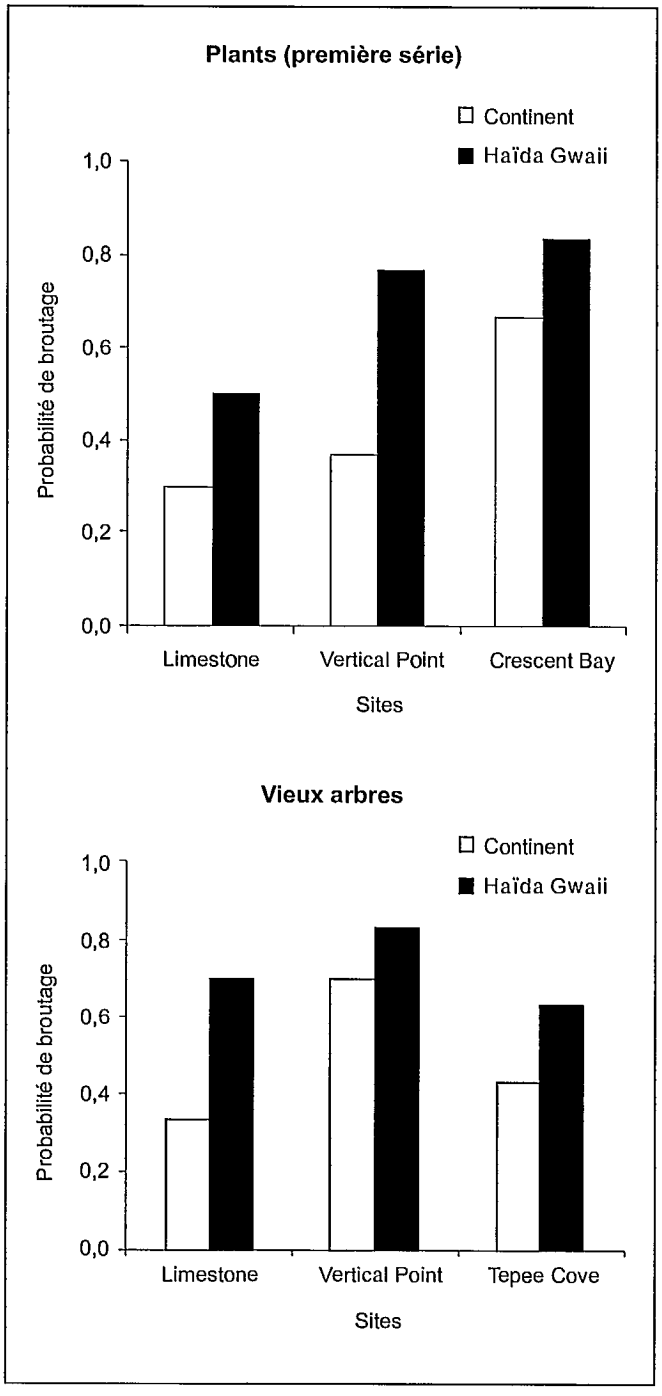
2.1 Y a-t-il des défenses, et y a-t-il un coût?

Le cerf à queue noire de Sitka a été absent des forêts de Haïda Gwaii de la dernière glaciation (10 000 ans BP) jusqu'à son introduction il y a plus d'un siècle (Golumbia *et al.* le présent volume). Si la production des défenses a un coût, les thuyas géants ayant de fortes défenses devraient avoir été désavantagés sur Haïda Gwaii lorsqu'il n'y avait pas de cerfs. Les thuyas géants poussant à l'heure actuelle sur Haïda Gwaii devraient donc avoir, en moyenne, moins de défenses que ceux du continent. Pour vérifier cette hypothèse, nous avons sélectionné deux catégories de plantes : des plants issus de graines et ayant poussé en pépinière et des branches d'arbres matures prises assez haut pour être hors de portée des cerfs. Comme ces échantillons n'ont jamais été récemment broutés par les cerfs, ni sur Haïda Gwaii, ni sur le continent, notre analyse évite les effets confondants dus aux défenses induites. De surcroît, les arbres qui ont donné les graines ou les branches avaient déjà atteint leur taille adulte lorsque les cerfs ont été introduits sur Haïda Gwaii (voir les détails dans Vourc'h *et al.* 2001) et étaient donc le produit de populations et d'individus qui n'avaient jamais été exposés au cerf. Nous avons posé deux questions : 1) Les cerfs préfèrent-ils, en moyenne, les thuyas géants de Haïda Gwaii, qui n'ont pas évolué avec des cerfs, ou ceux du continent, qui ont évolué avec des cerfs? 2) Les thuyas de Haïda Gwaii sont-ils caractérisés par des défenses chimiques moins importantes que celles des arbres du continent?

Pour vérifier si les cerfs préfèrent les thuyas géants de Haïda Gwaii, nous avons effectué des expériences sur le choix alimentaire à l'aide des jeunes plants et des branches. Pour étudier les différences entre les défenses chimiques, nous avons analysé la teneur en terpènes des feuilles de ces échantillons. Les terpènes, abondants dans les feuilles de thuyas (Vourc'h *et al.* 2001), jouent un rôle dans la défense chimique des plantes contre les herbivores (Lewinsohn *et al.* 1991b) et ils diminuent la quantité de matière végétale consommée par les cerfs (Elliott et Loudon 1987, Danell *et al.* 1990, Duncan *et al.* 1994). Les plants que nous avons utilisés provenaient de pépinières et ont été mis à notre disposition par des sociétés forestières. Les branches de vieux thuyas géants ont été récoltées par nos soins, le même jour sur Haïda Gwaii et sur le continent voisin. Les expériences de choix alimentaire de type cafétéria ont été réalisées en trois endroits de Haïda Gwaii. À chacun des sites, les cerfs à queue noire sauvages avaient le choix entre des thuyas de Haïda Gwaii et du continent. Dans chacune des catégories (vieux arbres et plants), les cerfs ont brouté un plus grand nombre d'individus de Haïda Gwaii que d'individus du continent (fig. 1). Les analyses de la composition chimique des échantillons ont montré que les feuilles de Haïda Gwaii contenaient, en moyenne, moins de monoterpènes que celles du continent, ce qui n'était pas le cas pour les diterpènes. Les quantités totales de diterpènes étaient nettement inférieures à celles des monoterpènes (voir les détails dans Vourc'h *et al.* 2001).

En nous fondant sur ces résultats, nous avons décidé d'évaluer expérimentalement l'effet des monoterpènes sur le choix des cerfs (voir les détails dans Vourc'h *et al.* 2002a). Nous avons, pour cela, laissé les cerfs choisir entre de la nourriture standardisée sans monoterpènes, ou avec monoterpènes aux mêmes concentrations que dans les feuilles de thuyas. Les cerfs

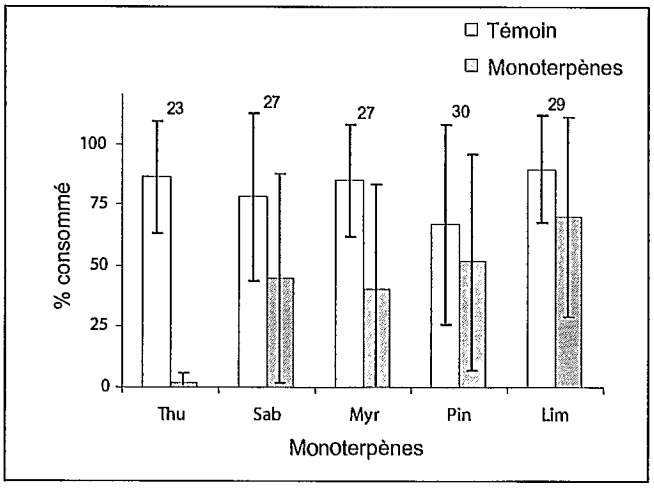
Figure 1
Probabilité de broutage des plants de thuyas géants (résultats de la première des deux séries d'expériences) et des branches de vieux thuyas lors des expériences sur les choix alimentaires du cerf à queue noire de Sitka effectuées dans trois sites, en relation avec l'origine géographique des échantillons (tiré de Vourc'h *et al.* 2001).



ont toujours, sans ambiguïté, préféré la nourriture sans monoterpènes (voir la fig. 2).

Ces résultats semblent indiquer qu'en moyenne, les thuyas de Haïda Gwaii, qui n'ont pas été broutés par des cerfs pendant plusieurs milliers d'années, sont moins bien défendus que ceux du continent. En supposant que les thuyas qui ont colonisé Haïda Gwaii après la dernière glaciation aient été originaires de populations continentales

Figure 2
Pourcentage moyen de pommes consommées par le cerf à queue noire de Sitka lors d'expériences effectuées avec différentes solutions de monoterpènes à la concentration trouvée *in vivo* dans les feuilles de thuyas ou avec la solution témoin. Le nombre d'expériences par cerf varie entre 3 et 5 (avec certaines exceptions). Les chiffres au-dessus des barres représentent le nombre d'expériences. Les barres verticales sont des écarts-types. Thu =α,β-thujone, Sab = sabinène, Myr = myrcène, Pin =α-pinène, et Lim = *d*+*l*-limonène. Toutes les différences entre les bols témoins et les bols de monoterpènes sont statistiquement significatives ($P < 0,05$) (tiré de Vourc'h *et al.* 2002a).



qui étaient broutées, les concentrations en terpènes inférieures dans la population actuelle à celles des individus du continent appuient l'hypothèse selon laquelle la production de défenses est coûteuse pour l'arbre et diminue en l'absence d'une sélection constante.

2.2 Quels sont les arbres qui échappent au cerf?

L'arrivée récente du cerf à queue noire sur Haïda Gwaii et la forte densité de cerfs dans les forêts de Haïda Gwaii qui en résulte à l'heure actuelle offrent une situation unique pour l'étude poussée des mécanismes qui régissent l'interaction entre le cerf à queue noire de Sitka et le thuya géant, d'autant plus qu'il n'y a pas d'autres grands herbivores dans les sites étudiés et que peu d'insectes herbivores s'attaquent au thuya géant (Fowells 1965, Furniss et Carolin 1977). Martin et Daufresne (1999) ont montré que le recrutement du thuya géant est pratiquement éliminé par le broutage des cerfs dans les forêts anciennes, et Martin et Baltzinger (2002) que sa régénération est fortement réduite dans les forêts secondaires après les coupes rases. Martin et Baltzinger (2002) ont aussi montré que l'importance de la régénération des thuyas qui s'effectue dans ces jeunes forêts dépend directement des cerfs. Ils ont échantillonné des sites plus ou moins accessibles aux chasseurs, en supposant que, dans les endroits fortement chassés, la pression exercée par les cerfs serait moindre. Leurs résultats ont montré que la régénération du thuya était sensiblement meilleure dans les endroits facilement accessibles et que les indices du stress provoqué par le broutage étaient plus faibles sur les plantes

consommées par les cerfs, y compris le thuya. La présence, côte à côte dans ces forêts en régénération, de jeunes thuyas rabougris très broutés et d'autres peu broutés ayant une forme normale et présentant peu de signes de broutage est un autre point intéressant. Afin de comprendre cette variation de l'incidence du broutage, nous avons échantillonné de jeunes thuyas très broutés et peu broutés dans trois sites ayant été coupés à blanc. L'analyse chimique a montré que la concentration totale en monoterpènes était plus faible chez les thuyas très broutés que chez les thuyas peu broutés (fig. 3). En revanche, il n'y avait pas de corrélation entre l'intensité du broutage et la teneur en éléments nutritifs : les thuyas très broutés avaient en fait une valeur nutritive plus faible (moins d'azote et plus de lignine) (Vourc'h *et al.* 2002c). Parce que les arbres très broutés et peu broutés ont été récoltés aux mêmes endroits et en général côte à côte, ils étaient tous également accessibles aux cerfs. Pour des raisons semblables, nous pouvons exclure les effets de l'environnement immédiat de l'arbre sur le niveau des défenses.

Trois autres facteurs peuvent expliquer les différences observées quant à l'incidence des terpènes sur le broutage : l'âge des arbres, leur histoire d'abroutissement et leur aptitude génétique à produire des défenses.

2.2.1 Âge et histoire d'abroutissement

Vourc'h *et al.* (2001) ont montré que les concentrations en monoterpènes étaient faibles chez les plants d'un an et atteignaient un pic au stade juvénile. Si les arbres peu broutés sont simplement plus vieux, échapper aux cerfs devient une simple question de temps : cela se fait lorsque les arbres arrivent à produire assez de défenses. En déterminant l'âge des arbres par dendrochronologie, nous avons pu montrer que, du moins à deux des trois sites, les arbres peu broutés et très broutés avaient le même âge (fig. 4). L'épaisseur des cernes utilisés pour déterminer l'âge

Figure 3
Moyennes et écarts-types (barres verticales) des concentrations totales de monoterpènes chez les jeunes thuyas peu broutés et très broutés à trois emplacements coupés à blanc sur Haïda Gwaii. Des lettres différentes signifient que les moyennes sont différentes ($P < 0,05$) (tiré de Vourc'h *et al.* 2002c).

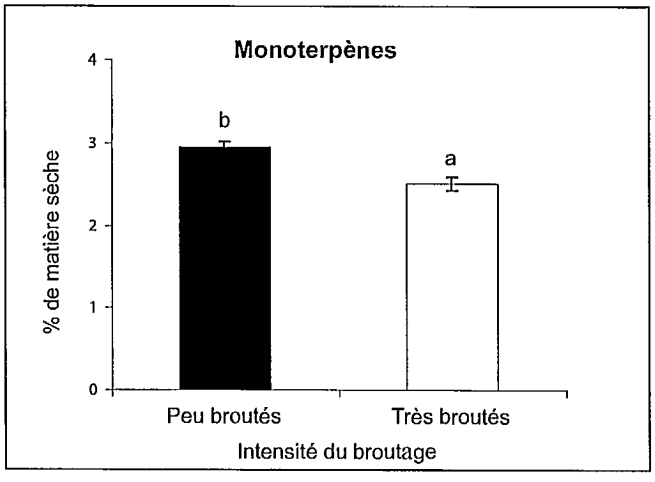
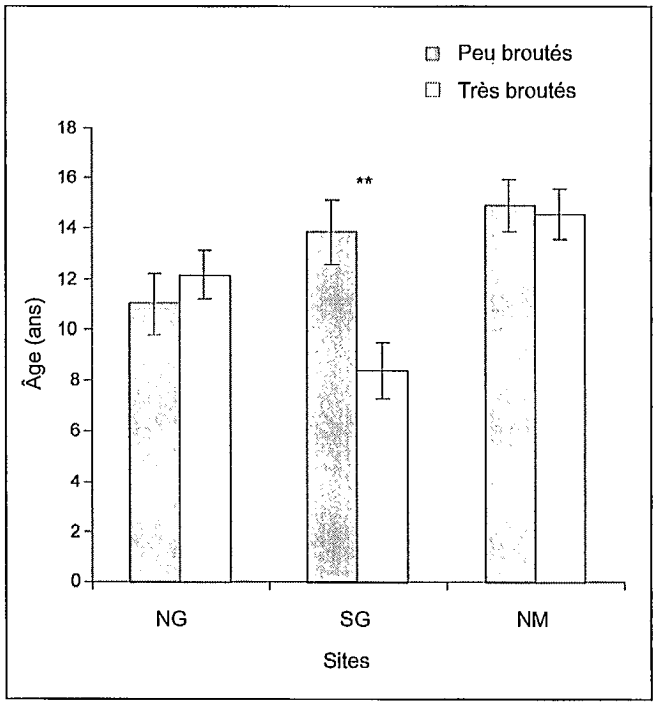


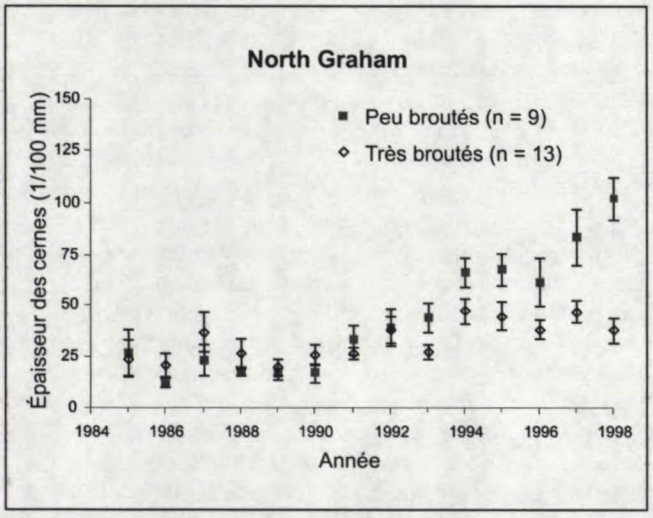
Figure 4
Âge moyen des jeunes thuyas peu broutés et très broutés dans les trois sites (NG = North Graham, SG = South Graham, NM = North Moresby). Les barres verticales sont des écarts-types. ** : moyennes statistiquement différentes ($P < 0,01$) (tiré de Vourc'h *et al.* 2002c).



donne également de l'information sur le stress environnemental que subit l'arbre au cours de sa vie (voir Cook et Kairiukstis 1990). En diminuant la croissance annuelle des branches (et par conséquent la formation des feuilles et la photosynthèse), le broutage des cerfs a un effet négatif sur la croissance en hauteur et en diamètre jusqu'à ce que les jeunes arbres réussissent à dépasser la hauteur que les cerfs peuvent atteindre (Vila *et al.* 2001, 2002, 2003). Un fort stress causé par le broutage se traduit donc par des cernes de faible épaisseur chez les jeunes arbres, et un faible stress par la présence de cernes larges. L'analyse des séries de cernes nous a permis de montrer que les arbres très broutés et peu broutés avaient non seulement le même âge mais avaient de surcroît le même profil de croissance jusqu'à ce que le taux de croissance des arbres aujourd'hui peu broutés se mette à diverger et à augmenter (voir, par exemple, à Graham, fig. 5). Tous les arbres étudiés ont donc, initialement, la même histoire.

Pour finir, plusieurs travaux ont montré que la défoliation des conifères peut, dans certains cas, stimuler les défenses induites (Marpeau *et al.* 1989, Lewinsohn *et al.* 1991a, Lerdau *et al.* 1994, Litvak et Monson 1998) ou, si elle est suffisamment sévère, diminuer les défenses (Bryant *et al.* 1983, Tuomi *et al.* 1991, Raffa et Smalley 1995). Nous avons donc examiné le potentiel de défenses induites chez le thuya géant, pour évaluer si des défenses induites pouvaient expliquer une partie de la variation des formes et du stress associé au broutage observée pour les jeunes arbres de Haïda Gwaii. Cela a été fait expérimentalement par défoliation artificielle. La défoliation n'a pas produit de changement important des concentrations en monoterpènes

Figure 5
Épaisseurs moyennes des cernes des jeunes thuyas peu broutés et très broutés à North Graham, en fonction des années. Les barres verticales sont des écarts-types. Pour chacune des années, les moyennes sont données lorsqu'il y a au moins trois arbres par catégorie par site. Les chiffres entre parenthèses (n=) correspondent au nombre total d'arbres (tiré de Vourc'h *et al.* 2002c).



(voir les détails dans Vourc'h *et al.* 2003), ce qui suggère que les différences que nous avons observées entre les individus étaient constitutives et reflétaient des différences génétiques dans la capacité de produire des défenses indépendamment du broutage. Cependant, des résultats récents ayant montré que les défenses induites pouvaient être stimulées par des composés chimiques provenant de la salive des herbivores, plutôt que par le traumatisme de la défoliation (p. ex. Agrawal *et al.* 1999, Franceschi *et al.* 2002), ce résultat doit être interprété avec prudence.

2.2.2 Variation génétique

Prendre des graines de jeunes arbres très broutés et peu broutés, les planter dans un même dispositif expérimental et examiner leur concentration en monoterpènes dans des conditions de croissance naturelles serait une façon de vérifier directement la variation génétique de la production de monoterpènes. Il nous faudrait attendre au moins cinq ans avant d'échantillonner les feuilles pour les analyses chimiques. Nous avons plutôt choisi une approche indirecte à deux volets. Tout d'abord, nous avons analysé les modifications de la concentration des défenses chez des arbres de 10 à 15 ans peu broutés ou très broutés après les avoir protégés contre le broutage. Si le niveau de leurs défenses est régi par la génétique, leurs concentrations respectives en terpènes devraient rester inchangées après protection et rester similaires à celle des arbres non protégés. Cette expérience a commencé au printemps 2000. Jusqu'à ce jour, aucun changement de la concentration en monoterpènes ne s'est produit (fig. 6). Ensuite, nous avons tiré parti d'une étude de génétique écologique dans laquelle 2 500 arbres appartenant à 62 familles génétiques issues de pollinisation libre et représentant 14 populations de Colombie-Britannique ont été plantés en 1996 à Holt Creek, sur l'île de Vancouver. Ces plants ont été protégés par des tubes en plastique pendant les quatre premières années. Les protections ont ensuite été retirées et le stress provoqué par le broutage a été mesuré. Nous avons constaté que la concentration totale en monoterpènes était en moyenne plus élevée chez les familles dans lesquelles peu d'individus étaient broutés, ce qui renforce l'hypothèse selon laquelle les concentrations en monoterpènes sont régies par la génétique chez le thuya géant (fig. 7) (voir les détails dans Vourc'h *et al.* 2002b).

Figure 6
Moyennes et écarts-types des concentrations totales de monoterpènes dans les feuilles de jeunes thuyas géants peu broutés et très broutés. La moitié d'entre eux ont été protégés contre le broutage par des cages métalliques en avril 2000. * : moyennes statistiquement différentes entre les jeunes arbres peu broutés et très broutés (arbres protégés et non protégés ensemble) $P < 0,05$; ** $P < 0,01$ (tiré de Vourc'h 2001).

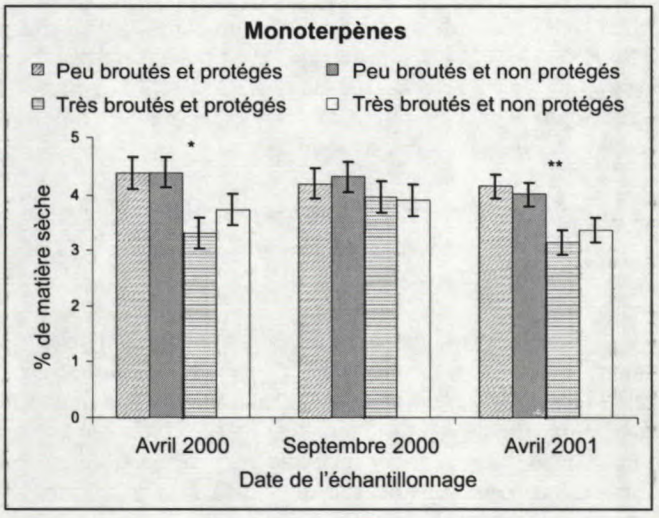
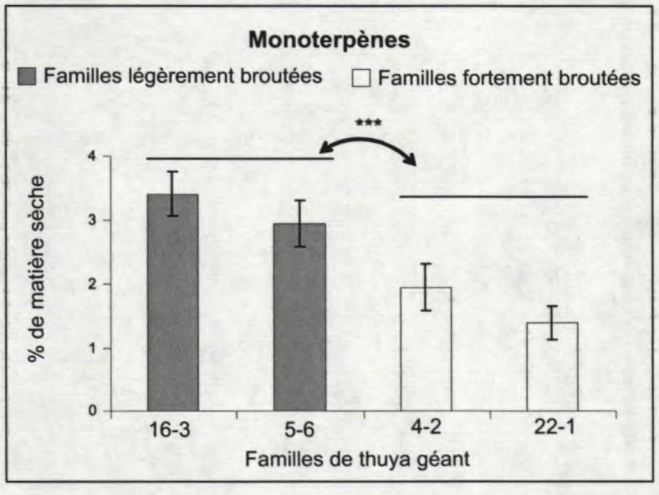


Figure 7
Concentrations moyennes totales de monoterpènes chez des individus de quatre familles génétiques à pollinisation libre qui ont été plantés à Holt Creek, sur l'île de Vancouver. Dix, 8, 8, et 9 genets ont été échantillonnés respectivement dans les familles 16-3, 5-6, 4-2 et 22-1. Exemple de numéro des familles : 16-3; 16 = numéro de la population, 3 = numéro de la famille. Les barres verticales sont des écarts-types. *** : $P < 0,001$ (tiré de Vourc'h *et al.* 2002b).



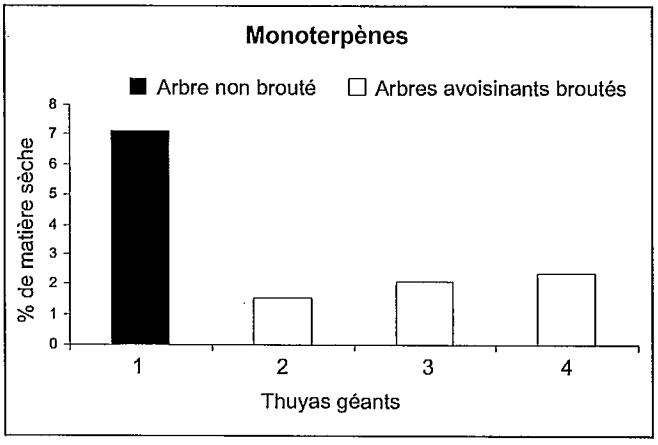
Enfin, ces résultats ont été confirmés de façon anecdotique lorsque nous avons observé que, sur 15 thuyas géants de dix ans plantés comme arbres d'ornement à Tlell, Haïda Gwaii, 14 étaient très broutés alors qu'un ne l'était pas du tout. La comparaison de leur chimie a montré que l'arbre non brouté avait une concentration en monoterpènes bien supérieure aux autres arbres (fig. 8).

En résumé, selon nos résultats, sous la forte pression exercée par le broutage, les très jeunes arbres ont tous été broutés de façon similaire et seuls ceux qui étaient génétiquement capables de produire des défenses suffisantes ont fini par échapper aux cerfs. Au cours de leur croissance, les jeunes arbres bien défendus peuvent progressivement produire plus de feuillage et ainsi affecter plus de ressources à la croissance et à la défense. Les jeunes arbres qui ne possèdent pas la capacité génétique de produire suffisamment de monoterpènes ne peuvent dissuader les cerfs de les brouter et sont pris dans un cercle vicieux dans lequel broutage intense et croissance médiocre se font suite (Machida 1979, Bryant *et al.* 1983, Tuomi *et al.* 1991, Raffa et Smalley 1995). Cela signifie que les cerfs peuvent être responsables de la sélection des thuyas les mieux défendus d'une population, à condition, toutefois, que la régénération des thuyas soit suffisamment abondante.

2.2.3 En quoi les jeunes thuyas peu broutés de Haïda Gwaii sont-ils comparables aux arbres du continent?

Nous avons comparé l'appétabilité et les défenses chimiques de jeunes thuyas géants faiblement broutés de Haïda Gwaii et du continent. Des branches de jeunes thuyas géants non rabougris ont été récoltées le même jour sur Haïda Gwaii et sur le continent et ont été présentées à des cerfs à queue noire de Sitka sauvages sur Haïda Gwaii lors d'expériences de type cafétéria. Nous avons également analysé leur composition chimique. Les cerfs n'ont manifesté aucune préférence pour l'un des deux échantillons, et leur composition chimique ne différait pas sensiblement (voir Vourc'h *et al.* 2001).

Figure 8
Concentrations totales de monoterpènes chez les thuyas broutés et non broutés qui ont poussé à Tlell, sur Haïda Gwaii (tiré de Vourc'h *et al.* 2002b).



3. Conclusions

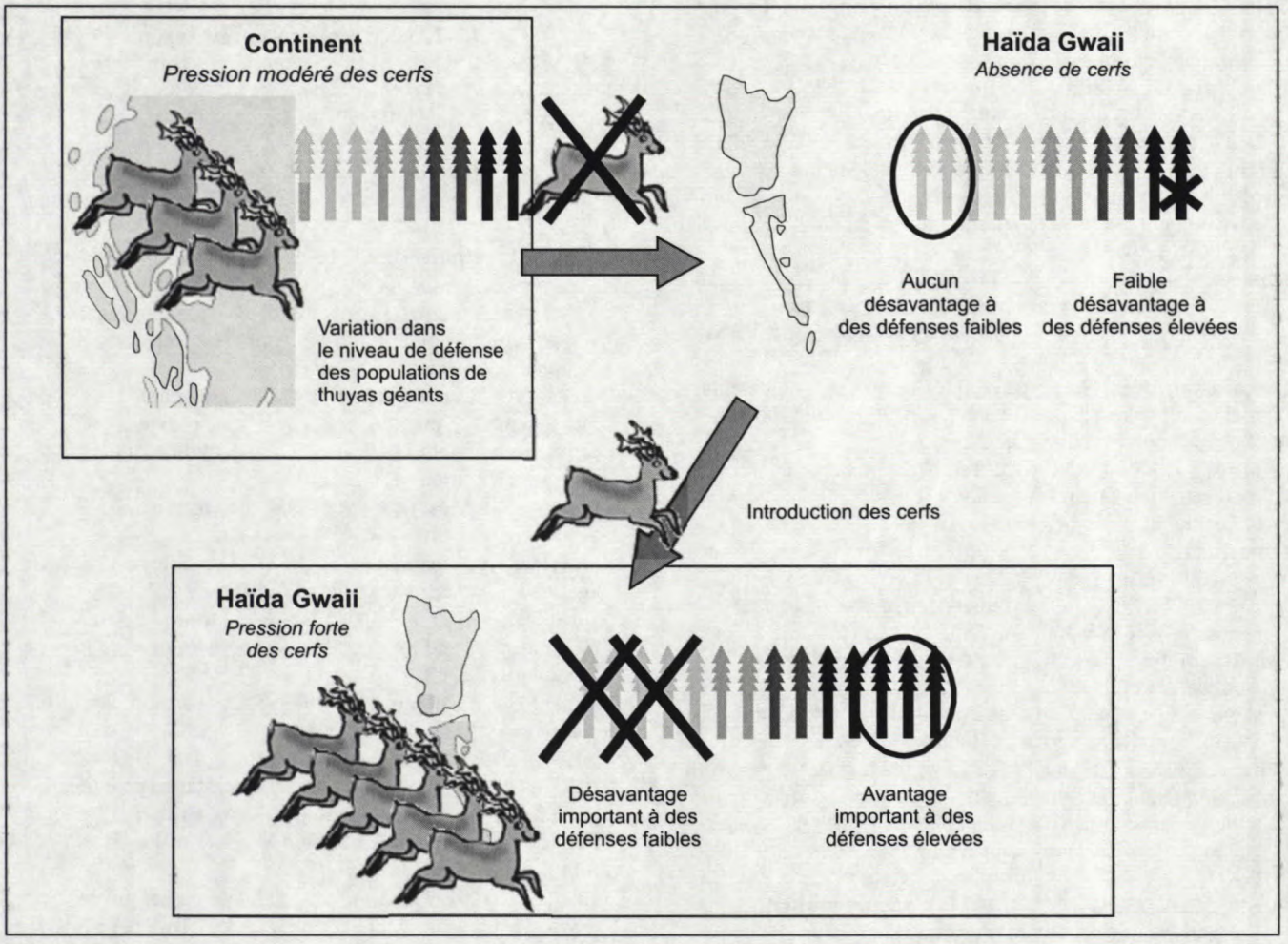
Si nous utilisons comme référence le niveau de défense caractéristique des populations de thuyas géants soumis à une pression d'herbivorie égale à celle qui existe sur le continent, nos résultats indiquent qu'en l'absence de cerfs, la proportion d'arbres ayant peu de défenses chimiques a augmenté dans la population de thuyas géants de Haïda Gwaii (d'où le taux plus élevé de broutage des plants et des vieux arbres de Haïda Gwaii dans les expériences de cafétéria) jusqu'à ce que les cerfs soient introduits et commencent à éliminer les arbres les moins bien défendus (fig. 9).

La persistance, sur Haïda Gwaii, d'arbres ayant un potentiel de défense comparable à celui des arbres du continent (les résultats des expériences de cafétéria et les analyses chimiques des jeunes arbres non rabougris peu broutés) montre que soit le coût de la production des défenses était trop faible pour que les individus avec des défenses élevées soient fortement et/ou rapidement contre-sélectionnés en l'absence de cerfs, ou que d'autres fonctions des terpènes, comme la protection contre les dommages dus à la lumière (p. ex. Close et McArthur 2002), ont assuré le maintien dans la population d'individus dont la concentration en terpènes était élevée. Lorsque les cerfs ont été introduits sur Haïda Gwaii, la pression s'est considérablement accrue et a atteint des niveaux supérieurs à ceux du continent (Pojar le présent volume, sur l'histoire de la végétation sur Haïda Gwaii). Sous cette forte pression, les arbres dont les défenses étaient faibles ont été fortement contre-sélectionnés, ce qui contraste fortement avec notre hypothèse de faible sélection contre les défenses élevées en l'absence de cerfs. Il faut souligner, toutefois, que la sélection d'arbres ayant de fortes défenses ne peut se faire que dans des sites coupés à blanc qui sont favorables à la régénération des thuyas parce qu'il s'y trouve un grand nombre de plants et que les cerfs ont accès à d'autres sources de nourriture abondante. Dans les forêts anciennes, la rareté actuelle des plants et de la nourriture en général et la grande abondance des cerfs (voir les chiffres de Martin et Baltzinger 2002) font disparaître tous les jeunes thuyas quelle que soit leur composition chimique. En conclusion, ces résultats indiquent que les cerfs, non seulement réduisent l'abondance des thuyas géants sur Haïda Gwaii, mais aussi, vu l'intensité actuelle du broutage, modifient la composition génétique de la population. Pour préserver les différences existant à l'heure actuelle entre les thuyas adultes de Haïda Gwaii, nous devons trouver des moyens de réduire la pression d'abroutissement.

Remerciements

Nous remercions Gillian Austin, Isabel Buttler, Craig Ferguson, Janet Gray, Noël Guillon, Laurie Husband, Rob Kelly, Tarmo Põldmaa, Dimitri Rosolowski, Barb Rowsell et Bevin Wigmore pour leur aide sur le terrain et au cours des différentes expériences, Tom Clausen, Dominique Gillon, Carol Ritland et John Russell pour leurs précieux conseils et leur aide lors des analyses chimiques ou génétiques, Olympic Forest Products, Husby Forest

Figure 9
Scénario proposé pour l'évolution des défenses des plantes de Haïda Gwaii. Les flèches verticales représentent les thuyas géants.



Products et Western Forest Products pour leur aide logistique lors des expériences dans les camps de terrain, et les derniers, mais non les moindres, John Bryant, Patrick Duncan, Michel de Garine-Wichatitsky, Hervé Fritz et Yan Linhart pour leur très précieuse contribution.

Documents cités

Agrawal, A.A.; Karban, R. 1999. Why induced defenses may be favored over constitutive strategies in plants. Pages 45-61 *in* R. Tollrian et C.D. Harvell (sous la dir. de), The ecology and evolution of inducible defenses. Princeton University Press, Princeton.

Agrawal, A.A.; Strauss, S.Y.; Stout, M.J. 1999. Costs of induced responses and tolerance to herbivory in male and female fitness components of wild radish. Evolution 53: 1093-1110.

Barbosa, P.; Schultz, J.C. 1987. Insect outbreaks. Academic Press, New York.

Berenbaum, M.R.; Zangerl, A.R.; Nitao, J.K. 1986. Constraints on chemical coevolution: Wild parsnips and the parsnip webworm. Evolution 40:1215-1228.

Bryant, J.P.; Chapin, F.S.; Klein, D.R. 1983. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. Oikos 40: 357-368.

Bryant, J.P.; Julkunen-Tiitto, R. 1995. Ontogenetic development of chemical defense by seedling resin birch: energy cost of defense production. Journal of Chemical Ecology 21: 883-896.

Bryant, J.P.; Reichardt, P.B.; Clausen, T.P. 1992. Chemically mediated interactions between woody plants and browsing mammals. Journal of Range Management 45:18-24.

Chapin III, F.S.; Bryant, J.P.; Fox, J.F. 1985. Lack of induced chemical defense in juvenile Alaska woody plants in response to simulated browsing. Oecologia 67: 457-459.

Close, D.C.; McArthur, C. 2002. Rethinking the role of many plant phenolics protection from photodamage not herbivores? Oikos 99: 166-172.

Coates, K.D.; Pollack, J.C.; Barker, J.E. 1985. The effect of deer browsing on the early growth of three conifer species in the Queen Charlotte Islands. Research Report No. RR85002-PR, British Columbia Ministry of Forest, Canada.

Coley, P.D. 1986. Costs and benefits of defense by tannins in a neotropical tree. Oecologia 70: 238-241.

Cook, E.R.; Kairiukstis, L.A. 1990. Methods of dendrochronology. Applications in the environmental sciences. Kluwer Academic Press, Dordrecht.

Danell, K.; Gref, R.; Yazdani, R. 1990. Effects on mono- and diterpenes in Scots Pine needles on moose browsing. Scandinavian Journal of Forest Research 5: 535-539.

Danell, K.; Huss-Danell, K.; Bergström, R. 1985. Interactions between browsing moose and two species of Birch in Sweden. Ecology 66: 1867-1878.

Dirzo, R.; Harper, J.L. 1982. Experimental studies on slug-plant interactions. IV. The performance of cyanogenic and acyanogenic morphs of *Trifolium repens* in the field. Journal of Ecology 70: 119-138.

Duncan, A.J.; Hartley, S.E.; Iason, G.R. 1994. The effect of monoterpene concentrations in Sitka spruce (*Picea sitchensis*) on the browsing behaviour of red deer (*Cervus elaphus*). Canadian Journal of Zoology 72: 1715-1720.

Elle, E.; van Dam, N.M.; Hare, J.D. 1999. Cost of glandular trichomes, a "resistance" character in *Datura wrightii* (Solonaceae). Evolution 53: 22-35.

Elliott, S.; Loudon, A. 1987. Effects of monoterpene odors on food selection by Red deer calves (*Cervus elaphus*). Journal of Chemical Ecology 13: 1343-1349.

Fowells, H.A. 1965. Silvics of forest trees of the United States. Agriculture Handbook No. 271 US Department of Agriculture, Division of Timber Management Research, Forest Service, Washington, DC.

Franceschi, V.R.; Krekling, T.; Christiansen, E. 2002. Application of methyl jasmonate on *Picea abies* (Pinaceae) stems induces defense-related responses in phloem and xylem. American Journal of Botany 89:578-586.

Fritz, R.S.; Hochwender, C.G.; Lewkiewicz, D.A.; Bothwell, S.; Orians, C.M. 2001. Seedling herbivory by slugs in a willow hybrid system: developmental changes in damage, chemical defense, and plant performance. Oecologia 129: 87-97.

Furniss, R.L.; Carolin, V.M. 1977. Western forest insects. US Department of Agriculture, Forest Service, Miscellaneous publication No. 1339, Washington, DC.

Hanley, T. 1997. A nutritional view of understanding and complexity in the problem of diet selection by deer (Cervidae). Oikos 79: 209-218.

Karban, R.; Baldwin, I.T. 1997. Induced responses to herbivory. The University of Chicago Press, Chicago et Londres.

Lerdau, M.; Litvak, M.; Moson, R. 1994. Plant chemical defense : monoterpenes and the growth-differentiation balance hypothesis. Trends in Ecology and Evolution 9: 58-61.

Lewinsohn, E.; Gijzen, M.; Croteau, R. 1991a. Defense mechanisms of conifers. Differences in constitutive and wound-induced monoterpene biosynthesis among species. Plant Physiology 96: 44-49.

Lewinsohn, E.; Gijzen, M.; Savage, T.J.; Croteau, R. 1991b. Defense mechanisms of conifers. Relationship of monoterpene cyclase activity to anatomical specialization and oleoresin monoterpene content. Plant Physiology 96: 38-43.

Litvak, M.E.; Monson, R.K. 1998. Patterns of induced and constitutive monoterpene production in conifer needles in relation to insect herbivory. Oecologia 114: 531-540.

Machida, S. 1979. Differential use of willow species by moose in Alaska. University of Alaska Fairbanks, Alaska, É.-U.

Marpeau, A.; Walter, J.; Launey, J.; Charon, J.; Baradat, P. 1989. Effects of wounds on the terpene content of twigs of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.): 2, Changes in the volatile terpene hydrocarbon composition. Trees 3: 220-226.

Marquis, R.J. 1992. Selective impact of Herbivores. Pages 301-325 *in* R.S. Fritz et E.L. Simms (sous la dir. de), Plant resistance to herbivores and pathogens: ecology, evolution and genetics. The University of Chicago Press, Chicago et Londres.

Martin, J.-L.; Baltzinger, C. 2002. Interaction between deer browse, deer predation risk, and tree regeneration. Rev. can. rech. for. 32: 1254-1264.

Martin, J.-L.; Daufresne, T. 1999. Introduced species and their impacts on the forest ecosystem of Haida Gwaii. Pages 69-89 *in* G. Wiggins (sous la dir. de) Proceedings of the Cedar Symposium. South Moresby Forest Replacement Account, Victoria, C.-B., Canada.

Mauricio, R.; Rausher, M.D. 1997. Experimental manipulation of putative selective agents provides evidence for the role of natural enemies in the evolution of plant defense. Evolution 51: 1435-1444.

Palo, R.T.; Robbins, C.T. 1991. Plant defenses against mammalian herbivory. CRC Press, Inc.

Paré, P.W.; Tumlinson, J.H. 1999. Plant volatiles as a defense against insect herbivores. Plant Physiology 121: 325-331.

Peñuelas, J.; Llusià, J. 2002. Linking photorespiration, monoterpenes and thermotolerance in *Quercus ilex*. New Phytologist 155: 227-237.

Phillips, M.A.; Croteau, R.B. 1999. Resin-based defenses in conifers. Trends in Plant Science 4: 184-190.

Pojar, J.; Lewis, T.; Roemer, H.; Wilford, D.J. 1980. Relationships between introduced Black-tailed deer and the plant life in the Queen Charlotte Islands, British Columbia. Rapport inédit, British Columbia Ministry of Forest, Smithers, C.-B., Canada.

Pollard, J.A. 1992. The importance of deterrence: response of grazing animals to plant variation. Pages 216-239 *in* R.S. Fritz et E.L. Simms (sous la dir. de), Plant resistance to herbivores and pathogens: ecology, evolution and genetics. The University of Chicago Press, Chicago et Londres.

Raffa, K.F.; Smalley, E.B. 1995. Interactions of pre-attack and induced monoterpene concentration in host conifer defense against bark beetle-fungal complexes. Oecologia 102: 285-295.

Rhoades, D.F.; Cates, R.G. 1976. Toward a general theory of plant anitherbivore chemistry. Recent Advance in Phytochemistry 19: 168-213.

Robbins, C.T.; Spalinger, D.E.; Van Hoven, W. 1995. Adaptation of ruminants to browse and grass diets: are anatomical-based browser-grazer interpretations valid? Oecologia 103: 208-213.

Sharkey, T.D.; Yeh, S.S. 2001. Isoprene emission from plants. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology 52: 407-436.

Simms, E.L. 1990. Examining selection on the multivariate phenotype: plant resistance to herbivores. Evolution 44: 1177-1188.

Simms, E.L. 1992. Costs of plant resistance to herbivory. Pages 392-425 *in* R.S. Fritz et E.L. Simms (sous la dir. de), Plant resistance to herbivores and pathogens: ecology, evolution and genetics. The University of Chicago Press, Chicago et Londres.

Snyder, M.A.; Linhart, Y.B. 1998. Subspecific selectivity by a mammalian herbivore: geographic differentiation of interactions between two taxa of *Sciurus aberti* and *Pinus ponderosa*. Evolutionary Ecology 12: 755-765.

Swihart, R.K.; Bryant, J.P. 2001. Importance of biogeography and ontogeny of woody plants in winter herbivory by mammals. Journal of Mammalogy 82: 1-21.

Tallamy, D.W.; Raupp, M.J. 1991. Phytochemical induction by herbivores. J. Wiley & Sons, Inc., New York.

Tuomi, J.; Fagerström, T.; Niemelä. 1991. Carbon allocation, phenotypic plasticity, and induced defenses. Pages 85-104 *in* D.W. Tallamy et M.J. Raupp (sous la dir. de), Phytochemical induction by herbivores. J. Wiley & Sons, Inc., New York.

Vila, B.; Guibal, F.; Martin, J.-L.; Torre, F. 2003. Growth change of young *Picea sitchensis* in response to deer browsing. For. Ecol. Manage. in press.

Vila, B.; Keller, T.; Guibal, F. 2001. Influence of browsing cessation on *Picea sitchensis* radial growth. Ann. For. Sci. 58: 853-859.

Vila, B.; Vourc'h, G.; Gillon, D.; Martin, J.-L.; Guibal, F. 2002. Is escaping deer browse just a matter of time in *Picea sitchensis*? A chemical and dendrochronological approach. Trees - Struct. Funct. 16: 488-496.

Vourc'h, G. 2001. Interactions entre plantes longévives et grands mammifères: Défenses chimiques du thuya géant et herbivorie par le cerf à queue noire en Colombie-Britannique (Canada). Thèse de Doctorat. Université Montpellier II, 22 novembre 2001.

Vourc'h, G.; de Garine-Wichatitsky, M.; Labbé, A.; Rosolowski, D.; Martin, J.-L.; Fritz, H. 2002a. Monoterpene effect on feeding choice by deer. Journal of Chemical Ecology 28: 2411-2427.

Vourc'h, G.; Martin, J.-L.; Duncan, P.; Escarré, J.; Clausen, T.P. 2001. Defensive adaptations of *Thuja plicata* to ungulate browsing: a comparative study between mainland and island populations. Oecologia 126: 84-93.

Vourc'h, G.; Russell, J.; Gillon, D.; Martin, J.-L. 2003. Short-term effect of defoliation on terpene content in *Thuja plicata*. Ecoscience, sous presse.

Vourc'h, G.; Russell, J.; Martin, J.-L. 2002b. Linking deer browsing and terpene production among genetic identities in *Chamaecyparis nootkatensis* and *Thuja plicata* (Cupressaceae). Journal of Heredity 93: 370-376.

Vourc'h, G.; Vila, B.; Gillon, D.; Escarré, J.; Guibal, F.; Fritz, H.; Clausen, T.P.; Martin, J.-L. 2002c. Disentangling the causes of damage variation by deer browsing on long-lived tree saplings: A chemical and dendrochronological approach. Oikos 98: 271-283.

Wallin, K.F.; Raffa, K.F. 2001. Effects of folivory on subcortical plant defenses: Can defense theories predict interguild processes? Ecology 82: 1387-1400.

Herbivorie et absence de sous-bois sur Haïda Gwaii

Christian Engelstoft, Matthew D. Kirchhoff et Donald Eastman

Résumé

Depuis l'introduction du cerf dans l'archipel de Haïda Gwaii (îles de la Reine-Charlotte, Colombie-Britannique), aucun suivi de l'évolution de la biomasse du sous-bois et de la densité des cerfs n'a été fait. La présente étude a évalué la biomasse actuelle du sous-bois et la densité relative des cerfs dans les peuplements anciens à moins de 450 m d'altitude. Nous avons utilisé des équations de régression pour estimer la biomasse aérienne (arbustes et plantes herbacées), la biomasse disponible (aliments potentiels pour le cerf) et la quantité de biomasse consommée par le cerf. Nous avons observé 13 espèces de plantes herbacées, 6 espèces de fougères et 8 espèces d'arbustes dans les 110 sites. La biomasse aérienne (à l'exclusion du salal *Gaultheria shallon*) variait entre 0 et 2 137 kg/ha, la moyenne globale était de 258 kg/ha et la médiane de 82 kg/ha. La biomasse moyenne disponible était de 7 kg/ha avec une médiane de 3 kg/ha; la biomasse moyenne consommée était de 5 kg/ha avec une médiane de 3 kg/ha. Nous avons utilisé la technique du comptage des moquettes (fécès) pour déterminer la densité relative des cerfs. La densité moyenne a été estimée à 402 moquettes/ha (fourchette de 0 à 1 840 moquettes/ha) avec une médiane de 300 moquettes/ha. Il n'y avait pas de corrélation entre la densité relative des cerfs et la biomasse aérienne ou la biomasse disponible, ni entre l'ouverture de la canopée et la biomasse du sous-bois. Nous attribuons cette absence de corrélation à la forte pression d'abroutissement exercée par le cerf avant cette étude. La faible présence actuelle du thuya géant *Thuja plicata* dans le sous-bois est quant à elle susceptible de modifier la composition future de la canopée. Les faibles quantités de biomasse disponible dans les peuplements anciens pourraient priver le cerf à queue noire de Sitka *Odocoileus hemionus sitkensis* de nourriture durant les hivers exceptionnellement froids mais, durant les hivers normaux, la mosaïque forestière avec ses différents stades de la succession devrait offrir une nourriture et un couvert en quantité suffisante pour assurer leur survie. Les résultats nous fournissent les données de référence nécessaires en cas d'efforts futurs de restauration ou de suivi.

1. Introduction

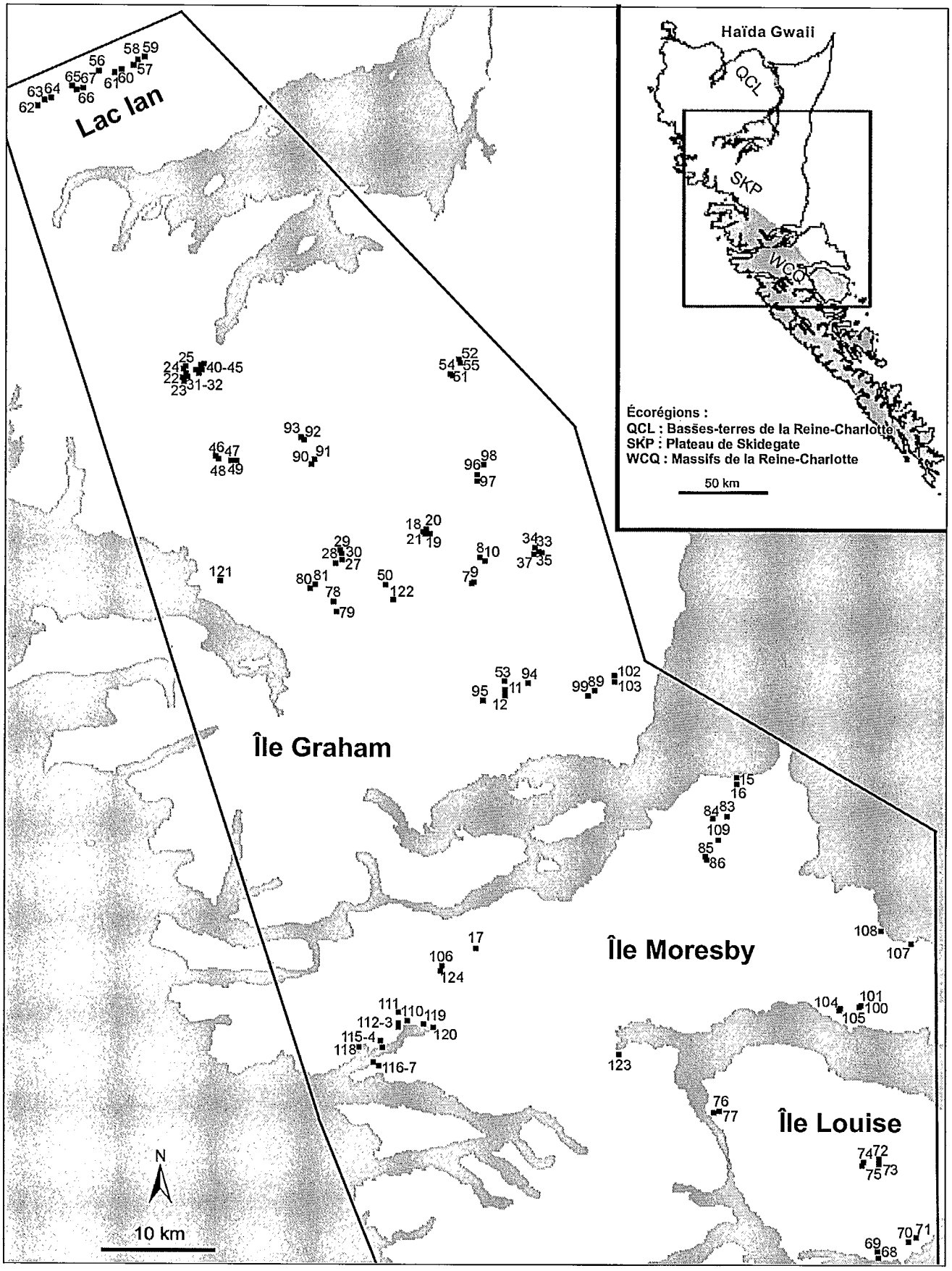
L'objectif de notre étude était d'évaluer l'influence du cerf à queue noire de Sitka *Odocoileus hemionus sitkensis* sur la végétation du sous-bois dans les taches de forêts anciennes encore présentes sur les îles principales de l'archipel de Haïda Gwaii (îles de la Reine-Charlotte, Colombie-Britannique). Nous avons choisi les forêts anciennes parce qu'elles sont représentatives de la forêt originale de Haïda Gwaii, et toute nouvelle connaissance sur ces forêts peut apporter des informations précieuses pour la préservation future de la flore et de la faune indigènes. Les forêts anciennes sont également importantes pour la survie du cerf pendant les hivers exceptionnellement rigoureux. En effet la canopée intercepte la neige, ce qui facilite l'accès à la nourriture dans le sous-bois (Kirchhoff et Schoen 1987). Ces forêts fournissent aussi une protection thermique (Bunnell 1990). Si les cerfs s'alimentent d'une manière optimale dans les forêts anciennes pendant l'hiver, on peut présumer que les zones qu'ils privilégieront seront celles où il y a les plus grandes quantités de nourriture disponibles. Nous avons testé l'hypothèse que la biomasse aérienne arbustive disponible dans les étendues de forêts anciennes était corrélée positivement avec la densité relative des cerfs. Si c'était le cas cela pourrait potentiellement nous permettre de déterminer les seuils de densité des cerfs en deçà desquels les conditions de végétation souhaitées pourraient être maintenues.

2. Zone d'étude

L'étude a été réalisée principalement dans l'écozone du plateau de Skidegate (figure 1), dans le centre des îles Graham, Moresby et Louise. Cette écozone est située à des altitudes inférieures à 500 m au-dessus du niveau de la mer. Elle est couverte de forêts dominées par la pruche occidentale *Tsuga heterophylla*, l'épicéa de Sitka *Picea sitchensis* et le thuya géant *Thuja plicata* et, aux altitudes les plus élevées, par le cyprès jaune *Chamaecyparis nootkatensis*.

Quelques-uns des sites étudiés étaient situés dans l'écozone des versants sous le vent des chaînes de la Reine-Charlotte et dans celle des basses-terres de la Reine-Charlotte (figure 1). L'écozone des versants sous le vent des massifs de la Reine-Charlotte est montagneuse et atteint une élévation maximale de 1 148 m. Elle est couverte d'une forêt dominée, aux altitudes les plus basses, par la pruche occidentale et le thuya géant, et, aux altitudes les plus hautes, par la pruche subalpine *Tsuga mertensiana* et le cyprès jaune. L'écozone des basses-terres de la Reine-

Figure 1
Zone d'étude, emplacements de l'échantillonnage et écosections sur Haïda Gwaii



Charlotte se trouve dans la partie nord-est de Haïda Gwaii; c'est une zone de faible relief, mal drainée, caractérisée par de grandes étendues de tourbières et de terres humides. Le pin tordu *Pinus contorta*, le thuya géant et la pruche occidentale sont parmi les principales espèces d'arbres qui dominent la forêt de cette zone (voir Pojar *et al.* 1987 pour plus de précisions).

3. Méthodes

La plupart des sites ont été choisis dans des peuplements anciens aussi comparables que possible sur le plan écologique, c'est-à-dire dans des séries forestières similaires à l'intérieur des trois sous-zones biogéoclimatiques (Pojar *et al.* 1987). Cependant, comme le nombre de peuplements non exploités dans ces séries forestières était insuffisant pour nous permettre d'atteindre la taille d'échantillons voulue, nous avons également retenu des sites dans des écosystèmes connexes, en veillant à échantillonner un large éventail de pentes et d'expositions à une altitude inférieure à 450 m.

3.1 Moquettes

Dans chaque site, nous avons échantillonné la végétation et la densité des moquettes dans des placettes d'échantillonnage de 1 ha (100 × 100 m). Pour la densité des moquettes, nous avons établi trois transects de 100 × 1,66 m, espacés de 25 m, le transect du milieu divisant la placette en deux parties égales (Engelstoft 2001). Le long de chacune des lignes de transect, nous avons compté toutes les moquettes présentes à l'intérieur du transect à conditions qu'elles soient constituées de plus de dix crottes (Resource Inventory Committee 1998).

3.2 Biomasse végétale

Nous avons retenu une méthode de régression non destructrice communément utilisée pour estimer la biomasse broutée par les ongulés (Telfer 1969; Alaback 1986; Schwab et Pitt 1987; Dyck et Shay 1999). Nous avons estimé la biomasse aérienne et la biomasse disponible pour chacune des zones d'échantillonnage en additionnant les résultats de fonctions de régression obtenues pour les différentes espèces calculées au sein de notre zone d'étude.

Nous avons ensuite utilisé des fonctions exponentielles pour estimer la quantité de biomasse aérienne parce qu'elles avaient les meilleurs ajustements (tableau 1) et parce qu'elles ont toujours donné des valeurs positives pour toutes les mesures du diamètre. Nous avons comparé les estimations de nos fonctions exponentielles avec les procédures de transformation bi-logarithmique traditionnelles et constaté que les estimations étaient similaires (ANOVA, $F_{3,9352} = 0,7273$, $P = 0,5355$).

Le long des transects de moquettes, nous avons établi des placettes d'arbustes de 4 m^2, à intervalles de 20 m, et des placettes d'herbacés de 1 m^2, à intervalles de 10 m. Dans les placettes de plantes herbacées, nous avons inventorié toutes les herbacées présentes, compté les tiges de blechnum commun *Blechnum spicant* et de cornouiller du Canada *Cornus canadensis*, et estimé le taux d'abroutissement sous la forme d'un pourcentage de cornouiller du Canada et de blechnum commun abrouti.

Pour estimer la biomasse du cornouiller du Canada (g/m^2), nous nous sommes servis d'un modèle mis au point par Alaback (1986). Ce modèle utilise le pourcentage de recouvrement végétal; nous avons donc converti le nombre de tiges de cornouiller du Canada en pourcentage de recouvrement en prenant pour hypothèse que chaque individu couvrait 0,008 m^2. Les estimations du pourcentage de couverture ont été divisées entre les deux fourchettes utilisées dans le modèle (voir Alaback 1986, pour plus de précisions).

Un autre modèle a été élaboré pour estimer la biomasse du blechnum commun. Plusieurs auteurs ont élaboré des modèles qui permettent d'estimer la biomasse du blechnum commun à l'aide de paramètres tels que la longueur des frondes (Alaback 1986), la longueur et la largeur des frondes (Smith et McLeod 1992) et le pourcentage de recouvrement (Yarie et Mead 1989). La qualité de l'ajustement (r^2) de ces modèles variait entre 0,78 et 0,97. Parce que le cerf mange souvent l'extrémité de la fronde, il n'était pas possible d'utiliser la longueur de la fronde comme mesure. Nous avons élaboré une régression utilisant le diamètre des tiges sous le premier ensemble de feuilles comme variable explicative pour estimer la biomasse du blechnum commun (tableau 1).

Nous avons estimé la biomasse aérienne et la biomasse disponible dans les placettes installées pour l'étude de la strate arbustive. Pour estimer la biomasse aérienne, nous avons utilisé le diamètre basal des tiges comme variable indépendante (tableau 1). Nous avons identifié toutes les espèces végétales et avons compté toutes les tiges enracinées. Nous avons échantillonné un sous-ensemble de

Tableau 1
Fonctions pour l'estimation de la biomasse aérienne, disponible et consommée pour certaines espèces broutées dans les peuplements anciens de Haïda Gwaii

Espèces	r^2 corrigé	Équation [a,b]	Diamètre, fourchette (mm)	n [c]	N[bre] de sites
Biomasse aérienne					
Blechnum commun *Blechnum spicant* [d]	0,90	$0,0972D^{2,9122}$	0,28-2,63	133	9
Vaccinium spp. [e]	0,94	$0,0739D^{2,6308}$	1,10-20,50	87	15
Menziézie ferrugineuse *Menziesia ferruginea*	0,98	$0,0309D^{2,902}$	0,86-30,96	27	9
Thuya géant *Thuja plicata*	0,90	$0,1438D^{2,3215}$	1,48-15,11	11	3
Biomasse déjà broutée					
Vaccinium spp. [d]	0,66	$0,0759d^{2,5963}$	0,45-3,14	257	15
Biomasse consommée					
Vaccinium spp. [d]	0,64	$0,0691x^{2,3871}$	0,38-3,07	323	15
Menziézie ferrugineuse *Menziesia ferruginea*	0,94	$0,0304x^{3,1563}$	0,71-2,61	7	29

[a] Toutes les fonctions étaient significatives ($P < 0,001$).
[b] D = diamètrre de la tige basale (mm), d = diamètre de la brindille basale (mm), x = point de broutage (mm).
[c] *n* indique la taille de l'échantillon.
[d] Les modèles sont les mêmes pour la biomasse aérienne et la biomasse disponible.
[e] *Vaccinium* spp. = airelle rouge *V. parvifolium*, airelle à feuilles ovées *V. ovalifolium* et airelle de l'Alaska *V. alaskaense*.

diamètres basaux des tiges et nous nous sommes servis des équations de régression pour estimer la biomasse aérienne (Engelstoft 2001).

Pour calculer la biomasse disponible, nous avons estimé la biomasse avant le broutage et soustrait la quantité que le cerf avait consommée les hivers précédents (pour plus de précisions, voir Engelstoft 2001). Nous avons ensuite estimé la biomasse avant broutage en comptant le nombre de rameaux dont le diamètre était inférieur à 2,4 mm (Engelstoft 2001) pour chacune des espèces du sous-bois et en mesurant le diamètre d'un sous-échantillon de rameaux de taille moyenne. Pour estimer la biomasse prélevée, nous avons compté le nombre de points d'abroutissement daté de un an ou plus et mesuré le diamètre des rameaux au niveau de ces points (pour plus de précisions, voir Engelstoft 2001). Pour estimer la biomasse de la ronce élégante *Rubus spectabilis*, nous avons utilisé une équation développée par Alaback (1986) en omettant trois mesures des tiges qui tombaient en dehors de la fourchette inférieure (2-25 mm) de son équation.

4. Résultats

Nous avons échantillonné 110 sites en mars et en avril 2000 – 72 sur l'île Graham, 28 sur l'île Moresby et 10 sur l'île Louise (figure 1, tableau 2) – dans 11 séries différentes de sites biogéographiques.

Tableau 2
Fréquence des séries de sites biogéoclimatiques étudiés dans l'archipel de Haïda Gwaii selon les écorégions du plateau de Skidegate (SKP), des pentes exposées au vent des massifs de la Reine-Charlotte (WCQ) et des basses-terres de la Reine-Charlotte (QCL) et les îles Graham, Louise et Moresby (les séries de sites sont fondées sur les cartes des écosystèmes terrestres)

Îles/série de sites biogéoclimatiques[a]	Écorégions					
	SKP		WCQ		QCL	
	Graham	Moresby	Moresby	Louise	Graham	Total
CWHvh1 HS	0	1	7	0	0	8
CWHvh1 RF	0	0	1	0	0	1
CWHvh1 ?	0	0	2	0	0	2
CWHvh2 RF	0	0	1	0	0	1
CWHwh1 SM	26	3	0	3	1	33
CWHwh1 HS	5	0	0	0	2	7
CWHwh1 RF	10	0	0	0	0	10
CWHwh1 RS	0	0	0	2	0	2
CWHwh1 SC	2	1	0	0	0	3
CWHwh1 YG	1	0	0	2	2	5
CWHwh1 ?	14	8	3	0	0	25
CWHwh2 HS	2	0	0	1	0	3
CWHwh2 SM	5	1	0	2	0	8
CWHwh2 ?	2	0	0	0	0	2
Total	67	14	14	10	5	110
Séries de sites inconnues	16	8	5	0	0	

[a] La série de sites biogéoclimatiques divise le paysage en zones (p.ex. CWH), en sous-zones (p. ex. vh ou wh), en variantes (p. ex. 1 ou 2) et en séries de sites (p. ex. HS, RS, SC, SM, RF ou YG).

4.1 Biomasse aérienne totale

Les espèces végétales du sous-bois des forêts anciennes étaient peu diversifiées. Nous n'avons noté que 13 espèces herbacées, 6 espèces de fougères et 8 espèces d'arbustes (tableau 3). Les espèces les plus communément rencontrées étaient l'airelle rouge *Vaccinium parvifolium* (98 % des sites), le blechnum commun (95 % des sites) et *Coptis asplenifolia* (45 % des sites). La moitié des espèces avaient des fréquences d'occurrences inférieures à 5 %.

La biomasse du sous-bois était très variable. Par exemple, la quantité de biomasse aérienne pour toutes les espèces, à l'exclusion de la gaulthérie shallon, variait entre 0 et 2 137 kg/ha, la moyenne globale étant de 258 kg/ha (S = 388) et la médiane de 82 kg/ha (tableau 4). Sur les 110 sites, seulement 25 % des placettes avaient des biomasses supérieures à 363 kg/ha.

Tableau 3
Fréquence et importance pour le broutage des espèces végétales du sous-bois des forêts anciennes de Haïda Gwaii (n = 110)

Nom scientifique	Nom commun	Fréquence (%)	Importante pour le broutage par le cerf[b]
Arbustes			
Vaccinium parvifolium[a]	Airelle rouge	98	v
Gaultheria shallon	Gaulthérie Shallon	35	v
Thuja plicata	Thuya géant (plantule)	34	v
V. ovalifolium/alaskaense[a]	Airelle à feuilles ovées/ de l'Alaska	22	v
Rubus pedatus	Framboisier rampant	21	
Menziesia ferruginea	Menziézie ferrugineuse	20	v
Rubus spectabilis	Ronce élégante	4	v
Thuja plicata	Thuya géant (arbrisseau)	1	v
Fougères			
Blechnum spicant	Blechnum commun	95	v
Dryopteris expansa	Dryoptère dressée	25	v
Polystichum munitum	Polystic	12	v
Gymnocarpium dryopteris	Dryoptéride disjointe	5	
Polypodium glycyrhiza	Polypode réglisse	2	
Athyrium filix-femina	Fougère femelle	1	v
Plantes herbacées			
Coptis asplenifolia		45	
Cornus canadensis	Cornouiller du Canada	38	v
Listera cordata	Listère cordée	38	
Moneses uniflora	Monésès uniflore	38	
Tiarella trifoliata	Tiarelle trifoliée	28	
Lysichiton americanum	Lysichiton	5	v
Claytonia sibirica		3	
Maianthemum dilatatum	Maïanthème de l'Ouest	3	
Galium spp.	Gaillet	2	
Listera caurina	Listère du Nord-Ouest	2	
Linnaea borealis	Linnée boréale	1	
Veratrum viride	Verâtre vert	1	
Stellaria spp.	Stellaires	1	

[a] Vaccinium parvifolium et V. ovalifolium/alaskaense, ensemble, poussaient dans 99 % des sites.
[b] D'après Pojar et al. (1980). v = aliment préféré.

Tableau 4
Résumé des estimations de la biomasse aérienne et de la biomasse disponible (kg/ha) dans les sites d'échantillonnage des forêts anciennes de Haïda Gwaii, mars et avril 2000

		Vaccinium sp.[d]	*Vaccinium parvifolium*	*V. ovalifolium/ alaskaense*	*Menziesia ferruginea*	*Thuja plicata* (arbrisseau)	*Thuja plicata* (plantule)	*Rubus spectabilis*	*Cornus canadensis*	*Blechnum spicant*	Biomasse totale (tous les sites)
Aérienne (n = 110)	n[a]	109	108	24	22	1	37	1	42	104	110
	Moy.[b]	242	227	19	11	-	1	-	0	3	258
	S[b]	385	396	99	74	-	2	-	1	9	388
	Méd.[c]	75	59	0	0	0	0	0	0	1	82
	Max.[c]	2134	2134	911	663	1	13	30	3	76	2137
Consommée (n = 91)	Moy.	3	1	-	0	-	-	-	1	1	5
	S	4	2	-	0	-	-	-	7	1	8
	Méd.	1	0	-	0	-	-	-	0	0	3
	Max.	22	17	-	2	-	-	-	59	10	63
Disponible (n = 91)	Moy.	3e	4	-	1	-	1	-	0	2	7
	S	6	7	-	10	-	2	-	1	8	14
	Méd.	0	1	-	0	-	0	-	0	1	3
	Max.	32	45	-	92	-	13	-	3	76	93

[a] n = le nombre de sites où la plante poussait.
[b] Moy. = moyenne de tous les sites, S = écart-type.
[c] Méd. = médiane, max. = maximum.
[d] Vaccinium sp. = *Vaccinium parvifolium et V. ovalifolium/alaskaense* combinées.

4.2 Biomasse aérienne disponible

La biomasse moyenne disponible était de 7 kg/ha (n = 91, S = 14 kg/ha), généralement un ordre de grandeur inférieur à la biomasse aérienne (tableau 4). La quantité de biomasse disponible variait entre 0 et 93 kg/ha (médiane = 3 kg/ha). Cette fourchette est biaisée à la hausse par deux observations extrêmes provenant de la même vallée sur l'île Moresby. En dehors de ces deux valeurs l'estimation de biomasse disponible la plus élevée n'était que de 32 kg/ha. Les deux observations extrêmes différaient des autres sites en ce qu'elles étaient dominées par le blechnum commun ou la menziézie ferrugineuse *Menziesia ferruginea*, et non pas par l'airelle rouge.

Les espèces qui contribuaient le plus à la biomasse disponible étaient l'airelle rouge (42 %), le blechnum commun (25 %), la menziézie ferrugineuse (15 %), le cornouiller du Canada (4 %), le thuya géant (4 %) et la ronce élégante *Rubus spectabilis* (4 %), bien que celle-ci n'était bien représentée qu'en un seul site (figure 2). Moins de 0,5 % de la biomasse aérienne du sous-bois pouvait être broutée, parce que la plus grande partie de la biomasse était située au-delà de la limite d'abroutissement du cerf à queue noire de Sitka, comme l'ont fait remarquer Pojar et Banner (1982; voir aussi Stockton le présent volume; Vila et Martin le présent volume).

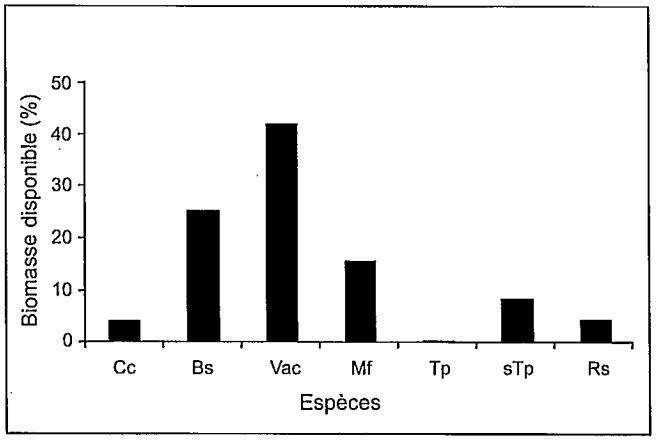
La biomasse moyenne consommée était de 5 kg/ha, avec une médiane de 3 kg/ha (n = 91) (tableau 4). Trois pour cent seulement de la biomasse aérienne et 59 % de la biomasse disponible étaient consommées.

4.3 Densité relative des cerfs

La densité moyenne des moquettes était de 402 moquettes/ha (S = 362 moquettes/ha, médiane = 300 moquettes/ha, fourchette = 0 à 840 moquettes/ha, n = 110 transects). La densité des moquettes variait fortement sur de courtes distances. Par exemple, dans un peuplement forestier ayant 12 transects situés à 300 m environ d'intervalle, la densité variait entre 0 et 800 moquettes/ha.

Il n'y avait pas de corrélation entre la densité des moquettes et les attributs des sites d'échantillonnage, comme l'altitude, le volume de bois d'œuvre du peuplement, la pente et l'exposition (Engelstoft 2001). Cependant, la densité médiane des moquettes était statistiquement plus faible pour les sites exposés au nord

Figure 2
Composition en espèces de la biomasse disponible pour la végétation du sous-bois dans les forêts anciennes de Haïda Gwaii. *Cornus canadensis* = Cc, *Blechnum spicant* = Bs, *Vaccinium* spp. = Vac, *Menziesia ferruginea* = Mf, *Thuja plicata* arbrisseaux = Tp, *Thuja plicata* plantules = sTp, and *Rubus spectabilis* = Rs.



que pour les sites exposés au sud, ceux-ci étant en général considérés comme de meilleures aires d'hivernage ($U = 698$, $n_1 = 25$, $n_2 = 79$, $P < 0{,}05$). Les densités n'étaient que faiblement corrélées à la biomasse consommée ($r^2 = 0{,}1$, $P = 0{,}002$), ce qui semble indiquer que le cerf utilise ces sites pour d'autres fonctions que l'alimentation.

La densité des moquettes ne semblait pas varier entre les îles, les écozones et les séries forestières. Les densités moyennes étaient similaires sur les îles Graham, Moresby et Louise (Kruskal Wallis $\chi^2 = 0{,}178$, $P = 0{,}915$, dl = 2), tout comme l'étaient les densités de moquettes des trois écosections (Kruskal Wallis $\chi^2 = 2{,}641$, $P = 0{,}267$, dl = 2). À l'échelle des trois séries forestières, aucune différence statistique n'a pu être décelée entre les densités de moquettes Kruskal Wallis $\chi^2 = 4{,}905$, $P = 0{,}428$, dl = 5). Il n'y avait pas de corrélation statistique entre biomasse aérienne, biomasse disponible, et densité des moquettes, même si les deux mesures de la biomasse végétale étaient faibles là où la densité des moquettes dépassait 950 moquettes/ha (figures 3 et 4).

Figure 3
Relation entre la biomasse aérienne estimée et les densités de moquettes (moquettes/ha) dans les forêts anciennes de Haïda Gwaii ($n = 91$)

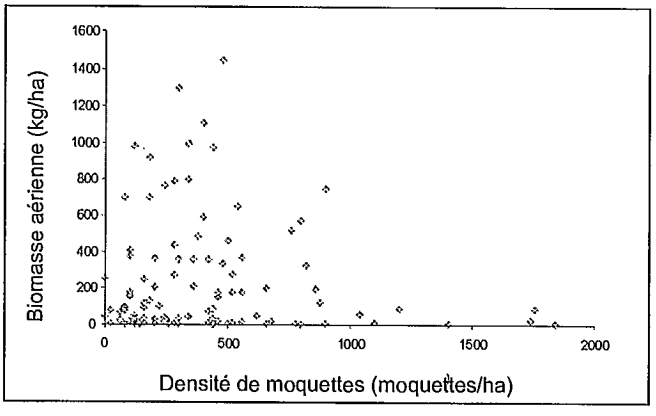
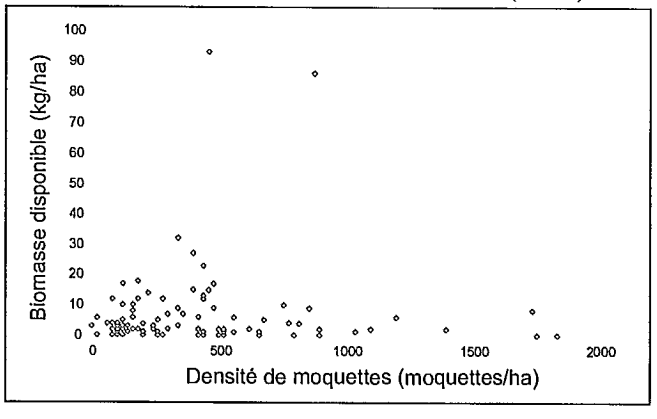


Figure 4
Corrélation entre la biomasse disponible et les densités de moquettes dans les forêts anciennes de Haïda Gwaii ($n = 91$)



5. Discussion

Dans de nombreux systèmes, les rapports entre les facteurs régulateurs et les variables de réponse qui leurs sont associées sont complexes (Garvey *et al.* 1998). Par exemple, le sous-bois forestier varie considérablement (Ovington 1962), la biomasse étant influencée par la fermeture de la canopée (Chang *et al.* 1995), l'exposition (Klein 1979) et le substrat (Peek *et al.* 1971; Dodd *et al.* 1972; Alaback 1982; Alaback et Sidle 1986; Messier *et al.* 1989; Saunders et Puettmann 1999). Cependant, la corrélation inverse à laquelle nous nous attendions entre la fermeture du couvert et l'exposition n'a pas été observée sur Haïda Gwaii. Nous n'avons trouvé aucune corrélation entre la densité des cerfs et la biomasse aérienne ou la biomasse disponible dans le sous-bois, même s'il y avait une faible corrélation entre la biomasse consommée et la densité relative des cerfs. Selon nous, l'herbivorie intensive prolongée par de fortes densités de cerfs a éliminé les corrélations qui existent généralement dans les écosystèmes forestiers où le cerf et la végétation ont coévolué et où le nombre de cerfs est régulé par la prédation ou des stress climatiques.

À notre connaissance, il n'existait pas d'estimation de la biomasse du sous-bois pour les forêts anciennes des îles principales de Haïda Gwaii. Cependant, les comparaisons entre la diversité et le recouvrement de la végétation du sous-bois dans les peuplements anciens sur des îles avec et sans cerfs (Stockton le présent volume), conjuguées à l'étude des changements de la végétation du sous-bois suite à la réduction expérimentale des populations de cerfs sur des îles où le cerf était présent depuis longtemps (Gaston *et al.* le présent volume) ont montré qu'une présence prolongée des cerfs entraînait une réduction de 90 % du couvert végétal du sous-bois. Quelques estimations de la biomasse du sous-bois sont disponibles pour des forêts de seconde venue de Haïda Gwaii. Trois exclos à cerfs bâtis sur l'île Moresby ont montré que la biomasse arbustive était 20 fois plus importante à l'abris de ces clôtures que dans les zones broutées (Bennett 1996). Ces résultats confirment l'importance de l'effet de l'abroutissement sur la biomasse du sous-bois et le généralisent aux îles principales.

Les aires inaccessibles au cerf, comme les vieilles souches et les amas de racines, sont souvent les seuls « îlots » significatifs de végétation du sous-bois. L'espèce végétale la plus abondante, l'airelle rouge, est aussi celle qui fournit le plus de ressources alimentaires au cerf. La quantité médiane de biomasse disponible d'airelles rouges sur Haïda Gwaii a été estimée à 1 kg/ha. L'airelle rouge est aussi l'espèce arbustive la plus recherchée par les cerfs sur l'île de Vancouver et dans le sud-est de l'Alaska et la plupart des arbrisseaux y portent les marques d'abroutissement.

À l'origine le thuya géant était souvent un élément important du couvert forestier de ces forêts. Nous n'avons trouvé de jeunes arbres que dans un seul de nos sites d'échantillonnage alors que nous avons noté des semis dans 41 % de nos sites. L'absence apparente de régénération du thuya géant confirme les conclusions de Vila et Martin (le présent volume) dans les peuplements anciens et de Bennett (1996) et Martin et Baltzinger (2002) dans les forêts en régénération après une coupe à blanc. Cette absence de recrutement du thuya géant pourrait à la longue se traduire

par une modification de la composition du peuplement forestier (voir Vila et Martin le présent volume). Ce genre de modification induite par le broutage a été observée dans d'autres régions d'Amérique du Nord (Banner *et al.* 1983; Stromayer et Warren 1997).

Nous nous attendions à trouver de fortes corrélations entre biomasse aérienne, biomasse disponible, biomasse consommée, et densité relative des cerfs, comparables à celles qui ont été mises en évidence en Alaska (Kirchhoff 1994) où la densité des cerfs s'accroissait considérablement avec l'augmentation de la biomasse des airelles rouges (Kirchhoff 1994). Nous n'avons pas observé cette corrélation sur Haïda Gwaii. Curieusement, ni les estimations de la biomasse aérienne ni celles de la biomasse disponible dans ces peuplements anciens n'étaient corrélées avec la densité relative des cerfs (figures 3 et 4), ce qui suggère que le cerf pourrait surtout utiliser les peuplements anciens pour d'autres fins que celles de son alimentation (p. ex. comme abri). Cette absence de corrélation peut aussi être en partie due à la différence temporelle entre les estimations de la biomasse et les estimations de la densité relative des cerfs. Par exemple, la persistance des moquettes sur Haïda Gwaii est vraisemblablement inférieure à un an (six à huit mois dans le sud-est de l'Alaska, où les conditions climatiques sont similaires; Schoen *et al.* 1985); en revanche, les estimations de la biomasse informent sur l'histoire cumulative du broutage pendant plus de six ans (Engelstoft, données inédites).

Du fait que les cerfs utilisent les peuplements anciens comme des aires d'hivernage leur faible disponibilité en ressources alimentaires pourrait causer la mort des animaux par famine lors des hivers rigoureux. Cependant, leur bonne survie pendant les hivers normaux suggère que les différents stades de la mosaïque forestière présents dans le paysage lui fournissent nourriture et couvert en proportion adéquate. Bien que nous ne comprenions pas encore parfaitement la corrélation entre l'abondance des cerfs et la biomasse du sous-bois, nous pensons que nos estimations des densités relatives des cerfs et de la biomasse du sous-bois dans des peuplements anciens fourniront des données de base précieuses pour les activités de restauration futures sur Haïda Gwaii (annexe 1).

Remerciements

Nous remercions la British Columbia Conservation Foundation pour son soutien financier. Nous remercions Weyerhaeuser pour le soutien logistique, y compris pour l'utilisation d'un véhicule. Nous remercions également Todd Golumbia (Agence Parcs Canada), Jean-Louis Martin et Tony Gaston pour leurs commentaires qui ont permis d'améliorer le présent manuscrit.

Documents cités

Alaback, P.B. 1982. Dynamics of understory biomass in Sitka sprucewestern hemlock forests of southeast Alaska. Ecology 63: 1932-1948.

Alaback, P.B. 1986. Biomass regression equations for understory plants in coastal Alaska (USA): Effects of species and sampling design on estimates. Northwest Sci. 60(2): 90-103.

Alaback, P.B.; Sidle, R.C. 1986. Biomass, structure and nutrients of riparian vegetation on a small watershed on Chichagof Island, southeast Alaska. Pages 135-165 *in* D.L. Cornell et M.D. Edgewater (sous la dir. de), Watershed perspectives. Smithsonian Environmental Research Center, Washington, D.C.

Banner, A.; Pojar, J.; Trowbridge, R. 1983. Ecosystem classification of the Coastal Western Hemlock Zone, Hypermaritime Subzone (CWHhm), Prince Rupert Forest Region. B.C. Ministry of Forests, Smithers, C.-B. 255 p.

Bennett, J. 1996. The effect of deer browsing on shrub and herbaceous plant growth and cedar regeneration in Sewell Inlet, Queen Charlotte Islands. Report R8-5 F2421-20, Western Forest Products Ltd., Campbell River, C.-B. 21 p.

Bunnell, F.L. 1990. Ecology of black-tailed deer. Pages 31-63 *in* J.B. Nyberg et D.W. Janz (sous la dir. de), Deer and elk habitats in coastal forests of southern British Columbia. British Columbia Ministry of Forests Special Report Series #5, Victoria, C.-B.

Chang, K.T.; Verbyla, D.L.; Yeo, J.J. 1995. Spatial analysis of habitat selection by Sitka black-tailed deer in southeast Alaska, USA. Environ. Manage. 19(4): 579-589.

Dodd, C.J.H.; McLean, A.; Brink, V.C. 1972. Grazing values as related to tree-crown covers. Rev. can. rech. for. 2: 185-189.

Dyck, B.S.; Shay, J.M. 1999. Biomass and carbon pool of two bogs in the Experimental Lakes Area, northwestern Ontario. Rev. can. bot. 77(2): 291-304.

Engelstoft, C. 2001. Effects of Sitka black-tailed deer (*Odocoileus hemionus sitkensis*) on understory in old-growth forests on Haida Gwaii (Queen Charlotte Islands), British Columbia. Thèse de maîtrise ès sciences, University of Victoria, Victoria, C.-B.

Garvey, J.E.; Marschall, E.A.; Wright, R.A. 1998. From star charts to stoneflies: Detecting relationships in continuous bivariate data. Ecology 79(2): 442-447.

Kirchhoff, M.D. 1994. Effect of habitat fragmentation on deer in southeast Alaska. Federal Aid in Wildlife Restoration Final Research Report, Grant W-23-3,4,5, W-24-1,2, Study 2.10, Alaska Department of Fish and Game, Douglas, Alaska. 60 p.

Kirchhoff, M.D.; Schoen, J.W. 1987. Forest cover and snow: Implications for deer habitat in southeast Alaska. J. Wildl. Manage. 51(1): 28-33.

Klein, D.R. 1979. Ecology of deer range in Alaska. Pages 25-32 *in* Sitka black-tailed deer: Proceedings of a conference. Report R10-48, Alaska Department of Fish and Game, Juneau, Alaska.

Martin, J.-L.; Baltzinger, C. 2002. Interaction among deer browsing, hunting, and tree regeneration. Rev. can. rech. for. 32: 1256-1264.

Messier, C.; Honer, T.W.; Kimmins, J.P. 1989. Photosynthetic photon flux density, red to far-red ratio, and minimum light requirement for survival of *Gaultheria shallon* in western red cedarwestern hemlock stands in coastal British Columbia (Canada). Rev. can. rech. for. 19(11): 1470-1477.

Ovington, J.D. 1962. Quantitative ecology and the woodland ecosystem concept. Pages 103-192 *in* J.B. Cragg (sous la dir. de), Advances in ecological research. Academic Press, Londres, R.-U.

Peek, J.M.; Krefting, L.W.; Tappeiner, J.C. 1971. Variation in twig diameter — weight relationships in northern Minnesota. J. Wildl. Manage. 35(3): 501-507.

Pojar, J.; Banner, A. 1982. Old-growth forests and introduced black-tailed deer on the Queen Charlotte Islands, British Columbia. Pages 247-257 *in* W.R. Meehan, T.R. Merrell, Jr. et T.A. Hanley (sous la dir. de), Fish and wildlife relationships in old-growth forests. Actes d'un symposium tenu à Juneau, en Alaska, du 12 au 15 avril 1982. American Institute of Fishery Research Biologists, Morehead City, Caroline du Nord.

Pojar, J.; Lewis, T.; Roemer, H.; Wildford, D.J. 1980. Relationships between introduced black-tailed deer and the plant life of the Queen Charlotte Islands, British Columbia. Rapport inédit, B.C. Ministry of Forests, Smithers, C.-B.

Pojar, J.; Klinka, K.; Meidinger, D.V. 1987. Biogeoclimatic ecosystem classification in British Columbia. For. Ecol. Manage. 22: 119-154.

Resource Inventory Committee. 1998. Ground-based inventory methods for selected ungulates: moose, elk and deer. *In* Standards for components of British Columbia's biodiversity. 33 Version 2.0. Victoria, C.-B.

Saunders, M.R.; Puettmann, K.J. 1999. Effects of overstory and understory competition and simulated herbivory on growth and survival of white pine seedlings. Rev. can. rech. for. 29(5): 536-546.

Schoen, J.W.; Kirchhoff, M.D.; Thomas, M.H. 1985. Seasonal distribution and habitat use by Sitka black-tailed deer in southeastern Alaska. Federal Aid in Wildlife Restoration Final Report, Project W-17-11, W-21-1, W-21-2, W-22-3, W-22-3, and W-22-4, Job 2.6R, Alaska Department of Fish and Game, Juneau, Alaska. 44 p.

Schwab, F.E.; Pitt, M.D. 1987. Comparison of direct and an indirect method for estimating available winter browse. Wildl. Soc. Bull. 15(4): 544-548.

Smith, N.J.; McLeod, A. 1992. Equations for estimating browse biomass of red huckleberry, western red-cedar, and deer fern by vertical profile. West. J. Appl. For. 7(2): 48-50.

Stromayer, K.A.K.; Warren, R.J. 1997. Are overabundant deer herds in eastern United States creating alternate stable states in forest plant communities? Wildl. Soc. Bull. 25(2): 227-234.

Telfer, E.S. 1969. Twig weightdiameter relationships for browse species. J. Wildl. Manage. 33(4): 917-921.

Yarie, J.; Mead, B.R. 1989. Biomass regression equations for determination of vertical structure of major understory species of southeast Alaska (USA). Northwest Sci. 63(5): 221-231.

Annexe 1
Données de base de la biomasse aérienne, de la biomasse disponible et de la densité relative des cerfs dans les peuplements anciens de Haïda Gwaii à la fin de l'hiver 2000

Site n°	Zone MTU	Abscisse	Ordonnée	TC/ha	Biomasse aérienne	Biomasse disponible	Indice gaulthérie
7	8	687220	5918220	240	766		0
8	8	687960	5920400	100	156	2	0
9	8	687350	5918400	300	1298		0
10	8	688300	5920160	400	592	15	0
11	8	689960	5909350	60	2391		0
12	8	689960	5909650	480	1708	17	0
15	9	308281	5901949	0	45		95
16	9	308281	5901299	460	152		51
17	8	687630	5888730	820	326	4	0
18	8	683320	5922420	760	518	10	0
19	8	683450	5922380	900	745	0	0
20	8	683540	5922560	540	648		0
21	8	683380	5922530	160	249		0
22	8	663616	5934816	280	7		0
23	8	663746	5934576	280	272		0
24	8	663896	5935768	700	1991		0
25	8	663720	5935658	380	485		1
27	8	676590	5920157	340	994	32	0
28	8	676180	5919940	480	334	9	0
29	8	676518	5920964	360	210		0
30	8	676612	5920780	480	1446		0
31	8	664160	5935084	360	359	7	0
32	8	664036	5935324	520	279	1	0
33	8	692440	5921080	180	131	2	0
34	8	692340	5921260	60	68	4	0
35	8	692380	5920940	560	372		1
36	9	305200	5941470	120	0		0
37	8	692640	5921040	440	32	13	0
40	8	665268	5936220	60	24		0
41	8	665100	5936072	800	572		0
42	8	664960	5935300	0	255	3	0
43	8	664700	5935600	240	37	2	0
44	8	665360	5935920	80	698	12	0
45	8	665340	5935540	120	47	10	0
46	8	666400	5928620	300	35	2	0
47	8	667658	5928300	660	3	1	0
48	8	666680	5928380	140	2		0
49	8	666920	5928466	160	7		0
50	8	680200	5918160	400	1109	27	18
51	8	685560	5935180	20	76	6	832
52	8	686330	5936320	1200	85	6	119
53	8	689960	5910380	440	977	23	1
54	8	685420	5935380	100	158	4	265
55	8	686230	5936500	200	205	0	527
56	8	658220	5959600	120	15	2	32
57	8	659640	5960420	1100	8	2	0
58	8	659960	5960680	200	366	1	0
59	8	660380	5960480	520	177	0	0
60	8	659120	5959580	120	1	0	0
61	8	658700	5959950	260	14	1	425
62	8	652500	5957490	440	2	1	0
63	8	652680	5957630	900	5	2	0
64	8	652900	5957630	800	1	0	0
65	8	654730	5958630	780	5	4	0
66	8	655080	5958340	440	0	0	0
67	8	655500	5958500	100	13	3	0
68	9	316620	5862040	560	14	1	0
69	9	316600	5862480	520	8	2	0
70	9	319120	5863120	440	4	0	0
71	9	319800	5863440	260	3	0	0
72	9	317340	5870060	680	17	5	715
73	9	317300	5869740	500	4	2	306

Annexe 1

Données de base de la biomasse aérienne, de la biomasse disponible et de la densité relative des cerfs dans les peuplements anciens de Haïda Gwaii à la fin de l'hiver 2000

Site n°	Zone MTU	Abscisse	Ordonnée	TC/ha	Biomasse aérienne	Biomasse disponible	Indice gaulthérie
74	9	316080	5869910	140	3	1	0
75	9	316080	5869810	300	3	2	0
76	9	304360	5874940	120	12	5	752
77	9	304660	5875060	80	0	0	0
78	8	676000	5916840	280	787	12	6
79	8	676240	5916000	180	695	12	0
80	8	674180	5917860	80	95	2	0
81	8	674520	5918160	260	0	5	0
83	9	307250	5898850	100	178	2	0
84	9	306250	5898600	340	42	3	0
85	9	305200	5895700	620	48	2	0
86	9	305400	5895500	200	28	4	0
89	8	697302	5909680	120	978	17	0
90	8	674140	5928100	160	36	8	0
91	8	674440	5928380	80	93	4	0
92	8	673420	5930040	120	15	2	0
93	8	673360	5930160	160	6	2	2
94	8	691750	5910320	1760	87	0	0
95	8	688250	5908840	860	199	9	0
96	8	687570	5927200	440	85	12	272
97	8	687680	5926910	460	21	15	172
98	8	688200	5928050	220	100	14	469
99	8	696640	5909270	300	362	7	0
100	9	316720	5882480	1740	23	8	137
101	9	316940	5882580	1400	3	2	147
102	8	698850	5910550	180	918	18	0
103	8	698850	5910800	420	358	6	0
104	9	315060	5882300	1040	57	1	0
105	9	315220	5882500	1840	6	0	0
106	8	684900	5887150	880	120	86	0
107	9	321400	5887250	660	202	0	62
108	9	301950	5887500	200	3	0	1
109	9	306420	5896980	160	90	10	0
110	8	682100	5882750	20	3	0	0
111	8	681450	5883350	140	9	3	0
112	8	681450	5882600	160	113	6	3
113	8	681400	5882100	100	410	1	4
114	8	680050	5880650	420	9	0	0
115	8	680000	5881050	100	379	0	0
116	8	679350	5879300	420	70	2	2
117	8	679800	5879050	80	76	2	0
118	8	678250	5880600	280	435	0	0
119	8	683400	5882500	240	15	3	0
120	8	684250	5882200	120	27	3	0
121	8	666780	5918380	560	177	6	64
122	8	680760	5916950	340	798	9	51
123	8	699350	5880050	500	462	0	546
124	8	684750	5886750	460	178	93	0
Moyenne				402	258	7	55
Écart-type				362	388	14	159
Maximum				1840	2137	93	832
N				110	110	91	110
Médiane				300	86	3	0

Les effets du cerf sur l'abondance et la diversité des invertébrés

Sylvain Allombert et Jean-Louis Martin

Résumé

Nous avons comparé les différences entre les communautés d'invertébrés de six îles de l'archipel de Haïda Gwaii (îles de la Reine-Charlotte, Colombie-Britannique) sur lesquelles la durée de l'abroutissement par une espèce introduite, le cerf à queue noire de Sitka *Odocoileus hemionus sitkensis*, différait. Nous avons analysé séparément les invertébrés de la végétation du sous-bois et de la litière. Pour les premiers, nous avons observé une forte diminution à la fois de leur abondance et de la richesse en espèces à mesure que la durée de l'abroutissement augmentait. Pour les seconds, l'abondance et la diversité des invertébrés ne présentaient pas de réponse uniforme à la durée de l'abroutissement mais une réponse variant avec la catégorie d'invertébrés analysée. Nous avons interprété ce contraste entre les invertébrés du sous-bois et de la litière comme le résultat d'une différence de nature entre l'impact du cerf sur la végétation du sous-bois et sur la litière. Alors que le premier habitat est peu à peu réduit et simplifié, le second reste répandu, mais subit des modifications qualitatives par suite de l'impact du cerf sur la végétation produisant la litière. Globalement, l'abroutissement par le cerf provoque une cascade d'effets touchant les différents éléments de la communauté des invertébrés.

1. Introduction

Le rôle important que jouent les interactions entre les espèces dans la structuration des communautés est reconnu (Roughgarden et Diamond 1986). Les interactions directes entre des espèces données (compétition, herbivorie, parasitisme) ont beaucoup été étudiées (voir p. ex. Crawley 1983; Schoener 1983) et ont permis de mieux comprendre l'organisation des communautés (Cody 1974; Lawton et Strong 1981; Huntly 1991). L'importance des effets indirects sur la structuration des communautés a été reconnue plus récemment (Strauss 1991), de même que la nécessité de se focaliser sur l'échelle des communautés pour mieux comprendre le fonctionnement des écosystèmes (Kareiva 1994). L'impact du cerf sur les communautés végétales de Haïda Gwaii (îles de la Reine-Charlotte, Colombie-Britannique) (Stockton le présent volume) est une illustration remarquable des forces en jeu dans les interactions entre les plantes et les herbivores, qui confirme les résultats obtenus dans d'autres communautés végétales (Laws 1970; Hobbs 1996; Waller et Alverson 1997). Les interactions entre les plantes et la plupart des invertébrés, et la dépendance de l'abondance et de la diversité des invertébrés envers la structure, l'abondance et la diversité de la végétation ont également été établies (Murdoch *et al.* 1972; Siemann *et al.* 1998). Cependant, le contexte unique des îles de la baie de Laskeek offre l'occasion d'une expérience naturelle (Diamond 1983) permettant de vérifier l'importance des effets indirects sur la structuration des communautés (p. ex. Stockton le présent volume). Nous nous attendions à ce que la forte diminution de l'abondance et de la diversité des plantes que provoque l'abroutissement ait des conséquences sur les invertébrés associés à la végétation du sous-bois, sur laquelle l'impact du cerf est concentré. De surcroît, les changements dans la végétation du sous-bois devraient se répercuter sur la qualité de la litière et du sol (Pastor *et al.* 1988; Suominen *et al.* 1999a; Wardle *et al.* 2001), et donc avoir un effet sur la faune de la litière.

Pour vérifier ces prédictions, nous avons comparé les communautés d'invertébrés de la végétation du sous-bois et de la litière sur des îles qui diffèrent dans leur histoire de présence du cerf en analysant les variations de la richesse en espèces et de l'abondance des invertébrés qui s'y trouvent.

2. Matériel et méthodes

Nous nous sommes servis de six des sept îles (toutes, sauf South Low) qui ont été utilisées pour l'étude des effets de l'abroutissement sur la végétation (Stockton le présent volume). Sur deux d'entre elles, il n'y avait pas de cerfs, sur deux, il y avait des cerfs depuis moins de 20 ans et sur deux autres, depuis plus de 50 ans. Nous avons utilisé les mêmes placettes que pour la végétation (Stockton le présent volume) pour échantillonner séparément les invertébrés de la litière et ceux de la végétation du sous-bois.

2.1 Échantillonnage et identification des invertébrés

Nous avons échantillonné les invertébrés de la végétation du sous-bois (végétation sous la limite d'abroutissement, située à 1,5 m du sol) sur chacune des îles

dans les cinq placettes situées à l'intérieur de la forêt et dans un sous-échantillon aléatoire de cinq placettes parmi les dix se trouvant à la lisière de la forêt qu'avait utilisées Stockton (le présent volume) pour étudier l'impact du cerf sur la végétation. Nous avons utilisé un filet fauchoir de 53 cm de diamètre pour capturer les invertébrés, qui ont ensuite été retirés du filet à l'aide d'un aspirateur à bouche. Toute la végétation dans un cercle de 3,6 m de rayon centré sur le milieu des placettes a été « balayée » pendant deux minutes (placettes à la lisière de la forêt) ou trois minutes (placettes de l'intérieur de la forêt), à vitesse constante. Trois échantillons ont été recueillis pour chacune des placettes à des dates différentes entre le 25 mai et le 20 juillet 2001. Nous avons étalé les dates d'échantillonnage sur les différentes îles sur l'ensemble de la période pour éviter les biais temporels (voir le tableau 1). Tous les arthropodes (sauf les Acariens) ont été tués dans des vapeurs d'acétate d'éthyle, puis dénombrés. La plupart d'entre eux ont été montés à l'aide d'épingles ou de pointes, mais les individus en surnombre des espèces communes, ou les espèces mieux préservées dans du liquide, ont été conservés dans de l'éthanol à 70 %.

Les invertébrés de la litière n'ont été échantillonnés que dans les cinq placettes de l'intérieur de la forêt, à l'aide de pots pièges faits de gobelets en plastique fichés dans le sol. Le bord des gobelets était de niveau avec la surface du sol, afin que les invertébrés se déplaçant au sol tombent dans le piège. Nous avons rempli les pièges d'un mélange en proportions égales d'eau et d'éthylèneglycol utilisé comme conservateur. Nous avons ajouté quelques gouttes de détergent au mélange pour réduire la tension de surface et faciliter la noyade. Un carreau de céramique, placé sur des baguettes de bois, formait un toit empêchant la pluie de remplir le piège. À chacune des placettes, nous avons disposé six de ces pièges à intervalles réguliers autour d'un cercle de 3 m de diamètre centré sur le milieu de la placette. Ces pièges ont été laissés en place pendant une vingtaine de jours en mai et juin 2000 (voir le tableau 2). Après les avoir retirés, nous avons compté tous les invertébrés et les avons identifiés, au moins au niveau de la classe. Nous avons rincé les insectes, les arachnides et les gastéropodes et les avons préservés dans de l'éthanol à 70 % en vue de leur identification plus précise au laboratoire.

Les échantillons ont été transférés au Royal British Columbia Museum pour analyse. Tous les invertébrés du sous-bois ont été triés, et les mollusques et les insectes (sauf les Thysanoptères [thrips] et les Nématocères [sous-ensemble relativement petit de l'ordre des Diptères]) ont été identifiés au niveau de la morpho-espèce, c.-à-d. de l'espèce définie à partir de caractères morphologiques. L'utilisation des morpho-espèces est considérée comme acceptable lorsqu'il s'agit de comparer la richesse en espèces entre des habitats (Oliver et Beattie 1996). Les autres groupes d'invertébrés (surtout des araignées) n'ont été identifiés que jusqu'au niveau de l'ordre. Pour les invertébrés de la litière, seuls les mollusques et les coléoptères ont été identifiés au niveau de la morpho-espèce ou de l'espèce. L'identification de toutes les morpho-espèces a été effectuée par la même personne (S.A.). Les groupes difficiles ont été, ou sont encore, vérifiés par des spécialistes et identifiés au niveau de l'espèce (voir la liste dans les remerciements). Bien que la présente analyse soit préliminaire, une analyse plus poussée n'a pas modifié les patrons globaux (Allombert *et al.* 2005).

2.2 Analyse des données

Nous avons d'abord estimé les différences d'abondance entre les communautés en analysant le nombre de spécimens d'un groupe donné (morpho-espèce, famille, ordre) d'invertébrés capturés dans un échantillon. Nous avons ensuite estimé les différences de richesse en espèces

Tableau 1
Dates d'échantillonnage des invertébrés à l'aide d'un filet fauchoir en 2001

Abroutissement	Île	Lisière de la forêt				Intérieur de la forêt			
		1er	2e	3e	Date moy.	1er	2e	3e	Date moy.
Pas de cerfs	Low	10 juin	30 juin	19 juill.	29 juin	4 juill.	19 juill.	24 juill.	15 juill.
	Lost	2 juin	25 juin	11 juill.	22 juin	11 juill.	–[a]	24 juill.	17 juill.
<20 ans	West Skedans	28 mai	11 juin	9 juill.	15 juin	15 juill.	22 juill.	24 juill.	20 juill.
	South Skedans	5 juin	18 juin	18 juill.	23 juin	15 juill.	18 juill.	24 juill.	19 juill.
>50 ans	Haswell	25 mai	23 juin	10 juill.	19 juin	10 juill.	16 juill.	23 juill.	16 juill.
	West Limestone	9 juin	26 juin	15 juill.	26 juin	15 juill.	18 juill.	23 juill.	18 juill.

[a] Pour des raisons logistiques, les placettes de l'intérieur de la forêt n'ont été échantillonnées que deux fois sur l'île Lost.

Tableau 2
Dates et durée de l'échantillonnage des invertébrés à l'aide de pots pièges en 2000

Abroutissement	Île	Mise en place	Relevé	Date moyenne	Durée (en jours)
Pas de cerfs	Low	22 mai	9 juin	31 mai	18
	Lost	7 juin	26 juin	16 juin	19
<20 ans	West Skedans	25 mai	12 juin	3 juin	18
	South Skedans	29 mai	19 juin	8 juin	21
>50 ans	Haswell	2 juin	22 juin	12 juin	20
	West Limestone	26 mai	15 juin	5 juin	20

en analysant le nombre d'espèces d'un groupe donné d'invertébrés capturés dans une placette ou sur une île.

Pour déterminer les tendances statistiques de l'abondance et de la diversité en relation avec l'abroutissement, nous avons utilisé de simples corrélations entre la durée de la présence des cerfs (0, moins de 20 ou plus de 50 ans) et les variables étudiées. Toutes les probabilités présentées sont celles qui sont associées aux tests de corrélation. Seules les probabilités <0,05 ont été considérées comme significatives. Pour illustrer l'importance du cerf pour l'explication des différences entre les îles (nombre de spécimens, nombre d'espèces), nous avons défini un « facteur d'impact du cerf » égal au ratio de la valeur de chacune des variables sur les îles sans cerfs divisée par sa valeur sur les îles colonisées depuis plus de 50 ans. Nous ne donnons les facteurs d'impact que lorsque nous avons observé une corrélation significative avec la durée de présence du cerf.

3. Abroutissement et invertébrés du sous-bois

3.1 Résultats

L'échantillonnage par filet fauchoir n'a produit que des arthropodes, tous des insectes, sauf quelques arachnides. Nous avons estimé les différences d'abondance entre les communautés en examinant le nombre total d'arthropodes (moins les Acariens) capturés dans chaque échantillon. À la lisière de la forêt, nous avons capturé en moyenne 36,3 spécimens par placette en l'absence de cerfs et 2,8 sur les îles où il y a des cerfs depuis plus de 50 ans, c'est-à-dire 13 fois moins. Sur les îles colonisées depuis moins de 20 ans, l'abondance était intermédiaire (figure 1). La tendance était similaire dans l'intérieur de la forêt, où les arthropodes étaient six fois plus abondants sur les îles sans cerfs que sur les îles où les cerfs étaient présents depuis plus de 50 ans.

Nous avons estimé les différences de richesse en espèces d'insectes (moins les Thysanoptères et les Nématocères) à deux échelles : la placette et l'île. À l'échelle de la placette, le nombre d'espèces recueillies à la lisière de la forêt était dix fois plus faible sur les îles où il y a des cerfs depuis plus de 50 ans que sur les îles sans cerfs. À nouveau, les îles colonisées depuis moins de 20 ans étaient intermédiaires (figure 2) et la tendance était similaire dans l'intérieur de la forêt, où nous avons observé une diminution significative, les îles colonisées depuis plus de 50 ans ayant cinq fois moins d'espèces.

À l'échelle des îles, la différence était significative entre les îles sans cerfs et les îles où il y a des cerfs depuis plus de 50 ans, qui comptaient 5,6 fois moins d'espèces (en moyenne, 153 par île sur les îles sans cerfs, 82 sur les îles où il y a des cerfs depuis moins de 20 ans et 33 sur les îles où il y a des cerfs depuis plus de 50 ans) ($r = -0,95$, $P = 0,003$).

L'analyse des ordres d'insectes a permis de constater une réduction significative de la richesse en espèces dans les cinq ordres les plus souvent recueillis (Diptères, Hyménoptères, Homoptères, Coléoptères et Hétéroptères) sur les îles colonisées par des cerfs (tableau 3). Cette réduction oscille entre deux fois moins d'espèces chez les Coléoptères à plus de neuf fois moins chez les Hétéroptères et les Homoptères.

3.2 Discussion

Les différences présentées ici ne représentent peut-être pas de façon rigoureuse les changements qui ont eu lieu, puisque les différences de densité de la végétation peuvent avoir des répercussions sur l'efficacité de l'échantillonnage : plus la végétation est dense, plus faible, probablement, sera la proportion d'arthropodes capturés. Cependant, la densité de la végétation étant plus faible sur les îles broutées par le cerf, la diminution de l'abondance que nous avons observée sur les îles colonisées par le cerf représente probablement une sous-estimation.

Figure 1
Abondance de tous les arthropodes, à l'exception des Acariens, en relation avec la durée de l'abroutissement (lisière de la forêt : r = –0,46, $P < 0,001$; intérieur de la forêt : r = –0,64, $P < 0,001$)

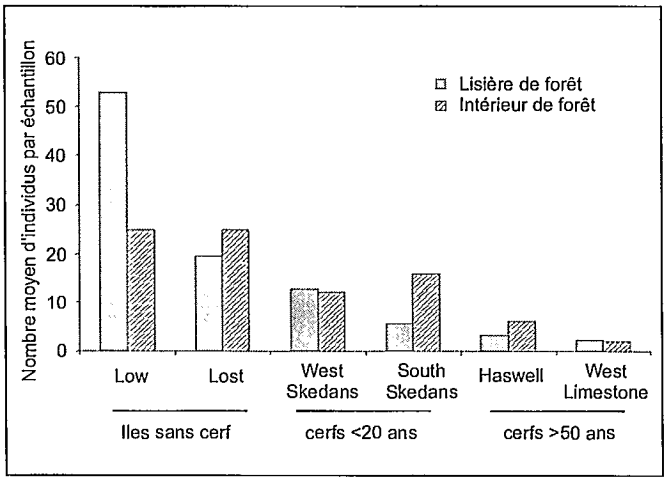


Figure 2
Nombre moyen d'espèces d'invertébrés par placette en relation avec la durée de l'abroutissement (lisière de la forêt : r = –0,75, $P < 0,001$; intérieur de la forêt : r = –0,80, $P < 0,001$)

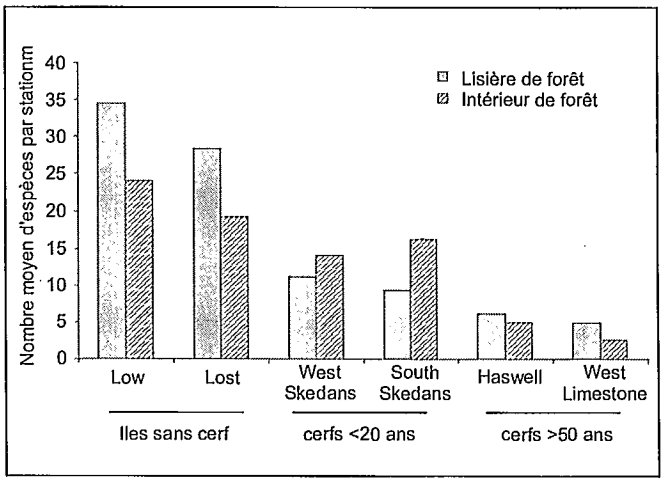


Tableau 3
Nombre moyen d'espèces de différents ordres capturées par placette par la technique du balayage en relation avec la durée de l'abroutissement par le cerf

Abroutissement	Tous les ordres	Diptères[a] (mouches)	Hyménoptères (guêpes, abeilles...)	Homoptères (sauteurs...)	Coléoptères	Hétéroptères	Autres ordres d'insectes
Pas de cerfs	26,55	12,95	8,55	1,85	1,4	1	0,8
<20 ans	12,75	7,1	3,35	0,8	0,8	0,05	0,65
>50 ans	4,7	2,45	1,3	0,2	0,65	0	0,1
Valeur prédictive[b]	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	0,035	0,002	0,002
Facteur d'impact du cerf	5,65	5,29	6,58	9,25	2,15	-	8

[a] La colonne des Diptères comprend tous les Diptères à l'exception des Nématocères.
[b] Les probabilités correspondent à la corrélation entre la colonisation par le cerf et le nombre d'espèces, compte tenu de toutes les placettes.

Les différences de richesse en espèces sont grandes, tant à l'échelle des placettes qu'à celle des îles. Elles vont de surcroît à l'encontre de ce que prédit la théorie de la biogéographie des îles de MacArthur et Wilson (1967) : les deux îles sans cerfs, sont les plus petites et les plus isolées de notre échantillon; elles ont pourtant plus d'espèces que les deux îles les plus grandes et les moins isolées, qui ont, par contre, été colonisées par le cerf depuis plus de 50 ans. Ces caractéristiques de taille et d'isolement des îles peuvent être une autre cause de sous-estimation de l'impact réel du cerf.

L'analyse effectuée à l'échelle des ordres révèle que la réduction de la richesse en espèces est observée dans tous les principaux groupes taxinomiques. Nous remarquons aussi que les ordres dominés par des herbivores, comme les Hétéroptères ou les Homoptères, sont plus touchés que les groupes ayant une écologie plus diversifiée, comme les Coléoptères, ce qui suggère que les invertébrés qui dépendent le plus de la végétation du sous-bois sont aussi ceux sur qui l'abroutissement a le plus d'impact.

Finalement, nous estimons que, sur les îles sans cerfs, la plus forte diversité en invertébrés dans les placettes à la lisière de la forêt que dans les placettes de l'intérieur (figure 2), est à relier à la plus grande diversité végétale observée dans les lisières (Stockton le présent volume) sur ces îles. Cette différence relative entre les communautés d'invertébrés existe aussi sur les îles où l'abroutissement se poursuit depuis plus de 50 ans. L'inverse a toutefois été observé sur les îles où les cerfs sont présents depuis moins de 20 ans. Ceci suggère que l'impact des cerfs sur les communautés d'invertébrés se fait sentir plus rapidement dans les placettes de lisière mais qu'à long terme, il y est moins prononcé que dans les placettes de l'intérieur de la forêt. Cette explication correspond à ce qui a été observé pour la végétation : un effet plus rapide sur la couverture végétale et sur la richesse en espèces des lisières (îles colonisées il y a moins de 20 ans), mais des effets à long terme plus sévères dans les placettes de l'intérieur de la forêt (voir Stockton le présent volume).

4. Abroutissement et invertébrés de la litière

4.1 Résultats

Une grande variété d'invertébrés, parmi lesquels les Coléoptères prédominaient, ont été capturés dans les pots pièges. Nous avons estimé l'abondance pour tous les groupes et la richesse en espèces seulement pour les escargots et les limaces (Gastropodes) et les Coléoptères.

À la différence de ce qui a été observé dans le sous-bois, le nombre de spécimens ne variait pas nettement en fonction de l'histoitre de présence des cerfs (tableau 4). Les millipèdes (Diplopodes) étaient significativement plus abondants sur les îles où la végétation est broutée depuis au moins 50 ans. Aucune tendance significative n'est corrélée à l'abroutissement en ce qui concerne les limaces et les escargots ($P = 0,08$), bien que ceux-ci aient été extrêmement peu abondants dans les échantillons des îles où le cerf était présent depuis plus de 50 ans, puisque plus de huit fois moins de spécimens y ont été capturés que sur les îles sans cerfs et plus de 17 fois moins que sur les îles où l'abroutissement ne dure pas depuis aussi longtemps. Chez

Tableau 4
Nombre moyen de spécimens des différentes classes d'invertébrés capturés à l'aide de pots pièges dans les placettes de l'intérieur de la forêt en relation avec l'abroutissement par le cerf

Abroutissement	Gastropodes (escargots et limaces)	Diplopodes (millipèdes)	Arachnides[a] (araignées et tipules)	Insectes (insectes)	Chilopodes (centipèdes)	Malacostracés (crustacés de la litière)
Pas de cerfs	0,59	10,04	3,43	119,20	0,80	10,67
<20 ans	1,24	10,41	5,72	61,70	0,25	28,93
>50 ans	0,07	35,59	6,28	143,29	1,39	22,64
Valeur prédictive	0,083	<0,001	0,059	0,261	0,076	0,478
Facteur d'impact du cerf	-	0,28	-	-	-	-

[a] La colonne des Arachnides comprend tous les Arachnides à l'exception des Acariens.

les carabes, ceux qui se nourrissent d'escargots et de limaces étaient significativement moins abondants sur les îles où il y a des cerfs, à la différence de ceux dont les proies sont de petits arthropodes (tableau 5).

La relation entre la diversité des espèces et l'histoire de présence du cerf semblait varier elle aussi (tableau 6). La richesse en espèces ne changeait pas chez les carabes (Carabidés) et les staphylins (Staphylinidés), alors que les charançons (Curculionidés) et les autres coléoptères étaient plus diversifiés sur les îles colonisées par les cerfs, et que les escargots et les limaces (Gastéropodes) y étaient moins diversifiés.

4.2 Discussion

La réponse des communautés d'invertébrés à l'augmentation de la durée de présence du cerf différait sensiblement entre les communautés d'invertébrés du sous-bois et celles de la litière. Ce contraste correspond probablement à des différences fondamentales entre l'impact du cerf sur la litière et sur la végétation du sous-bois. Le cerf réduit et simplifie peu à peu la végétation du sous-bois, mais ne modifie pas la superficie de litière dont disposent les invertébrés. C'est plutôt la qualité de la litière qui est modifiée, et ceci de nombreuses et diverses manières liées aux conditions locales (composition en espèces végétales, quantité de litière, humidité, température, orientation). Une variété de réponses sont aussi possibles en liaison avec la biologie des invertébrés. En théorie, on pourrait s'attendre à une augmentation de la diversité des espèces pour certains groupes. Cependant, les cas de richesse en espèces accrue que nous avons observés sur les îles où les cerfs sont présents doivent être interprétés avec prudence, car ces îles sont aussi les plus grandes que nous ayons étudiées et celles qui se trouvent le plus près des îles principales, des caractéristiques qu'il est possible d'associer à une augmentation de la richesse en espèces (MacArthur et Wilson 1967). Jusqu'à maintenant, les autres études n'avaient pas plus réussi à établir de liens entre des modifications systématiques de la faune des invertébrés du sol ou de la litière et l'abroutissement (Suominen *et al.* 1999a,b), sauf quelques effets négatifs faibles sur la richesse en espèces de certains groupes isolés (Wardle et Barker 1997; Suominen 1999). La dépendance des escargots et des limaces envers la matière végétale fraîche ou en décomposition suggère cependant que la disparition des arbustes à feuilles caduques dans le sous-bois des îles colonisées par le cerf depuis plus de 50 ans pourrait être un facteur clé expliquant leur abondance et leur diversité réduites sur ces îles. Cette abondance réduite pourrait, à son tour, expliquer que l'abondance des carabes consommateurs de gastéropodes soit moins grande sur les îles colonisées par les cerfs que sur les autres, un exemple de situation où l'impact du cerf sur un groupe d'invertébrés peut se répercuter en cascade sur ses prédateurs.

Tableau 5
Nombre moyen de spécimens dans deux groupes de carabes (Coléoptères : Carabidés) capturés par placette à l'aide de pots pièges en relation avec l'abroutissement

Abroutissement	Carabes prédateurs de gastéropodes	Autres espèces de carabes
Pas de cerfs	26,77	78,37
<20 ans	13,42	33,97
>50 ans	11,29	93,94
Valeur prédictive	0,015	0,379
Facteur d'impact du cerf	2,37	-

5. Conclusions

Bien que l'importance de l'impact des grands herbivores sur les invertébrés ait été étudiée à plusieurs reprises (Wardle et Barker 1997; Rambo et Faeth 1999; Suominen 1999; Suominen *et al.* 1999a,b), leurs effets sur les invertébrés de la végétation du sous-bois n'avaient pas été examinés auparavant. La différence marquée que nous avons observée entre la réponse des invertébrés du sous-bois et de ceux de la litière pourrait correspondre, comme nous l'avons mentionné, à des différences fondamentales dans l'impact du cerf sur les ressources qu'utilisent les invertébrés dans les deux habitats. Dans le sous-bois, le cerf réduit considérablement la quantité de ressources (nourriture, lieux de ponte, abris, etc.) disponibles pour les invertébrés, d'autant plus que la nature du feuillage du sous-bois (constitué surtout de buissons à feuilles caduques) et celle du feuillage du sous-couvert et du couvert (principalement des aiguilles de conifères) ce qui induit un appauvrissement généralisé de la communauté d'insectes. Pour la litière, l'abroutissement a en règle générale des effets sur la qualité de l'habitat plutôt que sur la quantité d'habitats (moins de feuilles caduques, plus d'acidité due aux aiguilles, un environnement moins protégé contre le soleil et le vent), ce qui amène les différents groupes

Tableau 6
Nombre moyen d'espèces de gastéropodes et de trois groupes représentatifs de carabes capturés par placette dans l'intérieur de la forêt à l'aide de pots pièges en relation avec l'abroutissement

		Coléoptères			
Abroutissement	Gastéropodes	Carabidés	Staphylinidés	Curculionidés	Autres familles
Pas de cerfs	1,9	3,7	1,5	1,8	2,2
<20 ans	2,1	4	0,7	2,2	1,8
>50 ans	0,4	3,5	2,3	3,7	4,1
Valeur prédictive	0,001	0,544	0,153	<0,001	0,001
Facteur d'impact du cerf	4,75	-	-	0,48	0,53

d'invertébrés à réagir à leur propre façon à la présence du cerf.

Nos résultats montrent que les effets directs du cerf sur les plantes (Stockton le présent volume; Vourc'h *et al.* le présent volume; Vila et Martin le présent volume) se répercutent en cascade sur d'autres composantes de l'écosystème, ici les invertébrés, des consommateurs aux prédateurs et aux parasites. D'autres effets en cascade pourraient se produire, comme les répercussions de la disparition de nombreuses espèces de pollinisateurs sur la pollinisation, ou les conséquences de la modification de la faune de la litière et du sol sur le processus de décomposition.

Remerciements

Nous remercions plus particulièrement ceux sans qui ce travail n'aurait pu être réalisé : Dave Blades, Isabel Buttler, Rob Cannings, Ian Fuhr, Tony Gaston, Rob Kelly, Greg Martin, Barb Rowsell, Joanna Smith et Andrew Trant. Nous remercions également Steve Stockton, Todd Golumbia, Marc Creery, Michelle Masselink, Liann Bobechko, Janet Gray et Joëlle Fournier pour leur aide. De nombreux taxonomistes nous ont aidé à identifier les insectes, en particulier R.S. Anderson (Curculionidés), D. Blades (divers groupes), D.E. Bright (Scolytidés), R.A. Cannings (Odonates et Asilidés), J.M. Cumming (Empididés), R.W. Duncan (Scolytidés), A. Francoeur (Formicidés), R. Forsyth (Gastropodes), K.G.A. Hamilton (Auchenorrhyncha), G. Pohl (Staphylinidés) et G.G.E. Scudder (Hétéroptères).

Documents cités

Allombert, S.; Stockton, S.; Martin, J.L. 2005. A natural experiment on the impact of overabundant deer on forest invertebrates. Conserv. Biol. (sous presse).

Cody, M.L. 1974. Competition and the structure of bird communities. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

Crawley, M.J. 1983. Herbivory, the dynamics of animalplant interactions. Blackwell Scientific Publications, Oxford, R.-U.

Diamond, J.M. 1983. Laboratory, field and natural experiments. Nature (London) 304: 586-587.

Hobbs, N.T. 1996. Modification of ecosystems by ungulates. J. Wildl. Manage. 60: 695-713.

Huntly, N. 1991. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. Annu. Rev. Ecol. Syst. 22: 477-503.

Kareiva, P. 1994. Higher order interactions as a foil to reductionist ecology. Ecology 75: 1-2.

Laws, R.M. 1970. Elephants as agents of habitat and landscape change in East Africa. Oikos 21: 1-15.

Lawton, J.H.; Strong, D.R. 1981. Community pattern and competition in folivorous insects. Am. Nat. 118: 317338.

MacArthur, R.H.; Wilson, E.O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

Murdoch, W.W.; Evans, F.C.; Peterson, C.H. 1972. Diversity and pattern in plants and insects. Ecology 53: 819-829.

Oliver, I.; Beattie, A.J. 1996. Invertebrate morphospecies as surrogates for species: A case study. Conserv. Biol. 10: 99-109.

Pastor, J.; Naiman, R.J.; Dewey, B.; McInnes, P. 1988. Moose, microbes and the boreal forest. BioScience 38: 770-777.

Rambo, J.L.; Faeth, S.H. 1999. Effect of vertebrate grazing on plant and insect community structure. Conserv. Biol. 13: 1047-1054.

Roughgarden, J.; Diamond, J.M. 1986. Overview: the role of species interactions in community ecology. Pages 333343 *in* J.M. Diamond et T.J. Case (sous la dir. de), Community ecology. Harper & Row, New York.

Schoener, T.W. 1983. Field experiments on interspecific competition. Am. Nat. 122: 240-285.

Siemann, E.; Tilman, D.; Haarstad, J.; Ritchie, M. 1998. Experimental tests of the dependence of arthropod diversity on plant diversity. Am. Nat. 152: 738-750.

Strauss, S.Y. 1991. Indirect effects in community ecology: their definition, study and importance. Trends Ecol. Evol. 6: 206-210.

Suominen, O. 1999. Impact of cervid browsing and grazing on the terrestrial gastropod fauna in the boreal forests of Fennoscandia. Ecography 22: 651-658.

Suominen, O.; Danell, K.; Bergström, R. 1999a. Moose, trees, and ground-living invertebrates: indirect interactions in Swedish pine forests. Oikos 84: 215-226.

Suominen, O.; Danell, K.; Bryant, J.P. 1999b. Indirect effects of mammalian browsers on vegetation and ground-dwelling insects in an Alaskan floodplains. Écoscience 6 : 505-510.

Waller, D.M.; Alverson, W.S. 1997. The white-tailed deer: a keystone herbivore. Wildl. Soc. Bull. 25: 217-226.

Wardle, D.A.; Barker, G.M. 1997. Competition and herbivory in establishing grassland communities: implications for plant biomass, species diversity and soil microbial activity. Oikos 80: 470-480.

Wardle, D.A.; Barker, G.M.; Yeates, G.W.; Bonner, K.I.; Ghani, A. 2001. Introduced browsing mammals in New Zealand natural forests: aboveground and belowground consequences. Ecol. Monogr. 71: 587-614.

Les effets du cerf et de l'écureuil sur les oiseaux forestiers : structure des communautés, densités de population et reproduction

Jean-Louis Martin, Sylvain Allombert et Anthony J. Gaston

Résumé

Dans cet article, nous résumons les changements consécutifs à l'introduction du cerf à queue noire de Sitka *Odocoileus hemionus sitkensis* et de l'écureuil roux *Tamiasciurus hudsonicus* dans les communautés d'oiseaux de Haïda Gwaii (îles de la Reine-Charlotte, Colombie-Britannique). Nous avons étudié les relations entre la durée de présence du cerf et 1) la répartition et l'abondance des oiseaux forestiers, en procédant à des relevés par points d'écoute et par plan quadrillé, et 2) la reproduction des oiseaux forestiers, en analysant la variation du rapport entre les juvéniles et les adultes ainsi que la variation du risque de prédation des nids. Les résultats montrent que les cerfs ont un impact plus sévère que les écureuils sur l'abondance et le succès reproducteur des oiseaux. Plus la présence des cerfs sur une île est ancienne, plus faibles seront l'abondance et le succès reproducteur des oiseaux forestiers. Ces effets sont d'autant plus marqué que les espèces sont plus dépendantes de la végétation du sous-bois pour leur alimentation ou leur nidification.

1. Introduction

La complexité de la structure de l'habitat est considérée comme un facteur déterminant pour expliquer le nombre d'espèces d'oiseaux vivant dans un espace donné (MacArthur et MacArthur 1961; MacArthur *et al.* 1962). Cette relation a tout d'abord été expliquée par l'hypothèse qu'une plus grande diversité structurelle fournirait un plus grand nombre de niches (plus grande diversité de lieux d'alimentation, de ressources alimentaires et de sites de nidification). De leur côté Bowman et Harris (1980) et Martin et Roper (1988) ont développé l'idée que cette complexité accrue, en procurant une plus grande diversité de sites de nidification, diminuait l'efficacité des prédateurs des nids et, donc, autorisait la coexistence d'un plus grand nombre d'espèces d'oiseaux que dans les habitats de structure plus simple.

Bien que la canopée dans les forêts tempérées naturelles puisse avoir une structure complexe, c'est dans le sous-bois que se retrouve la plus grande diversité structurelle. La plupart des espèces de producteurs primaires : les mousses, les champignons, les plantes herbacées, les arbustes et les arbres en régénération y coexistent. Leur abondance dépend du climat, du sol et de la quantité de lumière qui filtre à travers le couvert, mais aussi de la nature et de l'abondance des consommateurs et de la manière dont ces derniers vont affecter la biomasse végétale (voir la revue dans Schmitz et Sinclair 1997). Stockton (le présent volume) a montré que, dans des îles de la baie de Laskeek, la diversité et l'abondance de la végétation du sous-bois diminuaient fortement à mesure que la durée de la présence du cerf augmentait. De plus, Allombert et Martin (le présent volume) ont montré comment ces changements avaient des répercussions sur la diversité et l'abondance des insectes associés à la végétation du sous-bois. Comme la végétation et les insectes ont un effet direct et indirect sur les populations d'oiseaux forestiers (p. ex. Sipura 1999), ces observations soulèvent la question de l'effet que l'introduction du cerf a pu avoir sur les oiseaux forestiers de Haïda Gwaii. Il a été montré que les fortes densités de cerfs de Virginie *Odocoileus virginianus* avaient un effet négatif sur les populations d'oiseaux des forêts exploitées de l'est de l'Amérique du Nord (Casey et Hein 1983; DeGraaf *et al.* 1991; deCalesta 1994). Cependant, l'impact de fortes densités de cerfs sur les communautés d'oiseaux dans des forêts naturelles et protégées était resté, jusqu'à récemment, sujet à débat (McShea et Rappole 1997; mais voir aussi McShea et Rappole 2000). En Europe également, la nécessité de mieux comprendre les conséquences de l'augmentation des populations de cervidés sur les oiseaux forestiers est de plus en plus soulignée (Fuller 2001).

Dans cet article, nous revisitons la situation unique qu'offrent les îles de la baie de Laskeek pour examiner la corrélation entre la présence du cerf et la structure des communautés d'oiseaux forestiers, la densité de leurs populations et leur reproduction. Ayant accès à des îles sur lesquelles l'histoire de l'abroutissement est similaire, mais dont l'assemblage des prédateurs des nids diffère, nous avons tenté de distinguer l'effet relatif qu'avait sur les oiseaux forestiers : 1) la diminution de leurs ressources par les cerfs, et 2) l'augmentation de la vulnérabilité de leurs nids face aux prédateurs du fait de l'ouverture de la végétation.

Parmi les prédateurs des nids, l'écureuil roux *Tamiasciurus hudsonicus* introduit est d'un intérêt particulier. Ce prédateur reconnu et important des nids d'oiseaux forestiers (Ehrlich *et al.* 1988; Bayne *et al.* 1997; Darveau *et al.* 1997; Sieving et Willson 1998) est

aujourd'hui commun sur certaines îles (Golumbia *et al.* le présent volume). Son impact sur les oiseaux forestiers de Haïda Gwaii a d'abord été examiné par Martin et Joron (2003). Sur le continent voisin, les graines de l'épicéa de Sitka *Picea sitchensis* sont le principal aliment de cet écureuil (Banfield 1974; Rusch et Reeder 1978; Gurnell 1983; Sieving et Willson 1998) et c'est probablement le cas aussi sur Haïda Gwaii (obs. pers.). Les résultats de notre étude devraient ainsi nous permettre de mieux comprendre comment les interactions indirectes entre différentes composantes des communautés influencent la diversité biologique dans les forêts tempérées (voir Strauss 1991; Miller et Travis 1996 pour des revues théoriques des effets indirects dans les communautés). Ils devraient nous aider à prendre conscience des coûts et/ou des avantages, pour les oiseaux forestiers indigènes, de l'introduction du cerf à queue noire de Sitka *Odocoileus hemionus sitkensis* et de l'écureuil roux sur Haïda Gwaii.

2. Effets du cerf sur la densité des populations d'oiseaux forestiers et la structure de leurs communautés

Nous avons choisi six des sept petites îles sur lesquelles la durée de la présence du cerf différait et que nous avions utilisées pour l'étude de l'impact du cerf sur la végétation et les insectes (Stockton le présent volume; Allombert et Martin le présent volume). Deux de ces îles (Low et Lost) n'ont jamais eu de cerfs; deux de ces îles (South Skedans et West Skedans) avaient des cerfs depuis moins de 20 ans et les deux autres (West Limestone et Haswell) avaient des cerfs depuis plus de 50 ans. Comme dans l'étude sur les insectes (Allombert et Martin le présent volume), la septième île, South Low (pas de cerfs) n'a pas été utilisée parce que sa partie boisée était trop étroite pour permettre la présence de suffisamment d'habitat forestier pour les oiseaux.

2.1 Méthodes

Nous avons utilisé deux méthodes standard pour recueillir de l'information sur la structure des communautés d'oiseaux et sur la densité de leurs populations: les points d'écoute (Bibby 1992; Martin *et al.* 1995) et les plans quadrillés (Bibby 1992). Nous avons utilisé le milieu de deux des cinq placettes standard définies en forêt sur chacune des îles pour l'étude de la végétation et des insectes comme centre de deux points d'écoute ne se recouvrant pas. Nous y avons compté les oiseaux pendant 20 minutes dans un rayon de 50 m et ceci à quatre reprises en 1999 au cours de la saison de reproduction. La méthode des plans quadrillés a aussi été utilisée en 1999 pendant quatre visites matinales d'une durée de quatre heures sur chacune des îles, au cours desquelles tous les oiseaux forestiers, et en particulier tous les mâles chanteurs, ont été reportés sur une carte. Toutes les observations ont été effectuées par le même observateur (S.A.).

2.2 Résultats

Vingt et une espèces ont été observées pendant les relevés de points d'écoute et durant les plans quadrillés, dont 16 nichaient sur au moins une des îles (tableau 1). Deux espèces ont été considérées comme erratiques (le Tarin des pins *Carduelis pinus* et le Bec-croisé des sapins *Loxia curvirostra*). Trois espèces étaient occasionnelles (l'Hirondelle bicolore *Tachycineta bicolor*, la Sittelle à poitrine rousse *Sitta canadensis* et la Paruline à calotte noire *Wilsonia pusilla*). Le nombre total d'espèces observées sur les îles sans cerfs (10) était légèrement inférieur à celui des îles où il y avait des cerfs (14 et 13 espèces) (tableau 1), un résultat cohérent compte tenu de la plus petite superficie et de l'isolement plus grand des îles sans cerfs (voir MacArthur et Wilson 1967; mais aussi Martin *et al.* 1995). Le nombre moyen d'espèces observées en un endroit donné pendant les relevés par points d'écoute diminuait toutefois à mesure que la durée de présence du cerf s'allongeait (9,5 espèces sur les îles sans cerfs, 7,7 sur les îles où il y avait des cerfs depuis moins de 20 ans, 6,0 sur celles où se trouvaient des cerfs depuis plus de 50 ans) ($F = 19{,}17$, $P < 0{,}001$, ANOVA 1). Le nombre moyen d'individus consignés par point d'écoute diminuait lui aussi, passant de dix sur les îles sans cerfs à sept (moins de 20 ans) et à cinq au plus (plus de 50 ans) ($F = 19{,}6$, $P < 0{,}001$, ANOVA 1). La densité totale des oiseaux forestiers (nombre total de couples à l'hectare), obtenue par la méthode des plans quadrillés, passait de 13 couples/ha sur les îles sans cerfs à 11 couples/ha sur celles où il y avait des cerfs depuis moins de 20 ans et à moins de 4 couples/ha sur celles où il y en avait depuis plus de 50 ans ($F = 29{,}6$, $P < 0{,}05$, ANOVA 1). Finalement, lorsque nous avons examiné les densités de population espèce par espèce (tableau 1), la densité de population de 8 des 16 espèces nicheuses diminuait en même temps que la durée de présence du cerf augmentait (significatif sur le plan statistique pour six espèces, basé sur les données des points d'écoute; Allombert 1999). Des huit espèces dont la densité diminuait en présence de cerfs, six s'alimentent ou nichent surtout au sol ou dans la strate arbustive. Les deux autres espèces étaient le Grimpereau brun[1] (qui niche et se nourrit sur les troncs d'arbre) et le Roitelet à couronne dorée, qui utilise beaucoup la canopée.

2.3 Discussion

La densité de population de sept espèces était plus élevée sur les îles où la présence du cerf était la plus ancienne (tableau 1). Cependant, la plupart de ces espèces étaient relativement rares et la tendance n'était statistiquement significative que pour deux d'entre elles. Les deux pics et la Grive à collier sont les plus grosses espèces de notre échantillon; elles pourraient être plus fréquentes sur les îles occupées par le cerf depuis longtemps, simplement parce que ces îles sont les plus grandes et les moins isolées parmi celles que nous avons étudiées (voir MacArthur et Wilson 1967). Il faut toutefois

[1] Le nom scientifique des espèces d'oiseaux forestiers se trouve au tableau 1.

Tableau 1
Distribution des espèces d'oiseaux forestiers et variation de leur abondance en fonction de la durée de présence du cerf, abondances obtenues à partir des plans quadrillés (nombres de couple/ha) et des points d'écoute (nombres d'individus par point d'écoute).

	Plans quadrillés (nombre de couples/hectare)			Points d'écoute (nombre d'individus/point)			
Espèces[a]	Sans cerfs	Cerfs < 20 ans	Cerfs > 50 ans	Sans cerfs	Cerfs < 20 ans	Cerfs > 50 ans	Tendance
Espèces utilisant la végétation du sol, la strate arbustive et le sous-couvert							
Bruant fauve *Passerella iliaca*	1,56	2,56	0	1,31	1,06	0	À la baisse
Bruant chanteur *Melospiza melodia*	1,85	1,20	0,13	0,63	0,25	0	À la baisse
Grive solitaire *Catharus guttatus*	0	0,17	0,21	Absent des points d'écoute[b]			À la hausse
Grive à collier *Ixoreus naevius*	0	0,06	0,10	Absent des points d'écoute[b]			À la hausse
Grive à dos olive *Catharus ustulatus*	Nicheur tardif[c]		Absent	0,19	0,31	0	À la baisse
Troglodyte mignon *Troglodytes troglodytes*	1,57	0,98	0,54	1,44	0,69	0,38	À la baisse
Junco ardoisé *Junco hyemalis*	0	0,06	0,10	Absent des points d'écoute[b]			À la hausse
Colibri roux *Selasphorus rufus*	1,43	1,38	0	1	1,13	0	À la baisse
Paruline verdâtre *Vermivora celata*	2,22	1,75	0,15	2,13	1,56	0,13	À la baisse
Espèces observées surtout dans le sous-couvert et le couvert, et sur les troncs d'arbre							
Moucherolle côtier *Empidonax difficilis*	0,85	0,40	0,49	0,56	0,38	0,50	Aucune
Mésange à dos marron *Parus rufescens*	0	0	0,10	0	0	0,44	À la hausse
Roitelet à couronne dorée *Regulus satrapa*	0,94	0,58	0,18	1	0,88	0,69	À la baisse
Paruline de Townsend *Dendroica townsendi*	0,85	0,99	1,31	0,31	0,75	1,88	À la hausse
Grimpereau brun *Certhia americana*	0,69	0,18	0,15	0,75	0,13	0,19	À la baisse
Pic chevelu *Picoides villosus*	0	0	0,10	0	0	0,06	À la hausse
Pic à poitrine rouge *Sphyrapicus ruber*	0	0,06	0,09	0	0	0,13	À la hausse
Nombre d'espèces nicheuses	10	14	13				

[a] Les espèces sont présentées selon leurs préférences en matière d'habitat (des strates inférieures aux strates supérieures de la végétation).
[b] Espèces présentes sur les îles, mais qui n'ont pas été observées aux points d'écoute (dans un rayon de 50 m de l'observateur).
[c] Espèces migratrices arrivant trop tard dans les lieux de reproduction pour que nous ayons suffisamment de données pour évaluer le nombre de couples.

remarquer que trois des espèces positivement corrélées à la durée de l'abroutissement, la Grive solitaire, la Grive à collier et le Junco ardoisé, se nourrissent souvent au sol dans les parties ouvertes du sous-bois (Godfrey 1986; Jones et Donovan 1996; George 2000). Chez les grives, les deux espèces dont la densité et l'abondance augmentaient en même temps que la durée de présence du cerf étaient celles qui dépendent le moins de la végétation du sous-bois. La grive la plus dépendante du sous-bois, la Grive de Swainson (Morse 1972; Sealey 1974; Godfrey 1986; Mack et Young 2000), était très abondante sur les îles dépourvues de cerfs ou que le cerf avait colonisé depuis peu. Morse (1972), dans une étude sur la répartition des Grives solitaires et des Grives à dos olive sur les îles le long de la côte du Maine, a aussi remarqué que la Grive à dos olive était plus commune que la Grive solitaire sur les petites îles isolées, mais il avait provisoirement attribué ce phénomène à l'exclusion par la compétition. Les quatre autres espèces dont la densité était plus forte sur les îles avec des cerfs sont des espèces qui se nourrissent ou qui nichent sur les troncs (les deux pics déjà mentionnés) ou dans la canopée (la Mésange à dos marron et la Paruline de Townsend). La seule espèce dont la densité des populations ne présentait pas de tendances particulières, que ce soit dans les données des points d'écoute ou des plans quadrillés, était le Moucherolle côtier, qui chasse les insectes au vol dans le sous-bois. Il n'y avait pas, entre les îles d'une même catégorie, de différences significatives dans le nombre d'espèces enregistrées par point d'écoute ou les densités de population (Allombert 1999 et données inédites).

En résumé, une longue durée de présence du cerf semble se traduire par une baisse de l'abondance globale des oiseaux forestiers. Cette diminution traduit principalement une forte réduction des densités chez des espèces communes qui dépendent fortement de la végétation au niveau du sol et dans la strate buissonnante pour s'alimenter ou pour nicher. Dans les îles ayant servi pour notre étude, l'écureuil roux n'est présent que sur West Limestone, une des deux îles où le cerf est présent depuis longtemps. Nous n'avons pas observé de différence significative dans la communauté d'oiseaux ou dans les densités de populations entre l'île West Limestone et la seconde île avec des cerfs depuis plus de 50 ans (île Haswell) où seuls les prédateurs de nids indigènes (principalement des corvidés) étaient présents.

3. Effets du cerf et de l'écureuil sur la reproduction des oiseaux forestiers

Les résultats ci-dessus ne donnent pas beaucoup d'indications sur la part de la réduction de l'abondance des oiseaux forestiers à attribuer à une diminution des ressources alimentaires causée par le cerf ou à une augmentation des risques de prédation des nids résultant des modifications du couvert végétal provoquées par le cerf.

Pour en savoir plus sur l'importance relative de ces deux processus, nous avons choisi de comparer le succès reproducteur et les taux de prédation des nids des petits oiseaux forestiers entre des îles différant par la durée de présence du cerf et d'îles différant dans leur assemblage de prédateurs. Nous avons utilisé des filets japonais pour capturer les oiseaux forestiers durant la période qui suit immédiatement le début de l'envol des jeunes du nid et avons estimé le succès reproducteur à l'aide du rapport juvéniles-adultes sur des îles : 1) où il n'y avait pas d'espèces introduites (Low); 2) où il y avait des cerfs depuis moins de 20 ans (West Skedans); 3) où il y avait des cerfs depuis plus de 50 ans (Reef); et 4) où des cerfs et des écureuils étaient présents depuis plus de 50 ans (East Limestone et Vertical Point, sur l'île Louise). Il y avait des cerfs sur toutes les îles où il y avait des écureuils. Les prédateurs indigènes (Corvidés) étaient présents sur toutes les îles. Ces comparaisons nous ont fourni des estimations du succès reproducteur qui intégraient les effets des ressources disponibles pour la reproduction et les effets des pertes en nids dues aux prédateurs. Pour obtenir de meilleures estimations de l'importance des pertes dues à la prédation, nous avons suivi des nids naturels et des nids artificiels sur des îles appartenant à trois des catégories : les îles sans espèces introduites (Low, Lost et South Low), les îles où il y avait des cerfs depuis plus de 50 ans, mais pas d'écureuils (Reef, Ramsay et Kunga) et les îles où il avait des cerfs et des écureuils depuis plus de 50 ans (East Limestone, Louise et Lyell). Les détails se trouvent dans Martin et Joron (2003).

3.1 Effets du cerf et de l'écureuil sur les rapports juvéniles-adultes après la saison de reproduction

3.1.1 Méthodes

Les captures au filet ont eu lieu chaque été de 1998 à 2001 sur les îles Low, Reef et West Limestone ainsi qu'à Vertical Point, sur l'île Louise. Sur l'île West Skedans, les captures n'ont eu lieu qu'en 2000 et en 2001. Tous les oiseaux capturés ont été identifiés, et leur sexe et leur âge ont été établis à l'aide des critères définis par Pyle (1997). Ce qui suit est un résumé préliminaire de cette recherche.

Le nombre total d'oiseaux capturés sur chacune des îles pendant la période d'étude varie entre 507 et 988. Neuf espèces, dont la sensibilité à l'abroutissement par le cerf varie (voir la section précédente et le tableau 1), constituaient l'essentiel des adultes capturés (tableau 2).

En raison de la variation des conditions météorologiques printanières d'une année à l'autre et parce que ces conditions influencent le succès reproducteur des oiseaux forestiers (Gaston *et al.* 2005), nous avons utilisé les données de l'île Low, notre île de référence sans espèces introduites, pour avoir une idée de l'influence des conditions climatiques sur le rapport juvéniles-adultes. Sur Low, le rapport juvéniles-adultes des espèces les plus souvent capturées (tableau 2) était plus élevé pendant les printemps chauds et plus faible pendant les printemps froids (figure 1,

Tableau 2
Espèces les plus fréquemment capturées dans les filets japonais sur les différentes îles[a]

Espèces	Nombre d'adultes capturés
Paruline verdâtre *Vermivora celata*	201
Paruline de Townsend *Dendroica townsendi*	143
Grive à dos olive *Catharus ustulatus*	131
Grive solitaire *Catharus guttatus*	129
Troglodyte mignon *Troglodytes troglodytes*	96
Roitelet à couronne dorée *Regulus satrapa*	87
Bruant fauve *Passerella iliaca*	85
Moucherolle côtier *Empidonax difficilis*	59
Bruant chanteur *Melospiza melodia*	57

[a] La capture par filet japonais a eu lieu sur les îles Low, Reef et West Limestone, et à Vertical Point sur l'île Louise, de 1998 à 2001 et sur l'île West Skedans en 2000 et en 2001.

$R^2 = 0{,}992$, $P < 0{,}01$). Pour cette raison, nous avons comparé les rapports juvéniles-adultes des catégories d'îles séparément, pour les printemps froids et les printemps chauds. Nous avons pour cela analysé séparément, parmi les neuf espèces inscrites au tableau 2, celles sur lesquelles le cerf avait un impact négatif (corrélation négative entre les effectifs et l'histoire de l'abroutissement) et celles sur lesquelles l'abroutissement avait une influence positive ou n'en avait pas (corrélation positive ou pas de corrélation entre les effectifs et l'abroutissement) (tableau 1).

3.1.2 Espèces sur lesquelles le cerf a eu un impact négatif

Pendant les printemps froids (1999, 2001), le rapport moyen entre les juvéniles et les adultes a été faible et relativement constant sur toutes les îles (figure 2), bien que le rapport sur les îles où il y avait des cerfs depuis plus de 50 ans, mais pas d'écureuils, ait été légèrement, mais significativement, plus élevé ($P < 0{,}01$, analyse GLM) que sur les autres îles. Les années où le printemps a été chaud, le rapport moyen juvéniles-adultes a été plus élevé sur toutes les îles que pendant les printemps froids, le rapport moyen le plus élevé étant celui de l'île où il n'y avait pas d'espèces introduites et les rapports les plus faibles étant ceux des îles

Figure 1
Variation annuelle du rapport juvéniles-adultes sur l'île Low en relation avec la température

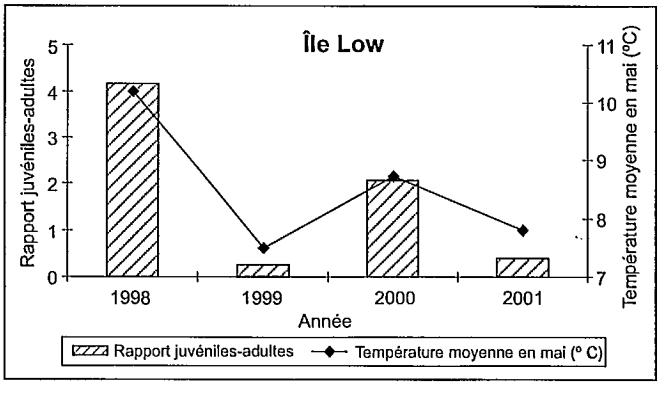
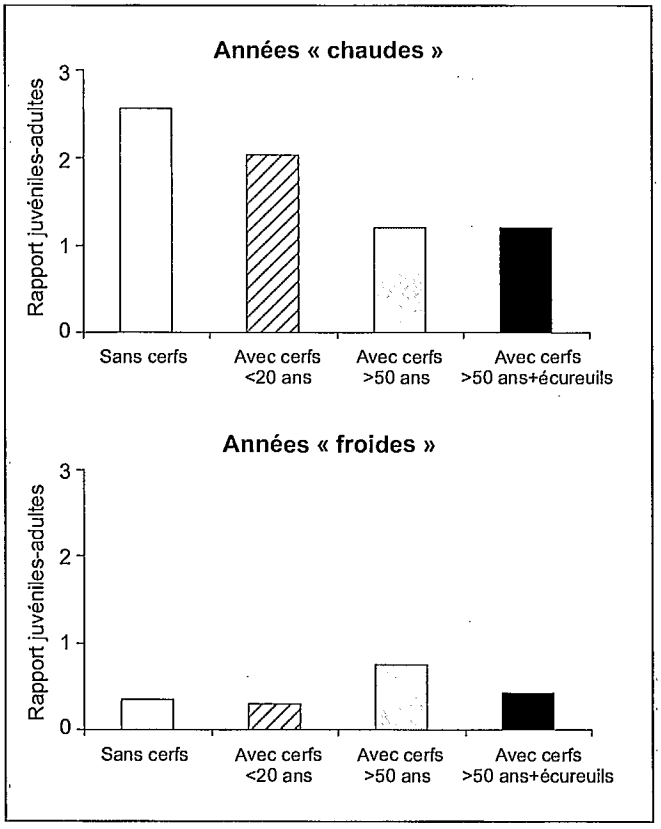


Figure 2
Variation entre les catégories d'îles du rapport juvéniles-adultes des espèces sensibles au cerf pendant les printemps chauds (haut) et les printemps froids (bas)



où il y avait des cerfs depuis plus de 50 ans (figure 2). La diminution du rapport juvéniles-adultes parallèlement à l'accroissement de la durée de l'abroutissement était très significative chez ces espèces ($P < 0{,}001$, analyse GLM) et leur succès reproducteur était similaire sur les îles où l'abroutissement par les cerfs dure depuis longtemps et sur les îles où il y a des cerfs depuis longtemps et des écureuils.

3.1.3 Espèces sur lesquelles le cerf a eu une incidence positive ou n'a eu pas d'incidence

Pour ces espèces également, nous avons observé un contraste marqué entre les rapports peu élevés pendant les printemps froids et les rapports élevés des printemps chauds, mais les valeurs des printemps chauds étaient moins corrélées à la durée de présence du cerf. La petite taille des échantillons pour ce nombre limité d'espèces empêche toute évaluation statistique.

3.1.4 Discussion des rapports juvéniles-adultes

D'après ces résultats, le potentiel reproducteur des oiseaux forestiers est plus élevé sur les îles sans cerfs introduits, où ils peuvent tirer un meilleur parti des bonnes années. Sur les îles où il y a des cerfs depuis plus de 50 ans, le succès reproducteur des oiseaux forestiers est faible, quelles que soient les conditions climatiques, ce qui semble indiquer que le cerf est devenu, sur ces îles, le principal facteur gouvernant la reproduction des oiseaux forestiers. Le succès reproducteur plus grand des bonnes années sur les îles sans espèces introduites (mais où se trouvent des oiseaux indigènes prédateurs des nids) et le fait que la présence d'écureuils n'a pas beaucoup de répercussions sur les espèces les plus touchées par l'abroutissement suggère que la diminution des ressources est le principal facteur expliquant la baisse du succès reproducteur de ces espèces.

3.2 Effets de l'écureuil, des prédateurs indigènes et du cerf sur le succès reproducteur des oiseaux forestiers

Cette section résume l'information présentée par Martin et Joron (2003).

3.2.1 Méthodes

Nous avons comparé les pertes de nids naturels dues à des prédateurs sur des îles avec et sans écureuils en cherchant des nids et en les visitant à nouveau pour déterminer le succès reproducteur. Nous avons cherché des nids surtout sur l'île Reef (pas d'écureuils, mais des cerfs depuis au moins 50 ans) dans des forêts où se trouvent des épicéas de Sitka à maturité, et sur Louise (écureuils et cerfs depuis plus de 50 ans), également dans des forêts dominées par de vieux épicéas de Sitka. Nous avons aussi placé des nids artificiels sur neuf îles : trois sans espèces introduites (Low, South Low, Lost), trois où il y avait des cerfs depuis plus de 50 ans (Reef, Kunga et Ramsay) et trois où il y avait des écureuils et des cerfs depuis plus de 50 ans (East Limestone, Louise et Lyell). La quantité d'épicéas de Sitka parvenus à maturité, un élément clé de l'abondance des écureuils, différait entre les trois dernières îles. Nous avons utilisé 506 nids artificiels placés sur le sol ou dans des arbustes le long de transects sur chacune des îles pour analyser la variation de la prédation des nids en fonction de l'assemblage de prédateurs et de l'habitat des prédateurs. Sur une des îles où il y avait des écureuils (East Limestone), nous avons aussi utilisé des caméras automatiques pour obtenir des preuves directes de l'identité des prédateurs impliqués dans la déprédation des nids.

3.2.2 Résultats

Pour les nids artificiels et pour les nids naturels, le risque de prédation était plus élevé en présence d'écureuils (tableaux 3 et 4). Sur toutes les photos prises à l'aide des appareils automatiques, l'écureuil roux était le prédateur, ce qui semble indiquer que, sur les îles où il y a des écureuils et des corneilles, les écureuils trouvent la plupart des nids en premier. Le risque de prédation variait toutefois entre les îles où il y avait des écureuils : il était plus élevé dans les peuplements de conifères matures, où il fluctuait d'une année à l'autre en réponse aux fluctuations de l'abondance des écureuils (figure 3). Ces fluctuations s'expliquent probablement par des fluctuations de la production de graines d'épicéa de Sitka. La couverture végétale autour des nids n'avait pas beaucoup d'effets sur la prédation des nids

Tableau 3
Comparaison par CONTRAST (Hines et Sauer 1989) de la survie des nids naturels en l'absence ou en présence d'écureuils[a] (d'après Martin et Joron 2003)

	Sans écureuils			Avec écureuils			Contraste entre les catégories				
	N	*s*	s^{15}	*N*	*s*	s^{15}	Diff. *s*	χ^2	df	*P*	SL
Œufs	18	1	1	14	0,922	0,30	0,078	881,7	1	<0,001	***
Oisillons	42	0,990	0,86	22	0,985	0,80	0,005	0,2	1	0,68	n.s.

[a] N = nombre de nids; s = taux de survie quotidien des nids; s^{15} = survie des nids sur une période de 15 jours; Diff. s = différence dans les taux de survie quotidiens; χ^2 = valeur de khi carré dans l'analyse des contrastes; df = degré de liberté; P = valeur de probabilité donnée par l'analyse des contrastes; SL = niveau de signification; n.s. = non significatif.

Tableau 4
Comparaison par CONTRAST (Hines et Sauer 1989) de la survie des nids selon les catégories d'îles pour les nids artificiels placés sur le sol (d'après Martin et Joron 2003)

		Contraste pour les nids au sol				
Comparaison		Diffs	χ^2	df	*P*	SL
I-II	Cerf	0,005	1,08	1	0,299	n.s.
II-III	Écureuil	0,013	4,43	1	<0,00001	***
I-III	Les deux	0,034	26,84	1	<0,00001	***

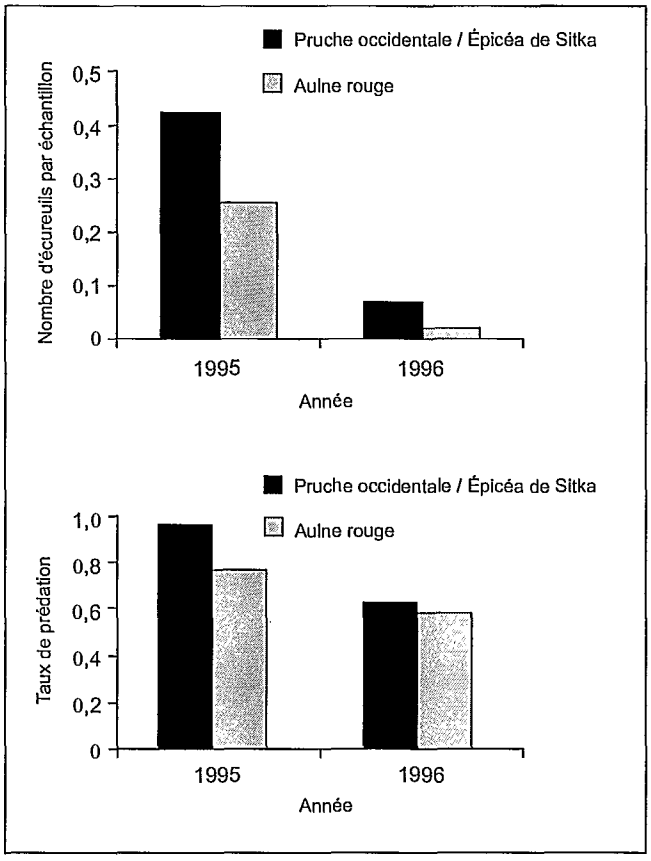
[a] Le taux moyen de survie des nids à 15 jours (s^{15}) varie entre 0,87 sur les îles où il n'y avait pas d'espèces introduites (catégorie I) à 0,82 sur les îles où il y avait des cerfs depuis plus de 50 ans (catégorie II) et à 0,59 sur les îles où il y avait des cerfs et des écureuils depuis plus de 50 ans (catégorie III). Diffs = différence dans les taux de survie quotidiens; χ^2 = valeur de khi carré dans l'analyse des contrastes; df = degré de liberté; P = valeur de probabilité donnée par l'analyse des contrastes;
SL = niveau de signification après correction de la signification statistique pour les tests multiples par la procédure de Bonferroni modifiée (Simes 1986); n.s. = non significatif. Les résultats ont été identiques pour les nids placés dans les arbustes.

dans les îles où il y avait des écureuils.

Sur les îles dépourvues d'écureuils, la prédation des nids augmentait parallèlement à la diminution de la couverture végétale, ce qui semble indiquer que la suppression de la végétation par le cerf accroît le risque de prédation par les prédateurs aviaires indigènes, qui utilisent des indices visuels. Sur ces îles, la prédation des nids était concentrée près de sources de nourriture prévisibles pour les principaux prédateurs indigènes, la Corneille d'Alaska *Corvus caurinus* et le Grand Corbeau *Corvus corax*, comme la zone intertidale où les Corvidés s'alimentent fréquemment (Godfrey 1986; Martin *et al.* 1995) ou autour de colonies d'oiseaux de mer qui nichent dans des terriers dans le tapis forestier. Les corneilles et les corbeaux à la recherche d'œufs, de jeunes ou d'adultes à capturer parcourent intensivement ces colonies.

Pour les oiseaux forestiers nichant dans des nids ouverts, le risque de prédation varie donc, dans ces forêts, en fonction de la composition de la communauté de prédateurs, du degré d'ouverture de l'habitat et de la disponibilité d'autres ressources alimentaires pour les prédateurs (graines d'épicéa pour les écureuils, oiseaux de mer pour les corneilles et les corbeaux).

Figure 3
Relation entre l'abondance des écureuils, le type d'habitat, l'année et la survie des nids artificiels sur l'île East Limestone. Haut : Variation du nombre moyen d'écureuils observés dans un échantillon de points d'écoute dans des peuplements forestiers dominés par la pruche occidentale *Tsuga heterophylla* et l'épicéa de Sitka, et dans des peuplements dominés par l'aulne rouge *Alnus rubra* en 1995 et en 1996 sur l'île East Limestone. Bas : Variation du taux de survie à 15 jours des nids artificiels placés sur le sol de forêts dominées par la pruche occidentale et l'épicéa de Sitka, ou par l'aulne rouge, en 1995 et en 1996 sur l'île East Limestone.



4. Conclusions

Nos résultats indiquent que l'introduction du cerf à queue noire a eu un effet négatif marqué sur la densité des populations de plusieurs espèces d'oiseaux forestiers, en particulier sur les espèces qui dépendent le plus du sous-bois. Cette diminution n'est pas compensée par l'augmentation des densités observées pour un petit nombre

d'espèces sur les îles où la colonisation par le cerf est la plus ancienne. Cette augmentation sur des îles intensément broutées peut être associée à des caractéristiques de l'habitat, par exemple des arbres plus gros et plus hauts sur les îles moins isolées, ou à la géographie des îles (superficie plus grande et isolement moindre) qui accroît la probabilité qu'elles abritent des espèces comme les pics (voir Martin *et al.* 1995). Les analyses du succès reproducteur et de la prédation des nids semblent indiquer que le cerf a un effet surtout par la réduction des ressources nécessaires à la reproduction des oiseaux forestiers, comme les sites de nidification ou les insectes. Cette interprétation découle de nos résultats sur l'impact du cerf sur la végétation du sous-bois (Stockton le présent volume) et les communautés d'insectes (Allombert et Martin le présent volume). La comparaison des ratios juvéniles sur adultes et de la prédation des nids suggère que, bien que la prédation des nids par les écureuils puisse être localement forte, elle ne semble pas être le facteur principal contrôlant la reproduction des oiseaux forestiers. Enfin, Martin et Daufresne (1999), Vila *et al.* (2002) et Martin et Baltzinger (2002) ont tous mentionné que la proportion d'épicéas devrait s'accroître dans ces forêts dans l'avenir. Ceci pourrait entraîner une augmentation de l'abondance des écureuils et, en conséquence, augmenter leur impact sur les oiseaux. Cette augmentation dépendra toutefois de l'âge que les épicéas pourront atteindre dans ces forêts de l'avenir.

L'introduction d'un grand herbivore dans les forêts de Haïda Gwaii révèle donc un réseau complexe d'interactions directes et indirectes entre les grands herbivores, les prédateurs des nids généralistes et les oiseaux forestiers. Elle permet aussi de montrer que la répartition, l'abondance et la diversité des oiseaux forestiers sont peut-être déterminées d'abord par des niveaux plus élevés de ressources dans des forêts structurellement diversifiées et seulement ensuite par la prédation des nids. Enfin, nos résultats fournissent une réponse aux ornithologues du continent qui se sont étonnés du faible niveau d'activité des oiseaux forestiers dans les forêts de Haïda Gwaii (K. Martin et T.E. Martin, comm. pers.). Le calme est probablement, comme leur sous-bois ouvert, une acquisition récente.

Remerciements

Nous remercions tous ceux qui ont contribué à la capture au filet japonais, en particulier Sylvie Blangy, Soline Blangy-Martin, Isabel Buttler, Sue Charest, Charlie Cornwallis, Joëlle Fournier, Colin French, Ian Fuhr, Janet Gray, Rob Kelly, Bev McBride, Tarmo Poldmaa, Barb et Keith Rowsell, Joanna Smith, Christophe Tourenq, Andrew Trant et Georges Yau. Un merci tout particulier au personnel et aux administrateurs de la Laskeek Bay Conservation Society. Janet Brown, Sylvie Blangy, Isabel Buttler, Lorraine Carson, Ginny Collins, Tanguy Daufresne, Joëlle Fournier, Colin French, Janet Gray, Kathy Heise, Rob Kelly, Sabine Mercier, Marcella Sneiders et Georges Yau ont aidé à trouver et à surveiller des nids naturels et artificiels. Sally Aitkin, Doug Burles, Alain Caizergues, Pat Declerc, Bob Elner, Terry et Charlotte Husband, Moira Lemon, Greg Martin, Kathy Martin, Tom Martin, Tarmo Poldmaa, Roger Pradel, Mark Salzl, Katie Sieving, Dan Simberloff, Gwenaël Vourc'h et Greg Wiggins ont fourni conseils et soutien logistique.

Documents cités

Allombert, S. 1999. Importance des interactions indirectes dans les écosystèmes : un exemple impliquant un cervidé et une communauté d'oiseaux. Thèse de maîtrise ès sciences, Université de Montpellier II, Montpellier, France.

Banfield, A.W.F. 1974. The mammals of Canada. National Museums of Canada et University of Toronto Press, Toronto, Ontario.

Bayne, E.M.; Hobson, K.A.; Fargey, P. 1997. Predation of artificial nests in relation to forest type: contrasting the use of quail and plasticine eggs. Ecography 20: 233-239.

Bibby, C.J. 1992. Bird census techniques. Academic Press, Londres, R.-U.

Bowman, G.B.; Harris, L.D. 1980. Effect of habitat heterogeneity on ground nest depredation. J. Wildl. Manage. 44: 806-813.

Casey, D.; Hein, D. 1983. Effects of heavy browsing on a bird community in a deciduous forest. J. Wildl. Manage. 47: 829-836.

Darveau, L.B.; Huot, J.; Mélancon, E.; DeBellefeuille, S. 1997. Forestry practices and the risk of nest predation in a boreal coniferous forest. Ecol. Appl. 7: 572-580.

deCalesta, D.S. 1994. Effect of white-tailed deer on songbirds within managed forests in Pennsylvania. J. Wildl. Manage. 58: 711-718.

DeGraaf, R.M.; Healy, W.M.; Brooks, R.T. 1991. Effects of thinning and deer browsing on breeding birds in New England oak woodlands. For. Ecol. Manage. 41: 179-191.

Ehrlich, P.R.; Dobkin, D.S.; Wheye, D. 1988. The birder's handbook: a field guide to the natural history of North American birds. Simon and Schuster, New York.

Evans Mack, D.; Young, W. 2000. Swainson's Thrush (*Catharus ustulatus*). *In* A. Poole et F. Gill (sous la dir. de), The birds of North America, No. 540. The Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Philadelphie, Pennsylvanie.

Fuller, R.J. 2001. Responses of woodland birds to increasing numbers of deer: a review of evidence and mechanisms. Forestry 74: 289-298.

Gaston, A.J.; Martin, J.-L.; Allombert, S. 2005. Oceanography affects breeding biology for the terrestrial avifauna of a temperate coastal rainforest. Avian Conservation and Ecology 1:4 [online] URL: http://www.ace-eco.org/vol1/iss1/art4.

George, T.L. 2000. Varied Thrush (*Ixoreus naevius*). *In* A. Poole et F. Gill (sous la dir. de), The birds of North America, No. 541. The Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Philadelphie, Pennsylvanie.

Godfrey, W.E. 1986. Les oiseaux du Canada. Musées nationaux du Canada et University of Toronto Press, Toronto, Ontario.

Gurnell, J. 1983. Squirrel numbers and the abundance of tree seeds. Mammal Rev. 13: 133-148.

Hines, J.E.; Sauer, J.R. 1989. Program CONTRAST — a general program for the analysis of several survival or recovery rate estimates. Fish and Wildlife Service, U.S. Department of the Interior, Washington, D.C.

Jones, P.W.; Donovan, T.M. 1996. Hermit Thrush (*Catharus guttatus*). *In* A. Poole et F. Gill (sous la dir. de), The birds of North America, No. 261. The Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Philadelphie, Pennsylvanie.

MacArthur, R.H.; MacArthur, J.W. 1961. On bird species diversity. Ecology 42: 594-598.

MacArthur, R.H.; Wilson, E.O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

MacArthur, R.H.; MacArthur, J.W.; Peer, J. 1962. On bird species diversity. II. Prediction of bird census from habitat measurements. Am. Nat. 96: 167-174.

Martin, J.-L.; Baltzinger, C. 2002. Interaction among deer browsing, hunting, and tree regeneration. Rev. can. rech. for. 32: 1254-1264.

Martin, J.-L.; Daufresne, T. 1999. Introduced species and their impacts on the forest ecosystem of Haida Gwaii. Pages 69-85 *in* G.G. Wiggins (sous la dir. de), Proceedings of the cedar symposium: growing western redcedar and yellow-cypress on the Queen Charlotte Islands/Haida Gwaii. B.C. Ministry of Forests / Canada British Columbia South Moresby Forest Replacement Account, Victoria, C.-B.

Martin, J.-L.; Joron, M. 2003. Nest predation in forest birds: influence of predator type and predator's habitat quality. Oikos 102: 641-653.

Martin, J.-L.; Gaston, A.J.; Hitier, S. 1995. The effect of island size and isolation on old growth forest habitat and bird diversity in Gwaii Haanas, Queen Charlotte Islands, Canada. Oikos 72: 115-131.

Martin, T.E.; Roper, J.J. 1988. Nest predation and nest-site selection of a western population of the Hermit Thrush. Condor 90: 51-57.

McShea, W.J.; Rappole, J.R. 1997. Herbivores and the ecology of forest understory birds. Pages 298-309 *in* W.J. McShea, H.B. Underwood et J.H. Rappole (sous la dir. de), The science of overabundance: deer ecology and population management. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

McShea, W.J.; Rappole, J.H. 2000. Managing the abundance and diversity of breeding bird populations through manipulation of deer populations. Conserv. Biol. 14: 1161-1170.

Miller, T.E.; Travis, J. 1996. The evolutionary role of indirect effects in communities. Ecology 77: 1329-1335.

Morse, D.H. 1972. Habitat differences of Swainson's and Hermit thrushes. Wilson Bull. 84: 206-208.

Pyle, P. 1997. Identification guide to North American birds. Part 1. Slate Creek Press, Bolinas, Californie.

Rusch, D.A.; Reeder, W.G. 1978. Population ecology of Alberta red squirrels. Ecology 59: 400-420.

Schmitz, O.J.; Sinclair, A.R.E. 1997. Rethinking the role of deer in forest ecosystem dynamics. Pages 201-223 *in* W.J. McShea, H.B. Underwood et J.H. Rappole (sous la dir. de), The science of overabundance: deer ecology and population management. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

Sealey, S.G. 1974. Ecological segregation of Swainson's and Hermit thrushes on Langara Island, British Columbia. Condor 76: 350-351.

Sieving, K.; Willson, M.F. 1998. Nest predation and avian species diversity in northwestern forest understory. Ecology 79: 2391-2402.

Simes, R.J. 1986. An improved Bonferroni procedure for multiple tests of significance. Biometrika 73: 751-754.

Sipura, M. 1999. Tritrophic interactions: willows, herbivorous insects and insectivorous birds. Oecologia 121: 537-545.

Strauss, S.Y. 1991. Indirect effects in community ecology: their definition, study and importance. Trends Ecol. Evol. 6: 206-210.

Vila, B.; Vourc'h, G.; Martin, J.-L.; Guibal, F. 2002. Is escaping deer browse just a matter of time in *Picea sitchensis*? A chemical and dendroecological approach. Trees Struct. Funct. 16: 488-496.

Restauration : Potentiel et défis



Légende : Trois paires d'images des mêmes sites, avant et huit ans après le contrôle des cerfs, sur l'Île Reef
Crédit photographique : RGIS, Jean-Louis Martin

Réduction du nombre de cerfs sur les îles de Reef et SGang Gwaay : progrès, résultats et modifications de la végétation

Anthony J. Gaston, Sean Sharpe, Stephen A. Stockton, Todd Golumbia et Jean-Louis Martin

Résumé

Pour comprendre les effets d'une réduction du nombre de cerfs sur la végétation, nous avons éliminé des cerfs et suivi le rétablissement de la végétation sur les îles Reef et SGang Gwaay, dans l'archipel de Haïda Gwaii (îles de la Reine-Charlotte, Colombie-Britannique). Ces deux îles ont été choisies parce qu'elles sont parmi les plus isolées de l'archipel et que le potentiel de recolonisation y est de ce fait plus faible. Les populations initiales de cerfs ont été estimées à moins de 90 individus pour Reef et à moins de 50 pour SGang Gwaay. Ces îles sont accidentées et offrent aux cerfs de nombreuses possibilités pour se cacher ou s'échapper. Nous avons essayé plusieurs méthodes de réduction des populations dont les appâts, la chasse et les colliers émetteurs auto-appliqués. La chasse par des chasseurs connaissant le terrain est la méthode qui a donné les meilleurs résultats. De l'automne 1997 à l'automne 2003, 85 cerfs ont été abattus sur Reef (>75 % tués la première année) et 59 sur SGang Gwaay (>80 % tués la première année). Le ratio mâles-femelles des cerfs tués sur SGang Gwaay pendant la campagne de chasse initiale était fortement biaisé en faveur des biches (3:1), mais il n'était pas significativement différent de 1:1 sur Reef. Sur Reef et sur SGang Gwaay, seules 36 % et 28 % respectivement des femelles étaient gravides ou présentaient des signes de lactation. La prévalence des maladies et des parasites était exceptionnellement basse, et les malformations morphologiques visibles étaient très limitées. Nous avons par contre observé des signes de stress nutritionnel. Les mâles étaient en règle générale en moins bonne condition que les femelles. En 2001, le nombre de cerfs restant sur Reef était estimé à cinq et il y en avait peut-être quelques-uns de plus sur SGang Gwaay.

Nous avons suivi les modifications de la végétation en consignant la présence des espèces et en mesurant leur recouvrement par strate de hauteur dans des placettes situées à l'intérieur de la forêt et en lisière le long du rivage. Entre 1997 et 2001, le recouvrement de la végétation avait augmenté dans toutes les strates se trouvant sous la ligne d'abroutissement, dans les placettes de lisière comme dans celles de l'intérieur. L'effet a été plus grand dans les strates inférieures que dans les autres. Sur Reef, la plus grande augmentation relative s'est produite pour l'airelle rouge *Vaccinium parvifolium*, la menziézie ferrugineuse *Menziesia ferruginea* et la gaulthérie Shallon *Gaultheria shallon*, qui toutes étaient encore présentes au départ sur la plus grande partie de l'île sous forme d'arbustes arrivés à maturité. La richesse en espèces sur Reef est passée de 17 à 24 dans les placettes de l'intérieur et de 29 à 43 dans les placettes du rivage. Aucune nouvelle espèce n'a été observée dans les placettes de 3,6 m à SGang Gwaay, mais le nombre moyen d'espèces par placette est passé de 3 à 4 pour les placettes de l'intérieur et de 4 à 9 pour les placettes littorales. Les espèces exotiques ont soit maintenu leur nombre (chardon *Cirsium* spp.) ou soit ont diminué (grande ortie *Urtica dioica*). Bien que le rythme de l'expansion de la pruche occidentale *Tsuga heterophylla* et de l'épicéa de Sitka *Picea sitchensis*, qui dominaient dans le sous-bois à l'origine de l'expérience, ait été plus lent que celui des arbustes à feuilles caduques, leur abondance pourrait les amener à évincer bientôt les concurrents, et peut-être à renverser la tendance actuelle d'augmentation de la biodiversité. Le processus de rétablissement de la végétation ne fait que commencer, et il est impossible de déterminer quelle forme auront les communautés végétales de l'intérieur si l'abroutissement par le cerf reste limité. Nous demandons instamment que les expériences conduites sur Reef et SGang Gwaay se poursuivent, pour permettre à la végétation de reprendre sa configuration en l'absence de cerfs. Pour cela, il faudra procéder à des abattages à intervalles réguliers pour empêcher un retour rapide aux niveaux de population antérieurs.

1. Introduction

Les profonds bouleversements subis par la végétation de presque toutes les îles de l'archipel de Haïda Gwaii (îles de la Reine-Charlotte, Colombie-Britannique) du fait de l'abroutissement des plantes par le cerf à queue noire de Sitka *Odocoileus hemionus sitkensis* (Pojar 1999; articles du présent volume), rendent malaisé une reconstitution de ce qui était la flore d'avant l'introduction du cerf et difficile toute prédiction sur ce que pourrait être la trajectoire de son rétablissement si les populations de cerfs étaient réduites ou exterminées.

Pour étudier la possibilité d'utiliser le tir comme un outil de gestion et comprendre la réponse de la végétation à l'élimination du cerf, le Groupe de recherche sur les espèces introduites a tenté d'éliminer les cerfs, ou tout au moins

d'en réduire le nombre de façon draconienne, sur deux îles : Reef, dans la baie de Laskeek, et SGang Gwaay, près de l'extrémité méridionale de Gwaii Haanas. À long terme, cette expérience pourrait aussi nous renseigner sur la réponse des populations des oiseaux forestiers à une réduction des populations de cerfs et protéger des ressources culturelles et biologiques. Les tirs ont été effectués sous couvert d'un permis du ministère de la Protection de l'eau, des terres et de l'air de la C.-B.

Les îles Reef et SGang Gwaay représentent, respectivement, la côte est, relativement sèche, et la côte ouest, très humide et très exposée, de l'archipel. Nous les avons choisies en raison de leur isolement, en supposant que l'immigration des cerfs y serait, dans l'avenir, limitée (mais voir Reimchen *et al.* le présent volume). Toutes deux sont suffisamment grandes pour que l'on y trouve un intérieur constitué de forêt primaire typique, et toutes deux présentaient des signes d'abroutissement intensif. Le cerf a colonisé Reef au moins 40 ans avant le début de l'expérience (Vila et Martin le présent volume) et était présent sur SGang Gwaay depuis au moins 45 ans (Golumbia *et al.* le présent volume).

Nous avons tiré profit de l'abattage d'animaux pour recueillir des renseignements sur la biologie, l'état corporel et la morphométrie de populations de cerfs à queue noire de Sitka confinées sur des îles. Nous avons comparé la végétation des îles où l'abattage a eu lieu à celle d'îles témoins ainsi qu'à celle des petites îles utilisées par Stockton (le présent volume). Nous avons analysé les modifications de la végétation qui ont suivi la réduction du nombre de cerfs et nous nous en sommes servi pour spéculer sur sa trajectoire future en l'absence de cerfs.

2. Méthodes

2.1 Sites d'étude

Le terrain des deux îles est accidenté et offre aux cerfs beaucoup d'endroits où se cacher et s'échapper. Parce que ces îles sont relativement isolées des populations sources les plus proches, nous avons supposé que le potentiel de recolonisation était faible (mais voir Reimchen *et al.* le présent volume). Il n'y a pas d'écureuils introduits sur ces deux îles.

La végétation de Reef et de SGang Gwaay est formée de trois grandes associations : 1) un peuplement mûr de pruches occidentales *Tsuga heterophylla*/épicéas de Sitka *Picea sitchensis*, dans lequel sont éparpillés des thuyas géants *Thuja plicata*. Le sous-bois y est ouvert, à l'exception de quelques airelles rouges *Vaccinium parvifolium* et des menziézies ferrugineuses *Menziesia ferruginea* matures éparpillées ça et là et de petites superficies de régénération d'épicéa ou de pruche; 2) un peuplement mûr similaire, mais dont la végétation dense du sous-bois est composé de gaultheries Shallon *Gaultheria shallon*; et 3) une forêt ouverte, surtout d'épicéas, ayant un tapis végétal dense constitué de tussocks de *Calamagrostis nutkaensis*.

2.1.1 Reef

Reef (figure 1) se trouve à 6 km du point le plus proche de l'île Louise, qui est séparée de l'île Moresby par un chenal artificiel de moins de 100 m de large à l'endroit où il est le plus étroit. L'île Louise est le point d'origine le plus probable pour les cerfs ayant colonisé Reef.

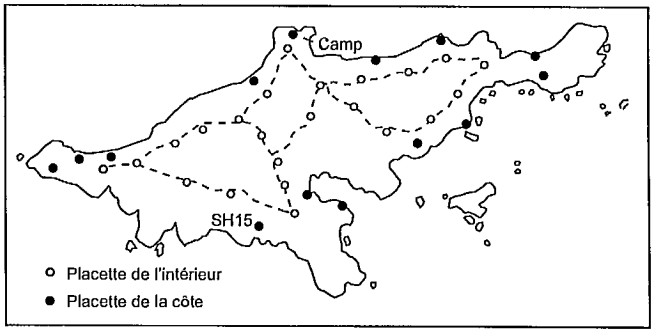
D'une superficie de 249 ha, l'île atteint une altitude maximale de 150 m. Elle s'élève en pente raide depuis la côte nord jusqu'à une ligne de crête qui la traverse à peu près d'est en ouest dans le sens de la longueur. Au centre de l'île, cette crête s'élargit en un plateau découpé. Plusieurs cours d'eau importants se déversent tous dans deux grandes anses sur la côte sud. Les abords de ces anses sont en général moins abruptes que la côte nord, mais la côte sud-ouest est très escarpée et bordée de falaises découpées par de profondes gorges. Plusieurs pitons isolés sont plus ou moins coupés de l'île principale.

L'association 1 occupe presque toutes les parties de Reef qui sont orientées au nord, ainsi que de grandes zones sur le plateau intérieur. L'association 2 se développe dans les secteurs orientés au sud soit sur une partie du plateau intérieur, soit sur des pentes raides au couvert forestier clairsemé. L'association 3 est surtout présente sur les crêtes et les promontoires exposés, particulièrement aux extrémités est et ouest de l'île.

Bien qu'il n'y ait pas eu d'exploitation forestière commerciale sur l'île, des perturbations se sont produites dans plusieurs secteurs au cours du siècle dernier. Aux alentours de l'anse du Camp, sur le côté nord de l'île, une superficie d'à peu près 0,3 ha couverte d'un peuplement équienne d'épicéas d'environ 40 ans marque probablement le site d'une ancienne parcelle cultivée (Guujaw, comm. pers.), ce qui pourrait expliquer la présence de pommes de terre *Solanum tuberosum* sur l'île.

Sur les versants nord du chaînon principal, vers l'extrémité est de l'île, un peuplement équienne d'épicéas âgés peut-être de 50 à 60 ans occupe plusieurs hectares. Il semble que cette région ait brûlé à un certain moment. Au centre de l'île, jusqu'au-dessus de l'anse du Camp et du côté sud de la crête principale, s'étend un peuplement de grandes pruches non encore mature qui est parsemé de très gros épicéas, pour la plupart dans un état de sénescence avancé. La pruche a de toute évidence remplacé l'épicéa dans cette zone au cours des derniers siècles.

Figure 1
Carte de l'île Reef, montrant la position des sentiers et des placettes permanentes de suivi de la végétation. SH15 est la placette de la côte qui n'est pas abroutie par le cerf.



Dans toutes les principales anses de la côte sud de grandes quantités de bois flotté se sont accumulées au-dessus de la limite des marées et forment une barrière pouvant avoir 10 m de large entre la plage et la forêt. Ces accumulations, faites surtout de rondins, recouvrent de nombreuses zones qui, sans elles, seraient occupées par des grèves instables composées de galets ou de gravier. Ces barricades de billes limitent peut-être l'implantation de certaines communautés pionnières, tout en protégeant contre l'abroutissement des fleurs et des arbustes enracinés au sein des enchevêtrements de bois.

2.1.2 SGang Gwaay

L'île principale de SGang Gwaay (figure 2) couvre une superficie de 135 ha, 17 petites îles et plusieurs récifs et îlots rocheux portent la superficie totale à plus de 170 ha. L'altitude ne dépasse pas 30 m au-dessus du niveau de la mer. SGang Gwaay se trouve à 1,5 km environ de l'île Moresby (cap Louscoone), source probable de colonisation par le cerf. L'île principale est recouverte d'une forêt dominée par les thuyas et les pruches et bordée d'une forêt côtière d'épicéas. L'île est également reconnue comme un site du patrimoine mondial et il s'y trouve des ressources culturelles considérables que ce soit à l'emplacement de l'ancien village ou ailleurs sur cette île au terrain accidenté.

L'association 1 couvre presque tout l'intérieur de SGang Gwaay. La plus grande partie du terrain est vallonnée. Les peuplements de thuyas géants occupent les terrains les plus élevés, et les épicéas et la pruche occidentale occupent les vallées. L'association 2 pousse dans les ravines côtières septentrionales et méridionales, où le couvert est moins dense. L'association 3 est observée surtout sur les crêtes et les promontoires exposés tout le long de la côte, mais en particulier à l'ouest. Il y a le long des côtes nord et ouest plusieurs zones de chablis où un peuplement dense d'épicéas de Sitka est en voie de régénération.

La forêt de l'île n'a jamais été exploitée commercialement, mais la moitié orientale de l'île est occupée par une forêt de seconde venue là où les résidents du village avaient déboisé et ramassé le bois. Le site du village de Ninstints se trouve à mi-chemin le long de la côte est de l'île. On y trouve d'importants vestiges de maisons et de mas totémiques, et des restes de zones cultivées. La maison des gardiens haïdas se dresse au nord du village et, à l'extrémité nord-est de l'île, une petite lagune sert de mouillage pour les bateaux. Une bonne partie de l'île est extrêmement accidentée, avec des rives rocheuses et de petites plages de matériaux grossiers. Il y a de nombreux affleurements rocheux bien en deçà de la ligne actuelle des arbres, témoignage de côtes relictuelles.

2.2 Contrôle des cerfs

Lors de la première campagne de contrôle des cerfs, nous avons essayé d'attirer des animaux dans des lieux précis à l'aide d'appâts placés à l'avance et composés de divers aliments, comme du grain, des pommes et de la matière végétale fraîche. Certains cerfs ont visité ces sites, mais il n'y a pas eu de concentration importante d'animaux, et les coûts en temps et en ressource ainsi que les perturbations associées à l'installation des appâts ont été considérés plus élevés que les bénéfices qui en étaient retirés. L'essentiel de l'effort a consisté à organiser une série de parties de chasse dans lesquelles des groupes de chasseurs ont quadrillé des sections de l'île pour repousser les cerfs vers des zones restreintes. Les cerfs interceptés étaient abattus. Durant les chasses d'été ou d'automne, les chasseurs ont aussi tenté d'utiliser les cris de détresse des faons, l'appel des biches et le bruit d'entrechoquement des bois pour attirer les cerfs. Des opérations de contrôle similaires ont été répétées une ou deux fois chaque année permettant d'abattre un nombre limité d'animaux. Devant la diminution de l'efficacité des opérations de chasse, nous avons aussi tenté d'utiliser des colliers émetteurs auto-appliqués (émetteur VHF fixé à une boucle de ligne de pêche au flétan et placé sur un sentier de cerfs comme on le ferait d'un collet). L'idée était d'utiliser un cerf muni d'un collier pour suivre de petits groupes de cerfs, surtout pendant le rut. Comme il n'y a pas d'autres gros mammifères dans les sites d'étude, il était impossible que des espèces non ciblées déclenchent ces collets. Nous avons également fait une utilisation très limitée de collets à ressort mortels placés dans un nombre réduit de localités où le cerf pouvait être pris au piège et tué rapidement par rupture du cou. Il s'agissait d'évaluer le potentiel de cette méthode au cas où un consensus se dégagerait autour de son utilisation en vue de limiter les effectifs de cerfs si les ressources devenaient insuffisantes pour recourir à la chasse.

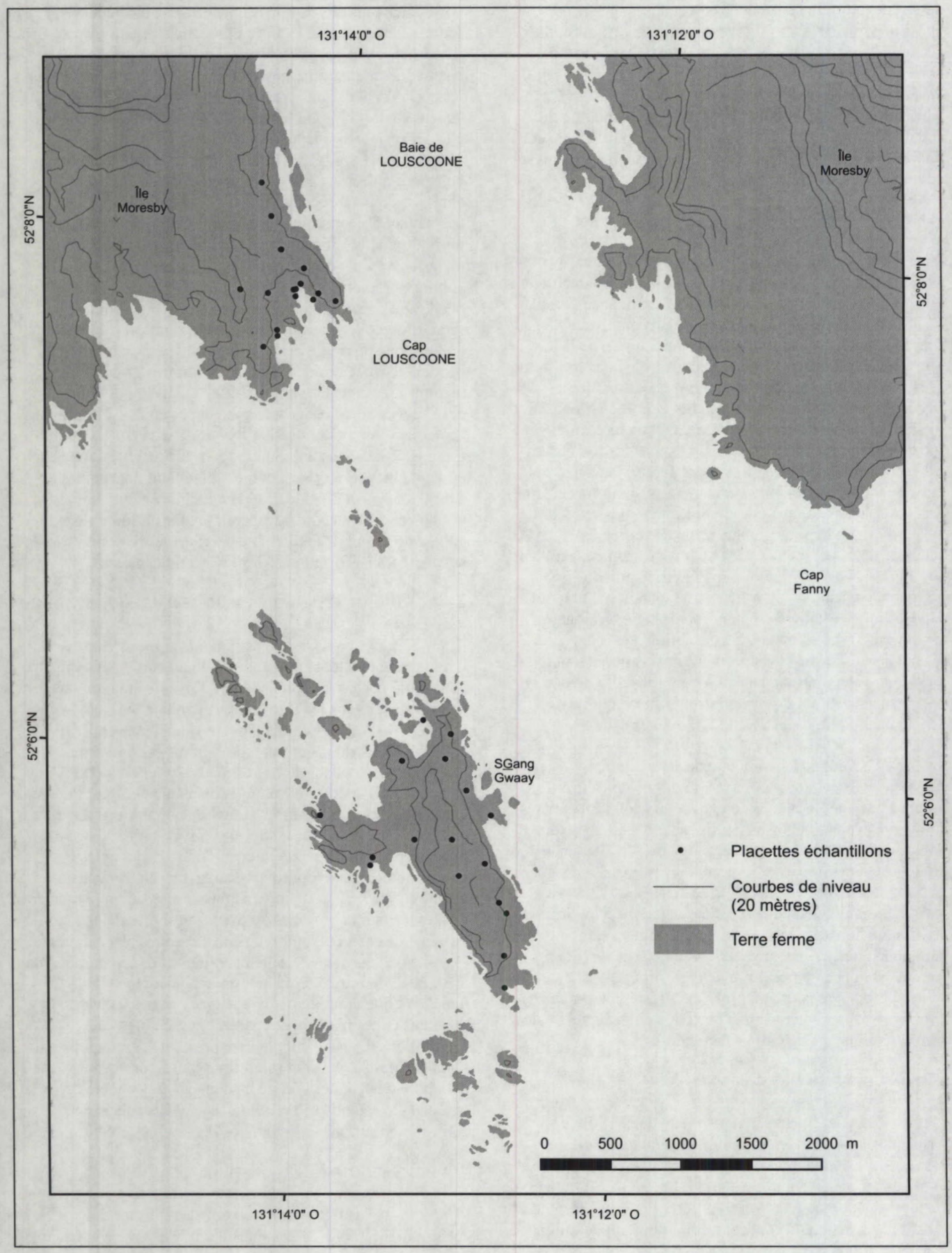
2.3 Biologie du cerf et utilisation de la viande

Nous avons consigné le poids et mesuré la longueur de la tête, la longueur totale du corps, la longueur de la patte postérieure, la hauteur à l'épaule et la longueur de l'oreille de tous les cerfs abattus pendant les chasses initiales. Nous avons également consigné le sexe, l'état corporel, l'état du pis et l'état de l'utérus et des ovaires. Un indice subjectif allant de 1 (très mauvais état) à 5 (excellent état corporel) était utilisé pour estimer l'état corporel moyen des cerfs. Des indicateurs comme l'épaisseur du gras sur le dos, l'épaisseur du gras autour des organes internes et la présence visible de la colonne vertébrale et des côtes ont servi à noter l'état corporel des carcasses. Nous avons estimé les taux de gestation en nous basant, selon le moment de l'année, sur la présence de fœtus, de signes de lactation ou l'état des ovaires (embryons ou cicatrices placentaires récentes). Nous avons vérifié et recueilli des échantillons de gras rénal, de rein, de foie, de rumen, de contenu de la bouche et d'excréments. Lorsqu'il y avait des parasites, des maladies et des malformations, ils ont été notés. Des échantillons de tissus supplémentaires ont été recueillis pour l'analyse des ADN microsatellites. Nous avons prélevé une dent pour déterminer l'âge. Les cerfs abattus ont été dépecés et la viande a été distribuée par des services sociaux ou consommée sur place pendant les opérations de contrôle.

2.4 Suivi de la végétation

Sur Reef, la végétation du sous-bois a été échantillonnée dans 23 placettes d'étude espacées avec un

Figure 2
Carte de SGang Gwaay, montrant la position des sentiers et des placettes permanentes de suivi de la végétation



intervalle de plus de 200 m, et situées à 100 ou 200 m à l'intérieur des terres, le long d'un sentier faisant une boucle autour de l'île (figure 1). Ces stations avaient été établies pour les recensements d'oiseaux forestiers (Martin *et al.* 1995). Une deuxième série de 15 placettes (placettes littorales) a été établie à 15 m à l'intérieur des terres en partant de la limite de la végétation du côté de la mer; ces placettes ont été distribuées autour de l'île de manière à ce que différents types de côtes (gravier, galets, rochers), d'orientations et d'expositions, soient représentés. Une placette (15, « vallée cachée ») était située dans une petite anse isolée du reste de l'île par des falaises abruptes et ne présentait aucun signe d'abroutissement par le cerf. Sa végétation est probablement représentative de celle qui était caractéristique de ces anses avant l'arrivée du cerf.

Sur SGang Gwaay, 12 placettes ont été établies dans le sous-bois et 5 sur le littoral (figure 2), de manière là aussi à représenter l'éventail des habitats présents sur l'île, la contrainte principale étant la superficie limitée de forêt non côtière pour les placettes d'intérieur. Toutes les placettes ont été établies sur l'île principale. Les mêmes placettes ont été utilisées pour le dénombrement des oiseaux par points d'écoute dans le cadre du suivi à long terme des populations d'oiseaux forestiers.

Chacune des placettes de végétation était circulaire et marquée par un piquet central. Les placettes de végétation de l'intérieur avaient 25 m de rayon, et celles du littoral 10 m. Dans chacune des placettes de l'intérieur, deux sous-placettes de 3,6 m de rayon ont été installées à 10 m au nord et 10 m au sud du poteau central et marquées à l'aide de piquets permanents. Pour les placettes du littoral, une seule sous-placette de 3,6 m a été centrée sur le même poteau que la placette de 10 m. Dans chacune des sous-placettes de 3,6 m, le relevé détaillé de la régénération des plantules a été effectué dans un rayon d'un mètre autour du piquet central.

Pour chacune des placettes, une liste des espèces a été compilée par au moins deux (et dans certains cas trois ou quatre) observateurs examinant toute la superficie pendant environ dix minutes (plus longtemps si la végétation était dense). Les espèces ont été identifiées à l'aide de Pojar et MacKinnon (1994) et de Hitchcock et Cronquist (1991). Des spécimens de référence de toutes les espèces ont été préservés et vérifiés par comparaison avec les collections maintenues par Agriculture et Agroalimentaire Canada.

Le couvert forestier, le couvert arbustif et le tapis végétal ont été estimés par strate (voir Stockton le présent volume). Dans chacune des sous-placettes de 3,6 m, le recouvrement par strate a été consignée pour chacune des espèces. De plus le recouvrement au sol a été estimé par catégories (rochers, litière, bois [>2,5 cm de diamètre], mousse, eau, sol nu). Les estimations du recouvrement des espèces végétales dans les sous-placettes a été utilisé pour compiler la liste des espèces présentes dans chacune des placettes.

La végétation a commencé à être suivie en mai 1997 et des données ont été récoltées pour toutes les placettes en juin et en juillet, avant le début des premières chasses en septembre de cette année-là. Ces suivis ont été répétés chaque année entre 1997 et 2001, à chaque fois de juin à mi-juillet). Les espèces supplémentaires observées à l'extérieur des placettes d'échantillonnage ont aussi été notées, mais l'effort n'a pas été le même dans tous les types d'habitats. Sur Reef, nous avons consenti un effort particulier pour inventorier les plantes des falaises et des pitons isolés qui pouvaient servir de refuge à des plantes vulnérables au cerf.

2.5 Sites témoins

Pour contrôler les effets d'éventuels changements en cours dans la végétation de l'archipel dans son ensemble, nous avons choisi des sites témoins afin de comparer leur évolution avec ce que nous observions sur Reef et SGang Gwaay. Ces sites témoins ont été choisis en raison de la similitude du type forestier, de la superficie et de la topographie. Les îles Kunga et East Limestone ont été choisies comme témoins pour Reef. Kunga, à l'extrémité sud de la baie de Laskeek, est plus grande (395 ha) et plus haute (420 m) que Reef, mais sa pente est similaire. L'île East Limestone (41 ha) est plus petite que Reef et plus basse (maximum 50 m). Les trois îles se trouvent dans la zone d'ombre des précipitations créée par les îles Louise et Moresby avoisinantes, ce qui les rend un peu plus sèches que la plus grande partie de l'archipel. Nous avons installé 20 placettes de végétation dans l'intérieur et 10 placettes sur le littoral de Kunga, et 10 placettes dans l'intérieur et 9 sur le littoral de East Limestone. Le suivi de la végétation dans ces sites a été effectué en utilisant les mêmes méthodes que sur les îles manipulées.

En l'absence d'îles voisines similaires comparables à SGang Gwaay, nous avons choisi le point le plus près sur l'île Moresby (cap Louscoone). Bien que semblable à SGang Gwaay pour ce qui est de la plupart des aspects biophysiques, cette région semble avoir été moins intensément broutée. Sur le cap Louscoone, nous avons choisi 10 placettes dans l'intérieur et 5 sur le littoral et effectué des mesures semblables à celles des îles du traitement. Par suite de contraintes logistiques et de temps, les mesures initiales à Louscoone n'ont été effectuées qu'en 1998.

Les résultats obtenus sur la similarité et la richesse en espèces ont été comparés à ceux que Stockton (le présent volume) a obtenus pour les petites îles de la baie de Laskeek où il n'y avait pas de cerfs (îles Low, South Low et Lost). Sur ces îles les méthodes d'échantillonnage ont été identiques à celles qui ont été décrites pour les îles ou les populations de cerfs ont été réduites.

2.6 Analyse

Pour présenter une vue d'ensemble des changements qui se sont produits dans la végétation depuis le début du contrôle des cerfs, nous nous sommes appuyés sur les données des sous-placettes de 3,6 m dont l'étude a été plus intensive que celles des placettes de 10 m et de 25 m. Nous nous sommes surtout focalisés sur l'analyse des changements de recouvrement et de richesse en espèces dans les différentes strates de végétation. Les augmentations du recouvrement ont été calculées de la façon suivante :

Augmentation du recouvrement = $[(C_{2001} / C_{1997}) - 1] \cdot 100$ %

où C = recouvrement moyen (pourcentage de la superficie de la placette) d'une espèce donnée dans une strate donnée sur une île donnée, sur l'ensemble des placettes.

Les valeurs du recouvrement étant exprimées en pourcentage de la superficie totale, la possibilité d'augmentation est de toute évidence plus grande pour les espèces qui au départ n'occupaient qu'une petite portion de la superficie totale que pour celles qui couvraient alors la plus grande partie de la placette. Par exemple, le recouvrement d'une plante qui au début ne couvrait que 1 % de la superficie et qui en couvre ensuite 5 % connaît une augmentation de 400 %, alors qu'une plante qui couvrait 50 % de la superficie au départ ne pourra jamais augmenter de plus de 100 %, même si elle présente un gain de superficie bien plus grand que la première.

Parce que la diversité en espèces et la proportion de couvert dans les différentes strates de végétation diffèrent considérablement entre les placettes de l'intérieur et celles du littoral, nous avons analysé ces types de placettes séparément. Bien que les suivis aient été réalisés chaque année, de nombreuses comparaisons ne présentent ici que les données de 1997 et de 2001. La réduction des populations de cerfs ayant été progressive sur les deux îles l'abroutissement a continué d'être relativement important tout au long de 1998 et ceci contribue à rendre imprécise la date à laquelle les effets de l'abroutissement ont cessé.

3. Résultats

Les premiers tirs de cerfs sur Reef, au cours desquels 49 cerfs ont été tués, ont eu lieu du 28 septembre au 3 octobre 1997. Sur SGang Gwaay, 19 cerfs ont été tués pendant la première opération, qui a eu lieu du 4 au 10 février 1998. Sur Reef, 73 animaux ont été tués au cours de quatre chasses étalées entre septembre 1997 et février 1999 (par conséquent, une saison de reproduction). Par la suite, un (juillet 1999), cinq (juin 2000), deux (octobre 2001), deux (février 2002 par collets mortels) et deux (août 2003) animaux ont été tués. En octobre 2003, les activités de chasse avaient entraîné la mort de 85 cerfs sur l'île Reef (37 mâles, 38 biches, 10 indéterminés). Sur SGang Gwaay, 48 cerfs ont été tués au cours de deux chasses en 1998 (12 mâles, 32 biches, 4 indéterminés). Onze autres animaux (7 mâles, 4 femelles) ont été tués en septembre 2003, pour un total de 59 cerfs. Le ratio mâles-femelles des cerfs tués pendant les premières chasses était fortement biaisé en faveur des biches (3:1) sur SGang Gwaay, mais n'était pas significativement différent de 1:1 pour les cerfs tués sur l'île Reef.

À l'été 2001, l'abroutissement avait pour ainsi dire été supprimé sur ces îles et, selon nos estimations, il restait moins de cinq cerfs sur Reef et peut-être un peu plus sur SGang Gwaay.

3.1 Biologie du cerf

Les taux de gestation des femelles étaient extrêmement faibles. Sur Reef, 36 % seulement (10/28) étaient gravides ou avaient récemment eu un faon, et un seul cas de jumeaux possible a été observé. Sur SGang Gwaay, 28 % seulement (8/29) des femelles étaient gravides ou avaient un faon.

D'après l'évaluation des carcasses, la fréquence des parasites et des maladies était très faible. Sur Reef, un seul animal avait des parasites externes évidents, six avaient des nodules péritonéaux fibreux, quatre des lésions au foie, deux des nodules pulmonaires calcifiés, deux des testicules monorchides et deux des testicules dimorphes. Sur SGang Gwaay, un seul cerf avait des parasites externes, et deux avaient des lésions au foie.

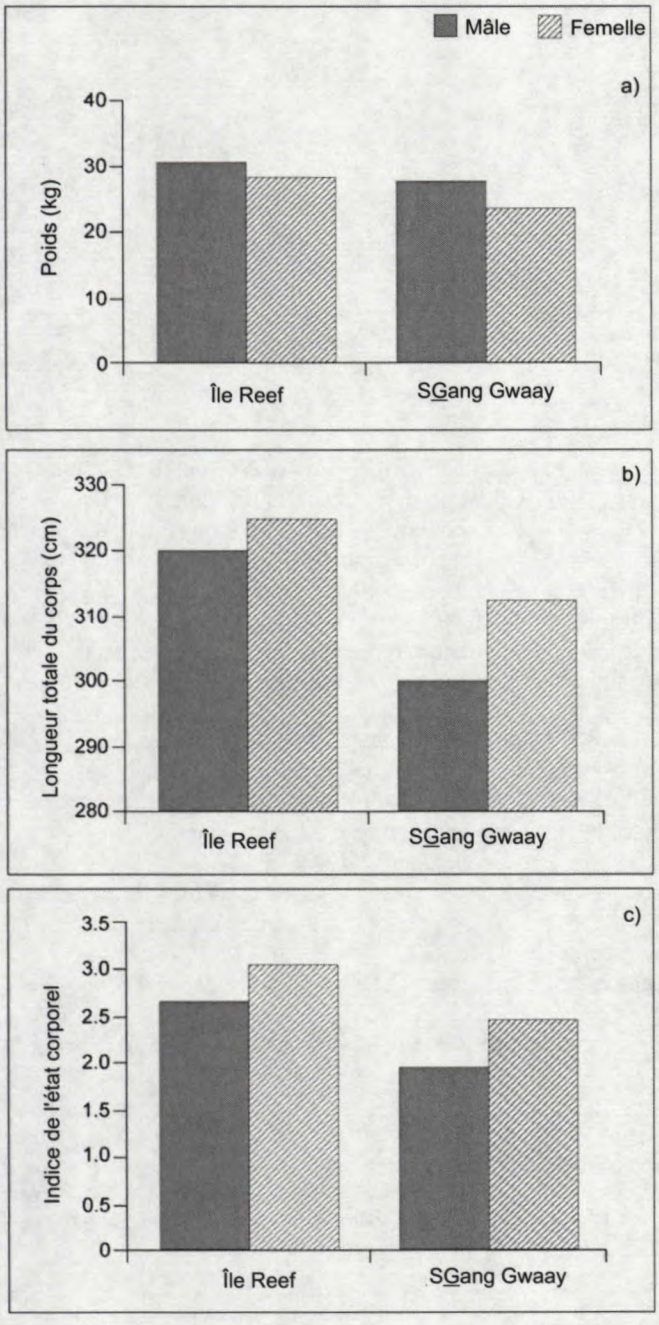
Le poids moyen des cerfs ne différait pas de façon significative, mais les biches de SGang Gwaay étaient moins lourdes en moyenne que celles de Reef et que les mâles des deux îles (figure 3a). Les mesures de la longueur totale indiquent que les mâles et les biches tués sur SGang Gwaay étaient plus petits que ceux de l'île Reef (figure 3b). En règle générale, les biches semblent avoir obtenu une meilleure note que les mâles pour l'état corporel, et les mâles de SGang Gwaay étaient en bien plus mauvais état corporel que les femelles. En moyenne, les cerfs de SGang Gwaay étaient en plus mauvais état corporel que les cerfs de Reef (figure 3c).

3.2 Richesse en espèces et similarités de la flore

Nous avons identifié 135 espèces de plantes vasculaires sur Reef, sur les 164 au total enregistrées pour l'ensemble des îles de la baie de Laskeek (échantillon de « petites îles » de Stockton le présent volume, plus les îles Kunga, East Limestone et Reef). Madrone Consultants Ltd. a signalé deux autres espèces d'adventices exotiques pour l'île Reef (données inédites) ainsi que quatre espèces ailleurs dans la baie de Laskeek. Sur East Limestone, 103 espèces ont été consignées (Smith et Buttler 2000; Stockton, données inédites), 96 espèces sur Kunga et 100 espèces sur les « petites îles » dans leur ensemble (Stockton, données inédites) (tableau 1). Une comparaison des espèces observées sur les îles de la baie de Laskeek a souligné un niveau de ressemblance comparable entre toutes les îles : la flore de Reef n'était pas plus semblable à celle des îles Kunga et East Limestone qu'à celle des petites îles (tableau 1). En revanche, si la flore de SGang Gwaay était semblable à celle des îles de la baie de Laskeek, la composition de la flore du cap Louscoone différait nettement de celle des autres régions. 21 % de ses espèces (20 espèces) n'ont été observées nulle part ailleurs, comparativement à 7 à 10 % pour tous les autres sites.

Si seules les placettes de l'intérieur sont prises en compte, le nombre maximum d'espèces (68) a été observé sur Reef. Les 19 espèces présentes sur East Limestone, sauf une (95 %), les 23 espèces notées sur SGang Gwaay, sauf une (96 %), les 35 espèces présentes à Louscoone, sauf une (97 %), et 26 des 29 espèces (90 %) présentes sur Kunga étaient aussi présentes sur Reef. Ces comparaisons donnent à penser qu'en ce qui concerne l'intérieur des forêts, la composition en espèces de la flore des îles différait peu, chacune des îles abritant un sous-ensemble légèrement différent de la même communauté.

Figure 3
Poids moyen, longueur totale du corps et état corporel des cerfs échantillonnés sur l'île Reef et sur SGang Gwaay



3.3 Structure de la végétation comparée à celle des îles témoins

En 1997 la répartition du couvert végétal par strate de hauteur dans les placettes d'intérieur de Reef était très peu différente de celle observée sur les deux îles témoins (East Limestone et Kunga) et les valeurs du recouvrement en dessous de 1,5 m étaient bien inférieures dans les trois îles à ce qui était observé en l'absence de cerfs sur l'île Low (figure 4a). Pour les placettes littorales, le recouvrement dans les strates de végétation inférieures à 25 cm était en moyenne plus grand sur Reef que sur les îles témoins et était similaire à celui de l'île dépourvue de cerfs. Le recouvrement dans la strate 0,5 à 1 m était toutefois bien inférieur sur Reef que sur l'île où il n'y avait pas de cerfs et il était similaire à celui des îles témoins (figure 4b).

Le recouvrement de la végétation dans les placettes de l'intérieur avant la première chasse était surtout constitué de jeunes épicéas de Sitka et de jeunes pruches occidentales. C'était vrai en particulier pour les strates verticales entre 0,5 m et la limite d'abroutissement à 1,5 m, où ces deux espèces d'arbres formaient plus de 80 % du couvert initial (5 % à 10 % de la superficie) sur Reef (figure 5a).

La pruche occidentale était moins abondante sur SGang Gwaay, mais les deux espèces dominaient (>70 %) toutes les classes de hauteur dans les placettes échantillons, à l'exception de la plus basse et de la plus élevée (0-5 cm, 1,5-2 m et 2-4 m) (figure 5b).

3.4 Modifications des placettes de l'intérieur

La quantité de couvert a augmenté entre les mesures initiales (1997) et finales (2001) dans toutes les strates de végétation situées sous la ligne d'abroutissement (1,5 m), l'effet étant le plus frappant près du sol, où la

Figure 4
Recouvrement de la végétation avant l'abattage des cerfs dans quatre strates de hauteur (0-5, 15-25, 50-100 et 150-200 cm) dans les placettes de 3,6 m sur les îles où les populations de cerfs ont été régulées (île Reef, SGang Gwaay), dans les sites témoins (île East Limestone, île Kunga et cap Louscoone) et sur l'île Low (sans cerfs) : a) intérieur, b) littoral

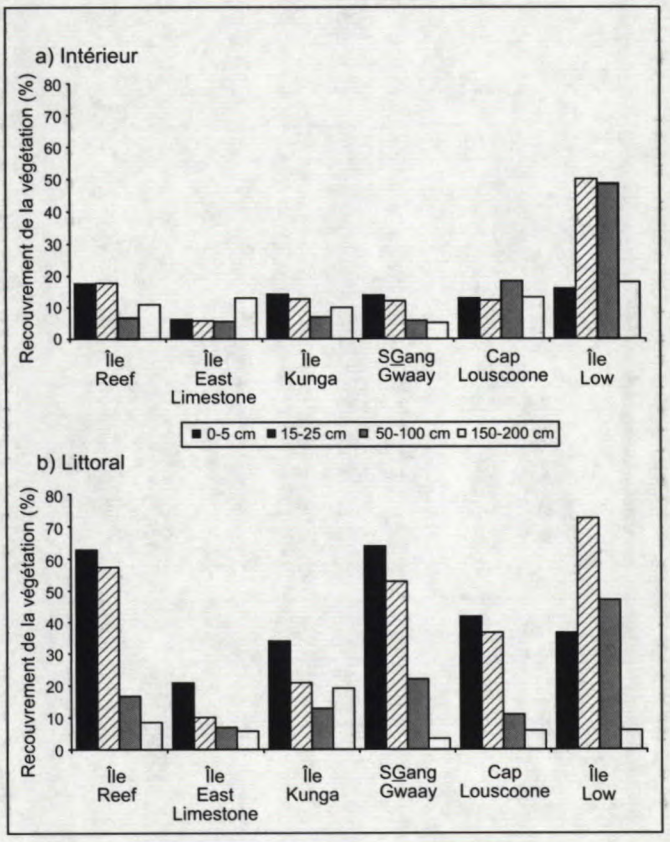
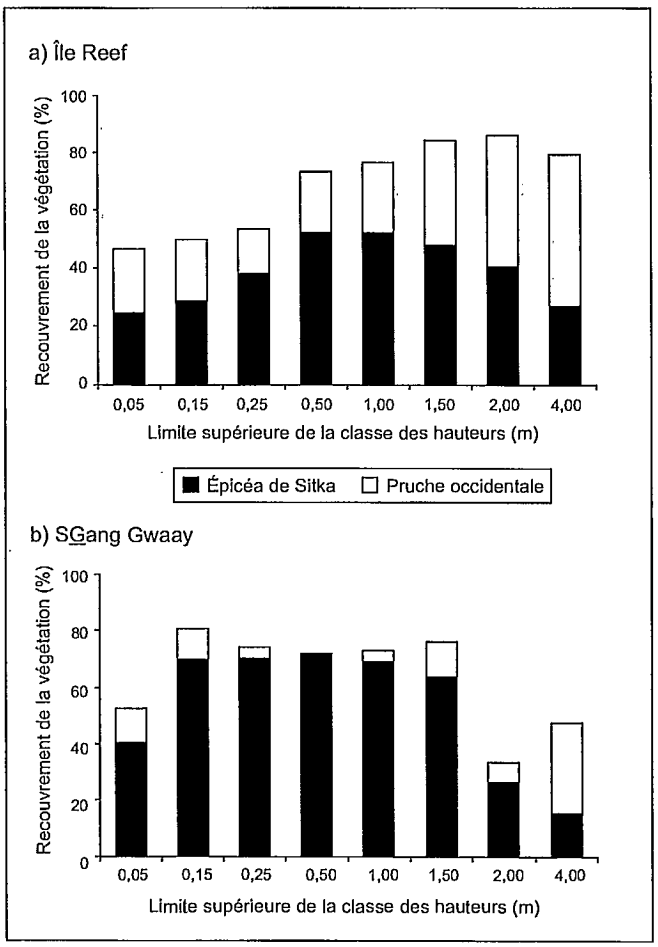


Tableau 1
Richesse en espèces, indices de similarité, et, pour les îles du nord (baie de Laskeek), la proportion de la flore totale

Île	Superficie (ha)	N^bre total d'espèces	% total pour Baie Laskeek	Indices de similarité[a] East Limestone	« Petites îles »	Kunga	SGang Gwaay	Cap Louscoone
Reef	249	135	81	0,76	0,74	0,77	0,78	0,58
East Limestone	41	103	61		0,75	0,76	0,73	0,56
« Petites îles »	62	100	60			0,74	0,71	0,53
Kunga	395	96	57				0,75	0,57
Baie de Laskeek (total)	747	164						
SGang Gwaay	135	102	-					0,63
Cap Louscoone (île Moresby)	-	94	-					
Région méridionale (total)	-	122						

[a] L'indice de similarité est égal à $2N / (a + b)$, où N = le nombre d'espèces partagées par les deux îles, et a et b sont le nombre total d'espèces consignées sur chacune des îles. L'indice varie entre 0 (aucune espèce en commun) et 1 (toutes les espèces sur les deux îles).

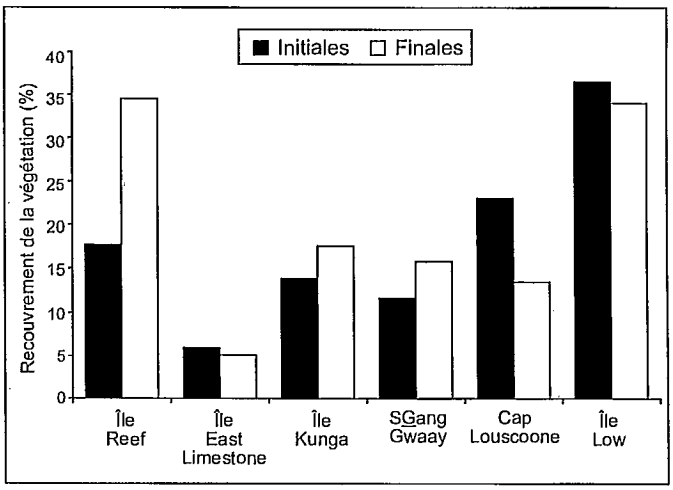
Figure 5
Prévalence de l'épicéa de Sitka et de la pruche occidentale dans les placettes de l'intérieur avant le contrôle des cerfs, en pourcentage du recouvrement total : a) île Reef et b) SGang Gwaay



couverture moyenne à 5-15 cm est passée de 18 % à 34 % entre 1997 et 2001 pour l'île Reef, et de 12 % à 16 % sur SGang Gwaay au cours de la même période (figure 6). Aucun changement comparable à celui de Reef n'a été constaté sur Kunga ou sur East Limestone, tandis qu'une diminution (de 23 % à 13 %) a été observée pour cette strate à Louscoone. Le recouvrement a également légèrement diminué sur Low, où il n'y a pas de cerfs.

Si on ne tient compte que des espèces qui couvraient en moyenne plus de 0,5 % de la superficie en 1997, les plus fortes augmentations en pourcentage de recouvrement observées sur Reef entre 0 à 5 cm concernent les arbustes : la menziézie ferrugineuse, la gaulthérie Shallon, la ronce élégante *Rubus spectabilis* et l'airelle rouge, dont la couverture a augmenté dans tous les cas de plus de 300 % (figure 7a). La seule autre espèce ayant augmenté de plus de 300 % est le polystic *Polystichum munitum*. Les hausses ont été semblables dans les strates de 5 à 15 cm et de 15 à 25 cm, et il faut leur ajouter la dryoptère dressée *Dryopteris expansa*, dont la couverture a

Figure 6
Recouvrement de la végétation dans la strate de 5 à 15 cm des placettes de l'intérieur sur Reef et SGang Gwaay de 1997 à 2001, et données initiales (1997) et finales (2001) dans les sites témoins à titre de comparaison

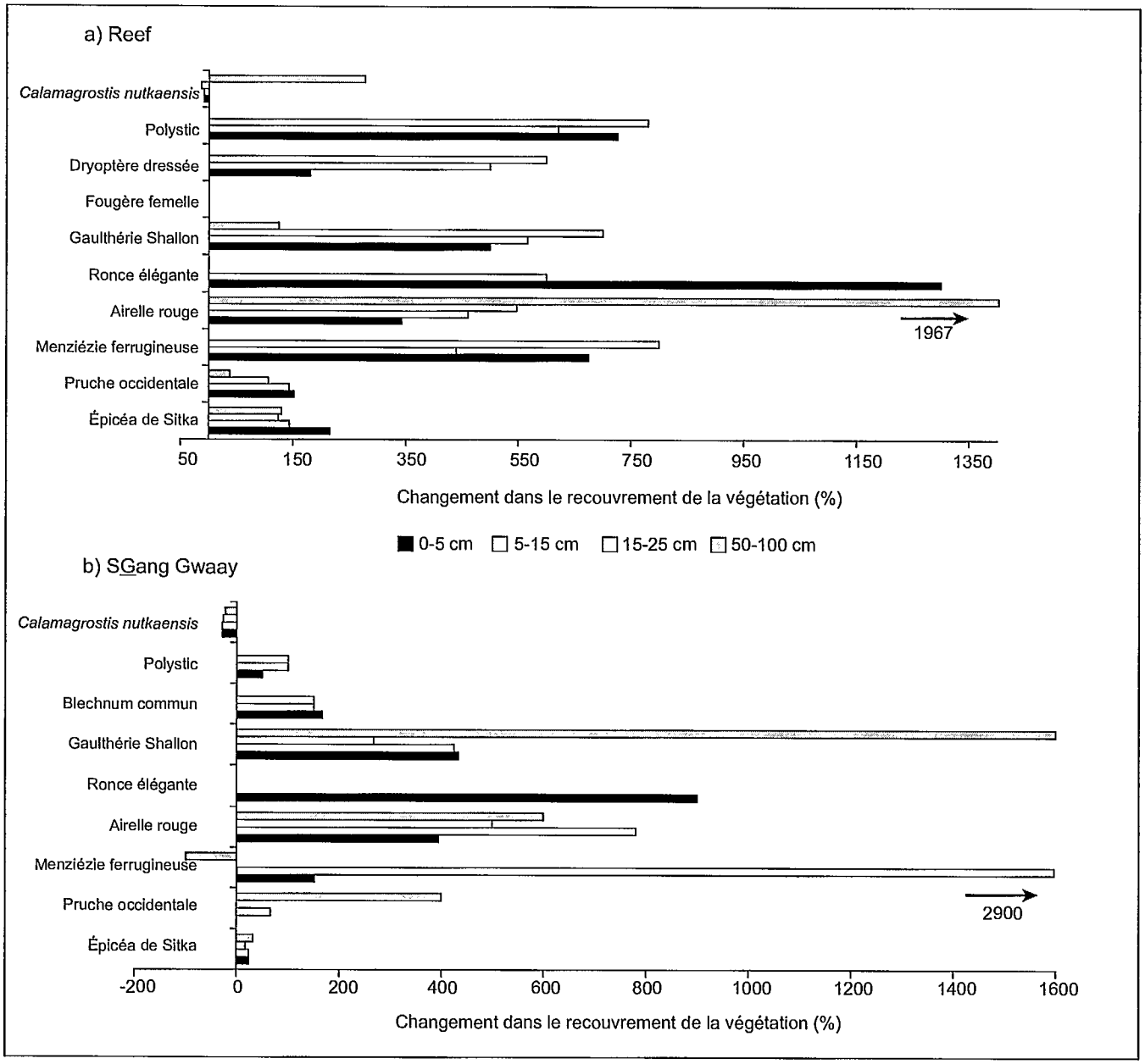


augmenté en gros de 500 % dans ces deux strates. L'airelle rouge a connu la plus forte augmentation dans la strate au-dessus de 50 cm (près de 2 000 %), d'où elle était virtuellement absente en 1997. Ce buisson était présent en 1997 sous la forme de tiges très âgées et une partie de l'augmentation du recouvrement dans cette strate est due aux pousses qui ont pu se développer à partir de la base de ces vieilles tiges (voir Vila et Martin le présent volume). L'augmentation du recouvrement de la pruche occidentale et de l'épicéa de Sitka a été plus faible dans toutes les strates (au-dessus de 5 cm, <150 %). La superficie couverte par *Calamagrostis nutkaensis* a légèrement diminué dans toutes les strates à l'exception de celle de 50-100 cm.

Quoique moins marquées sur SGang Gwaay, des augmentations de la couverture végétale supérieures à 300 % ont été observées pour la menziézie ferrugineuse dans la strate de 5 à 15 cm et pour l'airelle rouge et la gaulthérie Shallon à toutes hauteurs. Le blechnum commun *Blechnum spicant* a augmenté jusqu'à 150 %, dans les strates inférieures à 25 cm, et la pruche occidentale a augmenté de 400 % au-dessus de 50 cm (figure 7b). De petites diminutions de recouvrement étaient évidentes dans toutes les strates pour les calamagrostis.

Sur Reef, le nombre total d'espèces observées dans les placettes de 3,6 m est passé de 17 à 24 entre 1997 et 2001, avec l'apparition du gadellier lacustre *Ribes lacustre*, du sureau rouge *Sambucus racemosa*, du framboisier noir *Rubus parviflorus*, du gadellier laxiflore *Ribes laxiflorum*,

Figure 7
Accroissement des valeurs du recouvrement sur a) Reef et b) SGang Gwaay de 1997 à 2001 dans les placettes de 3,6 m de l'intérieur, par espèce et pour quatre strates de hauteur : 0-5, 5-15, 15-25 et 50-100 cm



Stellaria crispa, du blechnum commun et des luzules *Luzula* spp. Aucune nouvelle espèce n'a été découverte dans les placettes de SGang Gwaay.

Sur Reef, le nombre moyen d'espèces notées à différentes hauteurs dans chacune des placettes a augmenté de un (passant de trois à quatre espèces) dans la strate inférieure et de près de deux espèces dans la strate de 5 à 25 cm au-dessus du sol (figure 8a). Sur SGang Gwaay, le changement moyen de la richesse en espèces dans les placettes de 3,6 m variait selon les strates et oscillait entre 0,2 et 0,6 espèce par placette (figure 8b). Au-dessus de 1,5 m, où très peu d'espèces sont présentes les changements ont été négligeables sur les deux îles.

3.5 Modifications dans les placettes littorales

Seule une petite augmentation du recouvrement de la végétation dans la strate de 5 à 15 cm a été observée sur Reef entre 1997 à 2001. La faiblesse de ce changement s'explique probablement par le fait que la végétation était dense dès le départ dans cette strate au couvert herbacé important. *Calamagrostis nutkaensis* recouvrait 47 % de la strate inférieure en 1997 : 76 % de la couverture totale pour cette strate. Les valeurs de recouvrement dans les deux îles témoins, où les calamagrostis sont beaucoup moins communs, étaient bien plus faibles et n'ont pas changé de 1997 à 2001 (figure 9). Une augmentation légèrement plus importante, de 54 % à 79 %, s'est produite sur SGang Gwaay. À Louscoone le recouvrement de la végétation dans les placettes littorales a diminué, passant de 40 % à 36 %, une tendance comparable à celle des placettes de l'intérieur.

Sur Reef, c'est le couvert arbustif qui a connu la plus forte augmentation de 1997 à 2001, la gaulthérie Shallon, l'airelle rouge et le chèvrefeuille à involucres *Lonicera involucrata* ayant augmenté de plus de 300 % dans les strates 0 à 5 cm et 5 à 15 cm (figure 10). Des accroissements similaires ont été observés pour le polystic et la campanule à feuilles rondes *Campanula rotundifolia*. L'airelle rouge a encore augmenté davantage (>1 000 %) dans la strate de 15 à 25 cm. Le pin tordu *Pinus contorta* a augmenté de plus de 200 % dans toutes les strates inférieures à 1,5 cm, une augmentation bien plus grande que celle de l'épicéa (figure 11). La couverture de la pruche occidentale a diminué dans toutes les strates inférieures à 1 m; c'est la seule espèce dont la prévalence ait régulièrement diminué. Le chardon vulgaire *Cirsium vulgare*, présent dans cinq placettes en 1997, ne s'est pas répandu. La hauteur de *Calamagrostis nutkaensis* a un peu augmenté, mais non la superficie qu'il occupe, et les augmentations ont été faibles chez les carex *Carex* spp.

Sur SGang Gwaay, des modifications ont été observées chez un plus petit nombre d'espèces. La gaulthérie Shallon et *Elymus mollis* ont connu de fortes augmentations. L'épicéa de Sitka et *Calamagrostis nutkaensis* n'ont beaucoup augmenté qu'au-dessus de 50 cm, tandis que l'achillée millefeuille *Achillea millefolium*, l'airelle rouge et la menziézie ferrugineuse ont connu de petites augmentations dans les strates inférieures (figures 12 et 13).

Figure 8
Nombre moyen d'espèces pour les placettes de 3,6 m de l'intérieur en 1997 et en 2001, en relation avec la strate de hauteur : a) Reef et b) SGang Gwaay

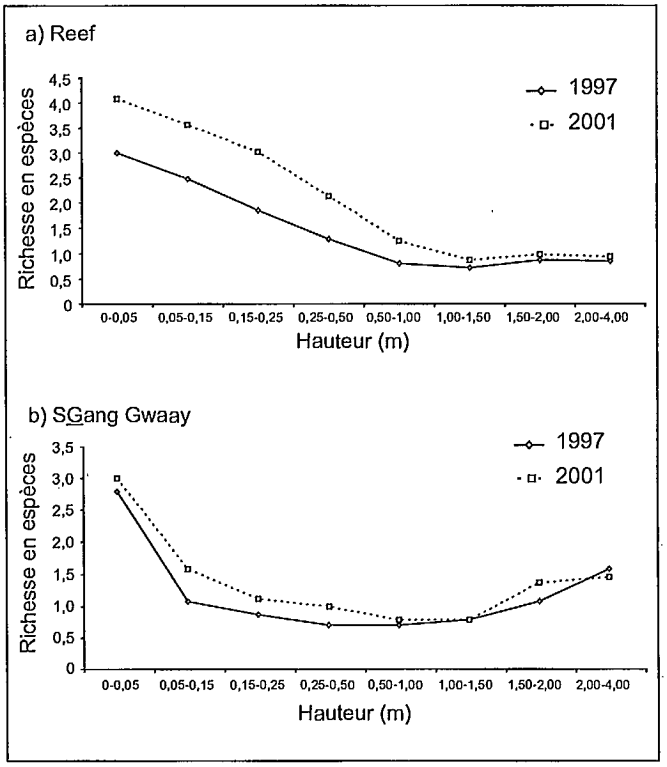


Figure 9
Recouvrement de la végétation dans la strate de 5 à 15 cm dans les placettes littorales de 3,6 m sur Reef pour 1997-2001, et données initiales (1997) et finales (2001) pour les îles témoins (East Limestone et Kunga) à titre de comparaison

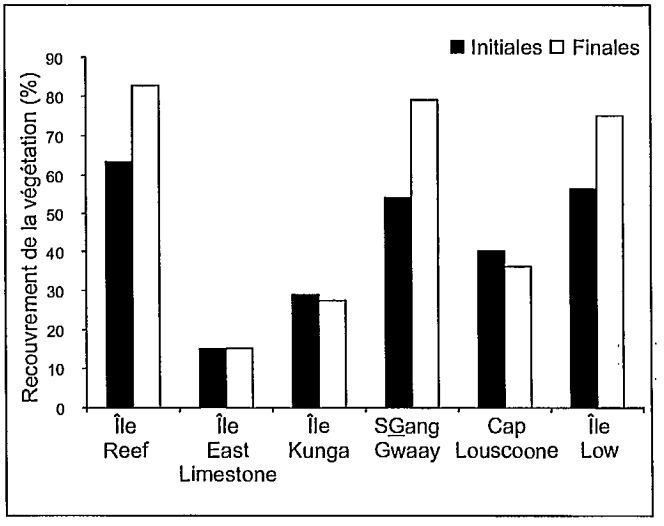


Figure 10
Accroissement du recouvrement sur Reef de 1997 à 2001 dans les placettes littorales de 3,6 m, par espèce, pour quatre strates de hauteur : 0-5 cm, 5-15 cm, 15-25 cm et 50-100 cm

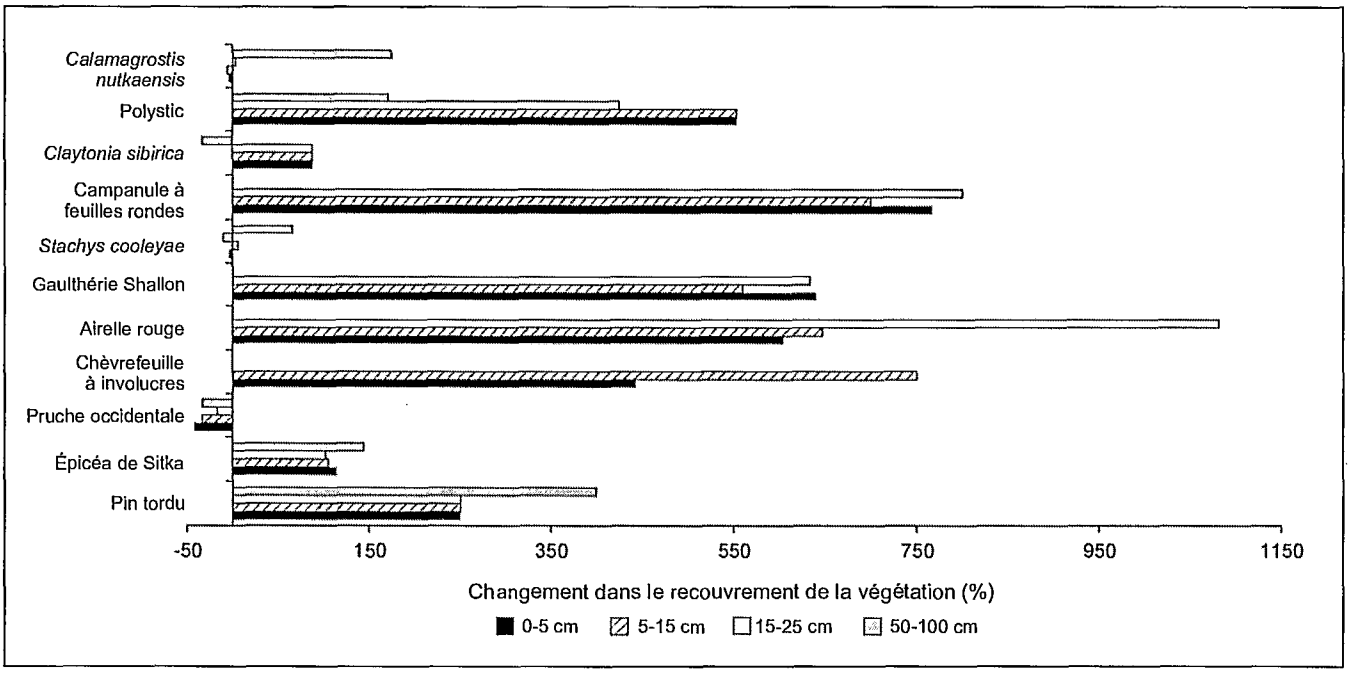
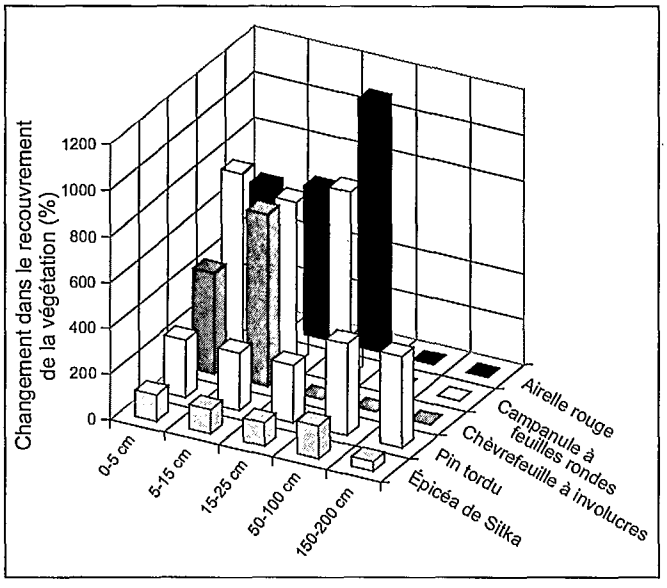


Figure 11
Accroissement du recouvrement sur Reef de 1997 à 2001 dans les placettes littorales de 3,6 m, par strate de hauteur pour l'épicéa de Sitka, le pin tordu, le chèvrefeuille à involucres, la campanule à feuilles rondes et l'airelle rouge



Sur Reef, nous avons identifié 29 espèces dans les placettes littorales de 3,6 m en 1997, soit en moyenne 4,4 espèces/placette dans les placettes 1 à 14; 15 espèces ont été observées dans la placette 15 (« vallée cachée »), dont 7 qui ne se trouvaient dans aucune autre placette. En 2001, 15 autres espèces avaient été observées dans les placettes 1 à 14, dont les plus répandues étaient *Elymus mollis* (7 placettes), *Prenanthes alata* (6 placettes) et *Conioselinum pacificum* (4 placettes). Aucune espèce n'avait disparu d'aucune placette. Le nombre moyen d'espèces par placette est passé de 4 à 9 dans la strate inférieure et de 3 à 5 dans la strate de 25 à 50 cm; peu de changements se sont produits au-dessus de 1,5 m (figure 14a).

Quatorze espèces ont été identifiées dans les placettes littorales à SGang Gwaay en 1997 et en 2001, et aucune nouvelle espèce n'a été observée au cours de cette période. Le nombre moyen d'espèces par placette a peu augmenté dans les strates situées en dessous de la limite d'abroutissement : 0,8 espèce de plus dans la strate inférieure et 1,2 espèce dans les strates de 5 à 15 cm et de 15 à 25 cm (figure 14b).

3.6 Modifications à l'extérieur des placettes

Nous avons noté quelques changements survenus dans la végétation des deux îles en dehors de nos placettes d'échantillonnage. Il est probable qu'il y en ait eu de nombreux autres.

- Une zone d'environ 30 m^2 où poussaient de grandes orties se trouvait près du rivage derrière l'anse servant de mouillage sur Reef, et ceci depuis au moins 1984.

Figure 12
Accroissement du recouvrement à SGang Gwaay de 1997 à 2001 dans les placettes littorales de 3,6 m, par espèce, pour quatre strates de hauteur : 0-5 cm, 5-15 cm, 15-25 cm et 50-100 cm

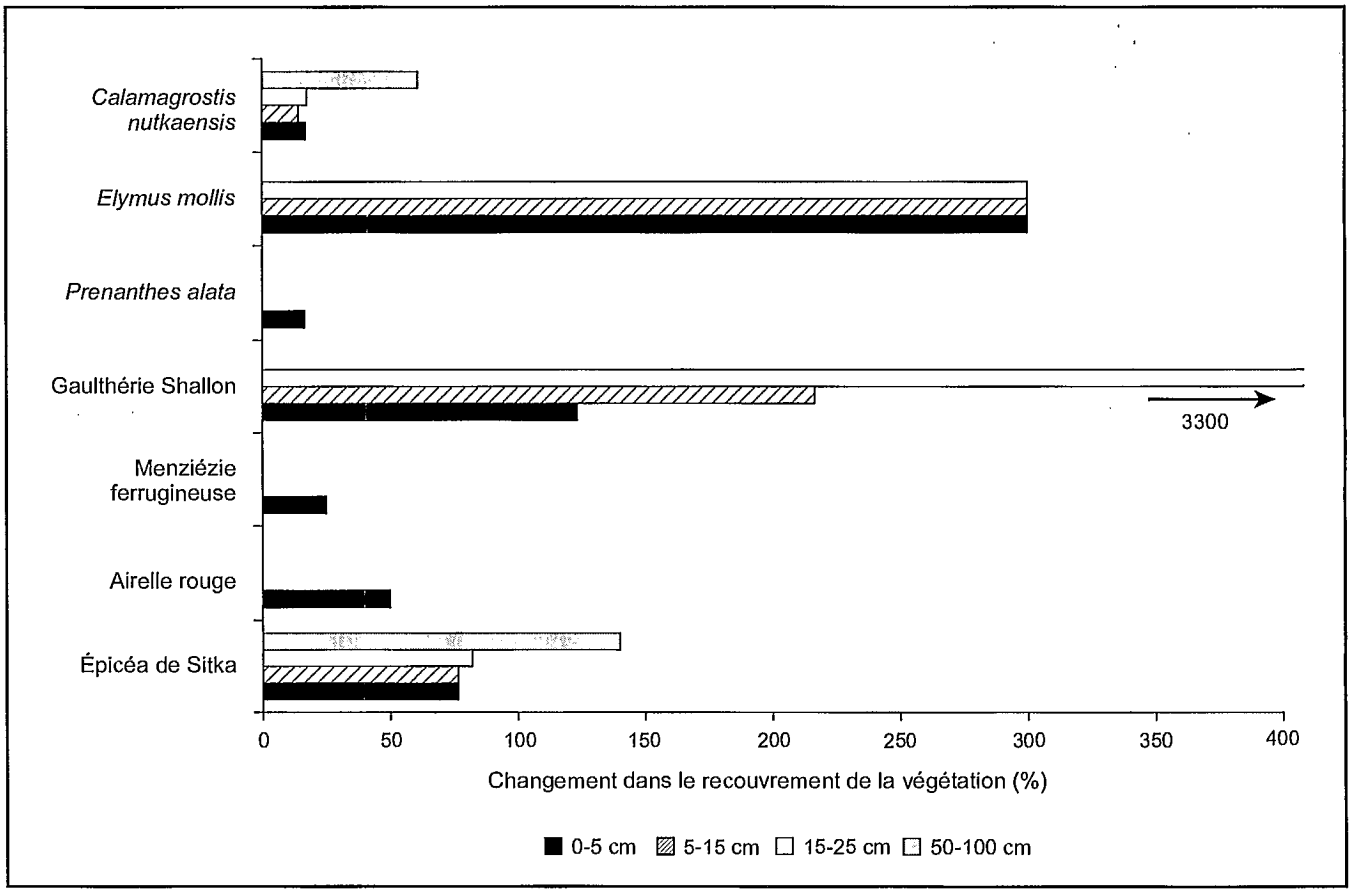


Figure 13
Accroissement du recouvrement par strate de hauteur pour l'épicéa de Sitka, l'airelle rouge, la menziézie ferrugineuse, la gaulthérie Shallon, l'achillée millefeuille, *Elymus mollis* et *Calamagrostis nutkaensis* sur SGang Gwaay de 1997 à 2001 pour les placettes littorales de 3,6 m

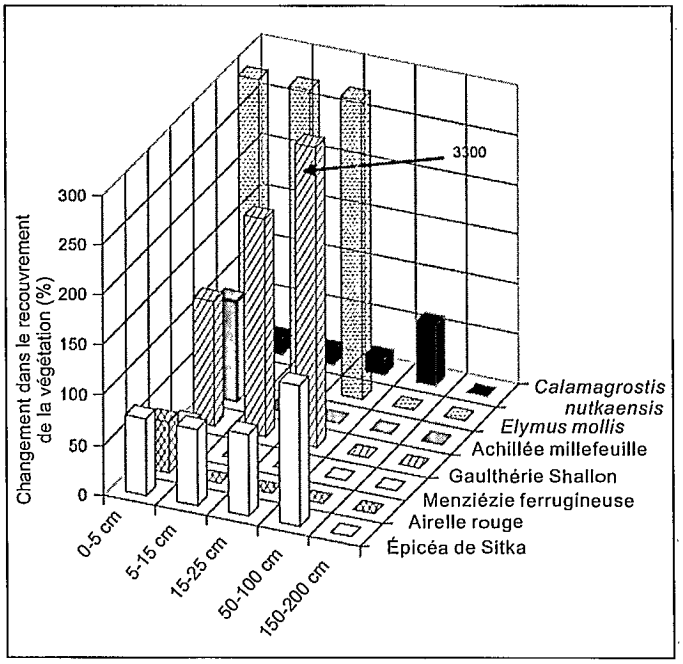
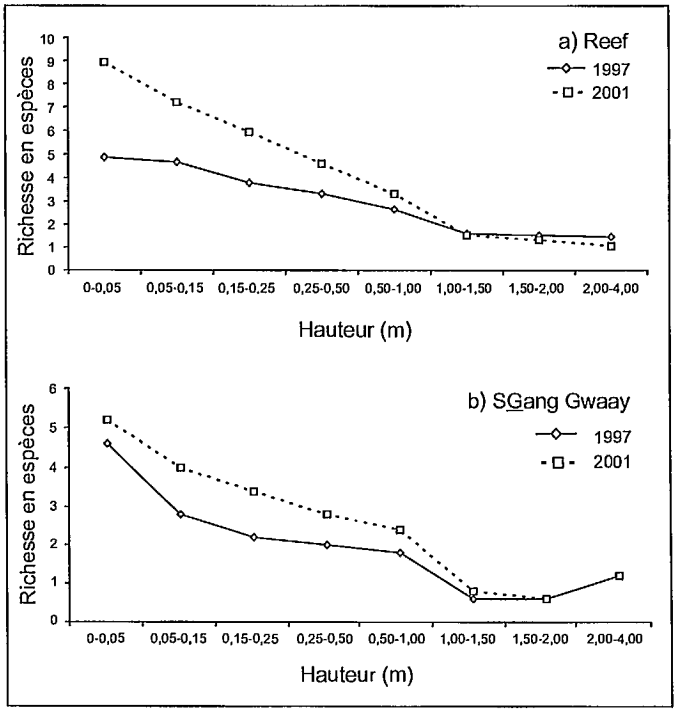


Figure 14
Nombre moyen d'espèces par placette littorale de 3,6 m, en relation avec la strate de hauteur pour a) Reef et b) sur SGang Gwaay, en 1997 et en 2001



Cet endroit aurait été cultivé dans le passé. Après 1997, cette station a été envahie par *Stachys colleyae*, de sorte qu'en 2002, les grandes orties avaient été presque complètement remplacées.

- La tiarelle trifoliée *Tiarella trifoliata* n'a pas été consignée du tout sur l'île Reef en 1997. À l'été 2001, elle était commune aux abords du camp et dans de nombreux autres endroits près du rivage. Quoique présente, rarement, sur SGang Gwaay avant la chasse, elle y était beaucoup plus abondante et répandue les années suivantes.
- Sur Reef, le streptope amplexicaule *Streptopus amplexifolius* a été observé près du camp en 1999 et a été vu de plus en plus fréquemment depuis lors dans cette région plane et très ombragée. Sa présence sur Reef n'avait pas été enregistrée avant 1999. Cette espèce est aussi beaucoup plus abondante et répandue sur SGang Gwaay depuis la réduction du nombre de cerfs.
- En 1984, le lysichiton *Lysichiton americanum* poussait dans un petit marécage au centre de l'île Reef (Gaston, obs. pers.). Cette plante a disparu avant 1988 et l'espèce n'a pas été observée sur l'île en 1997. Cependant, en 1999, plusieurs petits lysichitons germaient dans un même secteur et l'espèce est maintenant fermement réétablie. À SGang Gwaay, elle est apparue dans pratiquement toutes les zones humides peu après la réduction de la pression d'abroutissement.
- En 1997, des peuplements quasi compacts de *Calamagrostis nutkaensis* couvraient les pentes herbeuses abruptes sur de vastes surfaces de l'île de Reef. En 1999, cela n'avait pas beaucoup changé mais, en 2000, de petits polystics poussaient en abondance dans l'herbe. En 2002, l'herbe avait été recouverte par les polystics dans plusieurs grandes zones (1-2 ha) du côté méridional de l'île.
- En 2002, les petits arbrisseaux ou les jeunes plantules de thuyas géants étaient devenus communs, surtout sur Reef.

4. Discussion

4.1 Contrôle du cerf

La chasse a été une façon très efficace de réduire les densités de cerfs sur les îles de superficie moyenne qui avaient été choisies. Pour atteindre notre objectif initial d'éradication il sera peut-être nécessaire d'avoir recours à d'autres moyens, comme des collets létaux ou des chiens dressés à rabattre les cerfs vers les chasseurs. Le principal intérêt de l'éradication complète, c'est qu'elle permettrait de vérifier les résultats de Reimchen *et al.* (le présent volume), selon lesquels la recolonisation aurait lieu rapidement. En nous fondant sur les résultats obtenus jusqu'à maintenant, nous recommandons que les abattages aient lieu tous les deux ans, ou chaque année si possible, pour maintenir les faibles densités de cerfs, même si à ce rythme les chasseurs abattent moins d'animaux par unité d'effort. Bien qu'un excès d'activité humaine pourrait entraîner une réduction de l'efficacité de la chasse avec le temps, une diminution du succès par unité d'effort est aussi la rançon inévitable d'une réduction réussie des effectifs de cerfs et donc de la restauration de l'habitat. La façon de procéder la plus efficace jusqu'à maintenant a été l'utilisation de groupes de quatre à six personnes travaillant ensemble de manière systématique dans des secteurs physiquement distincts des îles.

Les faibles taux de gestation et de mise bas et la fréquence réduite des jumeaux chez les cerfs tués pendant les chasses initiales indiquent peut-être que les cerfs des deux îles ont été soumis à des stress importants. Cette hypothèse est corroborée par les indices de l'état corporel et les ratios mâles-femelles sur SGang Gwaay. La fréquence très faible des maladies et des parasites est à rapprocher du fait que les cerfs ont été introduits sur des îles sans prédateurs et sans hôtes intermédiaires pour les parasites. Le faible nombre de malformations suggère une faible consanguinité et corrobore les résultats de Reimchen *et al.* (le présent volume), selon lesquels il y a eu colonisation multiple et continue.

Les estimations de la taille de la population de chacune des îles après les abattages initiaux (75-80 cerfs sur Reef, 50-55 sur SGang Gwaay, soit environ 30 cerfs/km^2 dans les deux cas) correspondent aux estimations de la densité obtenues avant l'abattage, en 1996, pour Reef et East Limestone, île qui se trouve à proximité immédiate (32,5 cerfs/km^2; Daufresne et Martin 1997).

4.2 Trajectoire de la végétation jusqu'à ce jour

Par comparaison aux îles dépourvues de cerfs étudiées par Stockton (le présent volume), Reef, SGang Gwaay et les sites témoins avaient un sous-bois beaucoup plus ouvert avant le début des tirs de régulation, surtout dans l'intérieur des îles. Nos séries chronologiques d'observations sur Reef ont confirmé bon nombre des prédictions faites à partir des études transversales sur les petites îles de la baie de Laskeek (Stockton le présent volume). Le rétablissement rapide des arbustes dans les zones de l'intérieur et sur les côtes semble indiquer que, s'il n'y avait pas de cerfs, Reef aurait un sous-bois beaucoup plus dense qu'à l'heure actuelle. Nos observations montrent de plus que l'abroutissement par le cerf avait considérablement réduit la biodiversité à tous les niveaux. Seuls les suivis futurs nous diront si la hausse très marquée de la diversité dont nous avons été témoins jusqu'à maintenant, pendant une phase au cours de laquelle l'espace n'était pas limité dans la majorité des placettes, se maintiendra. Cependant, le recul des orties, la réduction de la pruche occidentale dans la zone littorale et l'absence d'expansion des chardons indiquent que la compétition fait déjà sentir ses effets sur des espèces qui auparavant avaient un avantage, soit parce qu'elles sont impropres à la consommation ou que leur structure limitait l'abroutissement.

Sur Reef, le tapis végétal des placettes littorales était en général beaucoup plus dense que celui des deux îles témoins, surtout parce que les zones couvertes de calamagrostis y étaient beaucoup plus grandes que sur les

îles témoins. La formation de buttes de *Calamagrostis nutkaensis* sur Reef n'a pas d'équivalent sur les autres îles de la baie de Laskeek, bien qu'elle se soit produite à plus petite échelle sur certaines îles exposées situées plus au sud. On trouve aussi des zones denses de calamagrostis sur certaines îles au large de la côte ouest (p. ex. île Helgesen, SGang Gwaay; Gaston et Stockton, obs. pers.); cette particularité est peut-être associée à l'exposition. Les changements de la végétation sur Reef ne correspondront par conséquent pas exactement aux changements qui pourraient avoir lieu sur les îles se trouvant moins au large.

Cependant, il convient de noter que sur le petit îlot au large de la côte sud-est de Reef (rarement visité par les cerfs, semble-t-il) et sur l'île Low, où il n'y a pas de cerfs, les arbustes recouvrent des zones similaires sur le plan topographique à celles occupées par calamagrostis sur Reef, ce qui suggère que le cerf a pu jouer un rôle dans le maintien des calamagrostis sur Reef. Le polystic commence à envahir certaines zones dominées par calamagrostis, suggérant que, sans cerfs, les calamagrostis pourraient devenir un élément moins proéminent sur Reef.

Parce que la réduction du nombre de cerfs s'est faite sur plusieurs années, nous ne pouvons pas considérer que les changements observés entre 1997 et 2001 illustrent cinq années de rétablissement. De plus, le rétablissement plus lent sur SGang Gwaay pourrait témoigner d'un niveau de contrôle légèrement moins complet et d'une durée de la période de réduction de l'abroutissement un peu plus brève sur cette île. Les modifications de la pression d'abroutissement observées dans les placettes d'étude et dans d'autres zones semblent avoir été progressive. Selon les observations faites à Reef en 1998, l'abroutissement au cours de l'hiver précédent avait été intensif par endroits, mais léger ou inexistant à d'autres, peut-être parce que les cerfs avaient déserté les zones ouvertes après les tirs. À partir de l'été 1999, les signes d'abroutissement ont été rares et nous estimons que la densité des cerfs à partir de ce moment-là était inférieure à 20 % de la densité initiale. Cela a suffi à produire des signes évidents de rétablissement de la végétation partout dans l'île, mais certains impacts des cerfs se sont probablement prolongés. Nos résultats doivent donc être considérés comme représentatifs d'une réponse de la végétation à une régulation sévère plutôt qu'à une éradication, même si en 2001 la population de cerfs était probablement inférieure à cinq individus, tout au moins sur Reef.

En ce qui concerne les valeurs de recouvrement, les arbustes du sous-bois qui ne sont pas hors de portée du cerf – l'airelle rouge, la menziézie ferrugineuse et la gaulthérie Shallon – et qui avaient survécu jusqu'en 1997 sont les espèces qui ont connu les augmentations les plus spectaculaires. Il restait des tiges et des rhizomes de ces espèces et ils ont pu se développer rapidement dès que la pression d'abroutissement s'est relâchée ce qui leur a permis d'étendre leur recouvrement dans toutes les strates. Par contre, c'est la croissance de plantules surtout qui a fait augmenter le recouvrement des espèces comme le chèvrefeuille à involucres, la ronce élégante et le pommier du Pacifique *Malus fusca*, de sorte que leur part de recouvrement s'est accrue plus lentement et est restée confinée à la strate inférieure.

Les espèces dont le recouvrement a le plus progressé sont probablement celles qui constituaient le principal aliment du cerf au printemps. À l'inverse, les espèces dont le recouvrement a peu changé sont probablement des espèces à croissance lente ou des espèces que le cerf dédaigne le plus, c'est-à-dire les carex, *Calamagrostis nutkaensis* et la pruche occidentale. Nos observations confirment une allégation antérieure, selon laquelle la régénération de la pruche occidentale bénéficie de la suppression des autres plantes du sous-bois (Martin et Baltzinger 2002).

Soixante-quinze espèces de plantes seulement ont été observées sur Reef en 1997, par comparaison aux 135 au moins dont la présence est maintenant connue. Il ne fait pas de doute que quatre années de recherches intensives auraient probablement permis de trouver certaines de ces espèces, même en l'absence de contrôle de la population de cerfs. Toutefois, un bon nombre de ces espèces nouvelles possèdent des fleurs bien visibles ou ont été observées dans ou près du camp, une zone qui a toujours été intensivement parcourue. L'apparition de ces espèces sur l'île n'a vraisemblablement pas été causée par l'immigration. Des plantes prostrées, surtout celles dont les feuilles passent inaperçues et dont les fleurs étaient consommées par les cerfs passaient probablement inaperçues avant le contrôle des cerfs; ce fut peut-être le cas de plantes comme le streptope amplexicaule, le cochléaria officinal *Cochlearia officinalis*, la collinsie parviflore *Collinsia parviflora*, la faurie à crête de coq *Fauria crista-galli* ou la tiarelle trifoliée, qui n'avaient pas été notées en 1997.

Dans l'ensemble, le rétablissement a été plus lent sur SGang Gwaay que sur Reef, vraisemblablement en raison de plusieurs facteurs. Il a été établi (quoique de façon subjective) au début de l'étude que les impacts du cerf sur SGang Gwaay étaient moins prononcés que sur Reef. De plus, les conditions de milieu sur la côte ouest de l'archipel ne sont peut-être pas aussi propices à la croissance, compte tenu du degré élevé d'exposition à des températures extrêmes (vent, pluie et couverture nuageuse) et d'un sol plus pauvre en éléments nutritifs. Il se peut en outre que le couvert forestier y soit plus fermé et qu'il y ait donc moins de lumière pour la végétation du tapis forestier (Stockton 2003). Enfin, la réduction relative de la densité des cerfs a peut-être été moins grande sur SGang Gwaay que sur Reef.

Dans la zone d'étude du sud, nous avions constaté au début de l'étude que la végétation du cap Louscoone (sur l'île Moresby) était moins touchée que celle de SGang Gwaay et nous avions par conséquent anticipé une diminution possible de la couverture végétale au cours de l'étude, ce que nos observations (voir aussi Vila et Martin le présent volume) ont confirmé.

4.3 L'avenir

Bien que nous ayons observé de nombreuses modifications évidentes de la végétation en réponse aux tirs de cerfs, il est encore trop tôt pour dire ce que serait la configuration finale de la végétation en l'absence de cerfs. Il semble certain que la quantité de sous-bois augmentera, mais sa composition finale reste une question non résolue. C'est particulièrement vrai pour les zones de l'intérieur en versant nord au couvert plutôt ouvert, dont il n'existe pas d'exemple sur les petites îles dépourvues de cerfs.

Malgré le rétablissement rapide des arbustes à feuilles caduques, il nous faut tenir compte du fait qu'au moment du contrôle, les jeunes conifères formaient l'essentiel du sous-bois à l'intérieur de la forêt, surtout à plus de 50 cm du sol. Cette longueur d'avance pourrait leur procurer un avantage compétitif sur les arbustes, et aboutir à la formation d'une brousse de régénération dense à l'instar de ce qui s'observe après la coupe à blanc. Si cela se produisait, l'accroissement actuel de la diversité en espèces pourrait s'inverser, jusqu'à ce que ces jeunes peuplements denses s'éclaircissent.

La réduction de la pression d'abroutissement pourra aussi affecter la compétitivité relative des jeunes arbres. Déjà, l'épicéa semble exclure la pruche par compétition, puisqu'il a étendu son couvert plus rapidement dans les strates inférieures depuis le début du contrôle des cerfs. Si le cerf n'a été présent sur l'île Reef que pendant 40 à 50 ans avant notre étude (Vila et Martin le présent volume), il s'agit d'une période relativement courte par comparaison au temps de génération des arbres de la forêt. Toutefois, si l'abroutissement par le cerf a eu une influence sur le recrutement pendant cette période, il laissera probablement une empreinte visible pendant des siècles dans la composition des peuplements issus des chablis récents.

À l'heure actuelle, les projets de l'île Reef et de SGang Gwaay restent des expériences très incomplètes. Il nous reste beaucoup de choses à apprendre sur la configuration finale de la végétation du sous-bois en l'absence de cerfs : des décennies de suivis seront certainement nécessaires. En octobre 2003, malgré les efforts des chasseurs, il restait encore des cerfs sur l'île Reef et sur SGang Gwaay. De plus, les études de génétique moléculaire (Reimchen *et al.* le présent volume) nous ont appris que nous devons nous attendre à une immigration régulière vers les îles, qui sera toutefois vraisemblablement beaucoup moins fréquente que celle qui s'observe sur des îles moins isolées. Ces observations signifient que, bien que nous disposions d'une opportunité unique pour de futures recherches sur Reef et SGang Gwaay, un investissement supplémentaire de temps et d'argent sera indispensable sur une très longue période, peut-être indéfiniment, pour que ces projets puissent être menés à bien.

Si nous choisissons de consentir cet investissement, ses bénéfices en terme de recherche et d'éducation du public pourraient être considérables. Malgré les exclos qui tendent à se multiplier sur les îles principales, la mise en défends de superficies comparables à la taille d'une île semble très improbable. De plus, sur les îles principales aucune localité de taille comparable à celle de nos îles n'aura probablement une topographie et des types végétaux aussi diversifiés. Ceux parmi nous qui ont participé à ce projet, soit à titre de chercheurs ou de chasseurs, sont très enthousiasmés par les résultats obtenus à ce jour. C'est comme si la flèche du temps s'était transformée en un boomerang qui peu à peu nous révèle davantage le passé de l'île. Si nous abandonnions le projet maintenant et si on laissait le cerf se répandre à nouveau, les résultats obtenus garderaient toute leur valeur mais une occasion unique aura été perdue. Nous aimerions que ces deux îles deviennent une fenêtre ouverte sur l'histoire de l'archipel, et qu'elles servent de ressource éducative pour les habitants des îles, les chercheurs, les étudiants et les visiteurs. Ceux qui connaissent ces îles savent combien elles sont extraordinaires. Elles peuvent le devenir encore davantage si nous trouvons les ressources pour poursuivre ce qui a été entrepris.

Remerciements

Nous remercions tous ceux qui ont aidé à réduire les populations de cerfs sur Reef et SGang Gwaay : Brian Fuhr, Jason Goetzinger, Tim Hiltz, Ron Husband, Terry Husband, Rob Kelly, Kris May, Jack Richardson, Frank Shannon, Tom Smith, Charlotte Tarver, Steve Tennant, Andreas Uttendorfer et Bill Yovanovich ainsi que le personnel de Gwaii Haanas : Judson Brown, Anders Hawkins, Ron Leblanc, Grant Peregoodoff et Renee Wissink. Pour le travail sur la végétation, nous remercions Christine Adkins, Liann Bobechko, Céline Boutin, Isabel Buttler, Denis Chrétien, Christine Eberl, Joëlle Fournier, Ian Fuhr, Rob Kelly, Jim Pojar, Barb Rowsell et Nadine Wilson. Les activités de chasse n'auraient pas été possibles sans les compétences et le dévouement des chasseurs locaux de Haïda Gwaii. Les services vétérinaires ont été fournis par la vétérinaire provinciale de Colombie-Britannique, Helen Schwantze. Parcs Canada, le ministère de la Protection de l'eau, des terres et de l'air de la Colombie-Britannique, le ministère des Forêts de la Colombie-Britannique et le Conseil de la nation haïda ont fourni du personnel et d'autres contributions non financières.

Documents cités

Daufresne, T.; Martin, J.-L. 1997. Changes in vegetation structure and diversity in relation to the presence of a large herbivore: the impact of introduced black-tailed deer on old-growth forests in Haida Gwaii (Queen Charlotte islands). Pages 2-26 *in* A.J. Gaston (sous la dir. de), Laskeek Bay Research 7. Laskeek Bay Conservation Society, Queen Charlotte City, C.-B.

Hitchcock, C.L.; Cronquist, A. 1991. Flora of the Pacific Northwest. University of Washington Press, Seattle, Washington.

Martin, J.-L.; Baltzinger, C. 2002. Interaction among deer browsing, hunting, and tree regeneration. Rev. can. rech. for. 32: 1254-1264.

Martin, J.-L.; Gaston, A.J.; Hitier, S. 1995. The effect of island size and isolation on old growth forest habitat and bird diversity in Gwaii Haanas (Queen Charlotte Islands, Canada). Oikos 72: 115-131.

Pojar, J. 1999. The effects of deer browsing on the plant life of Haida Gwaii. Pages 90-97 *in* G.G. Wiggins (sous la dir. de), Proceedings of the cedar symposium: growing western redcedar and yellow-cypress on the Queen Charlotte Islands/Haida Gwaii. B.C. Ministry of Forests / Canada — British Columbia South Moresby Forest Replacement Account, Victoria, C.-B.

Pojar, J.; MacKinnon, A. 1994. Plants of coastal British Columbia, including Washington, Oregon and Alaska. Lone Pine Publishing, Vancouver, C.-B.

Smith, J.L.; Buttler, I. 2000. First record of Menzies' pipsissewa, *Chaimaphila menziesii*, on Haida Gwaii. Page 29 *in* A.J. Gaston (sous la dir. de), Laskeek Bay Research 9. Laskeek Bay Conservation Society, Queen Charlotte City, C.-B.

Stockton, S.A. 2003. The effect of introduced Sitka black-tailed deer, *Odoocoileus hemionus sitkensis* Merriam, on the forest understorey plant communities of Haida Gwaii, British Columbia: pattern, process and recovery. Thèse de doctorat, Université d'Ottawa, Ottawa, Ontario.

Estimation des taux de colonisation par les cerfs d'îles isolées de Haïda Gwaii à l'aide de marqueurs microsatellites

T.E. Reimchen, R.J. Nelson et C.T. Smith

Résumé

Le cerf à queue noire de Sitka *Odocoileus hemionus sitkensis* a été introduit sur Haïda Gwaii (îles de la Reine-Charlotte, Colombie-Britannique) à la fin des années 1800, après quoi ses effectifs ont beaucoup augmenté et il s'est dispersé dans tout l'archipel. Pour tenter de réduire les impacts écologiques causés par les cerfs introduits sur deux des îles les plus isolées de l'archipel, les îles Reef et SGang Gwaay, les populations de cerfs y ont été fortement réduites par la chasse. Nous estimerons ici, pour chacune de ces îles, les taux de colonisation/dispersion des cerfs à partir des îles sources adjacentes, Louise et Moresby. Pour cela nous analyserons dix marqueurs microsatellites d'ADN chez 141 cerfs. Huit de ces loci avaient deux allèles, et deux en avaient trois. La diversité allélique et les fréquences alléliques étaient similaires entre l'île SGang Gwaay et l'île Moresby ($F_{st} = 0,1$, $P < 0,01$), entre les îles Reef et Louise ($F_{st} = 0,072$, $P < 0,01$) et entre l'île SGang Gwaay et l'île Reef ($F_{st} = 0,079$, $P < 0,01$). Les valeurs du $N_e m$ dérivées des valeurs de F_{st} suggèrent qu'il y a 2,23 migrants par génération entre l'île Moresby et SGang Gwaay et 3,22 migrants par génération entre l'île Louise et l'île Reef, soit environ un individu par année. Ces taux de dispersion élevés réduisent l'efficacité des programmes de contrôle des cerfs.

1. Introduction

L'une des espèces exotiques les plus largement réparties sur Haïda Gwaii (îles de la Reine-Charlotte, Colombie-Britannique) est le cerf à queue noire de Sitka *Odocoileus hemionus sitkensis*. Celui-ci a été introduit à la fin des années 1800, après quoi l'espèce a considérablement augmenté en nombre et s'est dispersée sur l'ensemble de l'archipel (Foster 1965; Carl et Guiget 1972). Deux des îles éloignées dans la moitié méridionale de l'archipel, les îles Reef et SGang Gwaay qui abritent des cerfs ont été retenues pour une expérience de contrôle des populations de cerfs dans le but d'évaluer la vitesse et l'étendue du rétablissement de l'écosystème forestier. L'île Reef, située à 6 km au sud-est de l'île Louise, est l'une des petites îles de l'archipel les plus éloignées des côtes; SGang Gwaay, quant à elle, se trouve à 2 km au large de la pointe sud de l'île Moresby, mais en est séparée par de forts courants de marée. On sait que les cerfs ont colonisé ces îles à la nage, mais on ignore encore à l'heure actuelle à quand remonte leur première colonisation. On suppose qu'elle a probablement dû avoir lieu dans les cinq décennies qui ont suivi leur introduction sur les îles principales (Vila et Martin le présent volume). Le cerf-mulet *Odocoileus hemionus* est connu pour parcourir jusqu'à 25 km à la nage entre les îles des Grands Lacs, mais l'éloignement des îles océaniques et la force des courants, dans une mer en général très agitée, nous portent à croire qu'il n'y aurait peut-être eu qu'une seule colonisation ou qu'un petit nombre d'événements de colonisation.

Dans cet article, nous avons utilisé une approche génétique pour estimer les taux de colonisation et de migration vers les îles Reef et SGang Gwaay à partir des îles sources adjacentes, soit les îles Louise et Moresby. Nous avons étudié dix marqueurs d'ADN microsatellites provenant d'échantillons prélevés dans chacune de ces localités et les avons analysés afin de déterminer dans quelle mesure les barrières océaniques séparant les îles constituaient des barrières à la migration.

2. Méthodes

Les chasses effectuées entre 1998 et 2000 ont permis de prélever des échantillons de tissus sur 150 cerfs à queue noire provenant de diverses localités de Haïda Gwaii. Soixante cerfs ont été tués sur l'île Reef et 38 sur SGang Gwaay, ce qui est estimé représenter la majeure partie (>90 %) de la population de cerfs présente à ce moment sur ces îles. Trente-trois cerfs ont été prélevés sur l'île Louise, la population source la plus probable pour la colonisation de l'île Reef, et 19 ont été prélevés à l'extrémité sud de l'île Moresby, la source de colonisation la plus probable pour SGang Gwaay.

2.1 Extraction de l'ADN, hybridation et conditions électrophorétiques

Des extraits bruts d'ADN ont été préparés à partir de tissus du foie selon la méthode de Nelson *et al.* (1998). Chacune des réactions en chaîne de la polymérase (PCR) de 25 µL nécessitait 1 µL d'extrait brut. Nous avons recueilli des données génotypiques pour dix loci d'ADN microsatellites. Tous ces loci sont énumérés dans le tableau 1, ainsi que les températures d'hybridation et les durées des

Tableau 1
Température d'hybridation et durée de l'électrophorèse pour les loci d'ADN microsatellites du cerf

Locus	Température d'hybridation (°C)	Durée (heures)	Référence
ILSTS001	50	15	Kemp *et al.* 1995
Cervid1	50	18	DeWoody *et al.* 1995
OarJMP12	50	15	Lumsden *et al.* 1996
ILSTS52	52	18	Kemp *et al.* 1995
ILSTS65	52	15	Kemp *et al.* 1995
T193	55	18	Jones *et al.* 2002
DeerC273	55	15	Jones *et al.* 2002
DeerC89	50	15	Jones *et al.* 2000
DeerT7	48	18	Jones *et al.* 2000
DeerT32	57	18	Jones *et al.* 2000

électrophorèses sur gel. Un thermocycleur MJ PTC-100 (MJ Research, Watertown, Massachusetts) a servi à effectuer la PCR dans des plaques à microtitration de 96 cupules; chacune des réactions de 25 µL renfermait 10 pmol (0,4 µM) de chacune des amorces, 80 µM de chacun des nucléotides, 20 mM de Tris pH 8,8, 2 mM de $MgSO_4$, 10 mM de KCl, 0,1 % de Triton X-100, 10 mM de $(NH_4)SO_4$ et 0,1 mg/mL d'albumine bovine. Après trois minutes d'incubation à 94 °C, les mélanges de PCR ont été maintenus à 80 °C en même temps qu'une unité d'ADN polymérase Taq était ajoutée, à la suite de quoi le cycle des températures a commencé. Les étapes de dénaturation et d'extension de la PCR ont toutes deux duré 30 secondes, à une température de 94 °C et 72 °C respectivement. Après hybridation, 3 µL de solution colorante 10X (50 mM d'EDTA pH 8,0, 30 % de glycérol, 0,25 % de bleu bromophénol) ont été ajoutés à chacune des réactions, et 10 µL de cette solution ont été utilisés par bande d'électrophorèse sur gel.

Les allèles microsatellites ont été fractionnés par taille sur des gels de polyacrylamide non dénaturants de 17 cm de large par 14,5 cm de long, renfermant des acrylamides et des bisacrylamides dans un rapport de 19 pour 1 pour une concentration totale en acrylamides de 10 %. Les gels contenaient un tampon TAE 2X (Sambrook *et al.* 1989), tout comme le tampon d'électrophorèse. Chaque gel contenait trois rangées de marqueurs de 20 paires de base (GenSura Labs Inc., Del Mar, Californie) pour créer une grille de taille moléculaire et 24 échantillons de cerfs. Les gels ont été colorés à l'aide de 0,5 µg/mL de bromure d'éthidium dans de l'eau, puis visualisés sous rayons ultraviolets. Des images numériques des gels ont été obtenues grâce à un système Eagle Eye (Stratagene Corp., San Diego, Californie). L'évaluation des gels s'est faite manuellement à l'aide du logiciel Intelligent Quantifier (Millipore Corp., Bedford, Massachusetts).

2.2 Analyse des données

Les écarts aux proportions génotypiques de Hardy-Weinberg ont été évalués pour chacun des échantillons grâce au test exact de Guo et Thompson (1992) à l'aide de la version 3.1 de GENEPOP (Raymond et Rousset 1997); les valeurs de probabilité ont été corrigées par la technique séquentielle de Bonferroni (Holm 1979; Rice 1989), le seuil de signification initial étant considéré comme égal à 0,05/nombre de loci (10). De même, la vérification de l'homogénéité génétique entre les échantillons a été effectuée selon la description de Raymond et Rousset (1995) au moyen de GENEPOP et les valeurs de probabilité ont été corrigées par la technique séquentielle de Bonferroni, le seuil de significativité initial étant considéré comme égal à 0,05/nombre de loci (10).

Les statistiques F (Wright 1951) ont été calculées selon Weir et Cockerham (1984) à l'aide de GENETIX, version 4.02, et le nombre de migrants échangés par génération (N_em) a aussi été estimé au moyen de GENETIX à partir de l'approximation selon laquelle $N_em = (1- F_{st}) / 4F_{st}$ (Wright 1969); 500 permutations ont permis de vérifier la significativité des valeurs de F_{st}.

3. Résultats

Nous avons obtenu des données sur l'hétérogénéité génétique à dix loci d'ADN microsatellites polymorphiques de 141 cerfs provenant de quatre localités différentes. Nous avons calculé s'il y avait des écarts aux valeurs de Hardy-Weinberg pour chacun des loci dans les échantillons de chaque localité. Des 40 comparaisons possibles, une seule le locus *ILSTS65* de l'île Reef a révélé un écart significatif sur le plan statistique ($P < 0,005$) à Hardy-Weinberg. Les tests de l'homogénéité génétique des échantillons ont montré que ceux de 1999 et 2000 prélevés sur l'île Louise ne présentaient pas d'écarts significatifs, pas plus que ceux de 1998 et de 1999 prélevés sur SGang Gwaay; nous les avons donc regroupés pour accroître la taille des échantillons dans les analyses subséquentes. Tous les tests locus par locus de l'homogénéité de la fréquence des allèles entre l'île Moresby et l'île Louise ont montré que ces deux échantillons n'étaient pas différents sur le plan statistique; ils ont donc aussi été regroupés pour les analyses suivantes; l'échantillon ainsi formé est appelé échantillon « source ».

Huit des loci avaient deux allèles, tandis que deux (*T32*, *ILSTS65*) en avaient trois (tableau 2). Deux allèles ont été observés au locus *C89* dans la population source et celle de l'île Reef, et un seul allèle a été observé à ce locus dans les échantillons de SGang Gwaay. De même, au locus *T273*, deux allèles ont été trouvés dans la population source et sur SGang Gwaay, alors qu'un seul allèle a été observé à ce locus dans les échantillons de l'île Reef. Aucun allèle n'était absent dans les autres échantillons à aucun des autres loci. Les comparaisons locus par locus de la fréquence des allèles entre SGang Gwaay et la population source, et entre l'île Reef et la population source, montrent que ces échantillons ne proviennent pas du même fond génétique, ce qui semble indiquer qu'il y a subdivision de la population.

D'autres données sur la subdivision de la population entre les lieux échantillonnés ont été obtenues par le calcul des statistiques F (tableau 3). Il y avait un écart significatif entre la structure génétique de SGang Gwaay et sa source ($F_{st} = 0,1$, $P < 0,01$) et entre celle de l'île Reef et

Tableau 2
Fréquence des allèles pour tous les loci microsatellites dans les échantillons du cerf à queue noire de Sitka de Haïda Gwaii

Locus	Allèle	Source	SGang Gwaay	Reef
DeerT7	1	0,24	0,316	0,07
	2	0,76	0,684	0,93
	N[a]	50	38	50
ILSTS65	1	0,212	0,132	0,108
	2	0,692	0,513	0,608
	3	0,096	0,355	0,284
	N	52	38	51
DeerC89	1	0,279	0	0,13
	2	0,721	1	0,87
	N	52	38	50
DeerT273	1	0,167	0,027	0
	2	0,833	0,973	1
	N	51	37	51
OarJMP1	1	0,288	0,486	0,45
	2	0,712	0,514	0,55
	N	51	37	50
LSTS001	1	0,5	0,139	0,255
	2	0,5	0,861	0,745
	N	51	36	49
DeerT32	1	0,038	0,081	0,19
	2	0,798	0,446	0,61
	3	0,163	0,473	0,2
T193	*N*	52	37	50
	1	0,346	0,197	0,48
	2	0,654	0,803	0,52
ILSTS52	*N*	52	38	49
	1	0,298	0,368	0,373
	2	0,702	0,632	0,627
Cervid 1	*N*	52	38	51
	1	0,817	0,855	0,51
	2	0,183	0,145	0,49
	N	52	28	51

[a] *N* = Nombre d'animaux analysés avec succès pour chacun des loci.

Tableau 3
F_{st} et N_em par paire entre les populations sources de cerfs à queue noire de Sitka des îles Moresby et Louise et les populations des îles éloignées (Reef et SGang Gwaay) sur Haïda Gwaii

	F_{st}[a]	
	SGang Gwaay	Reef
Source (îles Moresby/ Louise)	0,1	0,072
SGang Gwaay		0,079
	N_em	
	SGang Gwaay	Reef
Source (îles Moresby/ Louise)	2,23	3,22
SGang Gwaay		2,92

[a] Toutes les valeurs de F_{st} sont significatives ($P < 0,01$).

sa source ($F_{st} = 0,072$, $P < 0,01$). Il y avait aussi des écarts significatifs entre SGang Gwaay et l'île Reef ($F_{st} = 0,079$, $P < 0,01$). D'après les valeurs N_em dérivées de ces valeurs F_{st}, 2,23 migrants par génération sont échangés entre SGang Gwaay et la population source, et 3,22 migrants sont échangés par génération entre l'île Reef et la population source.

4. Discussion

Nous avons recouru aux allèles microsatellites pour estimer les événements de colonisation par le cerf des îles de Haïda Gwaii les plus éloignées de l'archipel. Nos données sont incompatibles avec un seul événement de colonisation; elles suggèrent plutôt un fort degré de dispersion entre les îles de deux ou trois cerfs environ par génération. La durée de génération du cerf à queue noire sur Haïda Gwaii étant de deux ou trois ans, cela veut dire qu'un cerf par année environ atteint les îles Reef et SGang Gwaay. Comme l'île Reef est l'une des îles les plus éloignées de l'archipel, le taux de migration entre les îles plus rapprochées de l'archipel et abritant les plus grandes populations sera probablement encore plus élevé.

Il est possible que nos résultats surestiment les taux de migration entre les îles, du fait que la méthode utilisée pour le calcul de la migration ne fait pas la distinction entre les échanges génétiques en cours et l'association historique entre les lieux. De la même manière, la fréquence des allèles peut résulter d'un seul événement de colonisation récent, une petite fraction seulement de l'écart étant attribuable à la dérive génétique. Nous ne pouvons à l'heure actuelle exclure cette possibilité, mais nous la considérons comme improbable. À SGang Gwaay, où nous estimons à partir de données génétiques le nombre de migrants à deux par génération, soit un par année, les observations empiriques directes d'un habitant haïda de l'île (Captain Gold, comm. pers.) montrent dix événements de dispersion individuelle en 30 ans (1970-2000), soit environ un tous les trois ans. Ce nombre est très sous-estimé, puisque la période d'observation ne représente qu'une petite proportion du temps total. Le nombre de cerfs atteignant les îles à la nage a donc par conséquent des chances d'être beaucoup plus élevé et notre estimation d'une colonisation par année risque d'être une sous-estimation plus qu'une surestimation. Le taux élevé de migrations estimé entre SGang Gwaay et l'île Reef (tableau 3), lequel semble improbable compte tenu de la séparation géographique de ces deux îles, est probablement attribuable au flux génétique constant de la population source commune (îles Moresby et Louise) plutôt qu'à l'échange direct de matériel génétique par la migration entre SGang Gwaay et l'île Reef.

Nos résultats génétiques font ressortir plusieurs conséquences pour la conservation. Premièrement, les événements de dispersion du cerf, même entre les îles les plus éloignées des côtes, semblent courants. Si c'est le cas, les programmes ponctuels d'élimination des cerfs seront un outil écologique inefficace. Une seule femelle colonisatrice et un seul mâle peuvent en une décennie engendrer une population approchant la capacité de charge de chacune de ces îles. Il faudrait donc sur les îles où ces programmes sont

mis en œuvre vérifier chaque année la présence de cerfs et les enlever. Deuxièmement, alors que les estimations empiriques de la colonisation initiale de chacune des îles par les cerfs obtenues par les analyses dendrochronologiques (Vila et Martin le présent volume, et les références qui s'y trouvent) suggèrent un impact important des cerfs sur la plupart des îles dès le milieu du XX^{e} siècle, nos données génétiques sur la dispersion sont compatibles avec une colonisation initiale de ces îles ayant suivi de peu l'introduction des cerfs sur les îles Graham et Moresby à la fin du XIX^{e} et au début du XX^{e} siècles.

Remerciements

Nous sommes reconnaissants au capitaine Gold et à Doug Burles pour l'information sur la fréquence des cerfs observés en train de nager à Gwaii Haanas. T.E. Reimchen remercie le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada pour son soutien constant (subvention A2354).

Documents cités

Carl, G.C.; Guiget, C.J. 1972. Alien animals in British Columbia. B.C. Provincial Museum Handbook 14. Victoria, C.-B. 102 p.

DeWoody, J.A.; Honeycutt, R.L.; Skow, L.C. 1995. Microsatellite markers in white-tailed deer. J. Hered. 86: 317-319.

Foster, J.B. 1965. The evolution of the mammals of the Queen Charlotte Islands, British Columbia. B.C. Provincial Museum Occasional Paper 14, Victoria, C.-B. 130 p.

Guo, S.W.; Thompson, E.A. 1992. Performing the exact test of Hardy-Weinberg proportions for multiple alleles. Biometrics 48: 361-372.

Holm, S. 1979. A simple sequential rejective multiple test procedure. Scand. J. Stat. 6: 65-70.

Jones, K.C.; Banks, J.D.; Levine, K.F. 2000. DNA-based genetic markers in black tailed and mule deer for forensic applications. Calif. Fish Game 86: 115-126.

Jones, K.C.; Levine, K.F.; Banks, J.D. 2002. Characterization of 11 polymorphic tetranucleotide microsatellites for forensic applications in California elk (*Cervus elaphus canadensis*). Mol. Ecol. Notes 2: 425-427.

Kemp, S.J.; Hishida, O.; Wambugu, J.; Rink, A.; Longeri, M.L.; Ma, R.Z.; Da, Y.; Lewin, H.A.; Barendse, W.; Teale, A.J. 1995. A panel of polymorphic bovine, ovine and caprine microsatellite markers. Anim. Genet. 26: 299-306.

Lumsden, J.M.; Lord, E.A.; Montgomery, G.W. 1996. Characterisation and linkage mapping of ten microsatellite markers derived from a sheep × hamster cell hybrid. Anim. Genet. 27: 203-206.

Nelson, R.J.; Beacham, T.D.; Small, M.P. 1998. Microsatellite analysis of the population structure of a Vancouver Island sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) stock complex using nondenaturing gel electrophoresis. Mol. Mar. Biol. Biotechnol. 7: 312-319.

Raymond, M.; Rousset, F. 1995. An exact test for population differentiation. Evolution 49: 1280-1283.

Raymond, M.; Rousset, F. 1997. GENEPOP (version 3.1b): an updated version of GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. J. Hered. 86: 248-249.

Rice, W.R. 1989. Analyzing tables of statistical tests. Evolution 43: 223-225.

Sambrook, J.; Fritsch, E.F.; Maniatis, T. 1989. Molecular cloning: a laboratory manual. 2^{e} éd. Cold Spring Harbor Laboratory Press, New York.

Weir, B.S.; Cockerham, C.C. 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. Evolution 38: 1358-1370.

Wright, S. 1951. The genetical structure of populations. Ann. Eugenics 15: 323-354.

Wright, S. 1969. Evolution and genetics of populations. Vol. II. The theory of gene frequencies. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.

Leçons d'ailleurs



Légende : Franchissement de clôture pour inspecter un enclos expérimental sur l'île d'Anticosti
Crédit photographique : RGIS, Jean-Louis Martin

Science et gestion des espèces introduites

Daniel Simberloff

Résumé

Il existe trois façons de gérer les espèces introduites. La première consiste à empêcher leur introduction. La deuxième, si leur introduction n'a pu être empêchée, à les localiser rapidement et à tenter de les éradiquer. Enfin, la troisième, une fois qu'elles sont établies, nuisibles et impossible à éradiquer, à les réguler de façon à ce que leurs effets soient acceptables. Le rôle de la science dans la gestion des espèces introduites varie. La recherche scientifique est souvent nécessaire pour comprendre les effets des espèces envahissantes, et cette compréhension peut inciter à prendre des mesures pour éviter leur introduction. Toutefois, une recherche scientifique pointue est généralement inutile pour nous aider à localiser rapidement les espèces introduites et à les éradiquer. Une fois une espèce établie, la maintenir à des niveaux acceptables, par le sarclage répété, par exemple, n'exige que peu de connaissances scientifiques nouvelles. D'autres méthodes d'éradication, notamment dans les domaines de la lutte biologique et de la gestion des écosystèmes, peuvent, par contre, nécessiter d'importants efforts de recherches et des approches novatrices. Quoi qu'il en soit, une approche globale, assortie d'objectifs clairs et quantifiables, est toujours nécessaire pour gérer efficacement les espèces introduites.

1. Introduction

La première solution à envisager dans la gestion d'une espèce introduite est celle de l'absence d'intervention (Simberloff 2002a). Seule une minorité d'espèces introduites ont en fait des effets écologiques ou économiques graves. La « règle des dix pour cent » (Williamson et Brown 1986; Williamson 1996) reste d'actualité (cf. Lockwood *et al.* 2001) : c'est en effet environ 10 % des espèces introduites ayant réussi à s'établir qui deviennent nuisibles. Le problème, c'est que cette règle ne précise pas quels 10 % pourraient devenir problématiques et quelles sont les espèces qu'il faudrait en conséquence tenter d'exclure, éradiquer ou contenir à long terme. Les spécialistes des espèces envahissantes n'ont d'ailleurs guère tenté de prédire quelles espèces poseront problème (Williamson 1996), même si des progrès ont été accomplis récemment sur certains taxons tels que les pins (p.ex. voir Rejmánek et Richardson 1996). Qui plus est, certaines espèces introduites, qui posaient d'énormes problèmes au début ou qui semblaient devoir en poser un jour, voient soudain leurs effectifs diminuer jusqu'à leur quasi disparition, parfois avec une rapidité déconcertante (Simberloff 2002a). Inversement, il peut exister un délai prolongé entre le moment ou une espèce s'installe avec des effectifs faibles et une apparence inoffensive et le moment ou elle se transforme en cauchemar (Crooks et Soulé 1996). Ce dernier phénomène a d'ailleurs été documenté plus souvent que les cas d'invasion immédiate, sans qu'aucun des deux scénarios n'ait toutefois fait l'objet d'un examen attentif. Le fait que la plupart des espèces introduites ne se transforment pas en espèce envahissante ou en problème économique grave pose un sérieux dilemme aux décideurs et aux gestionnaires, pour la simple raison que toute méthode de gestion engendre des coûts importants dans un contexte ou les ressources sont toujours limitées. La tentation de ne rien faire est donc forte et l'absence d'intervention est probablement la solution pour laquelle opte le plus grand nombre puisqu'elle permet d'économiser de l'argent à court terme. L'une des principales façons pour la science d'aider les gestionnaires est d'établir quelles espèces envahissantes ont véritablement des effets. Mais dans la mesure où certains de ces effets sont particulièrement subtils, la recherche nécessaire pour les identifier peut s'avérer ardue et approfondie.

Du fait de la difficulté à prévoir les conséquences d'une invasion, il semble prudent de considérer toute introduction comme potentiellement dangereuse et pour le moins d'examiner très attentivement toute proposition d'introduction délibérée. Comme seules un petit nombre d'introductions semblent se réguler d'elles-même une fois devenues néfastes, compter sur une disparition spontanée du problème sans gestion active serait faire preuve d'imprudence. Il y a trois stades auxquels les gestionnaires peuvent espérer atténuer les effets des espèces introduites (Simberloff 2002a) :

1. Avant leur introduction, en les empêchant de s'établir.
2. Si leur introduction n'a pu être empêchée, en tentant de les repérer rapidement et de les éradiquer.
3. Si elles ne sont pas repérées rapidement ou si l'éradication échoue, ils peuvent recourir à diverses techniques pour essayer de maintenir les populations à des niveaux de faible densité.

2. Empêcher les introductions

Comme en médecine, il vaut mieux prévenir que guérir, et empêcher l'arrivée d'espèces envahissantes sera toujours moins coûteux que de tenter de les contrôler ou de les éliminer. Les mesures restrictives doivent cibler deux types d'introductions – les introductions volontaires et les introductions involontaires – qui nécessitent des approches quelque peu différentes. Il est décourageant de constater que, là où les données sont disponibles, les introductions volontaires représentent environ la moitié de toutes les introductions, et qu'elles ont des effets nuisibles au moins aussi souvent que les introductions involontaires (voir p. ex. Gordon et Thomas 1997). Huit des dix espèces de mammifères introduits qui ont réussi à s'établir sur les îles de la Reine-Charlotte ont été introduites volontairement (par cinq organismes gouvernementaux). Cinq d'entre elles sont des espèces qui peuvent avoir des effets nuisibles sur les écosystèmes indigènes (Golumbia 2000; Engelstoft et Bland 2002) : le raton laveur *Procyon lotor*, le cerf à queue noire *Odocoileus hemionus*, le rat musqué *Ondatra zibethica*, le castor *Castor canadensis* et l'écureuil roux *Tamiasciurus hudsonicus*. Nous savons beaucoup moins de choses sur les moyens par lesquels les plantes ont été introduites sur les îles de la Reine-Charlotte (Engelstoft et Bland 2002). Il est tout de même remarquable que le genêt à balai *Cytisus scoparius*, considéré dans de nombreuses autres régions comme mettant en péril des écosystèmes entiers (Bossard 2000; Hendrickson 2002), ait été introduit délibérément dans l'archipel par un particulier (Engelstoft et Bland 2002) et que le genêt à balai et l'ajonc d'Europe *Ulex europaeus*, une autre espèce envahissante extrêmement nuisible dans d'autres régions (Hoshovsky 2002), aient été utilisés pour l'aménagement paysager (T. Golumbia, comm. pers.).

Le fait qu'un grand nombre d'espèces introduites le sont volontairement devrait faciliter la prévention des introductions – on pourrait simplement décider quelles introductions ont de fortes chances d'être problématiques et les interdire. Dans la plupart des régions du monde, de telles tentatives n'ont pas eu beaucoup de succès, et ce, pour diverses raisons. Premièrement, on peut douter des risques de nuisance que présente une introduction ou se focaliser sur les bénéfices attendus et les espérer supérieurs aux dommages escomptés. Différents groupes d'intérêts vont varier dans leur perception du problème. Sur les îles de la Reine-Charlotte le cerf à queue noire est à la fois considéré comme une bénédiction par les chasseurs et comme une malédiction par ceux qui collectent des plantes (Engelstoft 2002a).

Deuxièmement, les effets des espèces introduites sur l'environnement sont particulièrement difficiles à prévoir (Williamson 1996), bien qu'il arrive souvent qu'une espèce problématique en un lieu donné, le devienne une fois introduite ailleurs (Lonsdale 1999). Du fait de cette imprévisibilité, les méthodes formelles d'évaluation quantitative des risques que présentent les espèces introduites n'en sont qu'à leur début et ne peuvent pas, d'une manière générale, fournir des probabilités et des estimations de coûts exactes (Simberloff et Alexander 1998). Par ailleurs, l'expansion rapide du commerce mondial et les traités commerciaux multilatéraux connexes, tels que ceux de l'Organisation mondiale du commerce, ont donné lieu à une situation dans laquelle les introductions sont considérées comme inoffensives à moins que l'on puisse établir la preuve du contraire par des méthodes formelles d'évaluation des risques (U.S. National Research Council 2000; Simberloff 2001). Il s'ensuit qu'à l'échelle internationale un pays peut difficilement tenter d'exclure telle ou telle espèce, ou un produit qui pourrait être un vecteur d'introduction, sans être accusé de protectionnisme. Le rejet récent par l'Organisation mondiale du commerce de la demande de l'Australie de pouvoir interdire l'importation de saumon congelé du Canada est en partie dû à l'incapacité des Australiens à fournir une évaluation quantitative du risque présenté par le saumon comme vecteur d'organismes pathogènes susceptibles de causer des dommages aux poissons indigènes (Victor 2000). Cette décision fut prise, en dépit du fait que le tournis de la truite, arrivé dans de la truite congelée provenant de Suède, avait effectivement dévasté de nombreuses zones de pêche à la truite arc-en-ciel en Amérique du Nord (Markiw 1992; Nickum 1999).

Le fait que les îles de la Reine-Charlotte soient situées entièrement au Canada et qu'elles soient peu peuplées devrait simplifier et faciliter les efforts d'exclusions. Le commerce international ne cible pas particulièrement les îles de la Reine-Charlotte, et leur insularité réduit (mais n'écarte pas) la probabilité qu'une espèce envahissante présente sur le continent atteigne l'archipel. Cependant, l'exclusion des espèces ne sera efficace que si l'ensemble de la population comprend la nécessité de réguler les introductions d'espèces, quel que soit l'innocuité perçue ou les bénéfices attendus par tel ou tel citoyen. Elle exigera aussi la mise en place de procédures réglementaires exécutoires et de leurs mécanismes d'application. Enfin, il faut une acceptation générale du principe que toute introduction éventuelle est potentiellement dangereuse sauf preuve du contraire, et que toute importation éventuelle devra faire l'objet d'un examen minutieux par des spécialistes (Simberloff 2000). Même des pays comme le Canada ou les États-Unis, où l'on est très conscient du risque que représentent les espèces introduites, n'ont pas adopté ce principe. En Nouvelle-Zélande, par contre, le *Biosecurity Act* de 1993 intègre cette notion et il a été déterminant pour réduire le nombre d'introductions d'espèces nuisibles (New Zealand Parliamentary Commissioner for the Environment 2000).

Les introductions involontaires d'espèces envahissantes sont difficiles à prévenir. Ces espèces peuvent s'infiltrer clandestinement avec des marchandises (p.ex. les insectes dans les fruits ou la matière végétale) ou emprunter des vecteurs susceptibles de transporter beaucoup d'espèces envahissantes, comme l'eau des ballasts de bâteau ou les emballages en bois non traité. Dans les grands ports, avec leur trafic considérable de passagers et de marchandises, contenir l'introduction d'espèces envahissantes est par nature difficile. Mais dans le cas où des efforts substantiels sont consentis des résultats très satisfaisants sont obtenus (New Zealand Parliamentary Commissioner for the Environment 2000; Baskin 2002). Là aussi, l'insularité et la faible population des îles de la Reine-Charlotte sont des atouts. Si l'essentiel des efforts destinés à

empêcher des introductions devra forcément être le résultat d'initiatives générales prises par le gouvernement fédéral ou provincial, le recours à des procédures spécifiques pourra empêcher des introductions non souhaitées d'atteindre l'archipel en provenance des autres régions du Canada. L'Équateur a, par exemple, institué en 2000 une loi spéciale pour l'archipel des Galápagos, qui subissait un flux croissant d'espèces invasives du fait de l'augmentation du flux touristique et du développement qui en résultait (Baskin 2002). Certains produits ou espèces ont été interdits ou restreints d'importation dans les Galápagos, y compris les animaux vivants, un grand nombre de plantes et certains aliments. Les échanges entre les différentes îles ont également été limités. Un organisme gouvernemental est chargé expressément du contrôle de ces interdictions et 36 inspecteurs sont présents dans les ports d'entrée et de sortie. Certaines inspections se font sur le continent, à Quito et à Guayaquil. Des installations de traitement et un quai spécial sont prévus à Guayaquil pour le transit des produits frais et des marchandises destinés aux îles. Sur les îles de la Reine-Charlotte une inspection minutieuse pourrait permettre de fermer la presque totalité des voies d'introduction potentiellement dommageables. Ainsi, il serait possible d'inspecter soigneusement le ballast routier et les autres matières utilisées dans les aménagements paysagers afin de vérifier qu'ils ne contiennent pas de graines de genêt, d'ajonc d'Europe, de chardons ou d'autres plantes (cf. Prasad 2001). L'inspection visuelle et les méthodes de germination sont deux techniques possibles.

3. Éradication

Nombreux sont ceux qui pensent que l'éradication des espèces envahissantes est une entreprise hasardeuse et coûteuse dont les chances de réussite sont faibles, en particulier lorsqu'une espèce est déjà largement répandue. Cependant, il y a de nombreux exemples d'éradications réussies, non seulement dans les îles, mais aussi dans des régions continentales, et elles sont loin de ne concerner que des espèces arrivées récemment (Simberloff 2002b). Malheureusement, bon nombre de ces éradications réussies n'ont pas bénéficié d'une grande publicité, et il n'existe pas de véritable « science » de l'éradication représentée par une revue savante se focalisant sur les activités d'éradication et proposant une littérature hiérarchisée permettant aux chercheurs de tirer des enseignements des initiatives passées. Même si un virus, celui de la variole, a pu être éradiqué à l'échelle de la planète (sauf dans des fioles à Atlanta, à Moscou et, peut-être, dans quelques redoutes terroristes) (Fenner *et al.* 1988), ou si un insecte, l'*Anopheles gambiae*, le moustique africain vecteur de la malaria, a pu être éliminé sur une étendue de 31 000 km^2 dans le nord-est du Brésil (Davis et Garcia 1989), il n'en demeure pas moins qu'une fraction disproportionnée des éradications récentes concerne des mammifères ayant colonisé des îles de taille relativement réduite (p. ex. Veitch et Bell 1990; Chapuis et Barnaud 1995; Day et Daltry 1996a,b; Pascal 1996; Day *et al.* 1998; Pascal *et al.* 1998; Varnham *et al.* 1998; Bell 1999; Tershy *et al.* 2002). L'éradication du surmulot *Rattus norvegicus* de l'île Langara (Kaiser *et al.* 1997; Taylor *et al.* 2000) est l'une des réussites les plus remarquables. Langara est la plus grande île (3 105 ha) d'où les rats ont été éradiqués, bien qu'il y ait eu récemment des éradications de rats sur d'autres grandes îles (p. ex. l'île Kapiti, de 1 965 ha, en Nouvelle-Zélande [New Zealand Department of Conservation 2002] et l'île Saint-Paul, de 800 ha [Micol et Jouventin 2002]). Il convient de noter que, même si l'on prétend souvent que l'éradication des plantes est beaucoup plus difficile que celle des animaux (p. ex. Rejmánek et Pitcairn 2002), plusieurs populations végétales ont bel et bien été éradiquées. La campagne d'éradication du kochia à balai *Kochia scoparia* de 3 200 ha répartis sur 900 km dans l'ouest de l'Australie (Randall 2001) et celle qui vise à supprimer *Cenchrus echinatus* (Flint et Rehkemper 2002) de l'île Laysan sont deux projets importants qui approchent de leur terme.

Un examen attentif des projets qui ont réussi et de ceux qui ont échoué (Myers *et al.* 2000; Simberloff 2002b) met en évidence un certain nombre de conditions du succès, notamment :

a) *Une attitude positive :* Dans presque tous les cas, de l'éradication de la variole à l'échelle de la planète à l'élimination des rats sur de petites îles, il a fallu qu'une personne veuille ardemment tenter l'éradication, malgré l'opposition systématique de ceux qui prétendaient que c'était là une entreprise vouée à l'échec. Mon exemple préféré est celui d'un groupe indépendant de scientifiques et de citoyens (l'Island Conservation and Ecology Group) qui a réussi, avec un budget très limité, à éradiquer diverses combinaisons d'espèces comprenant le chat haret *Felis catus*, le rat noir et le surmulot *Rattus rattus*, la souris commune *Mus musculus*, le lapin *Oryctolagus cuniculus*, la chèvre *Capra hircus*, le mouton *Ovis aries* et l'âne *Equus asinus* de plusieurs îles du nord-ouest du Mexique (Tershy *et al.* 2002). Les Néozélandais sont devenus des chefs de file mondiaux de l'éradication des vertébrés (voir p. ex. Veitch et Bell 1990; Veitch et Clout 2002), en partie en raison d'un optimisme implacable qui leur fait croire que, s'ils travaillent suffisamment fort, ils y arriveront.
b) *Des ressources économiques suffisantes pour terminer le projet :* Bien que l'enthousiasme et l'efficacité puissent compenser le faible financement, surtout dans les situations où l'invasion d'une espèce est récente ou dans celles où la zone cible est restreinte et bien délimitée, comme une petite île ou un lac, de nombreux projets d'éradication sont mis en œuvre sur de grandes étendues et nécessitent des budgets en proportion (Myers *et al.* 2000; Simberloff 2002a,b). En général, l'avantage de l'éradication par rapport au contrôle des populations est que l'éradication évite d'avoir à engager les dépenses récurrentes inhérentes aux opérations de contrôle à long terme; cependant l'investissement initial doit être suffisamment important pour que le projet puisse être mené à bien. Il est arrivé que des organismes publics décident de réduire le financement d'un projet juste avant sa fin en estimant que l'espèce envahissante avait cessé d'être un problème (Simberloff 2002b). En fonction de la différence de coût entre une éradication

complète par rapport au coût d'un simple contrôle des populations, et en fonction du niveau de contrôle ainsi obtenu et de sa persistance dans le temps, se contenter d'une éradication incomplète peut s'avérer irresponsable sur un plan économique.

c) *Des chaînes d'autorité claires et un pouvoir d'application des décisions :* Du fait qu'il est facile pour un seul individu de compromettre une campagne d'éradication (p. ex. par l'importation ou le lâcher d'individus appartenant à l'espèce ciblée), du fait que certaines éradications doivent être entreprises sur des propriétés privées ou que certaines zones ciblées soient régies par plusieurs organismes gouvernementaux, il est important qu'une personne ou une entité soit clairement responsable et capable de mobiliser la coopération de tous (Myers *et al.* 2000; Simberloff 2002b). Dans certains cas, l'abattage de grands vertébrés charismatiques a suscité une vive opposition de la part d'organisations de défense des droits des animaux ou de chasseurs (références dans Simberloff 2002b). Cependant, comme la plupart des campagnes d'éradication à des fins de protection ou de conservation de l'environnement (et non à des fins de protection de l'agriculture ou de la santé humaine) ont concerné des îles isolées, inhabitées ou peu habitées (p. ex. les petites îles de la Nouvelle-Zélande) la mise en place de mesures d'éradication n'a le plus souvent pas posé de problème. Quant aux éradications entreprises sur le continent, la promesse d'un avantage économique ou sanitaire, du moins pour certaines personnes ou groupes concernés, a en général permis d'acquérir l'appui du public. Les quelques dissidents qui restent exigent en général la présence d'une personne capable de les convaincre de coopérer.

d) *Biologie appropriée de l'organisme ciblé :* S'il est vrai qu'en y mettant suffisamment d'effort on peut probablement venir à bout de n'importe quelle espèce sur une petite étendue, il reste que certaines espèces sont plus faciles à éradiquer que d'autres. Pour pouvoir éradiquer certaines espèces envahissantes largement répandues, il faut que leur biologie s'y prête. Les espèces qui sont plus faciles à éradiquer présentent des caractéristiques évidentes (Simberloff 2002a) : les mammifères, notamment ceux de grande taille, sont plus faciles à éradiquer que les insectes; les plantes qui ont une banque de graines dans le sol posent plus de difficultés que celles qui n'en ont pas. D'autres caractéristiques importantes sont moins évidentes cependant, comme ce fut le cas, par exemple, pour l'absence de porteurs non humains ou de porteurs de longue durée dans le cas de l'éradication de la variole (Fenner *et al.* 1988), ou le fait qu'au Brésil le moustique *Anopheles gambiae* se trouvait surtout à proximité des édifices (Davis et Garcia 1989).

Il faut toutefois noter que plusieurs des caractéristiques qui sont souvent considérées comme nécessaires pour qu'un effort d'éradication réussisse ne sont en fait pas toujours des prérequis indispensables, notamment :

a) *la connaissance scientifique détaillée des espèces ciblées :* Il est souvent affirmé qu'il faut bien connaître la biologie des espèces ciblées pour les contrôler. En fait, bien que les biologistes spécialisés dans les espèces envahissantes pensent souvent que l'augmentation des budgets pour la recherche permettront d'exercer un meilleur contrôle, bon nombre de projets d'éradication ont réussi malgré des connaissances biologiques minimales (Simberloff 2003). Le cas de la moule *Mytilopsis sallei* est exemplaire. Apparue dans le port de Darwin en 1999 elle fut découverte dans les six mois qui ont suivi son arrivée et avant qu'elle ne se propage en dehors des 12,5 ha de la baie Cullen (Bax *et al.* 2002). En moins de neuf jours, le gouvernement australien mis toute la baie en quarantaine et y fit déverser 187 tonnes d'hypochlorite de sodium et 7,5 tonnes de sulfate de cuivre, éradiquant ainsi le mollusque (et tuant du même coup tous les autres organismes vivant dans la baie). Il n'y eu que peu de recherche empirique sur les concentrations à employer pour ces poisons ou sur l'utilisation possible de produits chimiques plus inusités. Étant donné qu'aucune des espèces indigènes n'était confinée à la baie et que la plupart d'entre elles possédaient des larves planctoniques, il n'y avait aucune raison de croire que le rétablissement du biotope indigène ne serait pas rapide. Il le fut.

Cette méthode de la terre brûlée a été appliquée avec succès à d'autres espèces envahissantes. Par exemple, l'orgyie à taches blanches *Orgyia thyellina,* qui apparut dans une banlieue d'Auckland, en Nouvelle-Zélande, vers 1996. Le gouvernement lança une campagne d'éradication dès l'année suivante, n'attendant pas que l'espèce se propage. Cela fut fait par épandage d'un insecticide à base de *Bacillus thuringiensis*, après s'être assuré que cette noctuelle était bien vulnérable à cette bactérie. Il n'y eu pas de recherches empiriques sur l'effet possible de l'épandage sur d'autres lépidoptères, bien que l'on sache que *B. thuringiensis* tue de nombreux autres lépidoptères, et malgré les craintes qu'avaient suscitées des campagnes similaires quant à des effets négatifs sur des espèces non ciblées (Miller 1990; Sample *et al.* 1992). Il n'y a pas eu de suivi structuré d'éventuels effets, ni d'études détaillées sur les effets possibles de l'orgyie à taches blanches sur les plantes indigènes, même s'il y avait toutes les raisons de croire qu'ils allaient être importants. Au lieu de cela, le gouvernement a agi rapidement, et avec une extrême vigueur (New Zealand Ministry of Agriculture and Forestry 1998; Anon. 1999; Clearwater 2002).

Il arrive à l'occasion que l'on suggère d'organiser des campagnes d'éradication à grande échelle qui suivent des schémas expérimentaux comprenant plusieurs traitements et des contrôles à l'instar de ce qui se fait en gestion adaptative (dont il sera question plus bas). Cela fut, par exemple, proposé dans le cadre de la campagne d'éradication de l'algue tropicale envahissante *Caulerpa taxifolia* à deux endroits en Californie (cf. Meinesz 2001). Les scientifiques souhaitaient tester diverses concentrations d'hypochlorite de sodium comme algicide. L'organisme de coordination de l'État exigeait

quant à lui l'utilisation (et a utilisé) de très fortes concentrations dès le départ, faisant valoir que la priorité était d'éradiquer l'infestation avant qu'elle ne se propage. Cet objectif risquait d'être compromis par les contrôles et les traitements à faible concentration. Lorsqu'une espèce envahissante est déjà bien établie et que le problème de son accroissement local ne se pose plus ou s'il n'y a que peu de chances qu'elle se propage davantage (dans le cas, par exemple, d'un vertébré terrestre présent sur une des îles d'un archipel), une approche de type gestion adaptative peut se justifier. En revanche, si l'éradication vise à contrôler une espèce envahissante récente avant qu'elle ne se développe et ne se propage encore davantage, alors une méthode non expérimentale et brutale paraît certainement plus indiquée, d'autant plus qu'elle a de bonnes chances de réussir.

Même des espèces envahissantes bien établies peuvent parfois être éradiquées avec peu ou pas de recherche scientifique. L'Island Conservation and Ecology Group a déjà mentionné avoir utilisé le piégeage et la chasse pour effectuer des éradications remarquables (Tershy *et al.* 2002; Wood *et al.* 2002). Cela n'implique pas, bien sûr, qu'il n'y a pas eu beaucoup de connaissances et d'expériences mises au service de ce projet. Il faut, en effet, un certain savoir-faire pour, par exemple, concevoir et placer des pièges; mais cela tient peut-être davantage de l'art que de la science. Le projet australien d'éradication du kochia fut mis en place alors que cette espèce nuisible avait déjà infesté 3 200 ha, mais il aura bientôt atteint son but (5 ha au dernier compte) et n'aura nécessité que l'utilisation abondante de divers herbicides sans aucune recherche sur la biologie des populations (Randall 2001; R. Randall, comm. pers.).

Je ne veux pas dire par là que l'on puisse prétendre que tout programme d'éradication puisse aspirer au succès sans qu'il soit nécessaire de faire beaucoup de recherches scientifiques. L'éradication de divers insectes à l'aide de la technique du mâle stérile a ainsi été énormément facilitée par l'étude détaillée des populations et la modélisation (références dans Simberloff 2003). Ce que je suggère c'est que certaines éradications peuvent être réalisées sans méthodes élaborées et que, en particulier au cours des premiers stades d'une invasion, l'application rudimentaire de la force brute peut permettre d'éviter la nécessité de contrôles à long terme.

b) *La détection précoce :* Il est vrai qu'il est beaucoup plus facile et beaucoup moins coûteux d'éradiquer une espèce envahissante avant qu'elle ne se propage au-delà de sa tête de pont initiale. Certaines éradications d'espèces qui s'étaient déjà largement propagées ont nécessité des millions de dollars (Simberloff 2002b). Ces coûts considérables ont stimulé l'intérêt pour la mise en place de systèmes d'alerte et de réponse précoces (p. ex. Westbrooks *et al.* 2000; Timmins et Braithwaite 2002). À l'exception de l'amélioration des méthodes d'exclusion, rien ne saurait faire mieux progresser la lutte contre les espèces introduites que l'amélioration des moyens de détection et de réponse précoces. Cependant, la détection précoce n'est pas une condition *sine qua non* de l'éradication : avec de la détermination et des compétences, il est parfois possible d'éradiquer les espèces envahissantes même parmi les plus persistantes.

c) *La faible probabilité de réinvasion rapide :* Une des raisons pour lesquelles une bonne partie des efforts d'éradication ont été entrepris sur des îles est que les îles sont isolées, réduisant ainsi la probabilité de réinvasion rapide. Il est assurément moins envisageable de tenter une éradication s'il y a de fortes chances que cette espèce reenvahisse rapidement la zone traitée, même en cas d'éradication réussie. Dans certaines circonstances, cependant, il peut valoir la peine de tenter l'éradication malgré tout (Simberloff 2002a, b). Par exemple, les règlements sur le commerce peuvent interdire l'importation d'un produit à moins que la région d'origine ne soit certifiée exempte d'un certain ravageur envahisseur. Si l'éradication est possible dans ce cas, même temporairement, il peut être avantageux, du moins sur le plan économique, d'éradiquer le ravageur de manière répétée. C'est exactement ce qui s'est produit avec la race asiatique de la spongieuse *Lymantria dispar* en Colombie-Britannique (Myers *et al.* 2000; Nealis 2002; Simberloff 2002a), où 20 campagnes d'éradication de ce papillon à l'aide de *Bacillus thuringiensis* semblent avoir réussi mais furent suivies par une réinvasion. Ces opérations, quoique coûteuses (la plus importante ayant coûté 6,5 millions de dollars) semblent justifiées, dans la mesure où la présence de la spongieuse causerait d'énormes dommages économiques. Les produits de la région seraient interdits d'exportation ou soumis à une quarantaine ou à des traitements coûteux. Un autre exemple de cas pour lequel la tentative d'éradication peut s'avérer être la meilleure solution, même en cas de réinvasion, est celui où le coût prévu de l'éradication serait peu élevé, les avantages de l'absence, même temporaire, du ravageur grand, et le temps prévu avant la nouvelle invasion suffisamment long.

Enfin, il convient de faire observer que l'éradication ne constitue pas en soi une restauration (Towns *et al.* 1997; Zavaleta *et al.* 2001; Simberloff 2002b). Il peut en effet s'ensuivre diverses conséquences imprévues. Par exemple, l'élimination d'un herbivore peut favoriser l'accroissement non prévue d'une mauvaise herbe introduite (voir p. ex. Dash et Gliessman 1994), tandis que l'élimination d'un prédateur peut favoriser l'accroissement de la densité d'une ou de plusieurs de ses espèces de proies. L'éradication (ou la gestion des populations) d'une espèce introduite peut aussi favoriser la prolifération d'une autre. Il importe donc de bien réfléchir au résultat souhaité, et non pas se contenter uniquement d'éliminer un élément non indigène de la communauté. Il faut également être prêt à réagir très rapidement aux imprévus qui surviennent à la suite d'une éradication. Il y a là un important thème de recherche, d'autant plus que les interactions directes et indirectes entre les espèces sont parfois difficiles à comprendre, élucider ou prédire sans étude scientifique intensive.

4. Contrôles à long terme

Lorsque l'éradication d'une espèce envahissante problématique échoue ou qu'elle n'est tout simplement pas tentée, il existe quatre grandes méthodes pour maintenir les populations à des niveaux bas afin d'en réduire au minimum les effets : le contrôle mécanique, le contrôle chimique, le contrôle biologique et la gestion des écosystèmes (Simberloff 2000, 2002a). Dans certains cas, il est possible d'utiliser deux ou plusieurs de ces méthodes simultanément. Bien qu'aucune ne soit un remède miracle, elles ont toutes été efficaces dans des cas bien précis.

4.1 Contrôle mécanique

Le contrôle mécanique englobe un grand nombre de techniques, comme l'arrachage des plantes et l'abattage ou le piégeage des animaux. Bien que l'on puisse utiliser des machines sophistiquées, comme divers gadgets servant à arracher les plantes envahissantes, le contrôle mécanique se fait le plus souvent à l'aide de méthodes très simples, mais qui nécessitent des sommes de travail énormes. Une main-d'œuvre volontaire et bien organisée peut être remarquablement efficace. Par exemple, la State Nature Preserves Commission de l'État du Kentucky a assez bien réussi à lutter contre le chardon penché *Carduus nutans* en faisant appel à des volontaires des personnes qui avaient été condamnées pour conduite en état d'ébriété pour arracher cette plante (J. Bender, comm. pers.). Le déclin initial de la densité du chardon fut lent, sans aucun doute du fait que les graines de ce chardon peuvent persister dans le sol pendant au moins dix ans (Desrochers *et al.* 1988; Beck 1999). Cependant, au bout de quelques années, la densité finit par diminuer, et est restée faible depuis. En conséquence, la persévérance a été essentielle à la réussite de ce projet, tout comme la disponibilité continue d'un important réservoir de conducteurs ayant abusé d'alcool. Bien entendu, faire appel à une main-d'œuvre rémunérée serait une option légitime pour ce type d'entreprise.

Le travail volontaire bien valorisé a un avantage supplémentaire : il sensibilise et renseigne le public sur le problème général des espèces introduites. Par exemple, à Victoria, en Colombie-Britannique, les campagnes de « grand nettoyage » pour détruire le genêt à balai sont au cœur du projet d'enlèvement des plantes envahissantes des savanes à chênes de Garry (Econews 1998). Ces activités génèrent beaucoup de publicité autour du genêt à balai et d'autres plantes introduites (p. ex. Curtis 1996) et font participer des jeunes, tels que les élèves des écoles primaires ou les Girl Guides, à la lutte contre les espèces introduites (V.G. Nealis, comm. pers.).

Le genêt à balai possède une banque de graines persistant dans le sol et constitue un risque d'incendie. Il nécessitera donc un contrôle continu. Les méthodes de contrôles les plus efficaces sont mécaniques (Bossard 2000 et comm. pers.). Le genêt subsiste souvent en faible densité jusqu'à ce qu'un feu, la coupe, l'abroutissement, les retournements de terre ou d'autres perturbations provoquent la germination d'un grand nombre de graines dormantes et enclenchent une propagation rapide (p. ex. Bossard 1991; Prasad 2001). Dans certaines régions, les brûlis dirigés combinés à d'autres méthodes se sont avérées efficaces, mais cette méthode pose des risques d'incendie de forêt. Le genêt à balai peut aussi être éliminé à l'aide d'une débroussailleuse en étant coupé au ras du sol, mais les repousses posent problème, et la banque de graines dans le sol oblige à répéter souvent l'exercice. Dans le parc national Golden Gate, en Californie, des équipes de bénévoles armés d'arracheuses ont réussi à bien contrôler le genêt à balai. Cependant, pour toutes ces méthodes, l'effort devra être soutenu, ne serait-ce que du fait que la viabilité des graines dans le sol est de plus de dix ans. Les méthodes de désherbage chimique seront évoquées plus loin.

L'ajonc d'Europe *Ulex europaeus* est présent dans les îles de la Reine-Charlotte, où il constitue une menace et pose les mêmes problèmes de gestion que le genêt à balai; il se propage lentement, en général à la suite de perturbations, mais, lorsqu'il est bien installé, il constitue un risque d'incendie et est difficile à contrôler, en partie, là aussi, en raison de la banque de graines qu'il laisse dans le sol (Hoshovsky 2002). Il est d'ailleurs à l'origine de la destruction de la ville de Bandon, en Oregon, à la suite d'un feu dans les talus d'ajoncs qui l'entouraient et l'envahissaient (Holbrook 1943). Diverses méthodes de désherbage ont été utilisées pour contrôler l'ajonc, mais celles qui ont eu le plus de succès sont les méthodes mécaniques, souvent combinées à des méthodes chimiques (Hoshovsky 2002). Le feu a aussi été utilisé avec succès, mais cette méthode doit à nouveau être pratiquée sur le long terme du fait de la présence de la banque de graines dans le sol et parce que le feu peut favoriser la germination de l'ajonc. Il n'est pas surprenant que deux tentatives d'éradication des infestations d'ajonc par des brûlis isolés aient échoué dans les îles de la Reine-Charlotte (Engelstoft et Bland 2002).

La chasse et le piégeage permettent des contrôles remarquablement efficaces de certains animaux, à condition d'être appliqués à des niveaux d'effort suffisamment élevés et avec une constance indéfectible. L'Alberta Rat Patrol, qui a réussi à garder une bonne partie de l'Alberta indemne de surmulots, pour un coût d'environ 350 000 $ par année au gouvernement, est un exemple remarquable de la manière dont la volonté de tenter ce qui de prime abord a pu sembler irréalisable, a permis de maintenir la population d'un important ravageur à des niveaux d'infestation très bas de façon stable et durable, (Bourne 2000; Holubitsky 2000). Découverts pour la première fois à la frontière est de l'Alberta en 1950, les rats dans cette province sont avant tout contrôlés grâce à l'inspection rigoureuse d'une zone frontalière de 29 x 600 km, où la suppression des sources d'aliments, les appâts anticoagulants et la chasse par sept patrouilleurs provinciaux jouent un rôle clé. La population a été réduite à un tel point que, chaque année, seule une centaine d'infestations sont repérées et détruites, et la découverte d'un seul rat à Calgary ou à Edmonton fait la une des journeaux.

Cependant, la chasse à proprement parler est rarement une mesure de lutte efficace dans le cas des animaux qui ont un taux de reproduction suffisamment élevé. Par exemple, les sangliers, les porcs féraux *Sus scrofa* et leurs hybrides sont extrêmement difficiles à éradiquer de

cette façon. Un taux de suppression constant d'au moins 70 % est nécessaire (Dzieçiolowski *et al.* 1992; Caley 1993), car même une brève période de relâchement peut conduire à une augmentation très rapide des effectifs. Si c'est le contrôle et non le maintien d'une population pour la chasse qui est le véritable objectif, diverses autres techniques doivent par conséquent être employées : les clôtures, le piégeage, la chasse (en particulier avec des chiens), les collets et l'empoisonnement (Coblentz et Baber 1987; Hone et Stone 1989; Katahira *et al.* 1993; Kessler 2002; Schuyler *et al.* 2002).

Il existe beaucoup d'information dans le monde sur les effets variés et essentiellement nuisibles du cerf, y compris du cerf à queue noire de Sitka, sur les forêts et leurs habitants (voir p. ex. Gill 1992a,b; Bergström et Bergqvist 1997; Fuller et Gill 2001; Gill et Beardall 2001; Kirby 2001; Rooney 2001) et l'on est en train de prouver l'existence d'effets similaires dans les îles de la Reine-Charlotte (voir p. ex. Pojar et Banner 1984; Daufresne et Martin 1997; Baltzinger et Martin 1998; Golumbia 2000; Engelstoft et Bland 2002; Martin et Baltzinger 2002; Vila *et al.* 2003). Il n'en reste pas moins que de nombreuses personnes restent favorables au maintien du cerf à queue noire de Sitka pour la chasse sportive et de subsistance (Engelstoft 2002a; Engelstoft et Bland 2002). Face à cette absence de consensus, il n'est pas surprenant qu'il n'y ait pas de plan global de gestion du cerf. Un objectif commun souhaité par tous devra être formulé avant de pouvoir élaborer un plan de gestion.

Golumbia (2000) estime que l'éradication du cerf sur Haïda Gwaii (îles de la Reine-Charlotte, Colombie-Britannique) n'est ni possible ni socialement souhaitable. Je n'aborderai pas la question de l'intérêt social ou environnemental d'une telle éradication, mais j'imagine qu'éradiquer le cerf sur Haïda Gwaii ou une autre île est techniquement faisable, si la détermination d'y parvenir est suffisante (voir la section 3 ci-dessus) et au vu de la foule de programmes d'éradication de mammifères qui ont réussi sur des îles, et même sur de grandes îles (voir p. ex. Veitch et Clout 2002). Il n'est pas non plus certain que la simple réduction de la densité de cerfs de manière contrôlée (comme cela se fait expérimentalement sur deux des plus petites îles de l'archipel de la Reine-Charlotte; Golumbia 2000) endiguera suffisamment les dommages environnementaux, à moins que le contrôle se fasse de façon suivie et soutenue. Le cerf peut avoir des effets négatifs sur la biodiversité à moins de 25 % de sa capacité de charge (deCalesta et Stout 1997). Martin et Baltzinger (2002) ont montré récemment que le thuya géant *Thuja plicata*, dont le cerf à queue noire de Sitka a considérablement réduit l'abondance, se régénère mieux dans les régions où le cerf est chassé même modérément. Cependant, à ce jour, le recours à des chasseurs privés pour contrôler le cerf a toujours rendu problématique le maintien d'une pression de chasse constante (Diefenbach et Palmer 1997; Fraser 2000; Nugent *et al.* 2001; Rooney 2001). Comme pour le sanglier et les porcs, le moindre relâchement peut permettre au cerf d'accroître rapidement ses effectifs. Le but ultime sur ces deux îles est l'éradication (J.-L. Martin, comm. pers.). Le taux de reproduction potentiellement rapide du cerf signifie que la réussite finale sera considérablement retardée si la réduction actuelle à 5 % ou moins de la population initiale est utilisée pour justifier le relâchement de l'effort. Comme nous l'avons fait remarquer dans l'analyse de l'éradication ci-dessus, réduire le financement alors que les effectifs du ravageur ciblé diminuent peut mener le projet dans une impasse et contribuer à de grandes dépenses inutiles.

Le cerf est un nageur puissant et tout programme de gestion (éradication aussi bien que contrôle à long terme) devra comporter une évaluation de la probabilité de recrutement ou de recolonisation. Les appâts chimiques combinés à la chasse se sont avérés efficaces dans certains programmes de gestion du cerf, et la technologie est suffisamment avancée pour que les effets non désirés soient minimisés (Nugent *et al.* 2001; G. Nugent, comm. pers.).

4.2 Contrôle chimique

Un grand nombre des exemples d'éradications réussies évoqués ci-dessus ont impliqués l'utilisation d'herbicides, de rodenticides, d'insecticides et d'autres produits chimiques (y compris les pesticides microbiens). Les produits chimiques peuvent aussi jouer un rôle comme outils de gestion à long terme, soit utilisés seuls ou en combinaison avec des contrôles mécaniques ou une gestion écosystémique.

Les effets bien connus sur la santé humaine ou sur d'autres espèces de pesticides de première génération, comme le DDT et les hydrocarbures chlorés, sont légendaires (cf. Carson 1962), et ont provoqué une sorte de chemophobie chez de nombreux défenseurs de l'environnement (Williams 1997). L'opposition de principe du Conseil de la nation haïda à l'utilisation des herbicides pour contrôler les plantes envahissantes sur Haïda Gwaii (Engelstoft 2002b), en lieux et place d'un examen judicieux au cas par cas, semble être un bon exemple d'une telle chemophobie. De nombreux pesticides modernes ont toutefois beaucoup moins (sinon aucun) d'effets indésirables et, s'ils sont utilisés judicieusement, peuvent être utiles pour lutter contre les envahisseurs. Par exemple, un mélange chimique appliqué directement sur les plants coupés a permis de contrôler efficacement le genêt à balai (Bossard 2000). Mais le contrôle chimique est coûteux, exige du temps, et la biomasse morte constitue un risque d'incendie. L'ester de triclopyr (Garlon^{MD}) appliqué en faible concentration à l'écorce basale constitue une alternative efficace et bien moins coûteuse, sans qu'elle résolve le problème de la biomasse morte.

De nombreux animaux ont été éradiqués totalement ou partiellement grâce aux produits chimiques. Par exemple, comme nous l'avons mentionné ci-dessus à propos de l'Alberta Rat Patrol, les appâts anticoagulants qu'elle utilise font partie intégrante du programme. Lorsque des appâts empoisonnés attrayants sont utilisés pour la gestion à long terme (ou l'éradication) des animaux, il est important de les disposer de façon à ce que les espèces non ciblées y aient le moins possible accès. Les détritivores courent particulièrement le risque d'être empoisonnés par des appâts ou par des carcasses infectées. À titre d'exemple, à la suite de l'éradication des rats de l'île Langara, la population de Grands Corbeaux *Corvus corax* aurait temporairement diminué du fait de la consommation d'appâts ou de

carcasses, et il y a peut-être eu un effet similaire, quoique moins marqué, sur le Pygargue à tête blanche *Haliaeetus leucocephalus* (Howald *et al.* 1999). En règle générale, diverses techniques ont été utilisées avec succès pour minimiser de tels effets (p. ex. Veitch 2002), le problème étant à prendre d'autant plus au sérieux dans le cas ou des poisons sont utilisés dans le cadre de programmes de gestion à long terme plutôt que dans le cadre d'éradications ponctuelles.

Les produits chimiques utilisés dans le contexte de programmes de contrôle à long terme présentent deux inconvénients fréquents. Premièrement, ils sont souvent coûteux, surtout s'ils sont utilisés sur de grandes étendues, et c'est souvent le cas pour les programmes de gestion à des fins environnementales. Deuxièmement, les espèces développent une résistance aux pesticides, si bien que des quantités de plus en plus grandes sont nécessaires et que le pesticide finit par devenir inefficace contre sa cible.

4.3 Contrôle biologique

Le contrôle biologique vise à établir une relation stable et homéostatique, à de faibles densités de population, entre un ravageur introduit et un ennemi naturel, qui aura été introduit délibérément à cette fin (Greathead 1995). En agriculture et en sylviculture, il a eu des succès étonnants (exemples dans Simberloff 2002a). Ces succès ont conduit certains gestionnaires à proposer le contrôle biologique comme alternative « verte » au contrôle chimique. Ainsi, pour McFadyen (1998: 369), « le contrôle biologique est l'unique solution sûre, économique et écologiquement durable aux problèmes des espèces nuisibles introduites » [trad.].

Cependant, au-delà du fait que de nombreux projets réussis d'éradication des espèces nuisibles (comme celui pour le chardon penché décrit ci-dessus) n'ont pas eu à recourir au contrôle biologique, plusieurs problèmes peuvent être associés à cette technique (Simberloff 2002a). Premièrement, la plupart des projets de contrôle biologique ne fonctionnent pas. Par exemple, les efforts soutenus pour trouver des méthodes de contrôle biologique efficaces de l'ajonc d'Europe (Hoshovsky 2002) et du genêt à balai (Prasad 2001) ont échoué. En moyenne, seule la moitié ou moins des agents introduits en vue d'un contrôle biologique survit, et seul le tiers de ceux qui survivent exercent un contrôle sur le ravageur ciblé (Williamson 1996). Deuxièmement, comme c'est le cas de certains pesticides, certains agents de contrôle biologique ont des effets non désirés (Simberloff et Stiling 1996). Par exemple, le charançon *Rhinocyllus conicus*, que le gouvernement du Canada a introduit pour contrôler le chardon penché, menace désormais plusieurs espèces de chardons indigènes aux États-Unis (Louda *et al.* 1997; U.S. Department of the Interior 1997). L'étendue des effets indésirables est sujette à controverse (cf. Follett et Duan 2000). Cependant, il y a un large consensus, quoique non général, suggérant que, pour éviter ces effets, seules des espèces étroitement adaptées à une seule espèce cible devraient être utilisées comme agents de contrôle biologique. Troisièmement, les agents de contrôle biologique peuvent se propager beaucoup plus facilement au-delà des zones traitées que ne pourraient le faire des agents chimiques, et causer ainsi des dommages au-delà de la zone d'introduction. La dispersion de *Rhinocyllus conicus*, par lui-même ou avec l'aide des organismes gouvernementaux et des particuliers au Canada et aux États-Unis, en est un bon exemple. Quatrièmement, les introductions d'agents de contrôle biologique sont généralement irréversibles, d'autant plus que les agents typiquement utilisés (p. ex. les petits insectes) comptent parmi les espèces les plus difficiles à éradiquer. Dans le cas du contrôle chimique, si la méthode ne fonctionne pas ou a des effets secondaires inattendus, on peut simplement cesser de l'utiliser. Dans le cas du contrôle biologique, si l'agent introduit initialement a réussi à établir une population, il faudra des moyens considérables pour l'éradiquer avec des chances de réussite limitées.

4.4 Gestion des écosystèmes

Il est parfois possible de gérer tout un écosystème de façon à favoriser les espèces indigènes en tant que groupe au détriment de la plupart des espèces envahissantes. À titre d'exemple, une bonne gestion des pâturages empêche le chardon penché de devenir une importante espèce envahissante parce qu'il est moins compétitif que les graminées indigènes (Louda 2000). De la même manière, le maintien d'un régime de feu naturel dans les forêts « disclimaciques » du sud-est des États-Unis peut endiguer l'invasion des espèces introduites (Simberloff 2001). Les organismes de gestion des ressources ont récemment manifesté beaucoup d'enthousiasme pour la gestion des écosystèmes, bien que l'on se soit peu souvent penché sur son rôle éventuel dans la gestion des espèces introduites. La gestion des écosystèmes a été davantage un concept théorique qu'un ensemble de techniques de gestion, et elle a rarement été testée de manière rigoureuse sur une longue période. Son association fréquente avec la gestion adaptative exacerbe encore ce problème (Simberloff 1998).

Ainsi, il existe de nombreuses techniques de contrôle à long terme, et pour chacune, il y a à la fois des réussites et des échecs. Il n'y a pas de technique qui soit meilleure qu'une autre pour gérer les introductions, mais chacune a un rôle à jouer dans des projets particuliers, qui dépendra du ravageur ciblé, du contexte et de l'expérience acquise dans des situations similaires.

5. Discussion

Les diverses techniques discutées ci-dessus ciblent pour la plupart une seule espèce. Par nature, l'éradication, tout comme les diverses techniques de contrôle à long terme, à l'exception de la gestion des écosystèmes, vise une espèce. Certains efforts d'exclusion ou d'interdiction des introductions ont, bien sûr, des objectifs larges, mais les lois et règlements qui régissent les introductions délibérées encadrent presque uniquement les effets prévus d'une espèce que l'on veut introduire. Par ailleurs, les méthodes d'éradication et de contrôle à long terme sont essentiellement réactives. Bien que dans beaucoup de cas ces techniques réactives ciblant une seule espèce aient réussi à neutraliser certaines invasions, et bien que l'interdiction

d'introductions volontaires ou un meilleur contrôle des introductions involontaires aient parfois permis de prévenir des introductions qui auraient pu être nuisibles, l'ensemble de l'approche semble être inefficace et n'est tout simplement pas à la hauteur du défi posé par un flux sans cesse croissant d'espèces envahissantes (Schmitz et Simberloff 1997). Cette approche ponctuelle et essentiellement réactive est insuffisante pour deux raisons principales :

a) Les espèces introduites peuvent interagir et exacerber leurs effets respectifs, et la façon dont elles interagissent est souvent assez imprévisible (Simberloff et Von Holle 1999). Les animaux introduits peuvent, par exemple, à la fois se nourrir de plantes introduites et disperser leurs graines. Sur les îles de la Reine-Charlotte, un exemple d'un tel « effondrement invasif » pourrait être l'accroissement de la prédation des nids des oiseaux par les écureuils du fait l'abroutissement de la végétation du sous-bois par le cerf (Martin *et al.* 2001; J.-L. Martin, comm. pers.). Le cerf devrait occasionner une augmentation de la proportion d'épicéas de Sitka *Picea sitchensis*, épicéas qui constitue la principale source de nourriture des écureuils dans l'archipel et régule de ce fait leur abondance. Et il a été établi que l'abondance des écureuils et le taux de prédation des nids étaient positivement corrélés. Le cerf et l'écureuil ont tous les deux été introduits par des organismes gouvernementaux (Engelstoft et Bland 2002) et je doute que, dans un cas comme dans l'autre, l'on ait songé à la possibilité qu'une de ces espèces puisse avoir une incidence sur l'effet de l'autre.
b) Elle est inefficace et peut donner lieu à des pratiques de gestion incompatibles. Tant que les espèces seront considérées individuellement, il est peu probable que les méthodes qui seraient susceptibles de réduire simultanément les effets de plusieurs d'entre elles soient envisagées. La notion de gestion écosystémique est essentiellement un appel en faveur d'un contrôle plus complet et plus efficace de plus d'une espèce à la fois. La raison pour laquelle son utilisation n'est pas plus répandue, c'est qu'elle va à l'encontre de la méthode prédominante de gestion des espèces introduites. L'absence d'une orientation et d'un plan global peut même donner lieu à l'utilisation par les mêmes organismes ou personnes de méthodes coûteuses mais incompatibles pour lutter contre le même ravageur, vouant toute l'entreprise à l'échec. Par exemple, le Département d'agriculture de l'Oregon, qui n'était pas parvenu à éradiquer totalement le genêt à balai à l'aide de pelles mécaniques, d'arracheuses de racines et d'herbicides, avait fini par trouver un agent biologique prometteur, *Bruchidius villosus*. En 1999, il a élevé un assez grand nombre de ces coléoptères pour un essai sur le terrain, mais une équipe routière du Bureau of Land Management du gouvernement fédéral américain a, dans le cadre de son programme de contrôle du genêt à balai, arraché toute une parcelle de la plante, et avec elles les 250 coléoptères récemment relâchés (Barnard 1999). Enfin, le fait même que nous ayons si souvent recours à l'éradication et au contrôle à long terme plutôt qu'à la prévention est inefficace. Comme nous l'avons dit au début, prévention vaut mieux que guérison.

Ces considérations ont incité Schmitz et Simberloff (1997) à suggérer l'adoption de plans de gestion intégrés et coordonnés. Aux États-Unis, le président Clinton a reconnu la nécessité d'une stratégie globale et a codifié cette reconnaissance dans son décret-loi 13112 du 3 février 1999. Fait intéressant, les îles de la Reine-Charlotte, avec leur projet de plan stratégique (Engelstoft 2002b), sont aussi avancées à cet égard que les États-Unis. La U.S. National Invasive Species Council, créé par le décret-loi, avait pour mandat d'établir un plan de gestion pour contrôler les espèces envahissantes aux États-Unis, plan qui a finalement été publié en 2001 (U.S. National Invasive Species Council 2001).

Le projet de plan stratégique pour les îles de la Reine-Charlotte (Engelstoft 2002b) contient de nombreux éléments louables et reprend certaines des meilleures idées proposées par les gestionnaires et les biologistes spécialistes des espèces envahissantes. Dans la mesure où il tente d'arriver à une estimation globale de l'étendue du problème et de trouver une réponse concertée, il est, à certains égards, plus avancé que le plan américain. J'estime néanmoins que deux aspects sont douteux et ont besoin d'être éclaircis.

Le plan insiste sur la recherche, non seulement sur les cycles évolutifs et la modélisation démographique des diverses espèces introduites, mais aussi sur la diversité génétique et le changement évolutif. À cet égard, il adopte les recommandations de Sakai *et al.* (2001), qui en gros justifient un éventail complet de recherches sur les invasions en faisant valoir qu'elles faciliteront beaucoup la gestion. Bien entendu, une connaissance approfondie des invasions, et notamment de certaines espèces envahissantes, ne peut pas nuire à la gestion et est, dans certains domaines, indispensable. Elle est notamment essentielle pour comprendre les effets, même les plus subtils, des espèces envahissantes bien établies. Les activités du Groupe de recherche sur les espèces introduites sont un excellent exemple local de ce genre de recherche. Cependant, comme je l'ai indiqué plus haut, de nombreux aspects d'une gestion efficace ne nécessitent guère ou pas de recherches. Cela est particulièrement vrai des tentatives d'éradication rapide d'invasions récentes grâce au recours à la force brute. Mais il existe aussi des méthodes efficaces et durables de contrôle à long terme qui ne reposent pas sur de longues recherches scientifiques (quoique, évidemment, elles constituent des expériences en elles-mêmes, dans la mesure où nous ne savons pas si elles fonctionnent tant qu'elles n'ont pas été mises à l'essai sur une longue période). Certes, beaucoup de recherches ont été menées ailleurs sur les espèces envahissantes actuelles et potentielles sur les îles de la ReineCharlotte, et la littérature décrivant ces recherches est un outil précieux, mais il y a une limite au nombre de recherches *in situ* qui peuvent être financées et qui sont véritablement nécessaires pour apporter une solution adéquate au problème des espèces introduites dans l'archipel. Dans le pire des cas, le besoin de recherche additionnelle sera invoqué comme motif d'inaction (Simberloff 2003). Mais il peut aussi arriver que des considérations politiques et économiques soient avancées pour tenter de limiter des recherches qui seraient pourtant nécessaires en vue d'une meilleure gestion. Il est essentiel que les décideurs et les scientifiques soient perspicaces et

conscients des enjeux à long terme lorsqu'ils déterminent quelles recherches doivent être faites pour les besoins de gestion.

Enfin, le plan proposé a malheureusement tendance à utiliser des termes flous qui ne sont pas faciles à appliquer, tels que santé de l'écosystème et intégrité de l'écosystème (cf. Simberloff 1998). Le plan affirme que le but du travail de restauration n'est pas le rétablissement d'un quelconque état antérieur, mais plutôt la restauration d'une intégrité écologique. L'intégrité écologique a été définie à un moment donné par la Society for Ecological Restoration International (2002) comme un « niveau critique de variabilité de la biodiversité, des structures et des processus écologiques, du contexte historique et régional et de pratiques culturelles durables » [trad.], dans une partie de son site Web qui n'existe plus. De combien de variabilité parle-t-on? De quels processus et structures écologiques est-il question? Qu'entend-on exactement par « durable »? Il est important, pour la restauration écologique en général, et pour la gestion des espèces introduites qui en fait partie, d'avoir des objectifs quantitatifs clairement définis, et les termes qui dominent le projet de plan de gestion ne nous permettront pas facilement de définir ces objectifs. Il est difficile d'imaginer que le plan puisse être mis en œuvre en ces termes. Il comporte même certaines contradictions. La restauration écologique est définie (Society for Ecological Restoration International Science and Policy Working Group 2002: 2) comme le « processus consistant à aider au rétablissement d'un écosystème qui est dégradé, endommagé ou détruit ». Cette définition évoque le retour à un certain état antérieur, et pourtant le plan dit explicitement que le retour à un état antérieur n'est pas son but. Enfin, le plan adopte la gestion adaptative comme *modus operandi*. Bien que conçue par Walters (1986) comme une méthode rigoureuse, assortie de tests d'hypothèses et de critères de rejet clairs, son application dans la pratique s'inspire plutôt du principe : « changez votre approche si ça n'a pas l'air de fonctionner » (Simberloff 1998). Il faudra se rappeler que pour que la gestion adaptative soit véritablement scientifique, elle devra comporter des quantifications, des réplications et des critères clairement définis pour rejeter les hypothèses.

Remerciements

Je remercie J. Bender, J.-L. Martin, V. Nealis, G. Nugent et R. Randall de l'information qu'ils m'ont fournie sur certains projets ainsi que A.J. Gaston, T.E. Golumbia et J.-L. Martin pour leurs commentaires sur une version préliminaire de ce manuscrit.

Documents cités

Anonyme. 1999. New moth a greater threat than tussock moth. Disponible à l'adresse http://www.hortnet.co.nz/news/99/n3002.htm.

Baltzinger, C.; Martin, J.-L. 1998. The effect of browsing by deer on the regeneration of western red cedar in Haida Gwaii (Queen Charlotte Islands). Pages 42-65 *in* A.J. Gaston (sous la dir. de), Laskeek Bay Research 8. Laskeek Bay Conservation Society, Queen Charlotte City, C.-B.

Barnard, J. 1999. Bug "team" sweeps Scotch broom. The Oregonian, 20 July, p. B4.

Baskin, Y. 2002. A plague of rats and rubbervines. Island Press, Washington, D.C.

Bax, N.; Hayes, K.; Marshall, A.; Parry, D.; Thresher, R. 2002. Man-made marinas as sheltered islands for alien marine organisms: Establishment and eradication of an alien invasive marine species. Pages 26-39 *in* C.R. Veitch et M.N. Clout (sous la dir. de), Turning the tide: The eradication of invasive species. Groupe de spécialistes des espèces envahissantes, Commission UICN de la sauvegarde des espèces, Organisation mondiale de la nature (UICN), Gland, Suisse.

Beck, K.G. 1999. Biennial thistles. Pages 145-161 *in* R.L. Sheley et J.K. Petroff (sous la dir. de), Biology and management of noxious rangeland weeds. Oregon State University Press, Corvallis, Oregon.

Bell, B.D. 1999. The good and bad news from Mauritius. Aliens 9: 6.

Bergström, R.; Bergqvist, G. 1997. Frequencies and patterns of browsing by large herbivores on conifer seedlings. Scand. J. For. Res. 12: 288-294.

Bossard, C.C. 1991. The role of habitat disturbance, seed predation and ant dispersal on establishment of the exotic shrub *Cytisus scoparius* in Californie. Am. Midl. Nat. 126: 1-13.

Bossard, C.C. 2000. *Cytisus scoparius* (L.) Link. Pages 145-150 *in* C.C. Bossard, J.M. Randall et M.C. Hoshovsky (sous la dir. de), Invasive plants of California's wildlands. University of California Press, Berkeley, Californie.

Bourne, J. 2000. A history of rat control in Alberta. Alberta Agriculture, Food and Rural Development, Edmonton, Alberta.

Caley, P. 1993. Population dynamics of feral pigs (*Sus scrofa*) in a tropical riverine habitat complex. Wildl. Res. 20: 625-636.

Carson, R. 1962. Silent spring. Houghton Mifflin, Boston, Massachusetts.

Chapuis, J.-L.; Barnaud, G. 1995. Restauration d'îles de l'archipel de Kerguelen par éradication du lapin (*Oryctolagus cuniculus*) : Méthode d'intervention appliquée sur l'Île Verte. Rev. Écol. (Terre Vie) 50: 377-390.

Clearwater, J.R. 2002. Tackling tussock moths: strategies, timelines and outcomes of two programs for eradicating tussock moths from suburbs of Auckland, New Zealand. Page 407 *in* C.R. Veitch et M.N. Clout (sous la dir. de), Turning the tide: The eradication of invasive species. Groupe de spécialistes des espèces envahissantes, Commission UICN de la sauvegarde des espèces, Organisation mondiale de la nature (UICN), Gland, Suisse.

Coblentz, B.E.; Baber, D.W. 1987. Biology and control of feral pigs on Isla Santiago, Galapagos, Ecuador. J. Appl. Ecol. 24: 403-418.

Crooks, J.; Soulé, M.E. 1996. Lag times in population explosions of invasive species: Causes and implications. Pages 39-46 *in* O.T. Sandlund, P.J. Schei et A. Viken (sous la dir. de), Proceedings, Norway/United Nations conference on alien species. Directorate for Nature Management et Norwegian Institute for Nature Research, Trondheim, Norvège.

Curtis, M. 1996. Community groups make a clean sweep to eliminate broom. Victoria Times-Colonist, 1er novembre, p. A4.

Dash, B.A.; Gliessman, S.R. 1994. Nonnative species eradication and native species enhancement: Fennel on Santa Cruz Island. Pages 505-512 *in* W.L. Halvorson et G.J. Maender (sous la dir. de), The fourth California islands

symposium: Update on the status of resources. Santa Barbara Museum of Natural History, Santa Barbara, Californie.

Daufresne, T.; Martin, J.-L. 1997. Changes in vegetation structure and diversity in relation to the presence of a large herbivore: The impact of introduced black-tailed deer on old-growth forests in Haida Gwaii (Queen Charlotte Islands). Pages 2-26 *in* A.J. Gaston (sous la dir. de), Laskeek Bay Research 7. Laskeek Bay Conservation Society, Queen Charlotte City, C.-B.

Davis, J.R.; Garcia, R. 1989. Malaria mosquito in Brazil. Pages 274-283 *in* D.L. Dahlsten et R. Garcia (sous la dir. de), Eradication of exotic pests. Yale University Press, New Haven, Connecticut.

Day, M.; Daltry, J. 1996a. Antiguan racer conservation project. Flora & Fauna News, avril.

Day, M.; Daltry, J. 1996b. Rat eradication to conserve the Antiguan racer. Aliens 3: 14-15.

Day, M.; Hayes, W.; Varnham, K.; Ross, T.; Carey, E.; Ferguson, T.; Monestine, J.; Smith, S.; Armstrong, C.; Buckle, A.; Alberts, A.; Buckner, S. 1998. Rat eradication to protect the White Cay iguana. Aliens 8: 22-24.

deCalesta, D.S.; Stout, S.L. 1997. Relative deer density and sustainability: a conceptual framework for integrating deer management with ecosystem management. Wildl. Soc. Bull. 25: 252-258.

Desrochers, A.M.; Bain, J.F.; Warwick, S.I. 1988. The biology of Canadian weeds. 89. *Carduus nutans* L. and *Carduus acanthoides* L. Rev. can. phyt. 68: 1053-1068.

Diefenbach, D.R.; Palmer, W.L. 1997. Deer management: marketing the science. Wildl. Soc. Bull. 25: 378-381.

Dzieçiolowski, R.M.; Clarke, C.M.H.; Frampton, C.M. 1992. Reproductive characteristics of feral pigs in New Zealand. Acta Theriol. 37: 259-270.

Econews. 1998. City wide broom bash. Newsletter No. 77 (serving Vancouver Island's environmental community), November. Disponible à l'adresse http://www.earthfuture.com/econews/ back_issues/98-11.htm.

Engelstoft, C. 2002a. Restoration priorities associated with introduced species impacts on Haida Gwaii/Queen Charlotte Islands: Perspectives and strategies. Section 2: Local perspectives. Terrestrial Ecosystems Restoration Program, Queen Charlotte City, C.-B.

Engelstoft, C. 2002b. Restoration priorities associated with introduced species impacts on Haida Gwaii/Queen Charlotte Islands: Perspectives and strategies. Section 3: Strategic plan. Terrestrial Ecosystems Restoration Program, Queen Charlotte City, C.-B.

Engelstoft, C.; Bland, L. 2002. Restoration priorities associated with introduced species impacts on Haida Gwaii/Queen Charlotte Islands: Perspectives and strategies. Section 1: Introduced species account. Terrestrial Ecosystems Restoration Program, Queen Charlotte City, C.-B.

Fenner, F.; Henderson, D.A.; Arita, I.; Ježek, Z.; Ladnyi, I.D. 1988. Smallpox and its eradication. Organisation mondiale de la santé, Genève, Suisse.

Flint, E.; Rehkemper, C. 2002. Control and eradication of the introduced grass, *Cenchrus echinatus*, at Laysan Island, central Pacific Ocean. Pages 110-115 *in* C.R. Veitch et M.N. Clout (sous la dir. de), Turning the tide: The eradication of invasive species. Groupe de spécialistes des espèces envahissantes, Commission UICN de la sauvegarde des espèces, Organisation mondiale de la nature (UICN), Gland, Suisse.

Follett, P.A.; Duan, J.J. (sous la dir. de). 2000. Nontarget effects of biological control. Kluwer, Boston, Massachusetts.

Fraser, K.W. 2000. Status and conservation role of recreational hunting on conservation land. Science for Conservation 140, Department of Conservation, Wellington, Nouvelle-Zélande.

Fuller, R.J.; Gill, R.M.A. 2001. Ecological impacts of increasing numbers of deer in British woodland. Forestry 74: 193-199.

Gill, R.M.A. 1992a. A review of damage by mammals in north temperate forests. 1. Deer. Forestry 65: 145-169.

Gill, R.M.A. 1992b. A review of damage by mammals in north temperate forests. 3. Impact on trees and forests. Forestry 65: 363-388.

Gill, R.M.A.; Beardall, V. 2001. The impact of deer on woodlands: the effects of browsing and seed dispersal on vegetation structure and composition. Forestry 74: 209-218.

Golumbia, T.E. 2000. Introduced species management in Haida Gwaii (Queen Charlotte Islands). Pages 327-331 *in* L.M. Darling (sous la dir. de), Proceedings of a conference on the biology and management of species and habitats at risk, Kamloops, B.C., 15-19 February 1999. Vol. 1. B.C. Ministry of Environment, Lands, and Parks, Victoria, C.-B.

Gordon, D.R.; Thomas, K.P. 1997. Florida's invasion by nonindigenous plants: History, screening, and regulation. Pages 21-37 *in* D. Simberloff, D.C. Schmitz et T.C. Brown (sous la dir. de), Strangers in paradise. Impact and management of nonindigenous species in Florida. Island Press, Washington, D.C.

Greathead, D.J. 1995. Benefits and risks of classical biological control. Pages 53-63 *in* H.M.T. Hokkanen et J.M. Lynch (sous la dir. de), Biological control. Benefits and risks. Cambridge University Press, Cambridge, R.-U.

Hendrickson, O. 2002. Espèces exotiques envahissantes dans les forêts canadiennes. Pages 59-72 *in* R. Claudi, P. Nantel et E. Muckle-Jeffs (sous la dir. de), Envahisseurs exotiques des eaux, milieux humides et forêts du Canada. Service canadien des forêts, Ottawa, Ontario.

Holbrook, S.H. 1943. Burning an empire. The story of American forest fires. Macmillan, New York.

Holubitsky, J. 2000. Any season is open season for these hunters. Edmonton Journal, 15 octobre, p. A1, A7.

Hone, J.; Stone, C. 1989. A comparison and evaluation of feral pig management in two national parks. Wildl. Soc. Bull. 17: 419-425.

Hoshovsky, M. 2002. Element stewardship abstract for *Ulex europaeus*gorse. The Nature Conservancy, Arlington, Virginie. Disponible à l'adresse http://tncweeds.ucdavis.edu/esadocs/ documnts/ulexeur.htnl.

Howald, G.R.; Mineau, P.; Elliott, J.E.; Cheng, K.M. 1999. Brodifacoum poisoning of avian scavengers during rat control on a seabird colony. Ecotoxicology 8: 431-447.

Kaiser, G.W.; Taylor, R.H.; Buck, P.D.; Elliott, J.E.; Howald, G.R.; Drever, M.C. 1997. The Langara Island Seabird Habitat Recovery Project: Eradication of Norway rats —1993-1997. Série de rapports techniques n° 304, Service canadien de la faune, Région du Pacifique et du Yukon, Delta, C.-B.

Katahira, L.K.; Finnegan, P.; Stone, C.P. 1993. Eradicating feral pigs in montane mesic habitat in Hawaii Volcanoes National Park. Wildl. Soc. Bull. 21: 269-274.

Kessler, C.C. 2002. Eradication of feral goats and pigs and consequences for other biota on Sarigan Island, Commonwealth of the Northern Mariana Islands. Pages 132-140 *in* C.R. Veitch et M.N. Clout (sous la dir. de), Turning the tide: The eradication of invasive species. Groupe de spécialistes des espèces envahissantes, Commission UICN de la sauvegarde des espèces, Organisation mondiale de la nature (UICN), Gland, Suisse.

Kirby, K.J. 2001. The impact of deer on the ground flora of British broadleaved woodland. Forestry 74: 219-229.

Lockwood, J.; Simberloff, D.; McKinney, M.; Von Holle, B. 2001. How many, and which, plants will invade natural areas? Biol. Invasions 3: 1-8.

Lonsdale, W.M. 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. Ecology 80: 1522-1536.

Louda, S.M. 2000. Negative ecological effects of the musk thistle biological control agent, *Rhinocyllus conicus*. Pages 215-243 *in* P.A. Follett et J.J. Duan (sous la dir. de), Nontarget effects of biological control. Kluwer, Boston, Massachusetts.

Louda, S.M.; Kendall, D.; Connor, J.; Simberloff, D. 1997. Ecological effects of an insect introduced for the biological control of weeds. Science 277: 1088-1090.

Markiw, M.E. 1992. Salmonid whirling disease. Fish and Wildlife Leaflet 17, Fish and Wildlife Service, U.S. Department of the Interior, Washington, D.C.

Martin, J.-L.; Baltzinger, C. 2002. Interaction among deer browsing, hunting, and tree regeneration. Rev. can. rech. for. 32: 1254-1264.

Martin, J.-L.; Joron, M.; Gaston, A.J. 2001. The squirrel connection: influence of squirrels as songbird nest predators in Laskeek Bay. Pages 43-60 *in* A.J. Gaston (sous la dir. de), Laskeek Bay Research 10. Laskeek Bay Conservation Society, Laskeek Bay Conservation Society, Queen Charlotte City, C.-B.

McFadyen, R.E.C. 1998. Biological control of weeds. Annu. Rev. Entomol. 43: 369-393.

Meinesz, A. 2001. Killer algae. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.

Micol, T.; Jouventin, P. 2002. Eradication of rats and rabbits from Saint-Paul Island, French Southern Territories. Pages 199-205 *in* C.R. Veitch et M.N. Clout (sous la dir. de), Turning the tide: The eradication of invasive species. Groupe de spécialistes des espèces envahissantes, Commission UICN de la sauvegarde des espèces, Organisation mondiale de la nature (UICN), Gland, Suisse.

Miller, J.C. 1990. Field assessment of the effects of a microbial pest control agent on nontarget Lepidoptera. Am. Entomol. 36: 135-139.

Myers, J.H.; Simberloff, D.; Kuris, A.M.; Carey, J.R. 2000. Eradication revisited: dealing with exotic species. Trends Ecol. Evol. 15: 316-320.

Nealis, V.G. 2002. La spongieuse au Canada : étude de cas d'un insecte envahissant. Pages 151-160 *in* R. Claudi, P. Nantel et E. Muckle-Jeffs (sous la dir. de), Envahisseurs exotiques des eaux, milieux humides et forêts du Canada. Service canadien des forêts, Ottawa, Ontario.

New Zealand Department of Conservation. 2002. http://www.doc.govt.nz/Regional-Info/008~Wellington/001~Kapiti-Island-Nature-Reserve.asp (consulté le 20 juillet 2002).

New Zealand Ministry of Agriculture and Forestry. 1998. MAF places precautionary tussock moth traps. Disponible à l'adresse http://www.maf.govt.nz/MAFnet/press/091198mth.htm (consulté le 15 juillet 2002).

New Zealand Parliamentary Commissioner for the Environment. 2000. New Zealand under siege: A review of the management of biosecurity risks to the environment. Wellington, Nouvelle-Zélande.

Nickum, D. 1999. Whirling disease in the United States. A summary of progress in research and management. Trout Unlimited, Arlington, Virginie.

Nugent, G.; Fraser, K.W.; Asher, G.W.; Tustin, K.G. 2001. Advances in New Zealand mammalogy 1990-2000: Deer. J. R. Soc. New Zeal. 31: 263-298.

Pascal, M. 1996. Norway rat eradication from Brittany islands. Aliens 3: 15.

Pascal, M.; Siorat, F.; Bernard, F. 1998. Norway rat and shrew interactions: Brittany. Aliens 7: 8.

Pojar, J.; Banner, A. 1984. Old-growth forests and introduced black-tailed deer on the Queen Charlotte Islands, British Columbia. Pages 247-257 *in* W.R. Meehan, T.R. Merrell, Jr. et T.A. Hanley (sous la dir. de), Fish and wildlife relationships in old-growth forests: Proceedings of a symposium held in Juneau, Alaska, 12-15 April 1982. American Institute of Fishery Research Biologists, Morehead City, Caroline du Nord.

Prasad, R. 2001. Le genêt à balai *Cytisus scoparius* L. en Colombie-Britannique. Centre de foresterie du Pacifique, Service canadien des forêts, Victoria, C.-B. Disponible à l'adresse http://www.pfc.forestry.ca/biodiversity/broom_f.html.

Randall, R. 2001. Eradication of a deliberately introduced plant found to be invasive. Page 174 *in* R. Wittenberg et M.J.W. Cock (sous la dir. de), Invasive alien species: A toolkit of best prevention and management practices. CAB International, Wallingford, Oxon, R.-U.

Rejmánek, M.; Pitcairn, M.J. 2002. When is eradication of exotic pest plants a realistic goal? Pages 249-253 *in* C.R. Veitch et M.N. Clout (sous la dir. de), Turning the tide: The eradication of invasive species. Groupe de spécialistes des espèces envahissantes, Commission UICN de la sauvegarde des espèces, Organisation mondiale de la nature (UICN), Gland, Suisse.

Rejmánek, M.; Richardson, D.M. 1996. What attributes make some plant species more invasive? Ecology 77: 1655-1661.

Rooney, T.P. 2001. Deer impacts on forest ecosystems: a North American perspective. Forestry 74: 201-208.

Sakai, A.K.; Allendorf, F.W.; Holt, J.S.; Lodge, D.M.; Molofsky, J.; With, K.A.; Baughman, S.; Cabin, R.J.; Cohen, J.E.; Ellstrand, N.C.; McCauley, D.E.; O'Neil, P.; Parker, I.M.; Thompson, J.N.; Weller, S.G. 2001. The population biology of invasive species. Annu. Rev. Ecol. Syst. 32: 305-332.

Sample, B.E.; Butler, L.; Whitmore, R.C. 1992. The impacts of *Bacillus thuringiensis* applications on non-target arthropods: Preliminary results. Appalachian Gypsy Moth Integrated Pest Management Project (AIPM) Demonstration Project News 5(7): 1-4.

Schmitz, D.C.; Simberloff, D. 1997. Biological invasions: a growing threat. Issues Sci. Technol. 13(4): 33-40.

Schuyler, P.T.; Garcelon, D.; Escover, S. 2002. Eradication of feral pigs (*Sus scrofa*) on Santa Catalina Island, California, U.S.A. Pages 274-286 *in* C.R. Veitch and M.N. Clout (sous la dir. de), Turning the tide: The eradication of invasive species. Groupe de spécialistes des espèces envahissantes, Commission UICN de la sauvegarde des espèces, Organisation mondiale de la nature (UICN), Gland, Suisse.

Simberloff, D. 1998. Flagships, umbrellas, and keystones: is single-species management passé in the landscape era? Biol. Conserv. 83: 247-257.

Simberloff, D. 2000. Nonindigenous species: a global threat to biodiversity and stability. Pages 325-334 *in* P. Raven et T. Williams (sous la dir. de), Nature and human society: The quest for a sustainable world. National Academy Press, Washington, D.C.

Simberloff, D. 2001. Biological invasions — How are they affecting us, and what can we do about them? West. N. Am. Nat. 61: 308-315.

Simberloff, D. 2002a. Maîtrise des populations établies d'espèces exotiques. Pages 269-278 *in* R. Claudi, P. Nantel et E. Muckle-Jeffs (sous la dir. de), Envahisseurs exotiques des eaux, milieux humides et forêts du Canada. Service canadien des forêts, Ottawa, Ontario.

Simberloff, D. 2002b. Today Tiritiri Matangi, tomorrow the world!Are we aiming too low in invasives control? Pages 4-12 *in* C.R. Veitch et M.N. Clout (sous la dir. de), Turning the tide: The eradication of invasive species. Groupe de spécialistes des espèces envahissantes, Commission UICN de la sauvegarde des espèces, Organisation mondiale de la nature (UICN), Gland, Suisse.

Simberloff, D. 2003. How much population biology is needed to manage introduced species? Conserv. Biol. 17: 1-11.

Simberloff, D.; Alexander, M. 1998. Assessing risks to ecological systems from biological introductions (excluding genetically modified organisms). Pages 147-176 *in* P. Calow (sous la dir. de), Handbook of environmental risk assessment and management. Blackwell, Oxford, R.-U.

Simberloff, D.; Stiling, P.D. 1996. How risky is biological control? Ecology 77: 1965-1974.

Simberloff, D.; Von Holle, M. 1999. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? Biol. Invasions 1: 21-32.

Society for Ecological Restoration International. 2002. http://www.ser.org/definitions.html (consulté le 5 juillet 2002).

Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group. 2002. The SER International primer on ecological restoration. Disponible à l'adresse http://www.ser.org/content/ecological_restoration_primer.asp (consulté le 29 juillet 2002).

Taylor, R.H.; Kaiser, G.W.; Drever, M.C. 2000. Eradication of Norway rats for recovery of seabird habitat on Langara Island, British Columbia. Restor. Ecol. 8: 151-160.

Tershy, B.R.; Donlan, C.J.; Keitt, B.S.; Croll, D.A.; Sanchez, J.A.; Wood, B.; Hermosillo, M.A.; Howald, G.R.; Biavaschi, N. 2002. Island conservation in north-west Mexico: a conservation model integrating research, education, and exotic mammal eradication. Pages 293-300 *in* C.R. Veitch et M.N. Clout (sous la dir. de), Turning the tide: The eradication of invasive species. Groupe de spécialistes des espèces envahissantes, Commission UICN de la sauvegarde des espèces, Organisation mondiale de la nature (UICN), Gland, Suisse.

Timmins, S.M.; Braithwaite, H. 2002. Early detection of new invasive weeds on islands. Pages 311-318 *in* C.R. Veitch et M.N. Clout (sous la dir. de), Turning the tide: The eradication of invasive species. Groupe de spécialistes des espèces envahissantes, Commission UICN de la sauvegarde des espèces, Organisation mondiale de la nature (UICN), Gland, Suisse.

Towns, D.R.; Simberloff, D.; Atkinson, I.A.E. 1997. Restoration of New Zealand islands: redressing the effects of introduced species. Pac. Conserv. Biol. 3: 99-124.

U.S. Department of the Interior (Fish and Wildlife Service). 1997. Endangered and threatened wildlife and plants; determination of Endangered status for two tidal marsh plants *Cirsium hydrophilum* var. *hydrophilum* (Suisun Thistle) and *Cordylanthus mollis* ssp. *mollis* (Soft Bird's-Beak) from the San Francisco Bay area of California. 50 CFR Part 17. Fed. Regist. 62(224): 61916-61921.

U.S. National Invasive Species Council. 2001. Management plan. Meeting the invasive species challenge. 18 janvier. Disponible à l'adresse http://www.invasivespecies.gov/council/mp.pdf.

U.S. National Research Council. 2000. Incorporating science, economics, and sociology in developing sanitary and phytosanitary standards in international trade. National Academy Press, Washington, D.C.

Varnham, K.; Ross, T.; Daltry, J.; Day, M. 1998. Recovery of the Antiguan racer. Aliens 8: 21.

Veitch, C.R. 2002. Eradication of Pacific rats (*Rattus exulans*) from Tiritiri Matangi Island, Hauraki Gulf, New Zealand. Pages 360-364 *in* C.R. Veitch et M.N. Clout (sous la dir. de), Turning the tide: The eradication of invasive species. Groupe de spécialistes des espèces envahissantes, Commission UICN de la sauvegarde des espèces, Organisation mondiale de la nature (UICN), Gland, Suisse.

Veitch, C.R.; Bell, B.D. 1990. Eradication of introduced animals from the islands of New Zealand. Pages 137-146 *in* D.R. Towns, C.H. Daugherty et I.A.E. Atkinson (sous la dir. de), Ecological restoration of New Zealand islands. Department of Conservation, Wellington, Nouvelle-Zélande.

Veitch, C.R.; Clout, M.N. (sous la dir. de). 2002. Turning the tide: The eradication of invasive species. Groupe de spécialistes des espèces envahissantes, Commission UICN de la sauvegarde des espèces, Organisation mondiale de la nature (UICN), Gland, Suisse.

Victor, D.G. 2000. Risk management and the world trading system: Regulating international trade distortions caused by national sanitary and phytosanitary policies. Pages 118-169 *in* U.S. National Research Council, Incorporating science, economics, and sociology in developing sanitary and phytosanitary standards in international trade. National Academy Press, Washington, D.C.

Vila B.; Guibal F.; Torre F.; Martin J.L. 2003. Growth change of young *Picea sitchensis* in response to deer browsing. **For. Ecol. Manage.** 180: 413-424.

Walters, C.J. 1986. Adapative management of renewable resources. Macmillan, New York.

Westbrooks, R.G.; Hayes, D.C.; Gregg, W.P. 2000. Proposed strategies for early detection, reporting, rapid assessment, and rapid response to new invasive plants in the United States of America. *In* Proceedings of a workshop, Federal Interagency Committee for the Management of Noxious and Exotic Weeds, Washington, D.C.

Williams, T. 1997. Killer weeds. Audubon 99(2): 24-31.

Williamson, M. 1996. Biological invasions. Chapman & Hall, Londres, R.-U.

Williamson, M.; Brown, K.C. 1986. The analysis and modelling of British invasions. Phil. Trans. R. Soc. B 314: 505-522.

Wood, B.; Tershy, B.R.; Hermosillo, M.A.; Donlan, C.J.; Sanchez, J.A.; Keitt, B.S.; Croll, D.A.; Howald, G.R.; Biavaschi, N. 2002. Removing cats from islands in north-west Mexico. Pages 374-380 *in* C.R. Veitch et M.N. Clout (sous la dir. de), Turning the tide: The eradication of invasive species. Groupe de spécialistes des espèces envahissantes, Commission UICN de la sauvegarde des espèces, Organisation mondiale de la nature (UICN), Gland, Suisse.

Zavaleta, E.; Hobbs, R.; Mooney, H. 2001. Putting invasive species removal in a whole-ecosystem context. Trends Ecol. Evol. 16: 454-459.

Les impacts du cerf de Virginie en Amérique du Nord et les défis posés par le contrôle d'un herbivore surabondant

Donald M. Waller

Résumé

À l'instar d'autres grands ongulés, le cerf de Virginie *Odocoileus virginianus* connut un déclin tel qu'à la fin du XIX^{e} siècle il avait presque totalement disparu d'une grande partie du centre et de l'est de l'Amérique du Nord. Mais, à la suite de changements d'ordres culturels (applications de lois protégeant le gibier) et de profonds bouleversements des conditions écologiques (dominance des stades jeunes de la succession forestière et raréfaction des prédateurs et des compétiteurs), les populations de cerfs revinrent en force. Ce rebond démographique spectaculaire s'est poursuivi durant la plus grande partie du XX^{e} siècle, favorisé par une gestion active de la chasse, par la pratique du nourrissage et par des hivers doux. Les cerfs de Virginie atteignent aujourd'hui des densités record dans la plus grande partie de leur aire de répartition et ont des effets complexes se répercutant en cascade au sein des écosystèmes naturels. Bien que l'étendue et la gravité de ces effets puissent être comparables à ceux qu'occasionnent les cerfs introduits sur des îles, ils sont souvent sous-estimés en raison de données de référence insuffisantes, de la rareté des sites témoins et de suivis inadéquats. Les études utilisant des exclos, des comparaisons entre des îles ou s'intéressant à la démographie végétale révèlent que le cerf réduit considérablement la régénération de nombreuses espèces d'arbustes et d'arbres, tant des conifères (l'if du Canada *Taxus canadensis*, le thuya occidental *Thuja occidentalis*, la pruche du Canada *Tsuga canadensis* et le pin blanc *Pinus strobus*) que des feuillus (p. ex. le chêne rouge *Quercus rubra* et le bouleau jaune *Betula allegheniensis*). La perte du couvert a des effets négatifs sur certains oiseaux du sous-bois. Les effets sur les communautés d'herbacées du sous-bois sont plus difficiles à évaluer, mais n'en sont pas moins considérables dans de nombreuses zones. Les comparaisons d'habitats avec et sans cerfs et la répétition d'inventaires de la végétation dans des zones pour lesquelles on dispose de données référence historiques précises indiquent que les densités élevées de cerfs uniformisent et homogénéisent les communautés d'herbacées. Les orchidées, certaines liliacées et d'autres plantes sont particulièrement susceptibles de décliner dans les paysages dominés par le cerf. Les pertes d'espèces peuvent dépasser les 50 %, y compris dans les parcs, là où la chasse aux cerfs est interdite. Dans des zones où les populations de cerfs sont moins denses, comme dans les réserves amérindiennes aux États-Unis, les patrons de régénération des arbres sont plus sains. Le cerf peut également favoriser l'invasion par les plantes exotiques. Un grand nombre de ces effets semblent difficiles à enrayer et pourraient persister pendant des décennies, voire des siècles. Même si la nécessité de réduire les densités de cerfs apparaît évidente, les gestionnaires des forêts et de la faune font face à de nombreuses difficultés, dont la mise en place de nouvelles mesures incitatives et de nouveaux règlements de chasse, les difficultés d'accès aux propriétés privées ou la propagation de maladies transmises par les cerfs. La découverte permanente de nouveaux effets profonds et durables liés à ces fortes populations de cerfs souligne la nécessité de développer des programmes intégrés de recherche et de suivis à long terme. Les résultats ainsi acquis devraient faciliter l'élaboration et la mise en œuvre de décisions difficiles par les organismes de gestion, surtout si ces efforts sont mieux coordonnés entre les régions et intégrés au sein d'une gestion adaptative.

1. Introduction : Le cerf — D^{r} Jekyll ou Mister Hyde?

Les cerfs sont spéciaux. Probablement un des gibiers les plus populaires, ils sont appréciés comme une source importante de viande sauvage et révérés tant par les chasseurs que les non-chasseurs comme un symbole de beauté sauvage. La grande popularité de la chasse au cerf et les revenus qui découlent de la vente de permis constituent la pierre angulaire du financement de nombreux programmes de gestion de la faune. Ces programmes, à leur tour, ont déployé des efforts énormes pour maintenir et, dans certains cas, accroître les populations de cerfs à travers la gestion des habitats. L'attrait exercé par le cerf sur les non-chasseurs a aussi de fortes incidences économiques et écologiques, à une époque où l'observation de la faune fait de plus en plus d'adeptes et où le public achète et distribue avec enthousiasme des quantités toujours plus grandes de compléments alimentaires destinés aux cerfs.

Cependant, un nombre sans cesse croissant de cerfs ne constitue pas nécessairement une bonne chose. L'augmentation rapide des populations de cerfs a contribué à l'émergence de nouvelles maladies, entraîné des pertes agricoles élevées, empêché la régénération des arbres et

provoqué un nombre toujours croissant d'accidents de la circulation. Dans toute l'Amérique du Nord, les collectivités locales sont désormais aux prises avec ces aspects contradictoires de la gestion du cerf. Dans le cadre d'une réflexion sur une meilleure façon de gérer le cerf à queue noire de Sitka *Odocoileus hemionus sitkensis* introduit sur Haïda Gwaii (îles de la Reine-Charlotte, Colombie-Britannique), il peut être utile d'examiner les résultats obtenus par les modes de gestion appliqués dans d'autres parties de l'Amérique du Nord. Cet article résume l'évolution des populations de cerfs dans la partie continentale de l'Amérique du Nord et ses effets cumulés sur l'écologie des forêts. Je me focaliserai sur le cerf de Virginie *Odocoileus virginianus* et sur les forêts de l'est et du centre des États-Unis, où notre compréhension des effets de ce cerf est la plus avancée.

J'examinerai d'abord les changements historiques qui ont eu lieu dans la gestion de la forêt et de la faune et qui ont abouti aujourd'hui à la mise en place de populations de cerfs abondantes de manière chronique. Je résumerai ensuite une partie de ce que nous savons des nombreuses façons dont de fortes populations de cerfs modifient les écosystèmes forestiers et décrirai les diverses méthodes utilisées pour en déduire les incidences. Les effets reconnus incluent désormais les réductions du recrutement des semis d'arbres, du couvert arbustif et des arbrisseaux, la modification des patrons d'abondance des oiseaux et des mammifères et la réduction de la diversité des plantes herbacées. Ces effets sont décrits tour à tour. Considérés dans leur ensemble, les résultats font ressortir la nécessité de limiter les densités de cerfs et de mettre en place des suivis permanents de leurs effets. Cependant, les gestionnaires sont souvent obligés d'agir sans disposer d'informations précises sur les effets locaux du cerf. Ils sont aussi confrontés à un ensemble complexe de facteurs biologiques, sociaux et économiques qui restreignent leur capacité à gérer les cerfs rapidement et efficacement. Ces facteurs ont aussi droit à notre attention si nous voulons mieux intégrer les opérations de recherche et de suivi avec celles liées à la gestion des populations, de la manière dont nous le décrivons dans la dernière partie. Comme cette revue est nécessairement brève, il est conseillé aux lecteurs de consulter aussi d'autres revues sur les effets écologiques du cerf en Amérique du Nord (Alverson *et al.* 1988; Tilghman 1989; Hadidian 1993; McShea *et al.* 1997; Waller et Alverson 1997; Rooney 2001) et des ongulés en Europe (numéro spécial de Forestry, 2001, vol. 74, n° 3).

2. Pourquoi les populations de cerfs sont-elles si importantes?

Comment les densités de cerfs de Virginie ont-elles pu s'accroître au point d'atteindre les niveaux d'extrême abondance que nous observons aujourd'hui dans une grande partie de l'Amérique du Nord? À la suite de la colonisation européenne, une succession complexe de changements écologiques, sociaux et économiques ont interagi pour affecter considérablement les densités de mammifères sauvages dans tout le Nord-Est (Cronon 1983; Williams 1989). Il va sans dire que tous les grands ongulés firent l'objet d'une chasse intensive, d'abord pour la subsistance, puis pour approvisionner les marchés en plein essor de la viande de gibier. Le cerf de Virginie, l'ongulé le plus abondant et le plus répandu d'Amérique du Nord, a été l'une des principales cibles de cette chasse. Au début du XIX^{e} siècle, la pression exercée par la chasse en avait considérablement réduit les populations le long de la côte est, le faisant disparaître de plusieurs États de la Nouvelle-Angleterre et du centre de la côte atlantique américaine. Ces réductions s'étaient étendues à la fin du XIX^{e} siècle aux régions agricoles et boisées du Midwest. La chasse qui a décimé le cerf de Virginie a eu des effets encore plus grands sur le bison *Bison bison*, le wapiti *Cervus elaphus*, l'orignal *Alces alces* et le caribou *Rangifer tarandus*. Bien qu'en règle générale, chacune de ces espèces fut abondante dans l'habitat qui lui convenait le mieux, ces grandes espèces se sont avérées encore plus vulnérables à la chasse du fait de leur croissance et de leur reproduction plus lentes.

La réduction de l'abondance des ongulés a eu des effets en cascade sur d'autres espèces. En premier lieu, moins d'ongulés signifia moins de proies pour les grands mammifères carnivores indigènes, comme le couguar *Puma concolor*, le loup *Canis lupus* et le carcajou *Gulo gulo*. À cette époque, ces carnivores étaient chassés sans merci et piégés comme des « vermines » considérées comme dangereuses pour le bétail, le gibier, voire les humains. Ces espèces ont ainsi été systématiquement éliminées au cours de la vague d'éradication qui a suivi l'établissement des Européens en Amérique du Nord au XVIII^{e} et XIX^{e} siècle. Cette persécution des prédateurs, contrairement à celle des ongulés, s'est poursuivie pendant la majeure partie du XX^{e} siècle et les grands prédateurs sont restés rares ou absents dans une grande partie de l'est et du centre des États-Unis. Les chasseurs de cerfs amérindiens ont aussi été victimes de déplacements et d'éradications massifs, décimés d'abord par la maladie, puis par les guerres.

Ainsi, au début du XX^{e} siècle les principaux prédateurs du cerf, autres que les humains, avaient disparu, et les populations des autres espèces d'ongulés qui auraient pu les concurrencer étaient très diminuées. À ce moment-là, la prise de conscience de la surexploitation de la faune sauvage par la chasse commerciale et du déclin généralisé voire de l'extirpation des populations de gibier aboutirent à la promulgation de lois strictes protégeant le gibier et la faune sauvage (Fox 1981). Ces lois limitent rigoureusement les saisons de chasse (en général à 9-14 jours pendant le rut, en automne) et privilégient la chasse des mâles plutôt que celle des biches. Ces lois de protection du gibier une fois généralisées, toutes les conditions étaient réunies pour un remarquable retour des cerfs. Il s'est poursuivi pendant la majeure partie du XX^{e} siècle.

Au XX^{e} siècle, le rebond des populations de cerf a été fortement accentué par de grandes transformations des paysages de l'Amérique du Nord (Alverson *et al.* 1994). Les bûcherons, qui avaient déferlé sur l'Amérique du Nord, eurent vite fait d'abattre les forêts primaires qui dominaient les paysages boisés. Sur les terres qui ne furent pas reconverties pour l'agriculture ou l'élevage, de jeunes forêts s'installèrent. Elles firent souvent l'objet d'une seconde voire d'une troisième coupe avant la fin du XX^{e} siècle. La

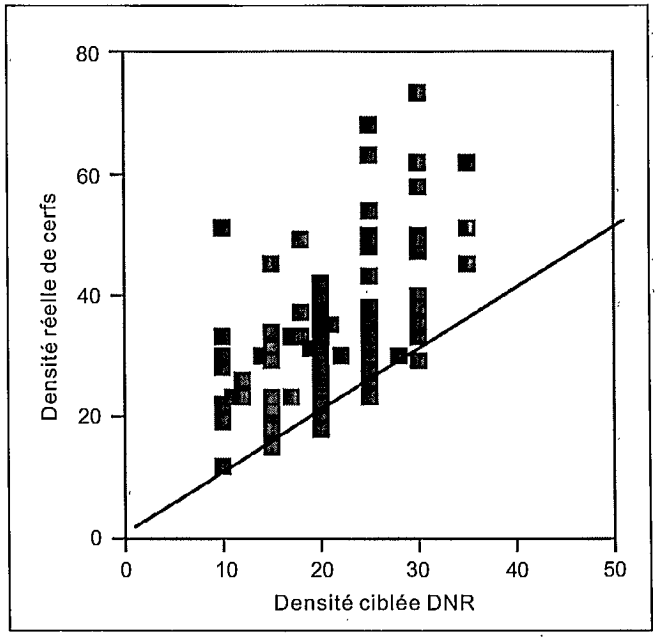
coupe remplaçait ainsi les chablis, les dégâts des pluies givrantes ou les feus occasionnels comme mode dominant de perturbation des paysages forestiers. Il s'ensuivit un bouleversement de la structure du paysage. Les forêts anciennes parsemées de trouées de taille réduite ou modérée et de rares taches de forêt jeune n'offraient aux cerfs de Virginie qu'un nombre limité de sites d'alimentation. Aujourd'hui les forêts de l'est et du centre de l'Amérique du Nord sont constituées de peuplements le plus souvent jeunes, riches en habitats ouverts et en lisières qui sont très appréciés des cerfs (Leopold 1933; Alverson *et al.* 1988). De plus, un grand nombre de forêts publiques ou privées des États de la région des Grands Lacs ont été plantées en peuplier tremble *Populus* destinés à être coupés au bout de 35 ou 40 ans pour faire de la pâte à papier. Cette espèce typique de la succession primaire est appréciée par les cerfs. Les gestionnaires des forêts et de la chasse se sont également efforcés de promouvoir des « corridors fauniques » et des habitats de lisière afin de maintenir des densités élevées de cerfs. Le niveau d'augmentation des populations de cerfs dans les États des Grands Lacs est directement proportionnel à la superficie de forêt jeune et au nombre de trouées forestières (McCaffery 1986).

De nombreuses zones de coupes ont rapidement cédé la place au paysage agricole qui dominent aujourd'hui les zones de basse altitude de l'est et les plaines du centre. Ces zones sont composées principalement de cultures et de pâturages, et d'une proportion sans cesse croissante de zones péri-urbaines qui fournissent souvent au cerf un habitat constitué d'« îlots » boisés épars. Ces milieux riches en habitats de lisière sont favorables aux cerfs qui raffolent de résidus agricoles, d'herbes fourragères et de plantes horticoles. À la fin du XX^{e} siècle, les populations de cerfs augmentent encore davantage dans de nombreuses régions en raison de deux autres facteurs. Premièrement, un grand nombre d'habitants des zones péri-urbaines et rurales ont commencé à nourrir les cerfs, et les chasseurs se sont aussi mis à utiliser davantage la nourriture comme appât. La vente et la distribution de nourriture pour le cerf sont rapidement devenues une industrie florissante impliquant des millions de boisseaux de maïs, de pommes de terre et d'autres aliments dans le seul État du Wisconsin (K. McCaffery, comm. pers.). Bien que ces suppléments de nourriture puissent temporairement réduire les effets locaux de l'abroutissement par les cerfs (Doenier *et al.* 1997), ils ont plutôt tendance à favoriser un accroissent des densités, notamment dans la partie septentrionale de l'aire de distribution du cerf, là où les ressources alimentaires disponibles limitent la survie hivernale. Un grand nombre de personnes qui aiment nourrir et observer les cerfs interdisent aussi la chasse sur leurs terres, limitant les prélèvements et contribuant ainsi à la croissance des populations de cerfs. Enfin, la période récente se caractérise aussi par un grand nombre d'hivers parmi les plus doux jamais enregistrés, ce qui est propice à la survie hivernale des cerfs, en particulier près de la limite nord de leur aire géographique.

Ainsi, les lois de protection du gibier, la disparition des prédateurs indigènes et les modèles de gestion intensive et extensive de la forêt ont contribué à accroître les populations de cerfs de Virginie pour leur faire atteindre des niveaux de population bien supérieurs à ceux qui prévalaient avant la colonisation européenne. Les densités de cerfs sont désormais chroniquement élevées dans la plus grande partie de l'est, du sud et du centre de l'Amérique du Nord. Dans le nord du Wisconsin, par exemple, on estime qu'avant la colonisation européenne la densité hivernale des cerfs s'élevait à de 2 à 5 cerfs par kilomètre carré d'habitat propice (McCabe et McCabe 1984); elle est aujourd'hui de 8 à 20 cerfs/km^2 dans la plus grande partie de cette région (Garrott *et al.* 1993). Les densités de cerfs dans le sud du Wisconsin sont encore plus élevées, si bien qu'elles dépassent, parfois de beaucoup, les densités « cibles » établies dans la plupart des unités de gestion du cerf (figure 1) par le Département des ressources naturelles de cet État. Des situations similaires existent dans la plupart des États de l'est et du Midwest américain, où les densités dépassent 20 cerfs/km^2 dans de nombreuses zones péri-urbaines.

Si le rétablissement du cerf de Virginie représente une réussite évidente en terme de conservation, les gestionnaires de la faune sont désormais victimes de cette réussite. À mesure que les densités de cerfs augmentent, ces gestionnaires sont condamnés à essayer de limiter les effets négatifs, le côté Mister Hyde, et d'aller pour cela à l'encontre de ce qui caractérisait les décennies d'efforts déployés pour accroître les populations. Cela s'avère difficile, et rend d'autant plus essentielle une documentation précise des effets du cerf sur les écosystèmes indigènes.

Figure 1
Rapport entre les densités réelles de cerfs, estimées par le Wisconsin Department of Natural Resources et celles fixées par les objectifs de gestion (« cibles ») pour les 117 unités de gestion du cerf du Wisconsin, en 2000. Les unités sont le nombre de cerfs hivernant par mile carré d'habitat favorable. Un mile carré = 2,53 km^2.



3. Impacts du cerf sur les écosystèmes forestiers

3.1 Premiers signes d'impacts du cerf

Les preuves d'impacts des ongulés sur l'écologie des forêts se sont accumulées depuis le début du XX^{e} siècle (Lutz 1930; Aldous 1941). Pionnier de l'écologie de la faune sauvage, Aldo Leopold avait pris conscience des profonds effets qu'avaient les ongulés sur les communautés végétales. Cette prise de conscience s'appuyait certainement en partie sur ses observations des effets considérables du surpâturage exercé par le bétail *Bos taurus* et le cerf-mulet *Odocoileus hemionus* dans le sud-ouest des États-Unis. Sa compréhension du phénomène fut sans doute aiguisée au cours des voyages qu'il a effectués dans les années 1930 dans le nord du Mexique où il n'y avait pas encore de pâturage intensif et où les loups et des couguars étaient toujours présents (Meine 1988). De la même manière, un voyage en Allemagne et en Autriche en 1935-1936, renforça sa prise de conscience de l'ampleur que pouvait atteindre l'impact des cerfs sur les forêts (Leopold 1936). Ce voyage a peut-être été un point tournant pour la gestion de la faune au XX^{e} siècle : Leopold en est revenu en dénonçant les dangers de la surabondance des populations de cerfs. En Europe, il avait observé comment la gestion exagérément zélée de la forêt avait mené à la « manie des épinettes » et comment la gestion exagérément zélée du gibier avait créé des « forêts dévoniennes » dominées par des conifères à l'étage supérieur et des fougères résistantes au broutage à l'étage inférieur. Il formula l'hypothèse que les systèmes fortement gérés qui mettent l'accent sur un seul produit donnent des forêts artificielles incapables de soutenir une communauté complète d'espèces végétales et animales. Cette expérience fondamentale a incité Leopold à faire campagne contre les dangers d'une gestion trop intensive des forêts et des espèces sauvages en Amérique du Nord qui serait dépourvue d'une perspective plus large (Leopold 1943, 1946). Il s'est aussi employé à documenter les impacts de la surabondance des cerfs, encourageant des recherches fondées sur des exclos et sur l'analyse des comportements alimentaires des cerfs. Il a également pris conscience de la nécessité de modifier les politiques de gestion du cerf et a déployé beaucoup d'efforts pour réformer des politiques encore centrées sur l'accroissement et la protection des hardes. Ces efforts ne réussirent qu'en partie, suscitant plus d'opposition ou de scepticisme que de compréhension de la part de nombreux chasseurs (Meine 1988). Les avertissements lancés par Leopold furent largement ignorés au cours des cinquante années qui suivirent, de sorte que le pic de densité des cerfs observés dans le Wisconsin dans les années 1940 se répéta dans les années 1980 et 1990.

De nombreuses observations sur les effets des cerfs restaient anecdotiques et se limitaient à certaines années ou sites, ce qui poussait beaucoup de personnes à sous-estimer l'ampleur du problème posé par la surabondance des cerfs. Des effets sur les arbres et les plantes herbacées étaient toutefois devenus évidents au début des années 1970 dans la région des Alleghenys, en Pennsylvanie, (Healy 1971; Marquis 1975, 1981). Des effets similaires furent documentés à cette époque pour les peuplements de pruche du Canada *Tsuga canadensis* et de thuyas occidentaux *Thuja occidentalis* dans le Wisconsin (Blewett 1976; Anderson et Loucks 1979). Une décennie plus tard, mon propre groupe passa en revue les données de plus en plus nombreuses sur les effets du cerf sur un large ensemble de plantes herbacées et d'arbres (Alverson *et al.* 1988). Dans les années 1990, le U.S. National Park Service organisa un symposium spécial sur ce sujet (Warren 1991). Nombreux furent ceux qui demeurèrent sceptiques. On considérait, par exemple, que les résultats des études utilisant les exclos pouvaient induire en erreur, du fait qu'ils avaient souvent été placés dans des secteurs caractérisés par de fortes densités de cerfs et qu'ils représentaient une condition extrême, artificielle d'absence de cerfs. Cependant, à la fin des années 1990, il y eut un retournement de tendance dans l'opinion scientifique (tout au moins) et les questions posées par la surabondance des cerfs commencèrent à recevoir plus d'attention. Le Smithsonian Institution finança un symposium et un volume sur ces questions (McShea *et al.* 1997), et la North American Wildlife Society y consacra un numéro spécial de son bulletin (1997, vol. 25, n° 2). L'accumulation de preuves scientifiques n'a cependant pas suffit à convaincre l'opinion publique ni à modifier les politiques de gestion des cerfs dans de nombreuses régions. Les observations de broutage excessif des arbres ou de perte de flore sauvage sont encore souvent considérées comme des cas isolés ou anecdotiques. Ce type de réactions nous a amenés, ainsi que d'autres chercheurs, à nous efforcer de recueillir des données plus systématiques et quantitatives destinées à lever les doutes qui subsistaient.

3.2 Comment évaluons-nous les effets des cerfs?

Pour évaluer les impacts des cerfs sur les communautés végétales et animales, les scientifiques utilisent diverses méthodes. Comme nous l'avons mentionné ci-dessus, les exclos sont sans conteste une méthode efficace pour comparer des zones où il n'y a pas de cerfs et des zones témoins avoisinantes soumises à des densités « naturelles » de cerfs. Les études utilisant les exclos montrent, souvent de manière spectaculaire, jusqu'à quel point l'abroutissement par le cerf peut limiter la croissance des plantes et la régénération des arbres. Les études de ce genre existent depuis plus de 50 ans et l'on continue de s'en servir pour évaluer les impacts du cerf (Graham 1958; Kroll *et al.* 1988; Stewart et Burrows 1989; Allison 1990a; Anderson et Katz 1993; Zimmermann 1995, 2000; Ruhren et Dudash 1996; Alverson et Waller 1997; Augustine et Frelich 1998). Pour permettre d'évaluer efficacement les effets des cerfs, ces exclos doivent être construits de manière à n'exclure que le cerf, et non le lièvre ou d'autres espèces mammifères qui peuvent également nuire à la croissance et à la survie des plantes. Il est également possible d'utiliser des clôtures pour regrouper les cerfs à des densités connues afin d'évaluer expérimentalement leurs effets à des densités intermédiaires (p. ex. McShea et Rappole 1997). McCullough (1984) a utilisé une zone clôturée pour évaluer la dynamique et les effets des cerfs dans la réserve George, dans le sud du Michigan.

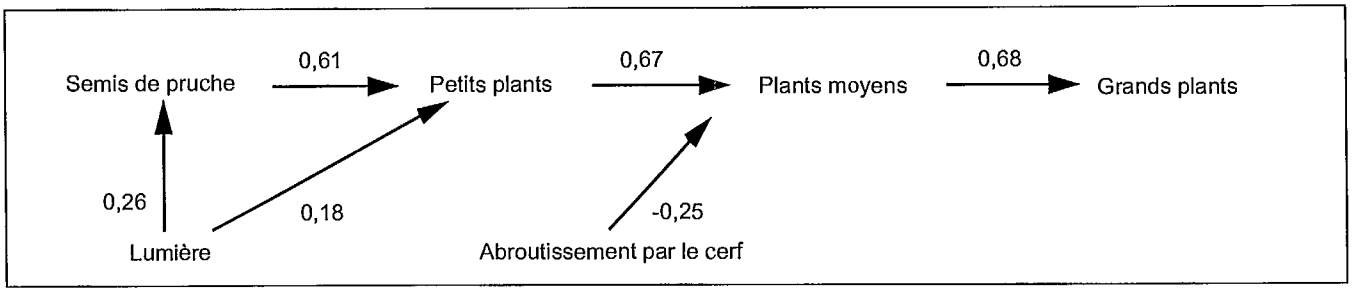
Les îles avec et sans cerfs et celles où il y a des cerfs à des densités connues peuvent être utilisées d'une manière analogue aux exclos clôturés pour évaluer les effets des cerfs dans certaines régions. Les études sur les îles sont particulièrement informatives lorsqu'il existe un grand nombre d'îles qui peuvent être utilisées comme modèles et lorsque l'historique de leur occupation par le cerf est connue. Parmi les exemples réussis, mentionnons les études de la végétation et de la diversité des plantes sur les îles Apostle, dans le lac Supérieur (Beals *et al.* 1960; Balgooyen et Waller 1995). Les travaux sur Haïda Gwaii (îles de la Reine-Charlotte, Colombie-Britannique) mettent particulièrement à profit la méthode insulaire pour examiner les incidences du cerf à queue noire de Sitka, une espèce introduite désormais abondante, et la rapidité avec laquelle les forêts se remettent de ce genre d'effets (Martin et Baltzinger 2002; Stockton le présent volume). Les îles ont également permis d'évaluer les influences de la variation des densités de cerfs sur l'abondance des insectes vecteurs de maladies humaines (Wilson *et al.* 1985).

L'étude démographique des plantes représente une troisième technique utile pour évaluer les effets du cerf sur les plantes vivaces. En premier lieu, le nombre de semis et de plants peut être recensé et comparé au nombre d'individus dans les catégories d'individus plus âgés et ceci au sein de plusieurs peuplements qui varient dans la pression d'abroutissement qu'ils subissent (p. ex. Anderson et Loucks 1979). Ces profils démographiques illustrent clairement la manière dont le cerf peut éliminer les arbres sensibles à l'abroutissement (Blewett 1976). Ils peuvent aussi être utilisés pour suivre l'amélioration de la régénération des arbres une fois que la pression d'abroutissement exercée par les cerfs commence à être régulée (Anderson et Katz 1993). En étendant cette approche, on peut utiliser le nombre de semis et de plants dans des catégories de taille progressivement plus grandes pour examiner l'influence de différents facteurs environnementaux, biotiques et abiotiques, sur l'établissement des semis et leur survie dans les différentes catégories de taille. Nous avons utilisé ces méthodes pour examiner les patrons détaillés de recrutement chez la pruche du Canada et le thuya occidental dans le Wisconsin (Waller *et al.* 1996; Rooney *et al.* 2002). Plusieurs analyses de ce type peuvent être combinées en une seule analyse de régression multivariée (analyse causale ou « path analysis ») afin d'évaluer l'influence relative de divers facteurs sur la survie des arbres appartenant à des catégories de taille successives (figure 2). Les comparaisons de la structure, de la taille ou de l'âge des plantes herbacées entre des régions de faible et de fortes densités de cerfs peuvent également être utilisées pour inférer les impacts du cerf (Anderson 1994; Rooney 1997; Rooney et Waller 2001). Il convient d'utiliser davantage ces techniques dans les études des effets du cerf.

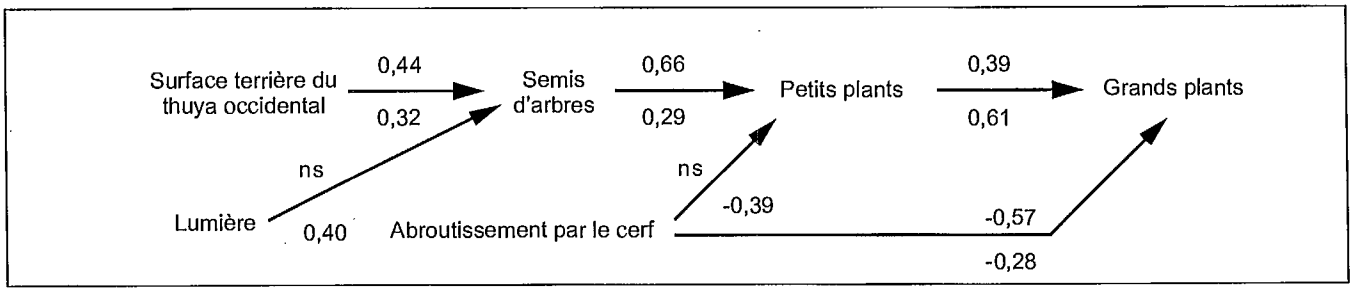
Enfin, il est également possible d'utiliser des études historiques directes pour suivre l'évolution de populations ou de communautés végétales entières au fil du temps en présence de diverses densités de cerfs. L'utilisation de ce genre d'étude sur la situation « d'alors et d'à présent » exige d'abord de disposer d'une source fiable de données de référence afin de pouvoir déduire le changement. En supposant qu'une telle banque de données existe, il faut

Figure 2
Diagrammes de l'analyse causale sur la démographie des semis d'arbre chez a) la pruche du Canada *Tsuga canadensis* et b) le thuya occidental *Thuja occidentalis*. L'analyse causale peut intégrer les effets de nombreuses variables explicatives et résumer de façon claire les résultats d'analyses multivariées successives. Ces analyses montrent de façon répétée que l'abroutissement par le cerf diminue le recrutement des arbrisseaux chez ces espèces.

a) Diagramme de l'analyse causale pour les catégories de taille successives des semis d'arbres chez la pruche du Canada



b) Diagramme de l'analyse causale pour les catégories de taille successives des semis d'arbres chez le thuya occidental. Les nombres au-dessus des lignes sont les coefficients causaux pour les années 1990-1991; ceux placé en dessous des lignes correspondent à l'année 1996. ns = relation non significative.



également avoir un moyen quelconque de savoir si les changements décelés sont effectivement le fait des cerfs. Ici, différentes méthodes sont possibles. Par exemple, on peut comparer deux zones, identique par ailleurs, dont l'une abrite une densité élevée ou à la hausse de cerfs et l'autre un nombre moins élevé ou à la baisse de cerfs. Si la première communauté perd plus d'espèces que la seconde, ou subit une transition vers des espèces moins vulnérables aux cerfs, il semble probable que ces changements soient causés par la présence des cerfs. Même sans « zone de référence » de ce genre, il est possible d'estimer les effets du cerf en comparant l'évolution des abondances relatives des espèces connues pour être résistantes ou sensibles à l'abroutissement du cerf. C'est-à-dire que si des espèces connues pour être sensibles au cerf (p. ex. les orchidées et de nombreuse liliacées) déclinent systématiquement dans une zone où la densité de cerfs est modérée ou élevée, alors que les espèces résistantes (p. ex. certaines fougères et la plupart des graminées et des carex) demeurent abondantes ou augmentent, il semble plausible que de tels changements doivent être attribués au cerf. Miller *et al.* (1992) ont recensé un grand nombre de plantes rares sensibles à l'abroutissement par le cerf. Nous utilisons ces méthodes pour mieux évaluer les impacts du cerf dans le nord du Wisconsin (Rooney *et al.* 2004).

3.3 Impacts du cerf sur les arbres et les arbustes

Le fait que le cerf affecte significativement la croissance et la survie des semis d'arbres est reconnu depuis longtemps (Leopold *et al.* 1947; Webb *et al.* 1956). Les manuels et les programmes de foresterie (p. ex. Allen et Sharpe 1960) mentionnent systématiquement que le cerf peut restreindre la régénération des espèces dont le bois est précieux, comme de nombreuses essences de chêne (*Quercus*). Le cerf préfère souvent certaines essences à d'autres. En hiver, dans les régions septentrionales, le cerf privilégie les conifères, comme l'if du Canada *Taxus canadensis*, la pruche du Canada et le thuya occidental. Dans le Wisconsin, les premiers travaux basés sur l'utilisation d'exclos (Graham 1958) ou sur l'étude d'îles sans cerfs (Beals *et al.* 1960) ont clairement montré les effets du cerf sur ces espèces. Des travaux réalisés en Écosse ont montré que les effets marqués des ongulés sur la régénération du pin (*Pinus* spp.) pouvaient persister des centaines d'années (Watson 1983). Les impacts sur les arbres broutés sont aisément visibles pour l'écologue ou le forestier, qui constatent sur le terrain les réductions du nombre et de la taille des semis d'arbres et de la présence caractéristique de rameaux mi tranchés mi arrachés. Certains ont critiqué ce genre d'études en invoquant qu'elles se limitaient à des endroits précis et qu'elles ne s'intéressaient pas aux autres facteurs qui nuisent à la croissance et à la survie des semis d'arbres à différents stades (Mladenoff et Stearns 1993). La plupart des études sur la régénération des arbres portent sur d'étroites échelles spatiales, une seule variable causale et/ou un seul stade de développement (Clark *et al.* 1999), d'où l'importance d'étudier et d'examiner les effets que d'autres facteurs biotiques et environnementaux peuvent avoir sur les semis d'arbres et d'évaluer la dynamique dans tout un éventail de catégories de taille ou d'âge (Waller *et al.* 1996). Les effets liés aux cerfs peuvent aussi être complexes, en ce sens qu'ils peuvent dépendre autant de la densité des herbivores que de la densité des semis d'arbres (Gill 1992).

Les forestiers dans la région des Alleghenys, en Pennsylvanie, ont recueilli des données très complètes et continues sur la façon dont l'abroutissement par le cerf influençait les patrons de régénération des arbres (Harlow et Downing 1970; Marquis 1974, 1981; Tilghman 1989). Les troupeaux de cerfs s'y étaient reconstitués dans les années 1930 et dépassaient 20 cerfs/km^2 en 1960. Depuis lors, le broutage de la pruche, des chênes et d'autres espèces a constamment favorisé le hêtre à grandes feuilles *Fagus grandifolia*. Des arbustes, comme la viorne à feuilles d'aulne *Viburnum alnifolium*, ont aussi été beaucoup affectés (Hough 1965). Dans certaines zones, l'abroutissement est suffisamment intense pour éliminer toute régénération d'arbres et a pour effet de produire des peuplements caractérisés par des sous-bois de plus en plus ouverts, dominés par des graminées et des fougères, que les habitants de la région appellent les « parcs à fougères ». Une fois établis, ces mêmes peuplements denses interfèrent avec la régénération des arbres (Horsley et Marquis 1983), ce qui laisse présumer que le cerf peut aussi bien avoir des effets indirects que directs (Waller et Alverson 1997; Rooney et Waller 2003).

Les semis de pruche du Canada, du fait de leur croissance lente, sont particulièrement susceptibles au broutage par les cerfs qui les apprécient surtout l'hiver (Curtis 1959; Hough 1965; Anderson et Loucks 1979; Frelich et Lorimer 1985; Alverson *et al.* 1988). Ce conifère longévif, tolérant à l'ombre, préfère les sites humides et était dominant ou co-dominant dans une vaste région qui s'étendait alors du nord-est du Minnesota et sur toute la région des Grands Lacs jusqu'au sud du Canada et en Nouvelle-Angleterre et dans les montagnes jusqu'aux Carolines (Nichols 1935; Braun 1950). La pruche est une composante importante des forêts des États des Grands Lacs depuis les 3 000 dernières années (Davis 1987), mais l'exploitation forestière a éliminé plus de 99 % des forêts de pruche (Eckstein 1980). Les forêts de feuillus qui ont remplacé les forêts originales sont beaucoup moins favorables à la régénération des semis de pruche, mais le recrutement est tout aussi faible dans les peuplements relictuels de pruches (Curtis 1959; Frelich *et al.* 1993; Mladenoff et Stearns 1993). Les niveaux de régénération observés sont insuffisants pour maintenir ce type de couvert forestier (Frelich et Lorimer 1985; Frelich et Reich 1995). Nos propres inventaires de 100 peuplements de pruches à l'échelle de la région étaient basés sur quatre catégories de taille séquentielle et avaient pour objectif d'évaluer les facteurs qui limitent l'établissement des semis et le recrutement. L'établissement initial des semis de pruche s'observait dans la plupart des peuplements et variait en fonction de la composition du sous-bois, de la lumière et des caractéristiques du lit de germination (Rooney et Waller 1998). Le recrutement d'individus dans les catégories de taille supérieures semblait cependant n'avoir aucun lien

avec la lumière ou avec des facteurs géographiques, mais diminuait clairement à mesure qu'augmentait le niveau d'abroutissement par le cerf (Rooney *et al.* 2000). Le résultat de l'analyse multivariée des facteurs influençant l'abondance des semis et des plants dans chacune des catégories de taille peut être résumé très clairement sous forme d'analyses causales (figure 2a). Ces résultats montrent que la restauration des populations de pruches nécessite à la fois des microsites adéquats pour l'établissement des semis et une protection contre l'abroutissement excessif si l'on veut assurer le recrutement. Nous avons aussi montré expérimentalement l'importance de l'abroutissement par le cerf en érigeant des exclos dans 60 de ces sites. Ces exclos ont révélé que la diminution de la croissance et de la survie des semis de pruche transplantés était directement corrélée à la densité estimée des cerfs, et indépendante de celle des lièvres (Alverson et Waller 1997). Ainsi, ramener la pruche à un niveau de distribution et d'abondance qui se rapproche de ce qu'elles étaient auparavant implique de limiter les effets de l'abroutissement par le cerf.

Bien qu'il n'ait jamais été aussi commun que la pruche, le thuya occidental est un conifère longévif à croissance lente, susceptible d'être brouté par le cerf. Il fournit aussi un couvert dans les zones refuges abritant ce cervidé durant les hivers rigoureux (Christensen 1954; Curtis 1959; Doepker et Ozoga 1990). Le thuya occidental domine dans certains sites, comme les affleurements calcaires et les zones humides de basse altitude (Habeck 1958; Curtis 1959), où il fournit un habitat à des espèces rares, dont les orchidées, notamment le calypso bulbeux *Calypso bulbosa*, le cypripède royal *Cypripedium reginae*, le platanthère à feuilles orbiculaires *Platanthera orbiculata* et le cypripède tête-de-bélier *Cypripedium arietinum* (Epstein *et al.* 1999). À l'instar de la pruche, le thuya occidental ne parvient pas à se régénérer dans la plus grande partie de la région des Grands Lacs, une situation qui est attribuée à l'abroutissement par le cerf (Heitzman *et al.* 1997; Epstein *et al.* 1999; Van Deelen 1999). Il est peut-être d'autant plus vulnérable (Aldous 1941; Beals *et al.* 1960; Rogers *et al.* 1981) au cerf qu'il croît lentement et que c'est l'une des espèces préférées en hiver. Même sur des terres propices, il faut plus de 20 ans aux thuyas occidentaux pour atteindre une hauteur qui les protège des dommages (Verme et Johnston 1986; Heitzman *et al.* 1997) des cerfs. Selon certaines expériences, la suppression ne serait-ce que de 20 % de leur feuillage est fatale (Aldous 1952). En examinant la démographie des populations de thuyas occidentaux sur 77 sites de basse altitude dans les États des Grands Lacs, nous avons découvert des tendances similaires à celles qui ont été observées pour la pruche, sauf que les effets de l'abroutissement par le cerf étaient encore plus marqués (figure 2b; Rooney *et al.* 2002). Il faudra par conséquent pour régénérer les forêts humides à thuyas, soit réduire la densité des cerfs ou déployer des efforts particuliers pour protéger mécaniquement les semis.

Dans une étude réalisée sur des îles du lac Supérieur, nous avons constaté que les diminutions d'abondance de l'if du Canada, de l'érable à épis *Acer spicatum*, du bouleau jaune *Betula allegheniensis* et les sorbiers (*Sorbus* ssp.) étaient corrélées à l'augmentation de la densité de cerfs (Balgooyen et Waller 1995). Le cerf limite aussi la régénération de plusieurs autres arbres, dont le pin blanc *Pinus strobus* au Minnesota (Sauerman 1992), le bouleau jaune et le bouleau noir *Betula lenta* en Pennsylvanie (Horsley et Marquis 1983) et plusieurs espèces de chêne (Strole et Anderson 1992; Robertson et Robertson 1995; Boerner et Brinkman 1996; Buckley *et al.* 1998; Ritchie *et al.* 1998). Hormis ces effets directs de l'abroutissement, le cerf exerce aussi des effets indirects en favorisant les graminées et les fougères qui peuvent à leur tour interférer avec le recrutement des semis d'arbres (Horsley et Marquis 1983; Stewart et Burrows 1989). Les études démographiques, les études sur des îles ou celles utilisant des exclos, montrent donc toutes que les fortes densités de cerfs réduisent la capacité de nombreuses plantes ligneuses à se régénérer, et que ces effets se font sentir sur de vastes régions (McShea et Rappole 1992; Waller et Alverson 1997; Rooney *et al.* 2001).

3.4 Impacts du cerf sur les plantes du sous-bois

De nombreuses espèces d'herbacées semblent sensibles à l'abroutissement par les cerfs et peuvent se raréfier fortement en cas de forte densité de cerfs. On dispose cependant de peu de données sur ce sujet, d'autant que les herbacées peuvent disparaître sans laisser de trace. Sans données démographiques, il est difficile de déduire leur abondance antérieure en l'absence d'études historiques ou comparatives. Il est d'autant plus important d'évaluer ces effets que les plantes herbacées du sous-bois constituent une fraction importante de la diversité de la végétation des forêts d'Amérique du Nord. Les plantes herbacées constituent la plus grande partie de l'alimentation du cerf à la fin du printemps et au début de l'été (McCaffery *et al.* 1974). Les cerfs les broutent de façon sélective, si bien qu'ils ont un effet plus important sur certaines espèces que sur d'autres, modifiant ainsi la composition des communautés végétales. En général, le cerf préfère les dicotylédones, les liliacées et les orchidées aux graminées, aux carex et aux nombreuses fougères.

Dans une étude sur les effets du cerf sur les espèces rares, Miller *et al.* (1992) n'ont trouvé aucune mention sur les effets du cerf sur certains graminoïdes rares, mais ils montrent que les cerfs représentaient une menace importante pour au moins un tiers des plantes rares. Des études effectuées dans les forêts du Minnesota révèlent également que le cerf préfère nettement les liliacées comme *Trillium* et *Uvularia*, même lorsqu'elles sont rares (Augustine 1997). En Illinois, le nombre de trilles grandiflores *Trillium grandiflorum* et leur taille diminue considérablement une fois que la densité des cerfs dépasse 4-6 cerfs/km^2 (Anderson 1994, 1997). Espèce potentiellement longévive, le trille qui survit diminue à la fois en taille et en capacité de fleurir une fois défolié (Rooney et Waller 2001). Dans une étude comparative de différentes îles, nous avons constaté que les fortes densités de cerfs réduisent l'abondance de la clintonie boréale *Clintonia borealis*, de l'aralie à tige nue *Aralia nudicaulis* et de la maïanthème du Canada *Maianthemum canadense* (Balgooyen et Waller 1995).

Comme le trille grandiflore, la clintonie boréale possède une hampe florale pouvant être particulièrement attrayante pour le cerf. Dans le cas de ces deux espèces, le cerf consomme les hampes florales ou fructifères ou la réduit à une taille qui empêchera la floraison, éliminant ainsi toute reproduction possible avant même que les parties végétatives aient été broutées. Le cerf élimine également la possibilité de reproduction chez l'if en broutant l'extérieur des aiguilles et les cônes mâles (Allison 1990a,b). Dans tous ces cas, une densité seuil supérieure à 5 cerfs/km^2 semble représenter un risque important pour la survie de la population. En outre, nous avons constaté que les effets de densités élevées de cerfs sur les plantes herbacées des îles Apostle persistaient plus de 30 ans, ce qui suggère que le rétablissement peut prendre des décennies.

Dans une étude sur les plantes herbacées de la région des Alleghenys, en Pennsylvanie, Rooney (1997) a trouvé une liliacée (maïanthème du Canada) qui atteignait une taille et une densité trois fois plus forte et qui fleurissait plus fréquemment sur les rochers élevés que sur les rochers bas avoisinants. L'oxalide de montagne *Oxalis montana*, une espèce tolérante au broutage par le cerf, ne présentait pas ce genre de différence, ce qui montre que le cerf préfère certaines espèces à d'autres. Au moyen d'un inventaire historique, Rooney et Dress (1997) ont montré que deux peuplements anciens de pruches, ou de pruches et de hêtres, de cette région ont perdu la plupart (59 % et 80 %) des espèces de leur flore du sous-bois entre 1929 et 1995. Ils ont attribué un grand nombre de ces pertes aux effets directs et indirects de la présence du cerf et ont préconisé de fortes réductions de la densité des cerfs et/ou la construction de clôtures pour protéger la diversité de ces peuplements. Drayton et Primack (1996) ont également enregistré des pertes massives d'espèces dans un parc à l'extérieur de Boston, mais n'en ont pas discuté les mécanismes.

Nous avons étudié récemment les modèles de transformation des communautés végétales et de pertes d'espèces dans 62 peuplements forestiers du nord du Wisconsin et du Michigan, en nous servant des inventaires historiques de ces mêmes sites compilés par J. Curtis *et al.* (Curtis 1959). Ces communautés avaient perdu en moyenne plus de 15 % de leurs espèces de plantes indigènes. Dans les zones protégées où la chasse au cerf n'était pas pratiquée c'est plus de la moitié de leur diversité végétale initiale qui a été perdue (Rooney *et al.* 2004). Parallèlement à une diminution de la plupart des espèces rares, il y a eu une augmentation de l'abondance des plantes déjà communes, causant ainsi la domination croissante des plantes généralistes. Les graminées (surtout *Poa*), les carex (*Carex*), les plantes exotiques et certaines fougères (p. ex. la fougère femelle *Athyrium filix-femina*) ont augmenté en abondance, mais la plupart des liliacées et des orchidées ont diminué, et deux espèces de mitrelles *Mitella* et le lis *Streptopus* ont connu une baisse de 80 % ou plus. Ces changements ont fait en sorte que les sites sont devenus plus semblables les uns aux autres à mesure qu'ils perdaient des espèces au cours d'un processus appelé « homogénéisation » biotique (McKinney et Lockwood 1999). Les patrons observés (quelles espèces diminuent ou augmentent, et lesquelles subissent les plus grandes pertes) désignent fortement le cerf comme cause principale de ces transformations des communautés, tout comme ce fut le cas de l'étude sur les îles Apostle, où la diminution de la diversité des espèces végétales était corrélée avec les densités passées de cerfs (Balgooyen et Waller 1995).

3.5 Impacts du cerf sur les espèces à d'autres niveaux trophiques

Le cerf a été qualifié d'herbivore « clé de voûte» parce qu'il a des effets sur l'abondance de nombreuses autres espèces, dont celles qui se situent à d'autres niveaux trophiques, et parce qu'il modifie la structure globale de la communauté (McShea et Rappole 1992; Waller et Alverson 1997). Plusieurs auteurs ont remarqué des effets sur les oiseaux. Par exemple, une réserve faunique du sud-ouest de la Pennsylvanie, où l'on trouve de fortes densités de cerfs, de wapitis *Cervus elaphus* et de mouflons *Ovis aries,* a perdu trois espèces d'oiseaux (Casey et Hein 1983). Dans une autre localité de Pennsylvanie, deCalesta (1994) a observé une diminution marquées de l'abondance des oiseaux du sous-bois forestier pour des densités de15 et 25 cerfs/km^2, ainsi que des effets sur les petits mammifères. En étudiant les effets des traitements sylvicoles, Brooks et Healy (1989) ont constaté que le cerf de Virginie avait de plus grands effets sur l'abondance des petits mammifères que n'en avaient les traitements. McShea et Rappole (1997) ont aussi observé des changements sensibles dans la structure de la communauté aviaire dans les enclos expérimentaux avec des cerfs, mais ils étaient parfois le résultat imprévu d'interactions complexes avec les écureuils et les productions de glands. Ostfeld *et al.* (1996) ont aussi fait état d'interactions complexes entre les cerfs, les écureuils, les glands, les souris et la spongieuse. Ces études montrent clairement à quel point il est difficile de prévoir les effets des fortes densités de cerfs sans données de terrain détaillées et sans bien comprendre les interactions biotiques.

Le cerf peut également influencer la dynamique des espèces envahissantes. Comme nous l'avons fait remarquer plus haut, l'herbivorie par le cerf favorise généralement les graminées et les carex, dont plusieurs sont des espèces exotiques dans le Wisconsin (données inédites). En ingérant et en dispersant les graines, le cerf pourrait également contribuer à accroître les invasions d'alliaires *Alliaria petiolata* ou d'arbustes envahissants, comme le nerprun *Rhamnus cathartica* ou le chèvrefeuille (*Lonicera* spp.). Les vers de terre étaient absents de la plupart des régions au nord de la ligne de la progression glaciaire jusqu'à ce que les espèces européennes envahissent la région (Marinissen et van den Bosch 1992; C. Hale, comm. pers.). Nous avons observé que dans les localités qui étaient à la fois envahies par les vers de terre et qui possédaient de fortes densités de cerfs, la perte en diversité végétale était notablement plus élevée (S. Wiegmann, données inédites).

Le cerf peut également influencer d'autres espèces en jouant le rôle de réservoir de parasites ou de pathogènes. Les efforts pour réintroduire le wapiti et l'orignal dans les États des Grands Lacs se heurtent à des difficultés du fait que le cerf est porteur d'une dirofilariose non léthale provoquée par un parasite *Parelaphostrongylus tenuis*, qui se comporte comme un nématode des méninges aux conséquences mortelles chez les autres ongulés (Michigan

Department of Natural Resources 2005). Le cerf peut aussi jouer un rôle dans la propagation de la maladie de Lyme provoquée par un spirochète véhiculé par la tique du cerf dont les populations profitent de l'abondance du cerf (Wilson *et al.* 1985, 1988, 1990; Deblinger *et al.* 1993; Van Buskirk et Ostfeld 1995). Le Massachusetts, Long Island, New York et certaines parties du nord du Midwest connaissent tous une augmentation de la prévalence de la maladie de Lyme à un moment où les densités de cerfs atteignent un niveau record.

Plus récemment, les flambées de tuberculose bovine dans le Michigan et d'encéphalopathie spongiforme transmissible dans le Wisconsin ont été associées aux fortes densités de cerfs, au nourrissage des cerfs et aux possibilités de transmission de la maladie qui sont associées à ces activités. La présence de tuberculose bovine constitue un risque particulier pour les agriculteurs de la région, risque qui a mené à des interdictions de nourrir les cerfs. L'encéphalopathie des cervidés est une nouvelle forme d'encéphalopathie spongiforme similaire à la maladie de la « vache folle », qui a pu être transmise par du gibier d'élevage arrivé au Wisconsin depuis le Colorado ou le Montana. En 2002, le Département des ressources naturelles du Wisconsin a pris la mesure sans précédent de décréter une « zone d'abattage » dans le but d'éradiquer tous les cerfs du foyer d'infection, mais cette chasse est loin d'avoir eu le succès escompté. Certains propriétaires fonciers s'y étaient opposés et elle n'a, de surcroît, pas eu l'envergure souhaitée du fait que l'on craignait que la viande des animaux atteints ne représente un risque pour la santé humaine. De plus, la « zone d'abattage » était limitée à de petites régions, alors que des cas d'encéphalopathie avaient déjà été observés à l'extérieur de ces secteurs. Si les fortes densités de cerfs ont facilité, voire aggravé, toutes ces épidémies, nous avons alors de bonnes raisons, tant épidémiologiques qu'écologiques, d'être en faveur d'une réduction des densités de cerfs.

En résumé, les cerfs maintenus à de fortes densités jouent un rôle clé en modifiant considérablement la dynamique des communautés dans la plupart des peuplements forestiers de tout l'est et de tout le centre des États-Unis. Il avait été initialement affirmé que ses effets étaient circonscrits, temporaires et limités à quelques espèces vulnérables. Il n'est plus possible d'affirmer cela. Le cerf a d'importants effets sur de nombreuses espèces dans de vastes régions et ces effets ont modifié les patrons de succession, de composition et de diversité forestières. Ces effets seront peut-être difficiles, voire impossibles, à renverser. Malgré les recherches effectuées jusqu'à ce jour, notre compréhension de leur nombre et de leur ampleur, ainsi que notre connaissance de la meilleure façon de restaurer les écosystèmes dégradés par des cerfs surabondants restent très limitées.

4. Opportunités et contraintes dans la gestion des cerfs

4.1 La conservation totale ou partielle?

Quelle sera la réponse des gestionnaires de la faune et de la forêt aux nombreux problèmes que pose la surabondance du cerf? Jusqu'ici, les réponses ont été locales, proximales et au cas par cas. Les forestiers confrontés à des semis broutés s'en remettent aux clôtures, aux « tubes » et aux répulsifs. Les gestionnaires d'arboretums et d'aires naturelles clôturent aussi à grands frais les communautés et les plantes rares. Les propriétaires fonciers dans les banlieues embauchent des tireurs d'élite professionnels. Certaines collectivités ont essayé la contraception et la stérilisation des cerfs, mais on ne connaît pas encore leur efficacité et elles restent coûteuses. La translocation des animaux cause une mortalité élevée et ne tient pas compte de la surabondance des cerfs à l'échelle d'une région. Les agriculteurs obtiennent des permis de chasse spéciaux lorsqu'ils peuvent prouver documents à l'appui les dommages causés. Les primes d'assurance automobile ne font qu'augmenter en raison du nombre croissant d'accidents impliquant des cerfs. Pris individuellement, ces efforts se justifient dans leur contexte, mais contribuent bien peu à résoudre le problème plus vaste du rétablissement d'un équilibre entre le nombre de cerfs et leur habitat ainsi que de leurs relations sur le long terme avec les autres espèces.

Cette revue du problème montre clairement que le cerf joue le rôle d'un « ingénieur de l'écosystème » : il restructure les forêts, change les patrons de succession et modifie beaucoup l'abondance relative des arbres, des arbustes, des plantes herbacées et éventuellement des espèces exotiques envahissantes. Considérés ensemble, ces résultats montrent que le cerf simplifie la diversité des écosystèmes forestiers et homogénéise les peuplements. Étant donné que le cerf a des effets considérables, profonds et durables sur les communautés forestières, ces conclusions suggèrent que les gestionnaires de la faune ne vont pas devoir gérer que le cerf ou l'habitat du cerf, mais bien s'occuper de l'écosystème en entier. Ces derniers devraient par conséquent considérer que leur donneur d'ordre est le grand public et leur domaine de préoccupation est l'ensemble de l'écosystème (deCalesta et Stout 1997). Ils devraient donc moins se focaliser sur les intérêts immédiats des chasseurs et des cerfs et plus sur la viabilité à long terme du système, c'est à la fois le cerf et la forêt qui en tireraient bénéfice. Aldo Leopold a plaidé de façon convaincante il y a près de 60 ans en faveur de cette vision élargie des choses dans son essai de 1944 intitulé « Conservation: In whole or in part? » (Meine 1988: 464).

4.2 La chasse peut-elle réguler le nombre de cerfs?

Au début du XX^{e} siècle, raccourcir les saisons de chasse, limiter les prises, privilégier la chasse des mâles de préférence aux femelles et améliorer les conditions de l'habitat du cerf était logique et justifié. Nous devons désormais repenser ces principes et ces pratiques et envisager de nouvelles méthodes capables de réguler le nombre de cerfs et leurs effets. Nous devrons en particulier nous demander quels sont facteurs qui contribuant aux fortes densités de cerfs (tableau 1) que nous pouvons modifier afin d'infléchir ces densités.

À court terme, le plus simple serait d'accroître l'effort et l'efficacité des chasseurs. L'allongement des saisons de chasse, l'augmentation des limites de prises et le tir des femelles pourraient accroître les prises et réduire la

Tableau 1
Facteurs jouant, ou ayant joué un rôle dans les densités élevées de cerfs dans l'est, le sud et le centre de l'Amérique du Nord

Facteurs	Exemples
Conditions favorables de l'habitat	Forte proportion d'habitat de début de succession
	Beaucoup de clairières
	Répartition en tache des habitats et nombreuses lisières
	Peuplements de conifères qui fournissent un couvert thermique et des refuges en hiver[a]
Abondance de ressources alimentaires	Trembles (*Populus*) très abondants
	Nombreuses trouées
	Cimes d'arbres, laissées par l'exploitation forestière, fréquemment disponibles
	Apports d'aliments[a]
Hivers doux[a]	La décennie 1990 a été la plus chaude jamais enregistrée
Prédation faible	Peu de prédateurs indigènes (couguar, loup)
	Réglementation rigoureuse de la chasse (p. ex. saison de chasse au fusil de neuf jours; chasse aux mâles plutôt qu'aux biches)
	Diminution du nombre de chasseurs ou des activités de chasse dans de nombreuses régions

[a] Particulièrement pertinent à la limite septentrionale de l'aire de répartition du cerf.

croissance de la population. L'efficacité de la chasse comme outil de régulation des densités de cerfs dépend nécessairement de l'effort des chasseurs, notamment pour ce qui est de la réduction du nombre de biches reproductrices. Les Amérindiens et les autres individus qui pratiquent une chasse de subsistance arrivent souvent à réduire efficacement les densités de cerfs en étendant leur saison de chasse et en tirant et des mâles et des femelles. Exiger des chasseurs sportifs qu'ils abattent un ou plusieurs animaux sans bois avant de leur permettre d'abattre un mâle pourrait aussi aider à répartir l'effort des chasseurs de façon à réduire les troupeaux de cerfs. Aboutir à de tels changements de comportement ne sera pas nécessairement facile. À la fin des années 1990, lorsque le Département des ressources naturelles du Wisconsin a voulu prolonger la saison de chasse au fusil de neuf jours et mettre en œuvre un programme du genre « méritez le droit à chasser un mâle », les chasseurs qui considéraient ces changements comme des écarts inacceptables aux traditions se sont fermement opposés aux deux propositions. Les programmes de « gestion de la qualité du cerf », qui insistent sur la nécessité de réduire le nombre de femelles et de jeunes pour favoriser la croissance d'un nombre moins élevé de mâles atteignant une plus grande taille, semblent un peu mieux accueillis par les chasseurs. Bien que ces méthodes puissent réduire la densité, les gestionnaires devraient les considérer comme un outil expérimental, dont l'utilité principale serait de sensibiliser les chasseurs à des questions écologiques plus générales.

Bien que la chasse constitue un outil pour limiter la population de cerfs, elle risque cependant, certaines années et à certains endroits, de ne pas parvenir à réduire les densités. La chasse ne réussira à limiter les densités de cerfs que si son efficacité s'accroît à mesure que l'abondance des cerfs augmente. Si les chasseurs ne parviennent pas à prendre une proportion croissante de cerfs à mesure que les densités augmentent, leurs efforts ne serviront pas de mécanisme de régulation densité dépendant. Dans les systèmes proie-prédateur, la dynamique de la population de proies peut surpasser les réponses numériques et fonctionnelles des prédateurs et, par conséquent, leur capacité à réguler les populations de proies. Le cerf se situe peut-être déjà au-delà de ce « point de rupture » dans les régions où le nombre de chasseurs est faible ou encore là où l'accessibilité est limitée. Dans des situations de ce genre, la chasse doit être encouragée en même temps que d'autres facteurs de régulation liés à la densité. Cependant, de nombreux chasseurs se refusent à chasser les biches ou à prendre plus d'un ou de deux animaux. Par conséquent, même si la limite des prises est élargie et que les règlements privilégient la chasse des animaux sans trophée, il pourrait ne pas y avoir suffisamment de chasseurs disposés à appuyer les mesures proposées. Avec l'urbanisation croissante de la population, le nombre de chasseurs diminue, alors qu'une minorité de citoyens s'oppose énergiquement à la chasse. Les chasseurs sont également peu enclins à chasser des animaux qui pourraient être contaminés par des maladies comme l'ESB ou la tuberculose, ce qui contribue encore à réduire la chasse précisément au moment où elle est le plus nécessaire. Enfin, les efforts des chasseurs sont également entravés en raison d'un accès limité aux terres privées. En effet, comme un nombre de plus en plus élevé de propriétaires fonciers interdisent la chasse sur leurs terres, les cerfs jouissent d'un nombre toujours plus grand de refuges et les taux d'animaux tués dans ces régions diminuent. Les propriétaires fonciers limitent l'accès à leurs terres pour diverses raisons, mais une combinaison de séances de sensibilisation du public, d'ajustements dans le droit de réguler l'accès et d'incitatifs fiscaux pourraient peut-être réussir à les persuader d'encourager plus de chasse.

Les gestionnaires devraient aussi revoir leur façon de définir la « capacité de charge » (MacNab 1985). Les gestionnaires du gibier l'ont toujours définie uniquement par rapport au nombre de cerfs qu'une région donnée pouvait abriter, et pourtant ce nombre de cerfs n'est généralement pas compatible avec la persistance à long terme de toutes les autres espèces. La densité relative des cerfs qui assure la diversité du système sera toujours plus faible, voire peut-être beaucoup plus faible, que les densités destinées à optimiser le nombre de cerfs tués à la chasse (deCalesta et Stout 1997).

4.3 Autres moyens de réduire les densités de cerfs

Quels sont les autres moyens permettant de réduire le nombre de cerfs? Examinons d'abord les deux extrémités de l'éventail des milieux là où les chasseurs sont le moins efficaces. Dans les zones urbaines et suburbaines, les densités de population humaine et les règlements municipaux restreignent radicalement la chasse. Les tireurs d'élite peuvent être efficaces dans ces secteurs, mais les

collectivités doivent convenir de la nécessité d'y faire appel et être disposés à en assumer le coût (DeNicola *et al.* 1997). À l'autre extrémité, on trouve les régions éloignées sans accès routier qui attirent peu de chasseurs. Dans ces paysages non gérés, le problème de la surpopulation de cerfs peut être moins marqué, dans la mesure où les ressources alimentaires disponibles y sont habituellement moins importantes et où des prédateurs sauvages peuvent y persister. La question de savoir si les prédateurs sauvages régulent les populations d'ongulés a prêté à controverse en écologie, d'aucuns mettant en doute l'affirmation de A. Leopold, selon laquelle « une montagne vit dans la crainte de perdre ses loups » (Caughley 1970). Selon des études récentes sur le couguar et le loup dans le parc national Glacier, ces prédateurs peuvent agir comme facteurs primaires de régulation des populations de cerfs et de wapitis (Kunkel et Pletscher 1999). Les impacts et les densités de cerfs semblent aussi être plus faibles dans les territoires de la région des États des Grands Lacs qui abritent des meutes de loups (données inédites). Même lorsqu'ils ne régulent pas la densité de cerfs, les prédateurs peuvent modifier les regroupements ou les mouvements de ces animaux d'une façon qui diminue leurs impacts (Brown *et al.* 1999). Ces résultats indiquent que la réintroduction ou le rétablissement des populations de prédateurs s'inscrivent logiquement dans le cadre de programmes intégrés de régulation des populations surabondantes de cerfs.

En plus de pouvoir contrôler la densité des cerfs au moyen de méthodes « descendantes » faisant intervenir la chasse ou les prédateurs, il est également possible de réduire les densités et les impacts des cerfs au moyen de méthodes « ascendantes » qui limitent les ressources alimentaires dont les cerfs disposent. Une première étape essentielle consisterait à réduire le nourrissage récréatif des cerfs qui a beaucoup augmenté au cours des dernières années. Les suppléments alimentaires pour les cerfs, ainsi que l'abattage intentionnel d'arbres pour fournir des aliments ligneux supplémentaires en hiver, sont en effet susceptibles d'accroître les taux de survie hivernale et de reproduction, bien qu'il existe peu d'études quantitatives à ce sujet. Le Michigan et le Wisconsin ont pris des mesures énergiques au cours des dernières années afin d'interdire de nourrir les cerfs, mais seulement en réponse aux épidémies mentionnées ci-dessus, et seulement dans la partie du Michigan où des animaux sont atteints de tuberculose bovine. Par contre l'interdiction d'appâter le cerf afin de restreindre la transmission de la maladie par contact direct pourrait aussi réduire le succès de la chasse.

Il convient également d'examiner comment les changements dans la gestion des forêts et des paysages pourraient contribuer à réduire la densité des cerfs. Les exploitations forestières d'aujourd'hui sont gérées plus ou moins intensivement, en privilégiant les peuplements de succession primaire dominés par des espèces comme le tremble. Les cimes laissées sur place lors des coupes sont une source de nourriture abondante, tandis que les trouées et des lisières ainsi créées fournissent généralement des plantes en abondance en été. S'il est vrai que « gérer le gibier c'est gérer l'habitat » [trad.]. (Leopold 1933), alors une gestion à rebours permettrait de recréer des conditions de paysage plus proches des habitats matures, plus fermés et moins fragmentés, qui prévalaient avant la colonisation européenne. Il faudrait tout au moins mettre fin aux efforts intensifs destinés à créer et à maintenir des « trouées pour la faune », et les remplacer par des expériences qui permettent d'évaluer le potentiel d'une approche alternative. Compte tenu des patrons de mobilité et de déplacement des cerfs, il faudrait que ces programmes se fassent à vaste échelle et englobent au moins 20 000 ha pour être efficaces (estimation fondée sur des déplacements moyens de cerfs de 8 km). Des zones de forêts matures de moins de 8 000 ha (comme p. ex. la forêt de Sylvania dans la péninsule Upper, au Michigan) semblent insuffisante pour atteindre cet objectif.

Les gestionnaires de la forêt et de la faune devraient adopter une approche plus concertée de la gestion des écosystèmes forestiers. Au Wisconsin, c'est sur les réserves amérindiennes que l'on observe les densités et les impacts les plus faibles, ce qui montre les bénéfices qu'il y aurait à combiner des règlements de chasse libéraux et une gestion moins intensive dans des forêts ayant un couvert plus continu. La meilleure chance à long terme de réduire les effets dommageables du cerf est peut-être d'associer des méthodes de gestion forestière moins intensives à une augmentation de la chasse et à de plus grandes populations de prédateurs indigènes. Il pourrait aussi s'avérer que ces solutions intégrées plaisent au public, surtout si elles s'appuient sur des campagnes d'éducation efficaces et sur de solides programmes de recherche et de suivis.

4.4 Rôles de la recherche et des suivis

Lorsque les gestionnaires des forêts et de la faune tenteront de résoudre les multiples problèmes que pose la surabondance des cerfs, ils devront aussi pouvoir compter plus souvent et plus étroitement sur la recherche et les suivis, pour obtenir des renseignements précis et des modèles étayés sur la façon dont les cerfs et les habitats interagissent. Bien qu'un appel à plus de recherche puisse sembler une démarche intéressée de la part d'un scientifique travaillant sur les impacts écologiques du cerf, les faits présentés ici suggèrent fortement que notre compréhension des interactions entre le cerf et la forêt reste bien incomplète. Les gestionnaires qui vont s'employer à maintenir la diversité de l'écosystème devront pouvoir s'appuyer sur des recherches identifiant les seuils de densité à partir desquels les cerfs auront des effets importants et sur quelles espèces et comment ces effets vont dépendre de l'abondance et du mélange des espèces végétales présentes localement. Ils voudront aussi savoir quelles densités de cerfs sont compatibles avec le maintien du nombre global d'espèces et des processus naturels, et comment ces seuils varient en fonction des divers paysages et espèces. Nous avons aussi beaucoup à apprendre sur la manière dont les variations temporelles et spatiales des densités de cerfs influencent leurs effets à long terme sur les systèmes naturels. Quelques années de densités réduites de cerfs une fois toutes les deux ou trois décennies suffisent-elles pour créer une fenêtre qui permette à une cohorte de semis d'arbres de croître suffisamment pour assurer la régénération?

Les gestionnaires doivent aussi chercher à acquérir une meilleure perception de la manière complexe et persistante dont les cerfs modifient les écosystèmes forestiers. Une fois qu'une communauté végétale a été simplifiée et homogénéisée par les cerfs, elle peut mettre beaucoup de temps à recouvrer sa diversité et ses patrons d'abondance originaux. Beaucoup de plantes herbacées forestières sont longévives et ont une croissance lente. Elles ont une capacité de dispersion limitée, de sorte qu'elles sont lentes à recoloniser les sites. En outre, les cerfs affectent les espèces végétales différemment selon les densités, et leurs effets sont proportionnellement plus grands une fois que l'espèce végétale s'est raréfiée (Augustine et Frelich 1998; Augustine *et al.* 1998), ce qui pourrait retarder beaucoup, voire empêcher, le rétablissement de populations végétales devenues trop rares, créant un « état alternatif stable ». Une « hystérésis » écologique (l'incapacité d'un système de revenir à un état par la même voie qu'il a empruntée pour l'atteindre) pourrait caractériser des communautés végétales simplifiées par le cerf. Nous avons par conséquent besoin de plus de recherches pour décrire à la fois comment les communautés végétales se dégradent en cas de surabondance des cerfs et comment elles peuvent se rétablir dès l'instant où leurs effets et leurs densités sont réduites.

Il va de soi que les gestionnaires bénéficieraient également d'un meilleur suivi des impacts du cerf. Aucun pilote n'accepterait de conduire un avion moderne qui ne serait pas doté d'indicateurs de positionnement, de vitesse, de direction, etc. Les gestionnaires des ressources travaillent avec des systèmes qui sont au moins aussi complexes et moins prévisibles. Ils doivent pouvoir avoir facilement accès à des données de terrain détaillées sur les effectifs et les niveaux d'impacts du cerf, ainsi qu'à des modèles permettant de prédire les effets probables du cerf sur les interactions entre espèces à un niveau de densité donné. Ils doivent en particulier pouvoir disposer d'indicateurs fiables et efficaces (peu coûteux) pouvant servir de « signaux d'alerte précoce » sur les dégradations (ou les rétablissements) en cours. Des recherches seront nécessaires pour mettre au point et tester ces indicateurs, mais ces travaux pourraient être coordonnées à l'échelle régionale afin de mutualiser les ressources. Il semblerait logique de consacrer une certaine fraction des revenus de fonctionnement ou de la vente de permis à des travaux de ce genre au titre de « coûts de fonctionnement courants » (Waller et Alverson 1997). Une fois que des méthodes de suivi efficaces seront élaborées, on pourra éventuellement faire appel à la participation des enseignants, des naturalistes et d'autres volontaires pour créer des réseaux de « science citoyenne » assurant un suivi efficace relié aux chercheurs et aux gestionnaires au moyen de bases de données géographiques accessibles sur le Web. Nous participons actuellement à la création d'un programme de ce genre dans le Wisconsin.

Enfin, tandis que les gestionnaires essaient de se tenir au courant de l'information qui s'accumule désormais au sujet des impacts des cerfs, ils doivent aussi d'être attentifs aux possibilités de mieux intégrer la gestion avec la recherche et les suivis. L'idéal de la *gestion adaptative* qui intègre étroitement la recherche et le suivi aux activités de gestion, de façon à ce que les deux se complètent et s'informent mutuellement a été défini depuis des décennies (Holling 1978; Walters 1986). Néanmoins, il serait avantageux pour les gestionnaires des ressources d'appliquer ce paradigme plus systématiquement (Holling et Meffe 1996; Nielsen *et al.* 1997).

Remerciements

De nombreux collaborateurs nous ont aidés à mener les études dont il est question dans le présent article. W. Alverson, S. Solheim et E. Judziewicz ont été les premiers à avoir éveillé mon intérêt pour les impacts du cerf, tandis que T. Rooney, S. Wiegmann et D. Rogers ont mis en œuvre la plupart des travaux récents. Je leur suis reconnaissant pour leurs efforts et leurs enseignements. T. Rooney a également commenté le manuscrit et m'a aidé à trouver des références. Je remercie J.-L. Martin et A.J. Gaston pour leurs encouragements, leurs discussions stimulantes et pour l'occasion spéciale qu'ils m'ont donnée de participer à la conférence de Haïda Gwaii.

Documents cités

Aldous, S.E. 1941. Deer management suggestions for northern white cedar types. J. Wildl. Manage. 5: 90-94.

Aldous, S.E. 1952. Deer browse clipping study in the Lakes States region. J. Wildl. Manage. 16: 401-409.

Allen, S.W.; Sharpe, G.W. 1960. An introduction to American forestry. McGraw-Hill Book Co., New York.

Allison, T.D. 1990a. The influence of deer browsing on the reproductive biology of Canada yew (*Taxus canadensis* Marsh.). I. Direct effect on pollen, ovule, and seed production. Oecologia 83: 523-529.

Allison, T.D. 1990b. The influence of deer browsing on the reproductive biology of Canada yew (*Taxus canadensis* Marsh.). II. Pollen limitation: an indirect effect. Oecologia 83: 530-534.

Alverson, W.S.; Waller, D.M. 1997. Deer populations and the widespread failure of hemlock regeneration in northern forests. Pages 280-297 *in* W. McShea et J. Rappole (sous la dir. de), The science of overabundance: deer ecology and population management. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

Alverson, W.S.; Waller, D.M.; Solheim, S.L. 1988. Forests too deer: Edge effects in northern Wisconsin. Conserv. Biol. 2: 348-358.

Alverson, W.S.; Kuhlmann, W.; Waller, D.M. 1994. Wild forests: conservation biology and public policy. Island Press, Washington, D.C.

Anderson, R.C. 1994. Height of white-flowered trillium (*Trillium grandiflorum*) as an index of deer browsing intensity. Ecol. Appl. 4: 104-109.

Anderson, R.C. 1997. Native pests: the impact of deer in highly fragmented landscapes. Pages 117-134 *in* M.W. Schwartz (sous la dir. de), Conservation in highly fragmented landscapes. Chapman & Hall, New York.

Anderson, R.C.; Katz, A.J. 1993. Recovery of browse-sensitive tree species following release from white-tailed deer (*Odocoileus viginianus* Zimmerman) browsing pressure. Biol. Conserv. 63: 203-208.

Anderson, R.C.; Loucks, O.L. 1979. White-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) influence on the structure and composition of *Tsuga canadensis* forests. J. Appl. Ecol. 16: 855-861.

Augustine, D.J. 1997. Grazing patterns and impacts of white-tailed deer in a fragmented forest ecosystem. University of Minnesota, St. Paul, Minnesota.

Augustine, D.J.; Frelich, L.E. 1998. White-tailed deer impacts on populations of an understory forb in fragmented deciduous forests. Conserv. Biol. 12: 995-1004.

Augustine, D.J.; Frelich, L.E.; Jordan, P.A. 1998. Evidence for two alternative stable states in an ungulate grazing system. Ecol. Appl. 8: 1260-1269.

Balgooyen, C.P.; Waller, D.M. 1995. The use of *Clintonia borealis* and other indicators to gauge impacts of white-tailed deer on plant communities in northern Wisconsin, USA. Nat. Areas J. 15: 308-318.

Beals, E.W.; Cottam, G.; Vogel, R.G. 1960. Influence of deer on the vegetation of the Apostle Islands, Wisconsin. J. Wildl. Manage. 24: 68-80.

Blewett, T.J. 1976. Structure and dynamics of the McDougall Springs lowland forest. Department of Botany, University of Wisconsin, Madison, Wisconsin. 86 p.

Boerner, R.E.J.; Brinkman, J.A. 1996. Ten years of tree seedling establishment and mortality in an Ohio deciduous forest complex. Bull. Torrey Bot. Club 123: 309-317.

Braun, E.L. 1950. Deciduous forests of eastern North America. Blakiston Company, Philadelphie, Pennsylvanie.

Brooks, R.T.; Healy, W.M. 1989. Response of small mammal communities to silvicultural treatments in eastern hardwood forests of West Virginia and Massachusetts. Pages 313-318 *in* Management of amphibians, reptiles, and small mammals in North America. Forest Service, U.S. Department of Agriculture, Washington, DC.

Brown, J.S.; Laundré, J.W.; Gurung, M. 1999. The ecology of fear: optimal foraging, game theory, and trophic interactions. J. Mammal. 80: 385-399.

Buckley, D.S.; Sharik, T.L.; Isebrands, J.G. 1998. Regeneration of northern red oak: positive and negative effects of competitor removal. Ecology 79: 65-78.

Casey, D.; Hein, D. 1983. Effects of heavy browsing on a bird community in a deciduous forest. J. Wildl. Manage. 47: 829-836.

Caughley, G. 1970. Eruption of ungulate populations, with special emphasis on Himalayan Thar of New Zealand. Ecology 51: 53-72.

Christensen, E.M. 1954. A phytosociological study of the winter range of deer of northern Wisconsin. University of Wisconsin, Madison, Wisconsin.

Clark, J.S.; Beckage, B.; Camill, P.; Cleveland, B.; HilleRisLambers, J.; Lichter, J.; McLachlan, J.; Mohan, J.; Wyckoff, P. 1999. Interpreting recruitment limitation in forests. Am. J. Bot. 86: 1-16.

Cronon, W. 1983. Changes in the land: Indians, colonists, and the ecology of New England. Hill and Wang, New York.

Curtis, J.T. 1959. The vegetation of Wisconsin. University of Wisconsin Press, Madison, Wisconsin.

Davis, M.B. 1987. Invasions of forest communities during the Holocene: beech and hemlock in the Great Lakes region. Pages 373-393 *in* A.J. Gray, M.J. Crawley et P.J. Edwards (sous la dir. de), Colonization, succession, and stability. Blackwell Scientific, Oxford, R.-U.

Deblinger, R.D.; Wilson, M.L.; Rimmer, D.W.; Spielman, A. 1993. Reduced abundance of immature *Ixodes dammini* (Acari: Ixodidae) following incremental removal of deer. J. Med. Entomol. 30: 144-150.

deCalesta, D.S. 1994. Effect of white-tailed deer on songbirds within managed forests in Pennsylvania. J. Wildl. Manage. 58: 711-717.

deCalesta, D.S.; Stout, S.L. 1997. Relative deer density and sustainability: a conceptual framework for integrating deer management with ecosystem management. Wildl. Soc. Bull. 25: 252-258.

DeNicola, A.J.; Weber, S.J.; Bridges, C.A.; Stokes, J.L. 1997. Nontraditional techniques for management of overabundant deer populations. Wildl. Soc. Bull. 25: 496-499.

Doenier, P.B.; DelGiudice, G.D.; Riggs, M.R. 1997. Effects of winter supplemental feeding on browse consumption by white-tailed deer. Wildl. Soc. Bull. 25: 235-243.

Doepker, R.V.; Ozoga, J.J. 1990. Wildlife values of northern white-cedar. Pages 15-34 *in* D.O. Lantagne (sous la dir. de), Proceedings of the Northern White Cedar in Michigan Workshop. Michigan State Univ. Agricultural Experiment Station, Sault St. Marie, MI.

Drayton, B.; Primack, R.B. 1996. Plant species lost in an isolated conservation area in metropolitan Boston from 1894 to 1993. Conserv. Biol. 10: 30-39.

Eckstein, R.G. 1980. Eastern hemlock (*Tsuga canadensis*) in north central Wisconsin. Wisconsin Department of Natural Resources, Madison, Wisconsin.

Epstein, E.; Smith, W.; Dobberpuhl, J.; Galvin, A. 1999. Biotic inventory and analysis of the Brule River State Forest. Bureau of Endangered Resources, Wisconsin Department of Natural Resources, Madison, Wisconsin.

Fox, S.R. 1981. The American conservation movement: John Muir and his legacy. University of Wisconsin Press, Madison, Wisconsin.

Frelich, L.E.; Lorimer, C.G. 1985. Current and predicted long-term effects of deer browsing in hemlock forests in Michigan, U.S.A. Biol. Conserv. 34: 99-120.

Frelich, L.E.; Reich, P.B. 1995. Neighborhood effects, disturbance, and succession in forests of the western Great Lakes region. Écoscience 2: 148-158.

Frelich, L.E.; Calcote, R.R.; Davis, M.B.; Pastor, J. 1993. Patch formation and maintenance in an old-growth hemlock-hardwood forest. Ecology 74: 513-527.

Garrott, R.A.; White, P.J.; White, C.A.V. 1993. Overabundance: an issue for conservation biologists? Conserv. Biol. 7: 944-949.

Gill, R.M.A. 1992. A review of damage by mammals in north temperate forests: 1. Deer. Forestry 65: 145-169.

Graham, S.A. 1958. Results of deer exclosure experiments in the Ottawa National Forest. Trans. N. Am. Wildl. Conf. 23: 478-490.

Habeck, J.R. 1958. White cedar ecotypes in Wisconsin. Ecology 39: 457-463.

Hadidian, J. 1993. Science and management of white-tailed deer in the U.S. National Parks. Pages 77-85 *in* W.E. Brown et J.S.D. Veirs (sous la dir. de), Partners in stewardship: Proceedings of the 7th conference on research and resource management in parks and on public lands. George Wright Society, Hancock, Michigan.

Harlow, R.F.; Downing, R.L. 1970. Deer browsing and hardwood regeneration in the southern Appalachians. J. For. 68: 298-300.

Healy, W.M. 1971. Forage preferences of tame deer in a northwest Pennsylvania clearcutting. J. Wildl. Manage. 35: 717-723.

Heitzman, E.; Pregitzer, K.S.; Miller, R.O. 1997. Origin and development of northern white-cedar stands in northern Michigan. Rev. can. rech. for. 27: 1953-1961.

Holling, C.S. 1978. Adaptive environmental assessment and management. John Wiley & Sons, New York. 377 p.

Holling, C.S.; Meffe, G.K. 1996. Command and control and the pathology of natural resource management. Conserv. Biol. 10: 328-337.

Horsley, S.B.; Marquis, D.A. 1983. Interference by weeds and deer with Allegheny hardwood reproduction. Rev. can. rech. for. 13: 61-69.

Hough, A.F. 1965. A twenty-year record of understory vegetational change in a virgin Pennsylvania forest. Ecology 46: 370-373.

Kroll, J.C.; Goodrum, W.D.; Behrman, P.J. 1988. Twenty seven years of over-browsing: Implications to white-tailed deer management on wilderness areas. Pages 294-303 *in* D.L. Kulhavy et R.N. Conner (sous la dir. de), Wilderness and natural areas in the eastern United States: A management challenge. School of Forestry, Stephen F. Austin State University, Nacogdoches, Texas.

Kunkel, K.; Pletscher, D.H. 1999. Species-specific population dynamics of cervids in a multi-predator system. J. Wildl. Manage. 63: 1082-1093.

Leopold, A. 1933. Game management. Charles Scribner's Sons, New York.

Leopold, A. 1936. Deer and Dauerwald in Germany. I. History. J. For. 34: 366-375.

Leopold, A. 1943. The excess deer problem. Audubon 45: 156-157.

Leopold, A. 1946. The deer dilemma. Wisc. Conserv. Bull. 11: 3-5.

Leopold, A.; Sowls, K.; Spencer, D.L. 1947. A survey of over-populated deer ranges in the U.S. J. Wildl. Manage. 11: 162-177.

Lutz, H.J. 1930. Effect of cattle grazing on vegetation of a virgin forest in northwestern Pennsylvania. J. Agric. Res. 41: 561-570.

MacNab, J. 1985. Carrying capacity and related slippery shibboleths. Wildl. Soc. Bull. 13: 403-410.

Marinissen, J.C.Y.; van den Bosch, F. 1992. Colonization of new habitats by earthworms. Oecologia 91: 371-376.

Marquis, D.A. 1974. The impact of deer browsing on Allegheny hardwood regeneration. Report No. NE 57, Northeast Forest Experiment Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture, Warren, Pennsylvanie.

Marquis, D.A. 1975. The Allegheny hardwood forests of Pennsylvania. General Technical Report No. NE 15, Northeastern Research Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture. 32 p.

Marquis, D.A. 1981. Effect of deer browsing on timber in Allegheny hardwood forests of northwestern Pennsylvania. Report No. NE 47, Northeast Forest Experiment Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture, Warren, Pennsylvanie.

Martin, J.-L.; Baltzinger, C. 2002. Interaction among deer browsing, hunting, and tree regeneration. Rev. can. rech. for. 32: 1254-1264.

McCabe, R.E.; McCabe, T.R. 1984. Of slings and arrows: An historical retrospective. Pages 19-72 *in* L.K. Halls (sous la dir. de), White-tailed deer ecology and management. Stackpole Books, Harrisburg, Pennsylvanie.

McCaffery, K. 1986. On deer carrying capacity in northern Wisconsin. Pages 54-69 *in* Proceedings of the 22nd Northeast Deer Technical Committee, Waterbury, Vermont. Vermont Fish and Wildlife Dept. Waterbury, VT.

McCaffery, K.R.; Tranetzki, J.; Piechura, J. 1974. Summer foods of deer in northern Wisconsin. J. Wildl. Manage. 38: 215-219.

McCullough, D.R. 1984. Lessons from the George Reserve, Michigan. Pages 211-242 *in* L.K. Halls (sous la dir. de), White-tailed deer ecology and management. Stackpole Books, Harrisburg, Pennsylvanie.

McKinney, M.L.; Lockwood, J.L. 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. Trends Ecol. Evol. 14: 450-453.

McShea, W.J. 1997. Forest understory, white-tailed deer and understory dependent species. Pages X-X *in* W.J. McShea, H.B. Underwood et J.H. Rappole (sous la dir. de), The science of overabundance: deer ecology and population management. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

McShea, W.J.; Rappole, J.H. 1992. White-tailed deer as keystone species within forested habitats of Virginia. Va. J. Sci. 43: 177-186.

McShea, W.J.; Rappole, J.H. 1997. Herbivores and the ecology of forest understory birds. Pages 298-309 in W.J. McShea, H.B. Underwood et J.H. Rappole (sous la dir. de), The science of overabundance: deer ecology and population management. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

McShea, W.J.; Underwood, H.B.; Rappole, J.H. (sous la dir. de). 1997. The science of overabundance: deer ecology and population management. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

Meine, C. 1988. Aldo Leopold: His life and work. University of Wisconsin Press, Madison, Wisconsin.

Michigan Department of Natural Resources. 2005. Site Web du nématode des méninges : http://www.michigan.gov/dnr/1,1607,7-153-10370_12150_12220-26502--,00.html.

Miller, S.G.; Bratton, S.P.; Hadidian, J. 1992. Impacts of white-tailed deer on endangered plants. Nat. Areas J. 12: 67-74.

Mladenoff, D.J.; Stearns, F. 1993. Eastern hemlock regeneration and deer browsing in the northern Great Lakes region: A re-examination and model simulation. Conserv. Biol. 7: 889-900.

Nichols, G.E. 1935. The hemlock — white pine — northern hardwood region of eastern North America. Ecology 16: 403-422.

Nielsen, C.K.; Porter, W.F.; Underwood, H.B. 1997. An adaptive management approach to controlling suburban deer. Wildl. Soc. Bull. 25: 470-477.

Ostfeld, R.S.; Jones, C.G.; Wolff, J.O. 1996. Of mice and mast. BioScience 46: 323-330.

Ritchie, M.E.; Tilman, D.; Knops, J.M.H. 1998. Herbivore effects on plant and nitrogen dynamics in oak savanna. Ecology 79: 165-177.

Robertson, D.J.; Robertson, M.C. 1995. Eastern mixed mesophytic forest restoration. Restor. Manage. Notes 13: 64-70.

Rogers, L.L.; Mooty, J.J.; Dawson, D. 1981. Foods of white-tailed deer in the Upper Great Lakes Regiona review. North Central Experiment Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture, St. Paul, Minnesota.

Rooney, T.P. 1997. Escaping herbivory: refuge effects on the morphology and shoot demography of the clonal forest herb, *Maianthemum canadense*. Bull. Torrey Bot. Club 124: 280-285.

Rooney, T.P. 2001. Impacts of white-tailed deer to forest ecosystems: a North American perspective. Forestry 74: 201-208.

Rooney, T.P.; Dress, W. 1997. Patterns of plant diversity in overbrowsed old growth and mature second growth hemlock-northern hardwood forest stands. J. Torrey Bot. Soc. 124: 43-51.

Rooney, T.P.; Waller, D.M. 1998. Local and regional variation in hemlock seedling establishment in forests of the upper Great Lakes region, USA. For. Ecol. Manage. 111: 211-224.

Rooney, T.P.; Waller, D.M. 2001. How experimental defoliation and leaf height affect growth and reproduction in *Trillium grandiflorum*. J. Torrey Bot. Soc. 128: 393-399.

Rooney, T.P.; Waller, D.M. 2003. Direct and indirect effects of white-tailed deer in forest ecosystems. For. Ecol. Manage. 181: 165-176.

Rooney, T.P.; McCormick, R.J.; Solheim, S.L.; Waller, D.M. 2000. Regional variation in recruitment of eastern hemlock seedlings in the Southern Superior Uplands Section of the Laurentian Mixed Forest Province, USA. Ecol. Appl. 10: 1119-1132.

Rooney, T.P.; Wiegmann, S.M.; Waller, D.M. 2001. Deer as a keystone herbivore: Implications for biological diversity in forest ecosystems. Forest Dynamics and Ungulate Herbivory, Davos, Suisse.

Rooney, T.P.; Solheim, S.L.; Waller, D.M. 2002. Factors influencing the regeneration of northern white cedar in lowland forests of the Upper Great Lakes region, USA. For. Ecol. Manage. 163: 119-130.

Rooney, T.P.; Wiegmann, S.M.; Rogers, D.A.; Waller, D.M. 2004. Biotic impoverishment and homogenization in unfragmented forest understory communities. Conserv. Biol. 18: 787-798.

Ruhren, S.; Dudash, M. 1996. Consequences of the timing of seed release of *Erythronium americanum* (Liliaceae), a deciduous forest myrmecochore. Am. J. Bot. 83: 633-640.

Sauerman, K. 1992. Artificially established white pine plantations in Minnesota: a survey. Plan B Paper 74, University of Minnesota, Minneapolis, Minnesota.

Stewart, G.H.; Burrows, L.E. 1989. The impact of white-tailed deer *Odocoileus virginianus* on regeneration in the coastal forests of Stewart Island, New Zealand. Biol. Conserv. 49: 275-293.

Strole, T.A.; Anderson, R.C. 1992. White-tailed deer browsing: species preferences and implications for central Illinois forests. Nat. Areas J. 12: 139-144.

Tilghman, N.G. 1989. Impacts of white-tailed deer on forest regeneration in northwestern Pennsylvania. J. Wildl. Manage. 53: 424-453.

Van Buskirk, J.; Ostfeld, R.S. 1995. Controlling Lyme disease by modifying the density and species composition of tick hosts. Ecol. Appl. 5: 1133-1140.

Van Deelen, T.R. 1999. Deer-cedar interactions during a period of mild winters: Implications for conservation of conifer swamp deeryards in the Great Lakes region. Nat. Areas J. 19: 263-274.

Verme, L.J.; Johnston, W.F. 1986. Regeneration of northern white cedar deeryards in Upper Michigan. J. Wildl. Manage. 50: 307-313.

Waller, D.M.; Alverson, W.S. 1997. The white-tailed deer: a keystone herbivore. Wildl. Soc. Bull. 25: 217-226.

Waller, D.M.; Alverson, W.S.; Solheim, S. 1996. Local and regional factors influencing the regeneration of eastern hemlock. Pages 73-90 *in* G. Mrocz (sous la dir. de), Proceedings of a regional conference on ecology and management of eastern hemlock, Iron Mountain, Michigan.

Walters, C.J. 1986. Adaptive management of renewable resources. MacMillan & Co., New York.

Warren, R.J. 1991. Ecological justification for controlling deer populations in eastern national parks. Trans. N. Am. Wildl. Nat. Resour. Conf. 56: 56-66.

Watson, A. 1983. Eighteenth century deer numbers and pine regeneration near Braemar, Scotland. Biol. Conserv. 25: 289-305.

Webb, W.L.; King, R.T.; Patric, E.F. 1956. Effect of white-tailed deer on a mature northern hardwood forest. J. For. 54: 391-398.

Williams, M. 1989. Americans and their forests: A historical geography. Cambridge University Press, New York.

Wilson, M.L.; Adler, G.H.; Spielman, A. 1985. Correlation between abundance of deer and that of the deer tick, *Ixodes dammini* (Acari: Ixodidae). Ann. Entomol. Soc. Am. 78: 172-176.

Wilson, M.L.; Telford, S.R.; Piesman, J.; Spielman, A. 1988. Reduced abundance of immature *Ixodes dammini* (Acari: Isodidae) following elimination of deer. J. Med. Entomol. 25: 224-228.

Wilson, M.L.; Ducey, A.M.; Litwin, T.S.; Gavin, T.A.; Spielman, A. 1990. Microgeographic distribution of immature *Ixodes dammini* ticks correlated with that of deer. Med. Vet. Entomol. 4: 151-159.

Zimmermann, G. 1995. The Atlantic white-cedar (*Chamaecyparis thyoides*) regeneration experiments: Final report. Richard Stockton College of New Jersey, New Brunswick, New Jersey.

Zimmermann, G. 2000. The Atlantic white cedar (*Chamaecyparis thyoides*) regeneration experiments: Final report. Richard Stockton College of New Jersey, New Jersey Department of Environmental Protection, New Brunswick, New Jersey. 105 p.

Réduction et régulation des populations de cerfs de Virginie dans quatre aires patrimoniales du sud-ouest de l'Ontario

Dan Reive et Bill Stephenson

Résumé

Les populations surabondantes de cerfs de Virginie *Odocoileus virginianus* posent un important problème de gestion dans tout le nord-est de l'Amérique du Nord. La plus grande partie de cette région est fortement peuplée et développée, et de simples ajustements de la saison de chasse ne suffisent généralement pas à réduire les populations de cerfs. On trouve des cerfs dans les limites des villes, des villages, des banlieues, des zones d'agriculture intensive et de plusieurs parcs et aires protégées. Par conséquent, il est important que nous examinions les préoccupations des populations qui vivent dans des zones qui abritent de fortes populations de cerfs, et que nous tentions d'y répondre.

Quatre aires patrimoniales protégées (APP) du sud-ouest de l'Ontario ont entrepris la gestion du cerf de Virginie afin de réduire, puis de maintenir la taille des populations sur leur territoire. Ce sont le Parc national de la Pointe-Pelée (PNPP), la Réserve nationale de faune de Long Point (RNFLP), le Parc provincial Rondeau (PPR) et le Parc provincial Pinery (PPP). Les trois premières aires sont des péninsules sableuses situées sur la rive nord du lac Érié, la dernière est un complexe dunaire boisé sur les rives du lac Huron. Chacune est en fait un îlot d'habitat naturel dans un paysage densément peuplé et largement transformé. Ces quatre parcs ont dû prendre en compte une série de considérations que l'on retrouvera facilement dans la littérature scientifique, à une époque où dans tout l'est de l'Amérique du Nord la gestion des populations de cerfs est à l'ordre du jour. Ce sont les impacts des cerfs sur les habitats, leur comportement par rapport aux autres populations de cerfs de la région, leur démographie, les moyens de réduire et de réguler leurs populations, la logistique de la mise en œuvre et les stratégies de communication à divers niveaux.

Les autres APP ont géré ces facteurs de façon légèrement différente de ce qui a été fait au Parc national de la Point Pelée (qui est présenté ici), mais toutes ont réussi à mettre en œuvre et à appliquer les programmes de réduction et de régulation des populations de cerfs de Virginie.

1. Introduction

Les populations surabondantes de cerfs de Virginie *Odocoileus virginianus* sont devenues une préoccupation de gestion majeure dans le nord-est de l'Amérique du Nord. Les populations de cerfs peuvent s'accroître rapidement dans les zones qui offrent un excellent habitat. Les adultes produisent en général des jumeaux et rarement des triplets. Les biches d'un an peuvent produire des jumeaux, et les faons peuvent s'accoupler et donner naissance au cours de leur première année d'existence. Si la prédation ou la chasse sont négligeables, ce genre de reproduction peut doubler la taille d'un troupeau en un an (Ellingwood et Caturano 1988). Par exemple, sur les 646 ha de la réserve George dans le sud du Michigan, la population de cerfs est passée de 6 à 162 individus en six ans (1928-1933) (McCullough 1979). Plus récemment, l'effectif de la réserve George est passé de 10 cerfs en 1975, à 212 en 1980 (McCullough 1984). Lorsque la capacité de charge biologique est dépassée, la compétition pour les ressources alimentaires limitées provoque chez le cerf un broutage excessif (Dasmann 1971, 1981). Le broutage très excessif modifie la composition végétale ainsi que la répartition et l'abondance des espèces, et réduit la diversité structurale du sous-bois (en raison de l'incapacité des semis à s'établir). La surabondance des cerfs entraîne de surcroît souvent une fréquence élevée de collisions véhicules-cerfs, ainsi que des dommages importants aux forêts commerciales, aux cultures, aux pépinières et aux plantations (Marquis et Brenneмann 1981; Matschke *et al.* 1984).

2. Zone d'étude

Le sud-ouest de l'Ontario comprend moins de 1 % de la masse terrestre du pays et abrite plus de 25 % de sa population humaine. À l'époque coloniale, la zone de la forêt carolinienne dans cette région était dominée par de vastes étendues de forêts matures de feuillus. Les premières données indiquent que la population de cerfs était réduite à cette époque. Au début du XX^{e} siècle, la population de cerfs était peu nombreuse et dispersée, notamment en raison de la perte d'habitat due au déboisement à grande échelle des forêts pour l'agriculture et de la chasse non réglementée. À mesure que la population humaine a augmenté, créant une mosaïque de petits boisés et de terres destinés à la culture commerciale entre les villes et les villages, et que la chasse devenait beaucoup plus réglementée et restreinte, la population de cerfs se reconstituait. À la fin du XX^{e} siècle, on trouve des cerfs dans les villages, les banlieues et les zones d'agriculture intensive ainsi que dans un ensemble

relictuel de parcs et d'aires patrimoniales protégées (APP). Il importe donc d'examiner les préoccupations des populations et des gestionnaires des APP qui vivent dans des zones où les cerfs sont surabondants et de tenter d'y répondre. Une gestion efficace des populations est nécessaire pour atteindre les objectifs d'intégrité écologique et de gestion de la végétation, ainsi que pour résoudre les préoccupations liées à l'utilisation des terres, à la santé et à la sécurité humaines (Matschke *et al.* 1984; Ellingwood et Spignesi 1986; Service canadien des parcs 1990).

Quatre APP du sud-ouest de l'Ontario ont entrepris la gestion du cerf de Virginie afin de réduire, puis de réguler, la taille de leurs populations. Ce sont le Parc national de la Pointe-Pelée (PNPP) (1 565 ha), la Réserve nationale de faune de Long Point (RNFLP) (3 250 ha), le Parc provincial Rondeau (PPR) (3 254 ha) et le Parc provincial Pinery (PPP) (2 100 ha) (figure 1). Les trois premières zones sont des péninsules sableuses situées sur la rive nord du lac Érié, la dernière est un complexe dunaire boisé sur la rive est du lac Huron. Chacune est, en fait, un îlot d'habitat naturel dans un paysage densément peuplé et largement transformé.

Le PNPP, sur lequel porte cet article, est une péninsule de 15 km^2 qui s'étire vers le sud dans le bassin occidental du lac Érié. Les principales composantes de ses écosystèmes sont le marais d'eau douce de quenouilles glauques *Typha* × *glauca* de 11 km^2 et le bloc d'habitats terrestres de 4 km^2. Les composantes terrestres sont principalement un cordon littoral, des dunes boisées, une forêt de crêtes et de dépressions marécageuses, ainsi que des étendues sableuses caractérisées par une vaste savane de genévriers rouges *Juniperus virginiana* et de chênes (*Quercus* sp.). La carte des caractéristiques du patrimoine naturel du comté d'Essex (figure 2) montre clairement l'effet d'insularité biogéographique : moins de 6 % du paysage environnant est encore un habitat naturel et il reste moins de 2 % des terres humides originelles. Très peu de terres domaniales ont encore une couverture naturelle; la plupart des terres boisées ont une surface restreinte et sont gérées par des intérêts privés. Le PNPP a été l'un des premiers parcs nationaux du Canada à avoir été créé (en 1918) essentiellement pour sa valeur biologique. Sa flore et sa faune méridionales uniques, ainsi que le phénomène de migration d'oiseaux et d'insectes qui le caractérisent ont contribué à faire en sorte qu'il soit rapidement ajouté au réseau des parcs nationaux. Le PNPP représente partiellement la « zone de la forêt carolinienne » méridionale et abrite plus de 60 espèces en péril désignées par le Comité sur la situation des espèces en péril au Canada (COSEPAC 2002).

3. Considérations de gestion

Lorsque tout l'est de l'Amérique du Nord a entrepris la gestion des populations de cerfs, ces quatre parcs ont dû prendre en compte une série de considérations essentiellement dérivées de la littérature scientifique, à savoir les effets de la surpopulation sur les habitats, le comportement du cerf en relation avec les autres populations de cerfs de la région, sa démographie, les stratégies possibles pour réduire ou réguler les populations, les logistiques de mise en œuvre et les stratégies de communication.

3.1 Impacts sur les habitats

Le PNPP n'est pas un exemple véritablement représentatif de la zone de forêts caroliniennes (Parcs Canada 1995). Il est caractérisé par des composantes relictuelles typiques de succession primaire caractéristiques

Figure 1
Carte des aires patrimoniales protégées du sud-ouest de l'Ontario

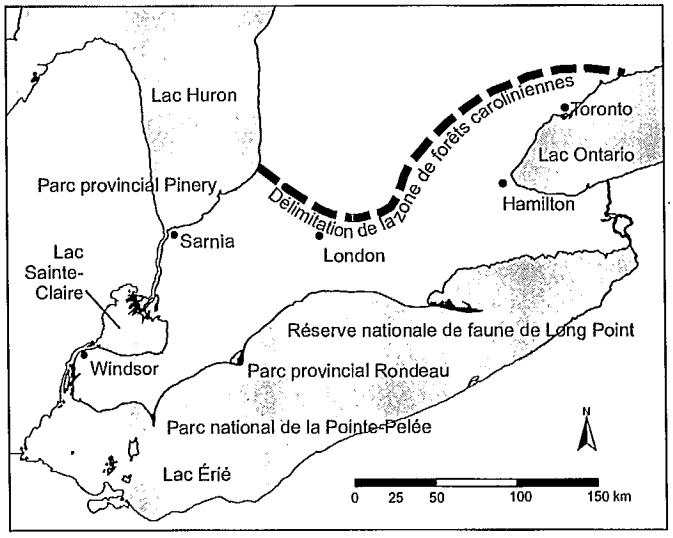
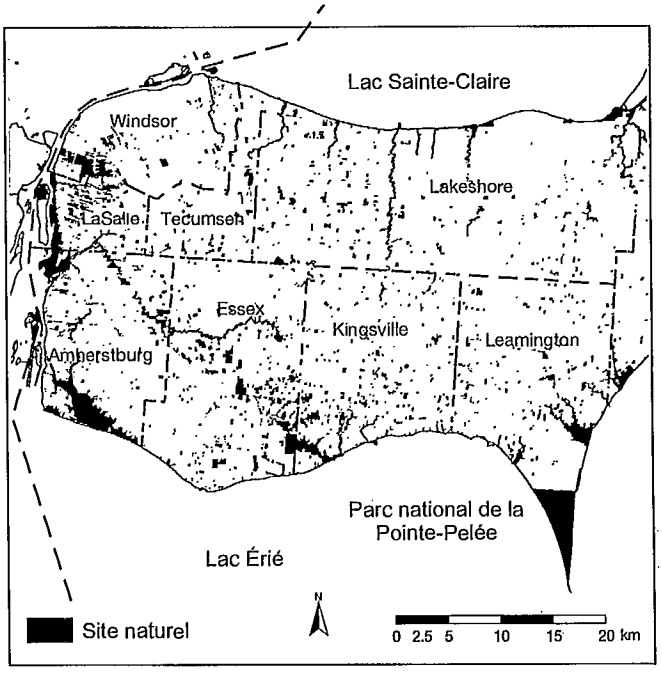


Figure 2
Carte des caractéristiques du patrimoine naturel du comté d'Essex



des péninsules sableuses du lac Érié. L'activité humaine a eu de graves conséquences sur ce parc depuis sa création. Plus de 400 chalets, maisons, vergers, fermes commerciales, entreprises prospéraient autrefois dans son enceinte. En outre, le nombre de visiteurs a atteint les 750 000 environ par année au milieu des années 1960. Tout au long des années 1950, la population de cerfs comptait moins de 10 individus; les effectifs au début des années 1970 ont d'ailleurs toujours été estimés à moins de 30 individus. Un programme énergique d'acquisition des terres privées au cours des 35 dernières années a récemment pris fin. La plupart des anciennes terres privées ont été restaurées passivement ou activement, contribuant ainsi à accroître la superficie en habitats de début de succession que privilégient certaines espèces, comme le cerf de Virginie. Avec la réduction du nombre de résidents du parc et l'amélioration de l'habitat, les effectifs de cerfs se sont accrus tout au long des années 1970 et 1980.

À la fin des années 1980, le personnel de Parcs Canada a signalé des impacts importants, comme l'augmentation du nombre de collisions avec des véhicules, la prolifération des sentiers de cervidés, de longues lignes d'abroutissement sur les genévriers rouges et une augmentation des plaintes des agriculteurs aux prises avec des cerfs qui viennent se nourrir de cultures commerciales (maïs, radis, oignon) sur leurs terres situées au nord des limites du parc. Il s'est également avéré, d'après la littérature scientifique, que les populations surabondantes étaient devenues une préoccupation dans une grande partie de leur aire de répartition. Les trois autres APP du sud de l'Ontario ont connu une croissance similaire de leurs populations de cerfs. La RNFLP et le PPR ont régulé les populations de cerfs dès le début du XX^{e} siècle, mais avaient abandonné cette pratique à la fin des années 1960 parce que le public s'y opposait.

À la fin des années 1980, le personnel de Parcs Canada a entrepris l'élaboration d'un plan de gestion des ressources naturelles axé surtout sur le suivi des effectifs de cerfs, de leur utilisation de l'habitat, de leurs déplacements, de la démographie, du recrutement et de la mortalité, et de la rigueur des hivers (Hutchinson *et al.* 1988), mais qui n'examinait que superficiellement les solutions possibles pour réguler les populations. À l'achèvement du plan, le personnel s'est rendu compte que le parc nécessitait déjà plus qu'un programme de suivi et a décidé de mieux documenter la nature des impacts du cerf sur les communautés végétales du parc ceci au moyen d'exclos, de parcelles d'étude de la régénération en forêt (Mosquin 1988), ainsi que d'un suivi des plantes rares (Landplan Collaborative Ltd. 1990a).

3.2 Interaction avec la population régionale

Un projet de suivi radio télémétrique a été entrepris en 1987 afin d'établir la superficie des territoires et la nature des déplacements saisonniers des cerfs du parc. Des stations avec appâts et des affûts ont été mis en place en divers endroits du parc, et des divers types de fléchettes furent utilisées pour immobiliser des cerfs. Des colliers émetteurs furent placés sur 18 cerfs ce qui permit de suivre leurs déplacements pendant 12 mois (Leggo 1989). Les données de ce projet ont aussi servi à déterminer, durant les tests pratiques, le niveau d'effort nécessaire pour inoculer les biches à distance dans l'éventualité où le parc déciderait d'utiliser l'immuno-contraception pour réduire et maintenir les effectifs. Aucune interaction importante avec la population relictuelle de cerfs située à l'extérieur du parc n'a été observée pendant les suivis radioélectriques. Quelques animaux, surtout des mâles adultes qui avaient leur zone d'activité normale dans le marais de quenouilles près de la limite nord du parc, sont sortis du parc quotidiennement pour se nourrir dans les champs de culture commerciale, mais les effectifs du parc ont essentiellement été considérés comme un troupeau isolé.

3.3 Démographie de la population de cerfs

Durant tout le temps où le projet de télémétrie s'est déroulé, des recensements de cerfs ont été effectué chaque année par le personnel et des bénévoles, en général au début de l'hiver, alors que la couche de neige était uniforme et que les mâles avaient encore leurs bois. Grâce à la formation donnée aux volontaires, on a pu obtenir des données assez précises sur la population totale, la structure d'âge et le rapport mâles-femelles. Le recrutement a été déterminé par le rapport biches-jeunes de l'année et la mortalité par le nombre de carcasses et d'animaux trouvés sur les routes tout au long de l'année. Un examen de la littérature scientifique a révélé qu'une population de 6-8 cerfs/km^2 d'habitat disponible a peu d'influence sur l'abondance, la composition et la répartition des espèces végétales, ainsi que sur la diversité structurelle du sous-bois. Étant donné que le PNPP n'a pas beaucoup plus de 4 km^2 d'habitat terrestre, la capacité de charge du parc oscille entre 24 à 32 individus. À l'hiver 1990, le recensement terrestre indiquait que le troupeau du parc comptait plus de 160 individus. Une telle densité de cerfs ne peut à long terme qu'entraîner une dégradation du sous-bois et une faible diversité des espèces et un défaut de régénération des plantes herbacées et ligneuses (McCullough et Robinson 1988).

3.4 Stratégies de gestion de la végétation et réduction de la population de cerfs

Avant de choisir les mesures les plus appropriées pour la gestion des cerfs, le parc a établi ses buts et objectifs en matière de gestion de la végétation (Landplan Collaborative Ltd. 1990b) et veillé à ce que le plan de gestion en tienne compte (Parcs Canada 1995). Ces buts et objectifs ont fourni le contexte écologique et politique pour la prise de décisions.

Diverses stratégies de protection de la végétation et de réduction de la population de cerfs ont été envisagées pour le PNPP en s'inspirant de celles proposées par Ellingwood et Caturano (1988). Une analyse des avantages et des inconvénients des diverses techniques de gestion a été effectuée pour le parc (Service canadien des parcs 1990). En voici un résumé :

1. *Ne rien faire/laisser la nature suivre son cours :* En l'absence d'une régulation efficace de la population de

cerfs par des prédateurs naturels, et compte tenu de la forte capacité reproductive de ce cervidé, il continuera d'y avoir des effets importants sur la structure et la composition de la communauté végétale. Il y aura également certainement une réduction des populations d'oiseaux nichant dans la forêt et certaines espèces de plantes rares disparaîtront. Les conséquences économiques pour les agriculteurs vivant à proximité et les collisions véhicules-cerfs continueront d'augmenter. Les objectifs de gestion de la végétation du parc ne seraient pas atteints à long terme et le but du parc, qui est de maintenir et d'améliorer l'intégrité écologique serait compromis.

2. *Capture et relocalisation :* L'administration d'un tranquillisant et la relocalisation de nombreux cerfs autorisées par le ministre des Richesses naturelles de la province ont été envisagées, du fait que cette technique a déjà été utilisée dans d'autres régions de l'Amérique du Nord. Les coûts logistiques initiaux et constants ainsi que les taux de mortalité associés à cette technique sont élevés et il n'y a pas d'habitats sous-peuplés.
3. *Obstacles physiques et répulsifs :* les clôtures ont souvent été utilisées pour protéger certaines petites zones, principalement à des fins agricoles. Cette utilisation peut varier de la clôture de petites surfaces pendant de courtes périodes, ce qui permet à la végétation de se rétablir, à la construction de clôtures permanentes pour exclure les cerfs. Clôturer en alternance différentes zones du parc permettrait à une mosaïque de communautés végétales de se rétablir et de croître. Les répulsifs chimiques ont été utilisés en zone agricoles, urbaines et dans des arboretums, là où il a fallu trouver des solutions spécifiques. Pour qu'ils soient efficaces, ils doivent être appliquées fréquemment, du fait des précipitations et de la croissance de nouvelles plantes, et la température doit être douce, ce qui fait qu'ils sont moins efficaces en hiver, saison où les dommages sont les plus graves. Ces deux techniques sont à l'évidence des solutions coûteuses et qui demandent beaucoup de temps, mais toutes deux ont été testées de manière informelle avant d'être interrompues.
4. *Contrôle de la fertilité :* Une multitude de techniques et d'agents permettant de réduire le recrutement, y compris la stérilisation et les implants hormonaux, ont été utilisées à titre expérimental. Les inhibiteurs de la reproduction administrés par voie orale, les implants chirurgicaux et les injections intramusculaires ont été étudiés surtout sur des animaux domestiques et, dans quelques cas, sur des chevaux féraux et des cerfs captifs (Kirkpatrick et Turner 1988). Les injections à distance par fléchette peuvent être envisagées pour de petits troupeaux insulaires à la condition qu'ils puissent être traités, puis suivis étroitement. En raison de l'intérêt soutenu des défenseurs du bien-être des animaux, le PNPP a financé en partie la recherche de Kirkpatrick et Turner (1988) visant à tester divers protocoles d'injection par fléchette dans le parc. Cette recherche a démontré que les techniques qui donnent certains résultats sont coûteuses et qu'elles utilisent beaucoup de main-d'œuvre, qu'elles exigent une formation et des compétences poussées et qu'un très fort pourcentage de cerfs soit traité. L'utilisation de méthodes de contrôle de la fertilité sur les cerfs en liberté n'est pas une solution réaliste au PNPP.
5. *Programmes d'alimentation/plantation complémentaire :* Les programmes d'alimentation procurent des apports alimentaires dans le but de dissuader les cerfs de se nourrir de végétation naturelle. Cette méthode est plus néfaste que bénéfique, car elle favorise une reproduction dépassant la capacité limite de l'habitat. De fait au PNPP, on a recourt à la plantation et à la régénération naturelle pour restaurer les communautés végétales indigènes dans des habitats perturbés par l'homme. Si la densité de cerfs restait élevée, la réussite de la succession naturelle à long terme serait impossible et il faudrait protéger les zones plantées. Les zones restaurées fournissent de surcroît un habitat et des sources d'alimentation supplémentaires, et accroissent donc le potentiel de reproduction du cerf.
6. *Réintroduction de prédateurs :* Cette méthode tenterait de ramener les gros prédateurs naturels dans l'écosystème du parc. Le coyote *Canis latrans*, prédateur naturel du cerf déjà présent dans le parc et capable de s'adapter au milieu urbain, n'est pas toujours un agent de régulation des populations efficace. Les grandes régions naturelles du sud de l'Ontario qui abritaient autrefois des loups communs *Canis lupus*, des ours noirs *Ursus americanus* et des couguars *Puma concolor* n'existent plus. Toute proposition de réintroduire de gros prédateurs aux environs du PNPP se heurterait à des préoccupations insurmontables du public.
7. *Chasse et abattages réglementés :* L'accroissement de la pression exercée par la chasse à l'extérieur des limites du parc est une méthode de régulation qui a déjà été mise en œuvre par la province. Un petit pourcentage de la population de cerfs du parc va se nourrir sur les terres agricoles avoisinantes, et les agriculteurs locaux encouragent les tireurs à l'arc (les armes à feu ne sont pas permises en raison de restrictions provinciales) à les chasser. L'abattage remplace la prédation qui survient dans des écosystèmes qui fonctionnent plus naturellement, et il s'est avéré une méthode efficace de gestion du cerf. Si le coût des abattages initiaux est moyennement élevé, en revanche, celui des petits abattages subséquents en vue de maintenir la taille réduite des populations de cerfs est moins élevé. Les conséquences éventuelles de cette méthode sur les visiteurs du parc et les habitants du voisinage peuvent être gérées de manière effective.

Dans ce contexte, la mise en œuvre au PNPP d'un premier abattage pour réduire la population de cerfs et d'abattages pour la réguler par la suite a été recommandée et approuvée à l'échelon ministériel. Cette méthode éprouvée allait alléger immédiatement la pression d'abroutissement sur la végétation du parc, maintenir la cohérence avec les mesures de gestion des autres APP du sud de l'Ontario et entraîner des coûts de mise en œuvre plus faibles que les autres stratégies de gestion.

3.5 Logistique de la mise en œuvre

L'abattage a été la solution confirmée dans les quatre APP du sud de l'Ontario, et chacune de ces aires a dû élaborer des stratégies de mise en œuvre. La logistique différait quelque peu d'une aire à l'autre, mais toutes se sont heurtées au même genre de problèmes :

1. *La sécurité humaine :* Les quatre APP ont été fermées, complètement ou en partie, pendant l'abattage. Le PNPP était fermé du lundi au vendredi, et ouvert le samedi et le dimanche. Le maître de chien local de la police provinciale avait été mis à disposition pour aider à évincer les protestataires susceptibles d'infiltrer l'opération et de la perturber.
2. *La sécurité des tireurs :* Tous les tireurs doivent réussir un examen démontrant leurs compétences en maniement des armes à feu et la connaissance des règles de sécurité à la chasse. Au PNPP, les gardiens du parc doivent réussir cet examen tous les ans et, étant donné la législation sur les parcs nationaux, ce sont eux qui ont entrepris les abattages. La législation applicable aux trois autres APP autorisait le recours à la population et/ou aux Premières nations.
3. *Les préférences des tireurs :* Des procédures similaires furent appliquées dans tous les sites, mais il s'est avéré plus difficile de cibler les jeunes biches qui contribuent le plus à la croissance future de la population lorsque l'on a eu recourt à des chasseurs. Cela peut-être attribuable au moment de l'abattage pendant le rut d'automne, période où les mâles sont plus susceptibles, ou à la réticence généralisée des chasseurs à abattre des biches ou de jeunes cerfs.
4. *La sécurité du personnel et des habitants :* Aux quatre APP, des plans de sécurité détaillés ont été élaborés afin que le personnel et les résidents du parc puissent avoir une stratégie qui leur permette de faire l'aller et retour de leur lieu de travail au parc.
5. *Les services vétérinaires :* Les quatre sites ont demandé à des services vétérinaires de recueillir des données morphologiques : âge; taille; poids vif et poids de carcasse chaude; présence de parasites externes et internes; et du nématode des méninges *Parelaphostrongylus tenuis*, ainsi que des échantillons sanguins pour vérifier la présence de la maladie de Lyme.
6. *L'utilisation de la viande, des peaux et des autres produits :* Au PNPP, il a fallu prendre des dispositions quant à l'utilisation des cerfs abattus. Le PNPP et les autres sites le cas échéant ont aussi dû faire inspecter chacune des carcasses à l'abattoir afin de savoir si elles étaient propres à la consommation humaine avant de les distribuer. La viande a été offerte gratuitement aux Premières nations, à des banques alimentaires et à d'autres œuvres charitables, mais les organisations bénéficiaires ont dû assumer les frais de transformation. Les peaux ont été remises à des organisations des Premières nations de l'Ontario par l'entremise du réseau du ministère des Richesses naturelles de la province. Les bois, les fœtus et d'autres parties auxquels s'intéresse l'industrie des produits médicinaux ont été retournés au parc pour qu'il les distribue.

3.6 Stratégies de communication

Jusqu'à la fin des années 1980, le programme de gestion des ongulés de Parcs Canada a essentiellement porté sur la gestion du bison *Bison bison* excédentaire dans le parc national Elk Island, un parc entièrement clôturé et faisant l'objet d'une gestion intensive près d'Edmonton, en Alberta, ainsi que sur le maintien d'un troupeau de bisons des bois *Bison bison athabascae* exempts de maladies, dans le parc national Wood Buffalo, qui chevauche la frontière de l'Alberta et des Territoires du Nord-Ouest.

Une série de notes d'information décrivant le problème et les solutions possibles ont dû être rédigées à l'intention de la direction de Parcs Canada. À l'automne 1989, le parc a organisé un séminaire réunissant divers spécialistes pour confirmer les descriptions des communautés végétales se trouvant dans le parc et pour établir des objectifs de gestion pour chacune de ces communautés (Landplan Collaborative Ltd. 1990b). Les objectifs approuvés ont souligné la nécessité de contrôler les effets négatifs des cerfs sur certaines communautés végétales si l'on voulait remplir les objectifs fixés par le plan de gestion du Parc national de la Pointe-Pelée (Parcs Canada 1995). Des textes ont été préparés pour répondre à la réaction intense de la presse écrite, de la radio et de la télévision. Certaines questions qui préoccupaient la communauté, comme les contraintes juridiques qui imposent la chasse par le personnel par opposition à la chasse publique, ont été réglées par l'entremise des médias et des contacts personnels. Une série de réunions publiques et de visites dans les écoles a permis de sensibiliser la population à l'écologie du cerf et de répondre aux préoccupations de divers groupes d'intérêt locaux au sujet du bien-être et des droits des animaux.

Le PNPP et les trois autres APP ont mis en œuvre leurs programmes de réduction des troupeaux de cerfs dans le cadre de leur programme de gestion de l'écosystème. Tous les groupes d'intérêt et parties concernées sont informés de l'opération d'abattage immédiatement avant qu'elle ne commence. Du fait de la mise en œuvre initiale et de la poursuite de stratégies de communication, les réactions négatives aux abattages ont été négligeables.

4. Résultats

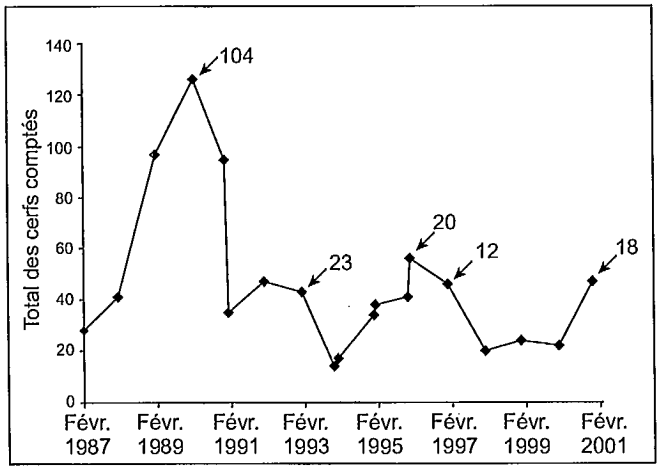
Le cerf de Virginie avait disparu du PNPP au début du XX^{e} siècle et y a été réintroduit en 1941. Au début des années 1950, plusieurs petits abattages ont été effectués parce que les arboriculteurs se plaignaient que leur récolte était endommagée. Vingt-huit cerfs au total ont été abattus en 1952, en 1954 et en 1956, ne laissant qu'une dizaine d'individus chaque année. Du milieu des années 1950 au milieu des années 1970, selon des témoignages anecdotiques, le troupeau n'a jamais compté plus de 30 individus. À la fin des années 1980, il comptait plus de 160 animaux. Lors du premier abattage en janvier 1991, il était nécessaire d'éliminer bien plus que 100 bêtes. Cent

quatre animaux ont été tirés lors du premier abattage par le personnel, 23 lors de celui de 1993, 20 en 1996, 12 en 1997 et 18 en 2001. La décision de procéder à un abattage était prise dès que le recensement aérien annuel indiquait que le troupeau comptait plus de 35 individus. Bien que le PNPP ait réussi à maintenir la population assez stable depuis 1991, le nombre de cerfs reste légèrement supérieur à la densité désirée de 24-32 individus (figure 3). Les populations vulnérables de plantes rares, les parcelles de succession de forêts caroliniennes et les perturbations du sol (sentier) continuent d'être suivies par le PNPP.

À la RNFLP, les populations de cerfs avaient atteint un pic de 500 individus au moment du premier abattage public en 1989. Le troupeau s'est stabilisé à une centaine d'individus depuis le dernier abattage en 1994 et ce nombre a servi d'objectif pour les abattages suivants. Les populations de cerfs font l'objet d'un suivi continu; tout comme les effets de l'herbivorie par le cerf sur les populations d'oiseaux reproducteurs et sur 15 communautés végétales (J. Robinson, comm. pers.).

Au PPR, les populations de cerfs ont été régulées grâce à des abattages effectués par le personnel de 1912 jusqu'au début des années 1970. En 1974, les abattages ont été suspendus parce que la population s'y opposait et, au cours des 20 années qui ont suivi, le troupeau a atteint plus de 600 individus (ministère des Richesses naturelles de l'Ontario 2001). Le premier abattage depuis les années 1970, effectué par des tireurs des Premières nations en 1993, a éliminé 322 individus. L'abattage suivant en 1998 a supprimé 96 cerfs. Les abattages ont eu lieu chaque année depuis lors et 55, 42, 32 et 58 cerfs ont été abattus respectivement entre 1999 et 2002. Il faudrait que le nombre de cerfs ne dépasse pas 75 individus pour que les communautés végétales uniques du parc puissent être protégées (R. Hart, comm. pers.). Le suivi des populations d'oiseaux nicheurs, de la végétation du sous-bois et des exclos de cerfs (installés en 1978) se poursuit pour évaluer la réponse à la réduction de l'herbivorie.

Figure 3
Résultat de l'inventaire aérien annuel des cerfs pour le Parc national de la Pointe-Pelée (1987-2000), indiquant le moment des tirs de régulation (flèches)



Au PPP, le troupeau comptait plus d'un millier d'animaux au milieu des années 1990. Le premier abattage, effectué par des tireurs des Premières nations en 1998, a éliminé 264 individus. Quatre abattages annuels pratiqués par la suite ont supprimé respectivement 96, 94, 46 et 63 cerfs entre 1999 et 2002. La population actuelle du parc est d'environ 300 cerfs, un nombre bien supérieur au 175 qui seraient souhaitables (T. Purdy, comm. pers.). Le suivi de la savane de chênes, une communauté végétale importante à l'échelle mondiale, et de la réponse à la réduction de la pression exercée par le cerf se poursuit.

5. Conclusions

Les premiers abattages visant à réduire les populations de cerfs et les abattages pratiqués par la suite afin de les maintenir sont une stratégie de gestion de la ressource passablement efficace pour réguler les populations de cerfs de Virginie au PNPP et dans les trois autres APP du sud de l'Ontario. Les bénéfices écologiques pour les communautés floristiques et fauniques uniques de ces quatre aires naturelles relictuelles ont été immédiatement indéniables. Il faudra assurer un suivi à long terme, car le rétablissement des composantes des écosystèmes est susceptible de prendre des décennies. Les bénéfices sociaux pour les communautés locales des Premières nations, les chasseurs publics et, dans le cas du PNPP, les bénéficiaires de la viande et des peaux ont été positifs. Les stratégies d'information et de communication associées aux abattages ont aidé les résidents à mieux comprendre le fonctionnement de l'écosystème de ces parcs. Le processus de justification et de mise en œuvre d'un programme de gestion du troupeau de cerfs devrait être similaire à Haïda Gwaii (îles de la Reine-Charlotte, Colombie-Britannique) à ceux qui ont été réalisés avec succès au PNPP, au PPR, au PPP et à la RNFLP au cours des 15 dernières années.

Documents cités

COSEPAC. 2002. Espèces canadiennes en péril, mai 2002. Comité sur la situation des espèces en péril au Canada. 38 p.

Dasmann, W. 1971. If deer are to survive. Stackpole Books, Harrisburg, Pennsylvanie. 128 p.

Dasmann, W. 1981. Wildlife biology. 2e éd. John Wiley and Sons, New York. 203 p.

Ellingwood, M.R.; Caturano, S.L. 1988. An evaluation of deer management options. Publication No. DR-11, New England chapter of The Wildlife Society and the Northeast Deer Technical Committee, Connecticut Department of Environmental Protection, Wildlife Bureau.

Ellingwood, M.R.; Spignesi, J.V. 1986. Management of an urban deer herd and the concept of cultural carrying capacity. Trans. Northeast Deer Tech. Comm. 22: 42-45.

Hutchinson, B.C.; Mosquin, T.; Ranta, W.B. 1988. White-tailed deer management plan for Point Pelee National Park. Environnement Canada Parcs Canada, Région de l'Ontario, Cornwall, Ontario.

Kirkpatrick, J.F.; Turner, J.W., Jr. 1988. Contraception as an alternative to traditional deer management techniques. *In* S. Lieberman (sous la dir. de), Deer management in an urbanizing region. The Humane Society of the United States, Washington, D.C.

Landplan Collaborative Ltd. 1990a. The effects of deer browsing on the rare plants of Point Pelee National Park. Rapport inédit, Service canadien des parcs, Cornwall, Ontario. 20 p. + annexes.

Landplan Collaborative Ltd. 1990b. Vegetation management objectives. Point Pelee National Park. Service canadien des parcs, Région de l'Ontario, Cornwall, Ontario. 46 p.

Leggo, J. 1989. Development of bait stations for use in the chemical immobilization of white-tailed deer. Rapport inédit, Parc national de la Pointe-Pelée, Leamington, Ontario. 23 p.

Marquis, D.A.; Brennemann, R. 1981. The impact of deer on forest vegetation in Pennsylvania. General Technical Report NE-65, Northeastern Forest Experiment Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture, Radnor, Pennsylvanie. 7 p.

Matschke, G.H.; de Calesta, D.S.; Harder, J.D. 1984. Crop damage and control. Pages 647-654 *in* L.K. Halls (sous la dir. de), White-tailed deer ecology and management. A Wildlife Management Institute book. Stackpole Books, Harrisburg, Pennsylvanie.

McCullough, D.R. 1979. The George Reserve deer herd: population ecology of a K-selected species. University of Michigan Press, Ann Arbor, Michigan. 271 p.

McCullough, D.R. 1984. Lessons from the George Reserve, Michigan. Pages 211-242 *in* L.K. Halls (sous la dir. de), White-tailed deer ecology and management. A Wildlife Management Institute book. Stackpole Books, Harrisburg, Pennsylvanie.

McCullough, G.B.; Robinson, J. 1988. Overbrowsing of vegetation by white-tailed deer on the Long Point National Wildlife Area. Rapport inédit, Service canadien des parcs, Région de l'Ontario, Ottawa, Ontario.

Ministère des Richesses naturelles de l'Ontario. 2001. Rondeau Provincial Park vegetation management plan. Parcs Ontario, bureau de district d'Aylmer, Aylmer, Ontario.

Mosquin, T. 1988. Monitoring of the Carolinian Forest of Point Pelee National Park. Part 1: Status descriptions and monitoring rationale. Environnement Canada Parcs Canada, Région de l'Ontario, Cornwall, Ontario.

Parcs Canada, 1995. Point Pelee National Park management plan. Parcs Canada, Région de l'Ontario, ministère du Patrimoine canadien, Cornwall, Ontario.

Service canadien des parcs. 1990. Issue analysis: Management options for reducing the effects of deer browsing in the context of approved vegetation management objectives. Service canadien des parcs, Conservation de ressources naturelles, Région de l'Ontario et Parc national de la Pointe-Pelée.

Les densités élevées d'herbivores et l'écologie de la forêt boréale : le cerf de Virginie à l'île d'Anticosti

Steeve D. Côté, Christian Dussault, Jean Huot, François Potvin, Jean-Pierre Tremblay et Vanessa Viera

Résumé

L'île d'Anticosti, située dans le golfe du Saint-Laurent, au Québec, peut être considérée comme un laboratoire naturel idéal pour l'étude des effets directs et indirects des populations surabondantes d'herbivores sur la végétation et l'intégrité des écosystèmes. Le cerf de Virginie *Odocoileus virginianus* a été introduit sur l'île à la fin du XIX^{e} siècle et, en l'absence de prédateurs, y a connu une croissance démographique rapide. La densité des cerfs sur l'île est à l'heure actuelle estimée à plus de 15 cerfs/km^2. Des dommages importants à la végétation ont été signalés dès les années 1930. Toutes les espèces préférées du cerf ont maintenant disparues du sous-bois, et la composition spécifique et la structure de la végétation ont changé. L'abroutissement par le cerf rend impossible la régénération naturelle des peuplements de sapins baumiers *Abies balsamea*, qui sont peu à peu remplacés par des forêts dominées par l'épinette blanche *Picea glauca*. Le sapin baumier est une espèce clé pour le cerf de Virginie sur l'île d'Anticosti, où il constitue plus de 70 % de son régime alimentaire pendant l'hiver et que la majorité des semis de cette espèce sont consommés en été. Dans un avenir proche, ces changements sont susceptibles de nuire à l'intégrité des écosystèmes et à la population de cerfs elle-même, une ressource précieuse sur l'île, où une partie essentielle de l'économie dépend de la chasse. Une chaire de recherche industrielle, financée à parts égales par le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG) et Produits forestiers Anticosti Inc., a été créée à l'Université Laval pour l'étude des relations entre le cerf et la forêt. Le principal objectif de la Chaire consiste à mettre au point des méthodes d'aménagement forestier et faunique adaptées aux densités élevées de cerfs. Son programme de recherche s'articule autour des thèmes suivants : 1) l'impact des densités élevées d'animaux sur les écosystèmes forestiers; 2) la sélection de l'habitat et le comportement alimentaire du cerf; 3) l'élaboration de pratiques sylvicoles et de régulation de l'abroutissement adaptées aux fortes densités d'herbivores; et 4) la conception d'outils de gestion intégrée des ressources biologiques forestières. Le présent article résume la situation actuelle sur l'île d'Anticosti et les principaux projets de recherche de la Chaire de recherche industrielle CRSNG-Produits forestiers Anticosti en aménagement intégré des ressources forestières.

1. Introduction

Les ressources forestières, surtout les produits ligneux et la faune, ont un potentiel de développement économique énorme au Canada. Dans une perspective d'aménagement durable, l'utilisation de ces ressources doit être compatible avec le maintien de la biodiversité et des processus naturels caractéristiques des écosystèmes forestiers. Une situation difficile à gérer, compte tenu de ces objectifs, est celle où les ongulés indigènes ou introduits mettent en péril la régénération naturelle de l'habitat (Gill 1992; Hobbs 1996; Kielland et Bryant 1998).

Cette problématique est de plus en plus évidente en de nombreux endroits dans le monde, notamment dans l'aire de répartition du cerf de Virginie *Odocoileus virginianus* (Tilghman 1989; Conover 1997; Waller et Alverson 1997; Rooney 2001), du cerf à queue noire/cerf-mulet *O. hemionus* (Sharpe 2002), du cerf muntjac *Muntiacus reevesi* (Cooke et Farrell 2001) et du cerf sika *Cervus nippon* (Akashi et Nakashizuka 1999), ainsi que dans certaines régions où l'orignal *Alces alces* n'a pas de prédateurs naturels, comme à Terre-Neuve (McLaren et Peterson 1994; McLaren 1996; McLaren *et al.* 2000) ou en Scandinavie (Edenius *et al.* 1995; Cederlund et Bergström 1996). En Suède, par exemple, les dommages causés chaque année par les cervidés aux forêts de conifères sont estimés à 340 millions de dollars US (Bergström *et al.* 1992). Par ailleurs, les pertes économiques liées à la surabondance du cerf de Virginie dépasseraient 1 milliard de dollars US par année aux États-Unis (P.D. Keyser, comm. pers.).

Les fortes densités d'herbivores peuvent aussi avoir de nombreux autres effets directs et indirects sur les autres organismes des écosystèmes (Huntly 1991; Fuller et Gill 2001; Rooney et Waller 2003), comme les petits mammifères (Flowerdew et Ellwood 2001), les oiseaux (Fuller 2001; Perrins et Overall 2001) et les invertébrés (Feber *et al.* 2001; Stewart 2001). Les herbivores peuvent également modifier les interactions compétitives entre les plantes et favoriser certaines espèces au détriment d'autres (Huntly 1991). La situation est inquiétante dans plusieurs parcs nationaux canadiens (Sinclair 1998) et américains (Boyce 1998; Porter et Underwood 1999), où la diversité de la flore et la productivité diminuent par suite de l'herbivorie. Les situations de ce genre pourraient devenir de plus en plus fréquentes, surtout si la tendance au réchauffement

climatique se maintient alors que la pression exercée par la chasse est à la baisse presque partout au Canada.

L'île d'Anticosti présente une situation idéale pour l'étude des problématiques associées aux densités élevées d'herbivores. Le cerf de Virginie y a été introduit à la fin du XIX^{e} siècle et sa densité moyenne sur l'île est aujourd'hui évaluée à plus de 15 cerfs/km^2. La structure et la diversité de la végétation ont profondément changé depuis l'introduction du cerf. À l'automne 2001, une chaire de recherche industrielle, financée à parts égales par le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG) et Produits forestiers Anticosti Inc., a été officiellement créée à l'Université Laval (Québec) pour l'étude des relations entre le cerf et la forêt sur l'île d'Anticosti. Le présent article explique en quoi l'écologie du cerf est intimement liée à la régénération de la forêt sur l'île et décrit les principaux projets de recherche de la Chaire.

2. Le contexte de l'île d'Anticosti

Située dans le golfe du Saint-Laurent, au Québec, l'île d'Anticosti a une superficie de 7 943 km^2 (longueur 220 km, largeur maximale 56 km). Sa topographie est relativement peu accidentée et son altitude moyenne n'est que de 126 m. Le substrat est formé de roches calcaires datant du Silurien et de l'Ordovicien. Des dépôts marins postglaciaires recouvrent les terres basses et les côtes, et une moraine glaciaire occupe le centre. Le climat maritime subboréal est caractérisé par des étés frais et des hivers relativement doux. La température moyenne est d'environ -10 °C en janvier et de 15 °C en juillet. En général, les précipitations de neige sont abondantes, l'accumulation totale dépassant d'environ 20 % la normale observée à l'intérieur de l'aire de répartition du cerf ailleurs au Québec (Huot 1982).

Les forêts de l'île appartiennent au domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc, sous-domaine de l'est de la région boréale inférieure (Grondin *et al.* 1996). Les peuplements les plus communs sont l'épinette blanche *Picea glauca*, le sapin baumier *Abies balsamea* et l'épinette noire *Picea mariana*. Le bouleau blanc *Betula papyrifera*, le peuplier faux-tremble *Populus tremuloides*, le peuplier baumier *P. balsamifera* et le mélèze laricin *Larix laricina* ne sont présents que de façon sporadique. Dans la partie est de l'île, la forêt est entrecoupée de vastes tourbières. Par le passé, les principales perturbations naturelles ont été le feu, la pullulation d'insectes et le chablis. Les conditions prévalant sur l'île ont favorisé l'existence d'une strate herbacée riche et diversifiée, dont plusieurs espèces ont une aire de répartition très limitée.

La faune de l'île ne comptait à l'origine que sept espèces de mammifères, soit l'ours noir *Ursus americanus*, la loutre *Lutra canadensis*, le renard roux *Vulpes vulpes*, la marte d'Amérique *Martes americana*, la souris sylvestre *Peromyscus maniculatus* et deux espèces de chauve-souris (*Myotis lucifugus* et *M. septentrionalis*). Les principales espèces introduites sont le cerf de Virginie, l'orignal, le lièvre d'Amérique *Lepus americanus*, le castor *Castor canadensis* et le rat musqué *Ondatra zibethicus* (Newsom 1937; Cameron 1958). L'ours noir, seul prédateur éventuel du cerf de Virginie, a selon toute vraisemblance disparu de l'île.

L'île d'Anticosti est demeurée une contrée sauvage et pratiquement inhabitée jusqu'en 1895, année où elle a été achetée par un riche homme d'affaires français qui a tenté d'y introduire plusieurs espèces de gibier : le cerf de Virginie est la seule qui se soit largement répandue. Parmi les introductions ayant échoué, mentionnons le bison *Bison bison* et le wapiti *Cervus elaphus*. L'orignal, introduit au même moment, est quant à lui demeuré présent à faible densité. Au cours du XX^{e} siècle, l'île d'Anticosti est passée entre les mains de plusieurs sociétés forestières. Le gouvernement du Québec s'en est finalement porté acquéreur en 1974. L'île a été divisée en cinq territoires sur lesquels l'exploitation de la chasse sportive a été confiée à différents gestionnaires (publics, privés ou communautaires). À l'exception du parc d'Anticosti (572 km^2), créé récemment, la quasi-totalité (91 %) de la superficie de l'île est ouverte à la chasse. Le seul village, Port-Menier, est situé à l'extrémité ouest de l'île. Bien qu'en été sa population puisse doubler à cause des travaux saisonniers, environ 250 personnes y vivent à l'année. Les principales activités économiques sur l'île sont associées à la chasse sportive au cerf de Virginie et à l'exploitation forestière.

3. Le cerf de Virginie sur l'île d'Anticosti et son impact

Environ 200 cerfs de Virginie ont été introduits sur l'île d'Anticosti en 1896 et en 1897. En l'absence de prédateurs, ils se sont rapidement multipliés malgré le caractère boréal de la forêt. Les premières estimations fiables de la population datent de la fin des années 1980, époque où les inventaires aériens ont permis d'estimer la population totale à 120 000 cerfs (15/km^2) (Potvin *et al.* 1991). Depuis, la population est restée abondante malgré des fluctuations associées à la rigueur des hivers. Aujourd'hui, toutefois, l'habitat hivernal du cerf est de toute évidente dégradé. Cet animal utilise en règle générale la totalité de ses réserves lipidiques en hiver et, en outre, jusqu'à 40 % de ses protéines pendant les hivers rigoureux (Huot 1982; Côté, données inédites). Le taux de croissance des faons et le taux de gémellité sont sur l'île d'Anticosti parmi les plus bas d'Amérique du Nord (Goudreault 1978; Huot 1982; Lesage *et al.* 2001).

Les premiers changements importants que le cerf a causés à la végétation ont été signalés pendant les années 1920 à 1930. Certaines espèces d'arbustes à feuilles caduques autrefois abondants avaient déjà été à peu près éliminées par le cerf (Pimlott 1963; Marie-Victorin et Rolland-Germain 1969). Au cours des décennies suivantes, plusieurs scientifiques ont fait état de modifications importantes dans les strates arbustive et herbacée, et ont conseillé d'augmenter les prélèvements par la chasse pour réduire les dommages causés par le cerf (Leopold *et al.* 1947; Pimlott 1954). Cependant, malgré l'infrastructure importante en place de nos jours, les chasseurs sportifs n'abattent chaque année que 8 % de la population estimée, une proportion qui ne suffit pas à en assurer la régulation (Gingras 2002).

De nos jours, la plupart des plantes herbacées et des arbustes broutés par le cerf ont disparus ou leur abondance est fortement réduite. Dans les peuplements de sapins baumiers, ces espèces sont remplacées par d'autres, que le cerf apprécie moins, ou qui tolèrent mieux l'abroutissement intensif, comme les chardons, et les graminées. La construction d'exclos a par contre montré que plusieurs espèces sur lesquelles le cerf a des effets négatifs graves sont encore présentes sur l'île, souvent sous forme de banque de graines dans le sol, et qu'elles réapparaissent dès que la pression d'abroutissement se relâche (Potvin *et al.* 2000; figures 1 et 2).

La composition et la structure de la forêt ont beaucoup été modifiées par le cerf. La régénération des sapinières, un habitat essentiel pour la survie du cerf en hiver sur l'île d'Anticosti (Boulet 1980; Huot 1982; Lefort 2002), est maintenant compromise. Les semis de sapin baumier sont broutés par le cerf pendant toute la période où ils ne sont pas protégés par la neige (figure 3). En plus de la mortalité naturelle des semis, l'abroutissement augmente chaque année la mortalité des semis d'environ 48 % dans les zones récemment coupées à blanc et de 26 % en forêt (Potvin et Laprise 2002). Cette absence de recrutement modifie la succession forestière et le sapin baumier est peu à peu remplacé par l'épinette blanche, une espèce que le cerf consomme peu ou pas du tout (Huot 1982). L'étude des séries évolutives et des documents historiques révèle que la superficie des peuplements de sapins baumiers a diminué de 50 % à peu près au cours des 100 dernières années sur l'île d'Anticosti (Potvin *et al.* 2003). Paradoxalement, le vieillissement des sapinières pourrait avoir à court ou à moyen terme un effet positif sur la population de cerfs, parce que les vieux sapins sont plus facilement renversés par les vents forts, et que ces arbres tombés procurent aux cerfs une ressource alimentaire temporaire, quoique non renouvelable. À l'heure actuelle, le sapin baumier constitue 70 % environ du régime alimentaire du cerf en hiver (Lefort 2002). La strate arbustive est complètement disparue dans les sapinières, où elle devrait être aussi abondante et diversifiée que sur les îles Mingan, où les conditions abiotiques sont similaires à celles de l'île d'Anticosti, mais où il n'y a pas de cerfs (figure 4). Les genres *Rubus*, *Taxus*, *Goodyera* et *Sorbus* sont des exemples de genres présents sur les îles Mingan, mais absents sur l'île d'Anticosti à l'extérieur des exclos.

Depuis 1995, on a mis plusieurs pratiques d'exploitation forestière à l'essai pour tenter de régénérer les peuplements de sapins baumiers. Malheureusement, les observations réalisées à ce jour montrent que tous les parterres de coupe sont dominés par l'épinette blanche plutôt que par le sapin. Depuis 2000, tous les nouveaux parterres de coupe de l'île sont donc clôturés (figure 5) et la densité des cerfs y est réduite par la chasse sportive. Il s'agit d'une solution coûteuse et temporaire pour empêcher l'abroutissement des semis et favoriser la régénération du sapin. Il est par conséquent essentiel de trouver d'autres méthodes permettant le rétablissement des sapinières ou des pessières blanches à sapin. À moyen et à long termes, les populations élevées auront vraisemblablement des effets négatifs sur les autres espèces animales et végétales associées aux sapinières, ou même sur l'ensemble des

Figure 1
Un exclos de 0,09 ha installé en 1983 dans une zone coupée à blanc sur l'île d'Anticosti montre l'effet de l'abroutissement de la végétation par le cerf de Virginie. La régénération à l'intérieur de l'exclos est dense et dominée par le bouleau blanc et le sapin baumier.



Figure 2
Réponse rapide de la végétation de l'île d'Anticosti à l'absence de broutage par le cerf de Virginie, comme le montre cet exclos bâti il y a cinq ans dans une zone coupée à blanc.



Figure 3
Taux d'abroutissement mensuels des semis de sapin baumier en été dans des zones récemment coupées à blanc de l'île d'Anticosti (Potvin et Laprise 2002). À chacun des inventaires, tous les semis broutés ont été enlevés. Nos données indiquent par conséquent le pourcentage des semis qui ont été broutés pendant le mois précédant immédiatement l'inventaire.

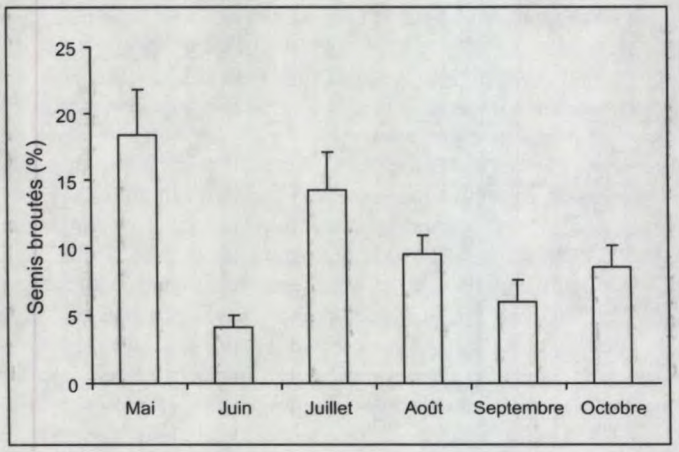


Figure 4
Occurrence (dans 80 parcelles de 10 m^2) des plantes ligneuses au stade arbustif (30-200 cm de hauteur) dans les sapinières étudiées sur les îles Mingan, où il n'y a pas de cerfs de Virginie. Sur Anticosti, aucune de ces espèces n'a été observée au stade arbustif (dans 80 parcelles de 10 m^2). *Sorbus americana* est le sorbier d'Amérique; *Taxus canadensis* est l'if du Canada; *Acer spicatum* est l'érable à épis et *Rubus idaeus* est le framboisier commun.

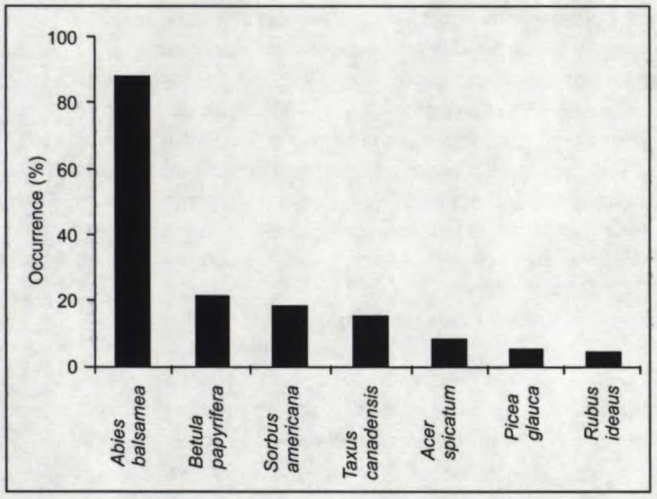


Figure 5
Installation de clôtures à gibier de 3,5 m de haut autour de toutes les zones coupées à blanc depuis 2000. À l'intérieur de l'enclos, la chasse sportive réduit le nombre de cerfs pour permettre la régénération du sapin.



processus écologiques de ces forêts. Par ailleurs, la chasse au cerf, principale activité économique de l'île, pourrait aussi être touchée si les sapinières ne se régénèrent pas.

4. Objectifs et programme de recherche de la Chaire de recherche industrielle CRSNG-Produits forestiers Anticosti

L'objectif général de la Chaire consiste à élaborer des méthodes d'aménagement forestier et faunique adaptées à des densités élevées de cerfs. Par ses particularités, l'île d'Anticosti est un laboratoire naturel qui permet la réalisation d'un programme de recherche à l'échelle de l'écosystème. Classée aire de gestion des espèces sauvages, Anticosti offre des occasions de mettre à l'essai de nouvelles pratiques sylvicoles. L'archipel de Mingan, qui se trouve à proximité, constitue un bon site témoin d'où le cerf est absent.

Le programme de recherche s'articule autour de quatre thèmes principaux qui couvrent des aspects de la recherche fondamentale et appliquée associés au développement durable des ressources forestières dans un contexte où la densité de cerfs est élevée, soit :

1) les effets des densités élevées d'animaux sur les écosystèmes forestiers;
2) la sélection de l'habitat et les comportements alimentaires du cerf;
3) l'élaboration de stratégies sylvicoles et de régulation de l'abroutissement adaptées aux fortes densités d'herbivores;
4) la définition et la conception d'outils de gestion intégrée des ressources biologiques forestières.

Les thèmes 1 et 2 visent à comprendre la dynamique des interactions entre les cerfs et la forêt et à mettre en évidence les mécanismes grâce auxquels le cerf limite la régénération forestière. Nous utiliserons les connaissances acquises au cours de notre recherche pour réaliser les thèmes 3 et 4.

4.1 Thème 1 : Impact des densités élevées d'animaux sur les écosystèmes forestiers

4.1.1 Projet 1 : Régénération de la forêt boréale de sapins baumiers en fonction de la pression d'abroutissement exercée par le cerf de Virginie

La dynamique de la régénération d'un peuplement forestier repose sur le concept d'équilibre selon lequel il n'y a pas de changements successionnels dans l'espace et dans le temps (Veblen 1992). Les communautés ont tendance à conserver leur composition ou à la retrouver après une perturbation (Kimmins 1987). Dans les sapinières et les pessières blanches, cet équilibre est assuré par le maintien d'une banque de semis (Frank 1990; Nienstaedt et Zasada 1990). Dans les forêts à maturité, la croissance des semis est supprimée jusqu'à ce qu'une perturbation locale permette à la lumière d'atteindre le sous-bois (Harper 1977; Morin et Laprise 1997).

L'objectif principal de ce projet consiste à prédire la dynamique de régénération de la forêt boréale humide à sapins baumiers en fonction de l'abroutissement par le cerf de Virginie. Plus précisément, nous voulons : 1) étudier l'effet de la densité de cerfs sur l'établissement initial, la croissance et la survie du sapin baumier; 2) vérifier l'effet de la densité sur l'état corporel des cerfs; 3) déterminer comment et à quel moment l'équilibre entre l'abroutissement et la régénération sera atteint, ainsi que les seuils de densités de cerfs compatibles avec cette régénération; et 4) élaborer un modèle de la dynamique de

régénération de la sapinière boréale intégrant les effets du cerf de Virginie.

Pour atteindre ces objectifs, nous avons mis en place un dispositif expérimental d'abroutissement contrôlé. Hester *et al.* (2001) et Schmitz et Sinclair (1997) soulignent la valeur de ce genre d'expérience pour établir quels sont les seuils de densité compatibles avec la régénération des arbres et des arbustes, et pour comprendre la relation entre la pression d'abroutissement et le recrutement des semis et des gaulis. Des expériences de ce genre ont déjà été effectuées dans des forêts décidues (Tilghman 1989), mais non, à notre connaissance, dans les forêts boréales. Notre expérience consiste en trois blocs, subdivisés chacun en quatre unités clôturées dont la superficie varie entre 10 et 40 ha et qui contiennent des densités différentes de cerfs. Dans chacun des enclos, nous avons déboisé environ 50 % de la superficie, laissé le reste en îlots de forêt naturelle et appliqué un des quatre traitements (0, 7,5, 15 ou ~20-25 cerfs/km^2). La réponse de la végétation au traitement (recrutement, croissance et survie des semis, recouvrement et biomasse de végétation herbacée) est estimée par un échantillonnage régulier de la végétation dans 480 placettes permanentes réparties de façon aléatoire dans les enclos. Près de 4 000 semis de sapin ont été marqués individuellement.

4.2 Thème 2 : La sélection de l'habitat et le comportement alimentaire du cerf

4.2.1 Projet 2 : Comportement alimentaire du cerf et budgets d'activité à différentes densités

Pour comprendre les mécanismes par lesquels les cerfs limitent la régénération forestière, il est essentiel d'étudier leur comportement (Miller 1997; Miller et Ozoga 1997). Nous devons en particulier déterminer si le cerf adopte certains comportements pour survivre dans un contexte de densité élevée de la population. Le cerf pourrait, par exemple, compenser le peu de nourriture lorsque la densité est élevée en passant plus de temps à s'alimenter ou encore en se montrant moins sélectif (Borkowski 2000). L'ingestion de plantes de qualité inférieure pourrait aussi augmenter le temps de rumination (Westoby 1974; Murden et Risenhoover 1993).

Pour déterminer l'influence de la densité de population sur les stratégies de quête alimentaire et les budgets d'activité du cerf de Virginie sur l'île d'Anticosti, nous utilisons des colliers émetteurs avec capteur d'activités placés sur les cerfs introduits dans les enclos de l'expérience. Les cerfs sont localisés par triangulation pendant la journée et pendant la nuit. Nous comparons le couvert végétal et la biomasse végétale des emplacements utilisés par le cerf et ceux de l'habitat disponible dans l'enclos. Nous utilisons des récepteurs télémétriques automatisés qui enregistrent continuellement l'activité, ce qui nous permet d'évaluer l'influence de la densité de la population sur la durée et la fréquence des périodes d'activité (alimentation et déplacements) et d'inactivité (repos et rumination).

4.2.2 Projet 3 : Sélection de l'habitat par le cerf de Virginie à différentes échelles spatiales

Le principal objectif de ce projet est de déterminer en quoi la sélection de l'habitat par le cerf de Virginie est influencée par la composition de la végétation à échelle fine, et par la structure de la mosaïque forestière à grande échelle. Comme le proposent Johnson (1980) et Potvin *et al.* (1999), nous étudions la sélection de l'habitat aux échelles du paysage forestier, des composantes du domaine vital et du microhabitat. Nous examinons également les variations quotidiennes et saisonnières de l'utilisation de l'habitat. Pour mieux comprendre les effets du cerf sur la régénération de la végétation et ses besoins en matière d'habitat, nous étudions les déplacements d'individus en milieu naturel. Ces observations nous permettent de mieux comprendre les relations entre les herbivores et leurs ressources alimentaires (Hester *et al.* 2001).

Nous utilisons les colliers GPS dont ont été munies des femelles adultes de juin à novembre (2001 : $n = 8$; 2002 : $n = 12$) et de janvier à mai (2002 : $n = 8$). Nous réalisons des inventaires de la végétation et estimons la biomasse disponible dans les parties les plus fortement utilisées et les moins utilisées des domaines vitaux et les comparons à ceux de zones adjacentes à ces domaines afin de mieux définir les caractéristiques des communautés végétales choisies par le cerf. Selon nos résultats préliminaires, le cerf utilise tous les habitats disponibles, y compris les tourbières en été, mais semble préférer les zones coupées à blanc et les lisières des tourbières forestières (A. Massé et Côté, données inédites).

4.2.3 Projet 4 : Influence de la qualité du régime alimentaire hivernal sur l'état corporel, le comportement alimentaire et les interactions sociales du cerf de Virginie

Sur l'île d'Anticosti, le régime alimentaire du cerf se compose en hiver d'environ 70 % de sapin baumier, de 20 % d'épinette blanche et de 10 % de lichens arboricoles (Lefort 2002). Une proportion importante du sapin brouté provient des arbres qui tombent sous l'action du vent (Potvin *et al.* 2000). Cette source de nourriture est cependant vouée à disparaître à moyen terme puisque le cerf empêche la régénération des sapinières; le cerf devra vraisemblablement dans ce cas compter davantage sur l'épinette blanche, la seule autre espèce à brouter disponible sur l'île. Le cerf de Virginie boude habituellement cette essence (Lefort 2002), sans qu'on sache encore exactement pour quelle raison.

Cette partie de la recherche évalue la valeur nutritive du sapin baumier et de l'épinette blanche, et mesure l'effet de la qualité du régime alimentaire hivernal sur l'état corporel et le comportement social des cerfs. Nous estimons la qualité nutritive et les défenses chimiques de ces deux espèces à partir de branches récoltées en plusieurs endroits (Robbins *et al.* 1987). Nous modifions aussi expérimentalement le régime alimentaire de quelque 24 cerfs maintenus en captivité entre les mois de décembre et d'avril. Le rang social de chacun des cerfs est déterminé au début de l'expérience lorsque ceux-ci sont tous ensemble.

Les cerfs sont ensuite répartis également dans trois enclos de 1,2 ha. Nous modifions la qualité du régime alimentaire hivernal du cerf en faisant varier la proportion de sapin (l'aliment de prédilection à Anticosti) et d'épinette blanche dans les trois enclos. Les effets de la qualité des aliments sur l'état corporel des cerfs sont étudiés à l'aide d'indices, tels que la masse corporelle et les rapports enzymatiques mesurés dans l'urine récoltée dans la neige, qui indiquent le moment où les cerfs commencent à puiser dans leurs réserves protéiques (Garrott *et al.* 1996; Vagnoni *et al.* 1996; DelGiudice *et al.* 2000). Nous analysons les interactions agressives entre les animaux pour évaluer l'influence de la qualité de l'alimentation hivernale sur la dominance sociale et le taux d'interactions sociales (Côté 2000). Aucune étude n'a estimé expérimentalement les variations du rang social en fonction des changements de l'état corporel au cours de l'hiver. On pourrait penser que l'énergie affectée aux comportements agressifs diminuera parallèlement à la baisse de l'état corporel et que cela aura une influence négative sur le rang social. Nos résultats préliminaires indiquent que les faons dominants sont plus agressifs que les subordonnés, et que l'agressivité est corrélée positivement à la masse corporelle tout au long de l'hiver (J. Taillon et Côté, données inédites). À la fin de l'expérience, tous les cerfs sont ramenés dans le même enclos et nous vérifions si les individus ont conservé le même rang social qu'au début de l'expérience ou si la qualité du régime alimentaire a modifié ce rang par le truchement de ses effets sur l'état corporel. Jusqu'à présent, nos données semblent indiquer que le taux de survie des cerfs dominants est plus élevé que celui des subordonnés, et que le rang social des cerfs qui survivent à l'hiver est indépendant du régime alimentaire et similaire à celui qu'ils avaient au début de l'hiver (J. Taillon et Côté, données inédites).

Un objectif appliqué de ce projet consiste à évaluer la qualité minimale du régime alimentaire hivernal compatible avec le maintien d'un état corporel acceptable. Les résultats de cette étude nous permettront de mieux comprendre et de mieux prédire l'effet du remplacement graduel des forêts de sapins baumiers par des pessières blanches sur l'état corporel ainsi que, finalement, la dynamique des populations de cerfs de Virginie sur l'île d'Anticosti.

4.3 Thème 3 : Définir et élaborer des stratégies sylvicoles et de régulation de l'abroutissement adaptées aux fortes densités d'herbivores

4.3.1 Projet 5 : Coupes à blanc expérimentales sur de grandes superficies avec protection de la régénération et des sols

Sur l'île d'Anticosti, le cerf empêche la régénération naturelle des espèces broutées après une coupe à blanc (Potvin et Laprise 2002). Rendre l'habitat moins propice pour lui pourrait donc réduire l'abroutissement. Dans les régions où il y a des prédateurs, le cerf de Virginie évite en général les zones sans couvert de fuite facilement accessible (Drolet 1978; Williamson et Hirth 1985). Si les cerfs évitent le centre des grands parterres de coupe, la régénération du sapin baumier et des autres espèces que le cerf apprécie pourrait être possible à ces endroits. Ce projet vise donc à vérifier si la pression d'abroutissement décroît à mesure que la distance par rapport à la lisière augmente dans les grands parterres de coupe. Pour atteindre cet objectif, nous avons disposé des grappes de placettes permanentes à différentes distances de la lisière de sept zones coupées à blanc de 300 ha. Les placettes témoins sont quant à elles situées dans des exclos, ce qui les protège contre l'abroutissement. Des inventaires de la végétation et des débris ligneux, ainsi que des relevés pédologiques, permettent de mesurer la régénération et les incidences des facteurs environnementaux. Nos résultats indiquent que la pression d'abroutissement est élevée et similaire dans le centre des grands parterres de coupe et à leur lisière (Potvin et Laprise 2002).

4.3.2 Projet 6 : Coupes expérimentales avec réserve de semenciers et de coupes expérimentales par bandes associées au scarifiage des sols

Quelques sapins baumiers pourraient réussir à échapper à l'abroutissement si les semis étaient tellement abondants que les cerfs ne pourraient pas tous les brouter. Les coupes à blanc avec réserve de semenciers ou la coupe par bandes, utilisées avec succès dans les pessières noires (Prévost 1997), pourraient faciliter ce mécanisme. Pour vérifier cette hypothèse, nous avons créé un dispositif expérimental composé de coupes avec réserve de semenciers et de coupes par bandes permettant de mettre à l'essai différentes tailles d'îlots et différentes largeurs de bande. Des placettes permanentes et des exclos installés à divers endroits ont permis de mesurer les incidences de l'abroutissement dans les parterres de coupe, dont certaines parties ont été scarifiées. Ce traitement devrait créer des lits de germination favorables à l'établissement de certaines espèces, comme le bouleau blanc (Prévost 1997). La colonisation de ces sites par des plantes que le cerf préfère pourrait réduire la pression d'abroutissement sur le sapin et permettre à une certaine proportion des semis de sapin d'atteindre une hauteur suffisante pour échapper aux cerfs et survivre.

4.4 Thème 4 : Définir et concevoir des outils de gestion intégrée des ressources biologiques forestières

4.4.1 Projet 7 : Évaluation de la chasse sportive comme outil de gestion pour réduire les effectifs des populations locales de cerfs

À l'échelle de l'île, il est impossible de diminuer la population de cerfs et de la stabiliser à un niveau inférieur au moyen de la chasse seulement (Lesage *et al.* 2000). Cependant, la chasse sportive intensive et soutenue pourrait réduire le nombre de cerfs dans une zone limitée. Selon nos résultats ainsi que ceux d'autres auteurs, les femelles adultes et leurs filles utilisent généralement les mêmes sites d'année en année (Lesage *et al.* 2000; Kilpatrick *et al.* 2001). Un

prélèvement important de ce segment de la population pourrait entraîner une baisse locale de la densité si l'immigration dans la zone traitée est limitée.

Pour évaluer le potentiel de la chasse intensive comme outil de gestion utilisé pour réduire localement le segment reproducteur des populations de cerfs et favoriser la régénération naturelle des forêts, nous avons circonscrit quatre objectifs précis, soit : 1) évaluer l'efficacité de la chasse pour réduire localement la densité des femelles; 2) évaluer les effets de la réduction de la densité sur la régénération des strates arborescente (semis), arbustive et herbacée; 3) évaluer l'effet de la réduction de la densité sur l'état corporel, la croissance et la productivité des cerfs et 4) déterminer la relation entre la densité des cerfs et divers paramètres indicateurs de la satisfaction des chasseurs et du succès de la chasse. Il est important de connaître le seuil à partir duquel l'intérêt des chasseurs diminue beaucoup. Cette information nous permettra de mieux évaluer le potentiel de la chasse aux femelles comme outil de gestion.

Nous avons défini une zone de 20 km^2 dans chacun des cinq territoires de chasse de l'île et nous avons estimé la densité des cerfs dans chacun à l'aide d'inventaires aériens réalisés tout juste avant le début de la saison de chasse. Notre objectif, qui consistait à réduire d'au moins 50 % la densité des cerfs sans bois au cours de la première année du projet, a été atteint. Des inventaires aériens seront effectués de nouveau la deuxième année et à la fin de l'expérience (2007). Entre-temps, nous procéderons à des inventaires des fèces pour estimer les variations annuelles relatives de la densité. Pour mesurer les changements dans la végétation des zones de chasse expérimentales et des sites témoins adjacents, nous avons installé un réseau de parcelles permanentes et de petits exclos à l'été 2002. Nous évaluons l'état corporel (Huot 1982), la taille squelettique, la productivité (cicatrices ovariennes; Langvatn *et al.* 1994) et l'âge (à partir des anneaux de cément des dents) des cerfs abattus dans les zones expérimentales et témoins. Nous utilisons les statistiques sur la chasse pour estimer le succès des chasseurs et réalisons des entrevues avec eux pour connaître le niveau de satisfaction que la chasse leur a apporté.

5. Dans une perspective plus large

Bien que sur l'île d'Anticosti l'effet négatif de l'abroutissement par le cerf sur la végétation soit un problème chronique, des situations semblables sont apparues récemment dans le sud du Québec et dans plusieurs autres régions du nord-est de l'Amérique du Nord. Alors qu'il y a quelques années, les gestionnaires de la faune s'efforçaient de protéger les habitats du cerf contre l'exploitation forestière, on s'inquiète maintenant de plus en plus de l'effet du cerf sur la diversité des plantes et la régénération des forêts. Les recherches doivent donc être réorientées vers ces problématiques nouvelles et ces nouveaux défis.

L'île d'Anticosti est un site idéal pour l'étude des interactions entre les plantes et les herbivores dans une perspective de gestion intégrée des ressources. L'exploitation forestière et la chasse sont soumises sur l'ensemble du territoire à des règlements particuliers qui facilitent la réalisation d'expériences de gestion intégrée des ressources. De plus, le partenaire industriel de la Chaire est disposé à mettre à l'essai de nouvelles méthodes d'exploitation forestière et les gestionnaires de la faune et de la forêt jouent un rôle actif dans la planification et la réalisation du programme de recherche. Nous prévoyons réaliser, dans un avenir proche, plusieurs autres projets de recherche sur la gestion des populations de cerfs, l'écologie des forêts boréales et la conservation de la biodiversité. Le contexte offert par la Chaire de recherche industrielle CRSNG-Produits forestiers Anticosti permet de réaliser des recherches s'étendant sur des périodes suffisamment longues pour qu'il soit possible de mesurer des effets réels à des échelles spatiales réalistes.

Remerciements

Nous remercions le Groupe de recherche sur les espèces introduites qui nous a invités à présenter cet article à la conférence tenue à Queen Charlotte City, en Colombie-Britannique. Nous tenons aussi à remercier les étudiants diplômés de la Chaire de recherche industrielle CRSNG-Produits forestiers Anticosti : M.-L. Coulombe, S. Lefort, A. Massé, D. Sauvé, A. Simard, J. Taillon, J.-P. Tremblay et V. Viera, pour leurs efforts constants, ainsi que les personnes et les chercheurs suivants qui contribuent aux activités de recherche de la Chaire : P. Beaupré, L. Bélanger, L. Breton, C. Camiré, S. De Bellefeuille, D. Duteau, A. Gingras, G. Laprise, C. Malenfant, D. Morin, G. Picard, D. Pothier, M. Prévost et B. Rochette. Plusieurs dizaines d'assistants de terrain participent aussi aux travaux effectués sur l'île et nous les en remercions. Nos activités de recherche sont réalisées grâce au soutien des organismes suivants : le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada, Produits forestiers Anticosti Inc., le Fonds québécois de la recherche sur la nature et les technologies, l'Université Laval, le Centre d'études nordiques, le ministère des Ressources naturelles du Québec et la Société de la faune et des parcs du Québec.

Documents cités

Akashi, N.; Nakashizuka, T. 1999. Effects of bark-stripping by Sika deer (*Cervus nippon*) on population dynamics of a mixed forest in Japan. For. Ecol. Manage. 113: 75-82.

Bergström, R.; Huldt, H.; Nilsson, U. 1992. Swedish gameBiology and management. Svenska Jägerförbundet/media, Uppsala, Suède.

Borkowski, J. 2000. Influence of the density of a Sika deer population on activity, habitat use, and group size. Rev. can. zool. 78: 1369-1374.

Boulet, M. 1980. Bilan énergétique du cerf de Virginie à l'île d'Anticosti durant l'hiver. Thèse de maîtrise ès sciences. Département de biologie, Université Laval, Québec, Québec. 204 p.

Boyce, M. 1998. Ecological-process management and ungulates: Yellowstone's conservation paradigm. Wildl. Soc. Bull. 26: 391-398.

Cameron, A.W. 1958. Mammals of the islands in the Gulf of the St. Lawrence. Musée national du Canada, ministère des Affaires du Nord et des Ressources naturelles, Ottawa, Ontario. 165 p.

Cederlund, G.; Bergström, R. 1996. Trends in the moose-forest system in Fennoscandia, with special reference to Sweden. Pages 265-281 *in* R.I. Miller (sous la dir. de), Conservation of faunal diversity in forested landscapes. Chapman & Hall, Londres, R.-U.

Conover, M.R. 1997. Monetary and intangible valuation of deer in the United States. Wildl. Soc. Bull. 25: 298-305.

Cooke, A.S.; Farrell, L. 2001. Impact of muntjac deer (*Muntiacus reevesi*) at Monks Wood National Nature Reserve, Cambridgeshire, eastern England. Forestry 74: 241-250.

Côté, S.D. 2000. Dominance hierarchies in female mountain goats: stability, aggressiveness and determinants of rank. Behaviour 137: 1541-1566.

DelGiudice, G.D.; Kerr, K.D.; Mech, L.D.; Seal, U.S. 2000. Prolonged winter undernutrition and the interpretation of urinary allantoin:creatinine ratios in white-tailed deer. Rev. can. zool. 78: 2147-2155.

Drolet, C.-A. 1978. Use of forest clear-cuts by white-tailed deer in southern New Brunswick and central Nova Scotia. Can. Field-Nat. 92: 275-282.

Edenius, L.; Danell, K.; Nyquist, H. 1995. Effects of simulated moose browsing on growth, mortality, and fecundity in Scots pine: Relations to plant productivity. Rev. can. rech. for. 25: 529-535.

Feber, R.E.; Brereton, T.M.; Warren, M.S.; Oates, M. 2001. The impacts of deer on woodland butterflies: the good, the bad and the complex. Forestry 74: 271-276.

Flowerdew, J.R.; Ellwood, S.A. 2001. Impacts of woodland deer on small mammal ecology. Forestry 74: 277-287.

Frank, R.M. 1990. *Abies balsamea* (L.) Mill. Pages 26-35 *in* R.M. Burns et B.H. Honkala (sous la dir. de), Silvics of North America. Vol. 1. Conifers. Forest Service, U.S. Department of Agriculture, Washington, D.C.

Fuller, R.J. 2001. Responses of woodland birds to increasing numbers of deer: a review of evidence and mechanisms. Forestry 74: 289-298.

Fuller, R.J.; Gill, R.M.A. 2001. Ecological impacts of deer in woodland. Forestry 74: 189-192.

Garrott, R.A.; White, P.J.; Vagnoni, D.B.; Heisey, D.M. 1996. Purine derivatives in snow-urine as a dietary index for free-ranging elk. J. Wildl. Manage. 60: 735-743.

Gill, R.M.A. 1992. A review of damage by mammals in north temperate forests: 1. Deer. Forestry 65: 145-169.

Gingras, A. 2002. Plan de gestion du cerf de Virginie 2002-2008, Zone 20Anticosti. Société de la faune et des parcs du Québec, Direction de l'aménagement de la faune de la Côte-Nord, Sept-Îles, Québec. 21 p.

Goudreault, F. 1978. Reproduction et dynamique de la population de cerf de Virginie de l'île d'Anticosti. Atelier sur le cerf de Virginie, île d'Anticosti, Direction de la recherche faunique, ministère du Tourisme, de la Chasse et de la Pêche, Anticosti, Québec.

Grondin, P.; Ansseau, C.; Bélanger, L.; Bergeron, J.-F.; Bergeron, Y.; Bouchard, A.; Brisson, J.; De Grandpré, L.; Gagnon, G.; Lavoie, C.; Lessard, G.; Payette, S.; Richard, P.J.H.; Saucier, J.-P.; Sirois, L; Vasseur, L. 1996. Écologie forestière. Pages 134-279 *in* Ordre des ingénieurs forestiers du Québec, Manuel de foresterie. Presses de l'Université Laval, Sainte-Foy, Québec.

Harper, J.L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, Londres, R.-U. 892 p.

Hester, A.J.; Edenius, L.; Buttenschon, R.M.; Kuiters, A.T. 2001. Interactions between forests and herbivores: the role of controlled grazing experiments. Forestry 73: 381-391.

Hobbs, N.T. 1996. Modification of ecosystems by ungulates. J. Wildl. Manage. 60: 695-713.

Huntly, N. 1991. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. Annu. Rev. Ecol. Syst. 22: 477-503.

Huot, J. 1982. Body condition and food resources of white-tailed deer on Anticosti Island, Québec. Thèse de doctorat, University of Alaska, Fairbanks, Alaska. 239 p.

Johnson, D.H. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. Ecology 61: 6571.

Kielland, K.; Bryant, J.P. 1998. Moose herbivory in taiga: Effects on biogeochemistry and vegetation dynamics in primary succession. Oikos 82: 377-383.

Kilpatrick, H.J.; Spohr, S.M.; Lima, K.K. 2001. Effects of population reduction on home ranges of female white-tailed deer at high densities. Rev. can. zool. 79: 949-954.

Kimmins, J.P. 1987. Forest ecology. Macmillan, New York. 531 p.

Langvatn, R.; Bakke, Ø.; Engen, S. 1994. Retrospective studies of red deer reproduction using regressing luteal structures. J. Wildl. Manage. 58: 654-663.

Lefort, S. 2002. Habitat hivernal du cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) à l'île d'Anticosti. Thèse de maîtrise ès sciences, Université Laval, Sainte-Foy, Québec. 101 p.

Leopold, A.; Sowls, L.K.; Spencer, D.L. 1947. A survey of overpopulated deer range in the United States. J. Wildl. Manage. 11: 162-177.

Lesage, L.; Crête, M.; Huot, J.; Dumont, A.; Ouellet, J.-P. 2000. Seasonal home range size and philopatry in two northern white-tailed deer populations. Rev. can. zool. 78: 1930-1940.

Lesage, L.; Crête, M.; Huot, J.; Ouellet, J.-P. 2001. Evidence for a trade-off between growth and body reserves in northern white-tailed deer. Oecologia 126: 30-41.

Marie-Victorin, f. é. c. et f. é. c. Rolland-Germain. 1969. Flore de l'Anticosti-Minganie. Presses de l'Université de Montréal, Montréal, Québec. 527 p.

McLaren, B.E. 1996. Plant-specific response to herbivory: simulated browsing of suppressed balsam fir on Isle Royale. Ecology 77: 228-235.

McLaren, B.E.; Peterson, R.O. 1994. Wolves, moose, and tree rings on Isle Royale. Science 266: 1555-1558.

McLaren, B.E.; Mahoney, S.P.; Porter, T.S.; Oosenbrug, S.M. 2000. Spatial and temporal patterns of use by moose of pre-commercially thinned, naturally-regenerating stands of balsam fir in central Newfoundland. For. Ecol. Manage. 133: 179-196.

Miller, K.V. 1997. Considering social behaviour in the management of overabundant white-tailed deer population. Wildl. Soc. Bull. 25: 279-281.

Miller, K.V.; Ozoga, J.J. 1997. Density effects on deer socio-biology. Pages 136-150 *in* W.J. McShea, H.B. Underwood et J.H. Rappole (sous la dir. de), The science of overabundance: deer ecology and population management. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

Morin, H.; Laprise, D. 1997. Seedling bank dynamics in boreal balsam fir forests. Rev. can. rech. for. 27: 1442-1451.

Murden, S.B.; Risenhoover, K.L. 1993. Effects of habitat enrichment on patterns of diet selection. Ecol. Appl. 3: 497-505.

Newsom, W.M. 1937. Mammals on Anticosti Island. J. Mammal. 18: 435-442.

Nienstaedt, H.; Zasada, J.C. 1990. *Picea glauca* (Moench) Voss. Pages 204-226 *in* R.M. Burns et B.H. Honkala (sous la dir. de), Silvics of North America. Vol. 1. Conifers. Forest Service, U.S. Department of Agriculture, Washington, D.C.

Perrins, C.M.; Overall, R. 2001. Effect of increasing numbers of deer on bird populations in Wytham Woods, central England. Forestry 74: 299-309.

Pimlott, D.H. 1954. Deer-range conditions on Anticosti island. Newfoundland Department of Mines and Resources, St. John's, Terre-Neuve. 22 p.

Pimlott, D.H. 1963. Influence of deer and moose on boreal forest vegetation in two areas of Eastern Canada. Pages 105-116 *in* Transactions of the VIth Congress of the International Union of Game Biologists. The Nature Conservancy, Bournemouth, Londres, R.-U.

Porter, W.F.; Underwood, H.B. 1999. Of elephants and blind men: Deer management in the U.S. National Parks. Ecol. Appl. 9: 3-9.

Potvin, F.; Laprise, G. 2002. Suivi de la banque de semis de sapin baumier sur l'île d'Anticosti en relation avec le broutement du cerf. Société de la faune et des parcs du Québec et Chaire de recherche industrielle CRSNG-Produits forestiers Anticosti, Québec, Québec. 24 p.

Potvin, F.; Breton, L.; Gingras, A. 1991. La population de cerfs d'Anticosti en 1988-1989. Direction de la gestion des espèces et des habitats, ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Québec, Québec. 28 p.

Potvin, F.; Courtois, R.; Bélanger, L. 1999. Short-term response of wildlife to clear-cutting in Quebec boreal forest: Multiscale effects and management implications. Rev. can. rech. for. 29: 1120-1127.

Potvin, F.; Beaupré, P.; Gingras, A.; Pothier, D. 2000. Le cerf et les sapinières de l'île d'Anticosti. Direction de la recherche sur la faune, Société de la faune et des parcs du Québec, Québec, Québec. 35 p.

Potvin, F.; Beaupré, P.; Laprise, G. 2003. The eradication of balsam fir stands by white-tailed deer on Anticosti Island, Québec: a 150-year process. Écoscience 10: 487-495.

Prévost, M. 1997. Effects of scarification on seedbed coverage and natural regeneration after a group seed-tree cutting in a black spruce (*Picea mariana*) stand. For. Ecol. Manage. 94: 219-231.

Robbins, C.T.; Mole, S.; Hagerman, A.E.; Hanley, T.A. 1987. Role of tannins in defending plants against ruminants: reduction in dry matter digestion? Ecology 68: 1606-1615.

Rooney, T.P. 2001. Deer impacts on forest ecosystems: a North American perspective. Forestry 74: 201-208.

Rooney, T.P.; Waller, D.M. 2003. Direct and indirect effects of white-tailed deer in forest ecosystems. For. Ecol. Manage. 181: 165-176.

Schmitz, O.J.; Sinclair, R.E. 1997. Rethinking the role of deer in forest ecosystem dynamics. Pages 201-223 *in* W.J. McShea, H.B. Underwood et J.H. Rappole (sous la dir. de), The science of overabundance: deer ecology and population management. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

Sharpe, S. 2002. Forest ecology, forest renewal and introduced species in Haida Gwaii. Science Council of British Columbia, Victoria, C.-B. 46 p.

Sinclair, A.R.E. 1998. Natural regulation of ecosystems in protected areas as ecological baselines. Wildl. Soc. Bull. 26: 399-409.

Stewart, A.J.A. 2001. The impact of deer on lowland woodland invertebrates: a review of the evidence and priorities for future research. Forestry 74: 259-270.

Tilghman, N.G. 1989. Impacts of white-tailed deer on forest regeneration in northwestern Pennsylvania. J. Wildl. Manage. 53: 524-532.

Vagnoni, D.B.; Garrott, R.A.; Cook, J.G.; White, P.J.; Clayton, M.K. 1996. Urinary allantoin:creatinine ratios as a dietary index for elk. J. Wildl. Manage. 60: 728-734.

Veblen, T.T. 1992. Regeneration dynamics. Pages 152-187 *in* D.C. Glenn-Lewin, R.K. Peet et T.T. Veblen (sous la dir. de), Plant succession: theory and prediction. Chapman & Hall, Londres, R.-U.

Waller, D.M.; Alverson, W.S. 1997. The white-tailed deer: a keystone herbivore. Wildl. Soc. Bull. 25: 217-226.

Westoby, M. 1974. An analysis of diet selection by large generalist herbivores. Am. Nat. 108: 290-304.

Williamson, S.J.; Hirth, D.H. 1985. An evaluation of edge use by white-tailed deer. Wildl. Soc. Bull. 13: 252-257.

Histoire naturelle et sociale de l'orignal introduit à Terre-Neuve

Brian E. McLaren

Résumé

D'une superficie de 112 000 km^2, l'île de Terre-Neuve et sa population d'orignaux *Alces alces americana* constituent une étude de cas unique de l'expansion d'une espèce introduite et de sa gestion comme gibier. Un mâle et une femelle adultes ont été introduits sur l'île en provenance de la Nouvelle-Écosse en 1878, puis quatre orignaux adultes, deux mâles et deux femelles en provenance du Nouveau-Brunswick en 1904. Bien que l'intention au départ était probablement de promouvoir le tourisme, c'est en fait dans la culture cynégétique de la province que l'espèce a pris sa vraie place. Une propagation rapide à de faibles densités caractérisa les 25 premières années de croissance de la population, alors qu'à la même époque le loup *Canis lupus* était éradiqué. Au cours des pics démographiques de 1958 et 1986 et des baisses de populations localisées et intermittentes, les orignaux introduits à Terre-Neuve ont également été à l'origine d'effets de plus en plus manifestes et durables sur les écosystèmes. Cet article examine certaines de ces conséquences comme une étude de cas sur les espèces introduites et leur importance sociale.

1. Importance sociale, économique et politique de l'orignal à Terre-Neuve

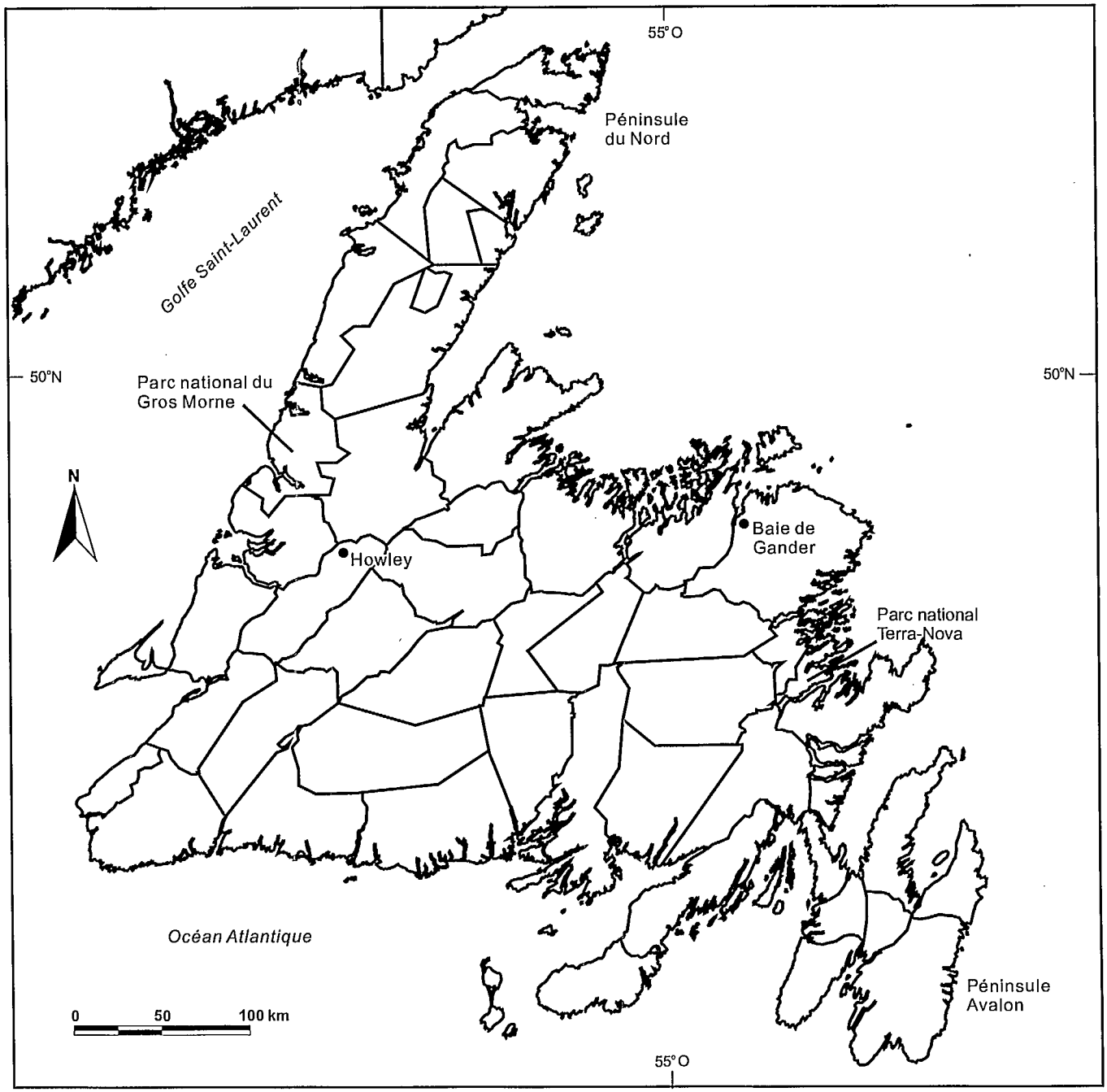
Fred W. Rowe, membre de la Chambre de l'assemblée de Terre-Neuve en 1951, a expliqué que ce qui l'avait incité à proposer d'introduire l'orignal à la baie St. Lewis, sur la côte du Labrador, c'était son sentiment du « [...] très grand besoin pour cette région d'être amplement approvisionnée en viande fraîche pendant l'hiver, [...] à l'instar [du besoin qui devait] exister à Terre-Neuve une cinquantaine d'années auparavant. En 1904, le gouvernement de l'époque avait effectivement décidé d'introduire des orignaux provenant du continent sur l'île de Terre-Neuve. En conséquence, [selon les estimations de Rowe] il y avait en 1953 entre 30 000 et 40 000 orignaux sur l'île et les résidents [de Terre-Neuve pouvaient] en chasser plus de 4 000 par année » (*Moose for Labrador*, Provincial Archives Film, 1953). Rowe avait obtenu ces chiffres de l'agent de gestion de la faune, Douglas H. Pimlott, qui occupait un nouveau poste qui consistait à « gérer les espèces de gros gibier de manière à ce qu'elles produisent chaque année un rendement maximal [à] Terre-Neuve [comme] dans toutes les régions qui importent une grande quantité de la viande » (Pimlott 1957). Pimlott (1959a) quant à lui obtenait des données chiffrées grâce à des notes d'information fournies par des chasseurs résidents. Ces derniers étaient encouragés à le faire par une émission radiophonique de Gerald S. Doyle, pour qui « avant l'étude [de Pimlott] il existait très peu d'information sur la productivité de l'orignal où que ce soit dans le monde ». Pimlott (1957) envoyait aussi des demandes par la poste, qu'il libellait ainsi : « Monsieur le chasseur de gros gibier, [V]otre aide est essentielle à la réussite de notre travail, aussi voudriez-vous avoir l'obligeance de nous prêter main-forte? » Il s'agissait là d'un des premiers cas connus de gestion de l'orignal, un élément introduit mais devenu vital pour l'écosystème social de Terre-Neuve.

Ironiquement, les introductions d'orignaux à Terre-Neuve en 1878 et en 1904 par le gouvernement de l'époque n'étaient probablement aucunement motivées par des préoccupations d'approvisionnement local en viande. À partir de 1869, avec l'adoption de l'*Act to Amend and Consolidate the Game Laws*, le gouvernement de Terre-Neuve avait déjà souligné son appui au tourisme d'exportation, en particulier à travers la pêche et la chasse sportives. À la fin des années 1800, des efforts furent déployés pour promouvoir la chasse par les non-résidents comme un moyen permettant de couvrir les coûts problématiques des nouveaux systèmes de transport. Après la construction fortement subventionnée du chemin de fer en 1881, le gouvernement a, en 1890, commencé à travailler étroitement avec la Reid Newfoundland Company, propriétaire de bateaux à vapeur et premier concessionnaire du chemin de fer transinsulaire au-delà de la presqu'île Avalon. Il s'agissait d'amener des touristes sur l'île. En 1898, le premier train de voyageurs était mis en service et, en 1917, le *Newfoundland Quarterly* a estimé avec satisfaction que 300 touristes avaient visité la côte ouest de l'île, ce qui faisait travailler 250 guides. Cette publication faisait régulièrement paraître pour la Reid Newfoundland Company des annonces qui offraient « aux touristes, aux sportifs et à ceux qui se préoccupent de leur santé, le paysage le plus grandiose de l'hémisphère occidental [...] et les meilleurs territoires de chasse au monde ».

John Nowlan de Chatham, au Nouveau-Brunswick, qui a été élevé par le neveu de John Connell, celui qui fut

chargé d'organiser le convoyage initial d'orignaux (tiré par des rênes) capturés dans la région de Miramichi jusqu'à un bateau à vapeur en partance pour Terre-Neuve, a relaté avoir entendu parler de cette capture ou chaque animal fut payé « 50 $ par tête, beaucoup d'argent à ce moment-là ». Ainsi la prime versée en récompense aux personnes qui ont facilité le transfert des animaux vers les trains et les bateaux était comparable aux droits payés pour leur chasse par les non-résidents (« à l'exclusion des officiers des navires de guerre de Sa Majesté ») ou par les « guides non domiciliés ». Les orignaux ont été introduits dans le centre de Terre-Neuve (figure 1). Un mâle et une femelle ont tout d'abord été amenés de Nouvelle-Écosse jusqu'à Gander Bay, puis deux mâles et deux femelles du Nouveau-Brunswick jusqu'à Howley, près du Grand Lac (Pimlott 1953). Ces localités offraient aux touristes des pavillons qui étaient subventionnés par le gouvernement ou des « camps d'hôtes qui ont de mieux en mieux servi les sportifs dans les années 1930 » (Smallwood 1994). Les non-résidents pouvaient ainsi chasser l'orignal, en plus du caribou indigène *Rangifer tarandus terra-novae*. La plupart des habitants de Terre-Neuve vivaient quant à eux sur la côte et n'avaient même

Figure 1
Île de Terre-Neuve, où des orignaux de la Nouvelle-Écosse ont été introduits à Gander Bay en 1878 et des orignaux du Nouveau-Brunswick à Howley en 1904. Le parc national du Gros-Morne, le parc national Terra-Nova et les limites des zones de gestion actuelles sont indiqués.



probablement jamais vu d'original. On ne dispose d'aucune information sur les orignaux pour cette période (Pimlott 1953), si bien qu'on ignore si leurs densités étaient demeurées faibles jusqu'aux années 1940 ou si jusque-là ils n'étaient tout simplement pas souvent chassés par les résidents.

Jusqu'à la fin de la période du gouvernement colonial, en 1934, on était d'avis que la chasse et la pêche sportives devaient être les principales attractions pour les visiteurs. Un conseil du gibier et des pêches intérieures chargé de la protection du gibier, probablement contre le braconnage et la chasse excessive par les résidents, a été créé en 1910. La délivrance de permis aux guides et aux chasseurs non résidents rapportait plus au gouvernement que les droits de chasse des résidents. Pendant les années de la Commission de gouvernement, imposée de 1934 à 1949, l'Empire britannique n'avait absolument pas intérêt à modifier les lois relatives à la gestion du gibier. C'est peu avant la Confédération avec le Canada, en 1949, année où la responsabilité du poisson et du gibier a été confiée au ministère des Ressources naturelles et la responsabilité du tourisme au ministère du Développement économique, supervisé personnellement par la suite par le premier ministre Joseph R. Smallwood, que les opinions sur l'importance de la chasse par les résidents ont semble-t-il changé. Pure coïncidence, la part des revenus tirés de la vente de permis de chasse et l'importance globale du tourisme sportif dans l'économie de Terre-Neuve avait diminué proportionnellement dans les années précédant la Confédération. Les accroître davantage cadrait difficilement avec l'idée que Smallwood se faisait de la croissance économique dans les premières années qui ont suivi la Confédération. En 1917, les permis de chasse rapportaient plus de 50 000 $ à un gouvernement dont le budget de fonctionnement était de 5,1 millions de dollars, ce qui représentait environ 1 % des recettes totales. En 1953, les mêmes chiffres étaient de 93 700 $, soit à peu près 0,25 % des recettes totales du gouvernement, qui étaient de 37 millions de dollars.

Les premiers efforts de gestion de l'orignal, de 1935 à 1958, furent décrits par Douglas Pimlott (1959b) qui avait fortement tiré parti de l'expérience acquise pendant ses études de doctorat à l'École de gestion de la faune de l'Université du Wisconsin, et de ses connaissances de la gestion de la faune en Fennoscandie. Des permis ont d'abord été vendus dans l'île en 1945 et, en 1953, un système de zonage était introduit pour les résidents en même temps que la possibilité de chasser les femelles tout comme les mâles (figure 2). En 1960, 16 000 permis ont été vendus et, selon les estimations, 8 000 orignaux ont été abattus, soit le double de ce que Pimlott avait estimé pour 1953 (Bergerud 1961). En 1961, l'avantage était sans conteste du côté des chasseurs résidents qui pouvaient acheter jusqu'à trois permis pour un coût qui était passé de cinq dollars à dix dollars dans certaines régions. Ce système, dans lequel les permis étaient achetés dans les bureaux de poste locaux allait permettre à plus d'un de tricher.

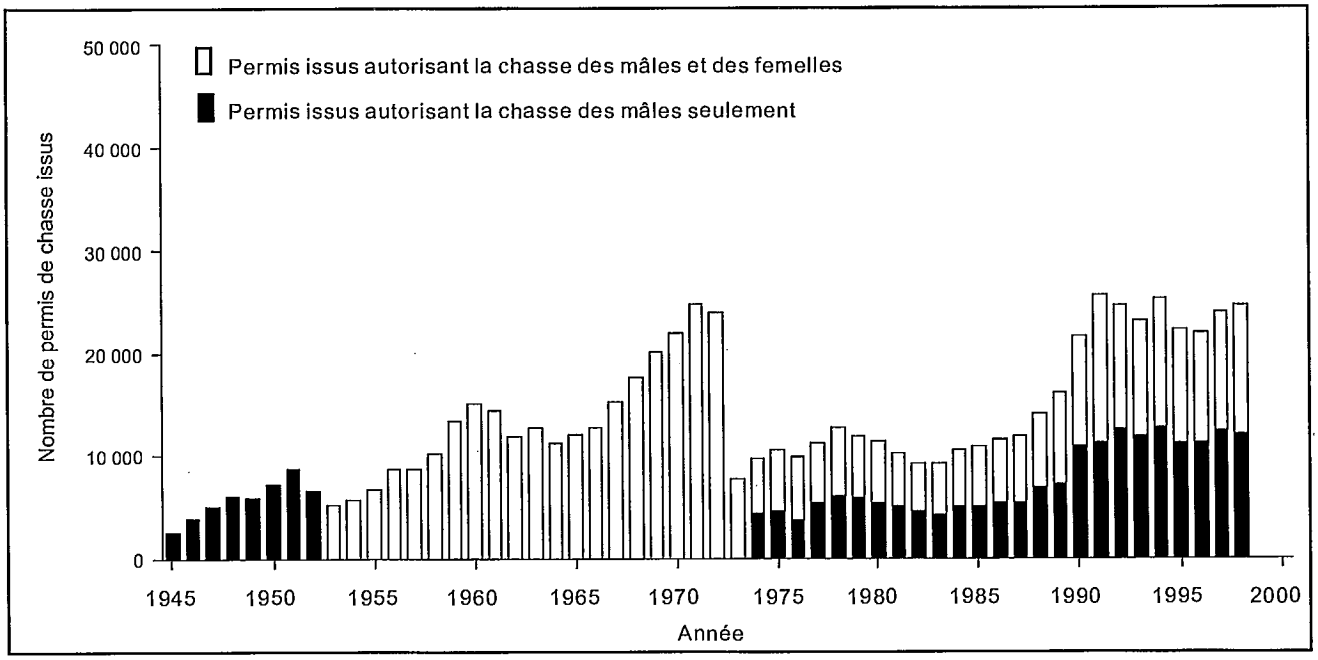
Pendant les années 1960, la gestion de l'orignal évolua beaucoup. Pimlott (1953, 1954) avait remis en cause et revu en profondeur le mandat qui lui avait été confié de favoriser les cervidés à Terre-Neuve. Il réalisait que s'ils pouvaient être une source de viande ils étaient aussi une cause de dommages aux forêts. Il a par la suite reconnu que les impacts négatifs de l'orignal sur les forêts constituaient « un problème d'intérêt économique considérable » à Terre-Neuve (Pimlott 1955, 1963). En 1961, Pimlott accepta un poste à l'Université de Toronto. Un nouveau biologiste chargé du gibier à Terre-Neuve, A. Thomas Bergerud, signala le problème soulevé par Pimlott à la communauté scientifique (Bergerud et Manuel 1968). Dans son programme de gestion Bergerud avait déjà commencé à inclure la réduction active de l'orignal dans certaines zones ayant une grande valeur pour l'industrie de la pâte à papier (Bergerud *et al.* 1968). En 1964, il mit en place un système de contingentement des permis dans certaines régions, alors que l'on commençait à se rendre compte que dans de nombreuses autres régions, la demande pour l'orignal se faisait plus grande que l'offre (Mercer et Manuel 1974).

Lorsque Thomas Bergerud a quitté la province en 1967, la gestion de l'orignal à Terre-Neuve devint encore plus complexe du fait que le ministère du Tourisme était redevenu responsable du gibier, charge confiée auparavant au ministère des Mines, de l'Agriculture et des Ressources. Le nouveau biologiste chargé du gibier par le ministère du Tourisme, W. Eugene Mercer, et le futur sous-ministre Frank Manuel, suivirent attentivement la progression des ventes de permis aux résidents et aux non-résidents. Les ventes aux non-résidents augmentèrent entre 1953 et 1969 (figure 3) avec une première baisse à partir de 1964, lorsque les droits de chasse pour les non-résidents sont passés de 35 $ à 75 $ (Mercer et Manuel 1974). Le renouveau de l'intérêt pour la gestion de l'orignal venait aussi en réponse à la diminution concomitante de ses population (et des ressources associées) entre 1960 et 1972. Cette diminution de la population d'orignaux a été attribuée non seulement à sa surabondance et à la détérioration de son habitat dans les secteurs les plus éloignés, mais aussi à la chasse excessive dont ils faisaient l'objet dans les secteurs auxquels les résidents avaient de plus en plus accès par des routes (Mercer et Manuel 1974). Cette nouvelle accessibilité constituait certes une autre raison valable de changer de gestion et, en 1973, toute l'île était gérée par quotas sectoriels (figure 1). En même temps que l'informatisation des systèmes des tirages au sort fut mise en place, la moitié moins de permis furent vendus, et environ la moitié de ces permis n'étaient valables que pour des mâles (figure 2). La chasse fut limitée à 36 ou 38 unités de gestion, dont quelques-unes fermaient par intermittence.

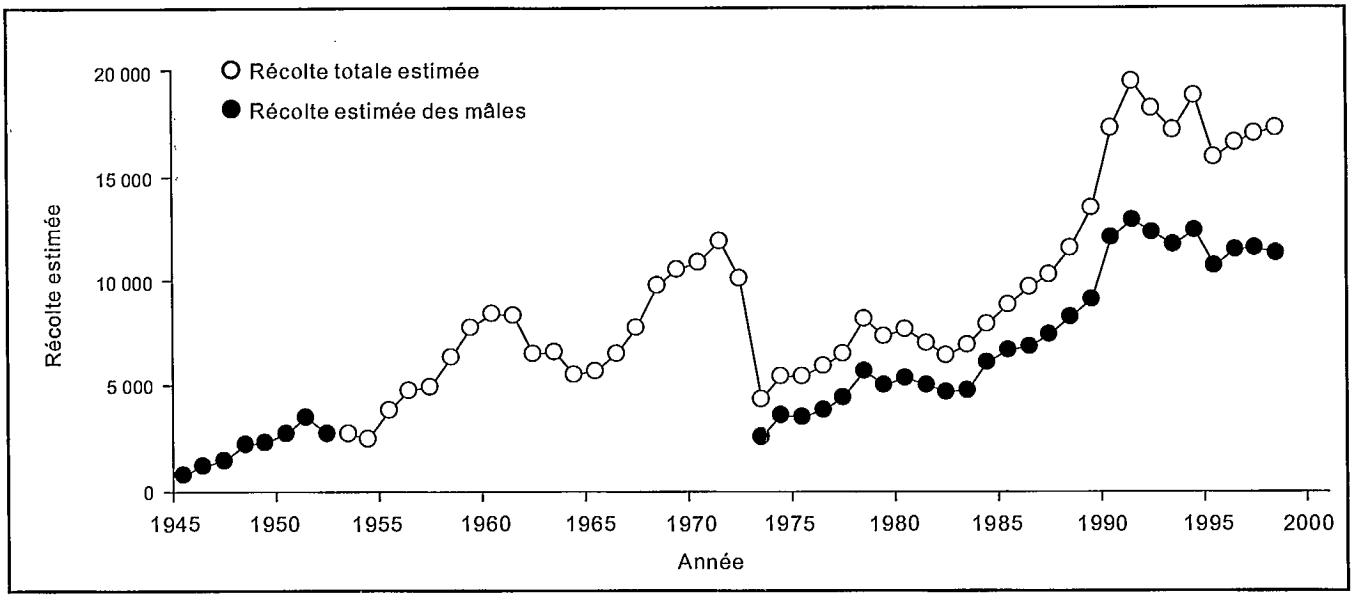
D'autres changements dans la gestion des orignaux furent influencés par l'éthique de la chasse sportive nord-américaine. Mercer et Strapp (1978) ont décrit et justifié en détail ces changements pour la période 1972-1977. Lors de la 25e North American Moose Conference and Workshop qui s'est tenue à St. John's, Ferguson *et al.* (1989) ont décrit les diverses tentatives qui furent faites pour améliorer la gestion de l'espèce. Mercer et Manuel (1974) ont mis en œuvre les derniers grands changements dans cette gestion en 1973. Il y a eu quelques ajustements dans les années 1990 lorsque, en réponse à des densités localement élevées, des « sous-secteurs » furent instaurés. On en dénombrait 67 au moment de l'apogée de cette politique. Un nombre limité de bracelets valables pour la chasse des jeunes animaux seulement ou des femelles seulement furent également

Figure 2
Tendances dans la gestion des orignaux pour l'île de Terre-Neuve, 1945-1998

a) Nombre de permis de chasse à l'orignal issus chaque année. Les permis valables pour les jeunes seulement ou les femelles seulement issus à partir de 1987 ne sont pas compris dans ces chiffres

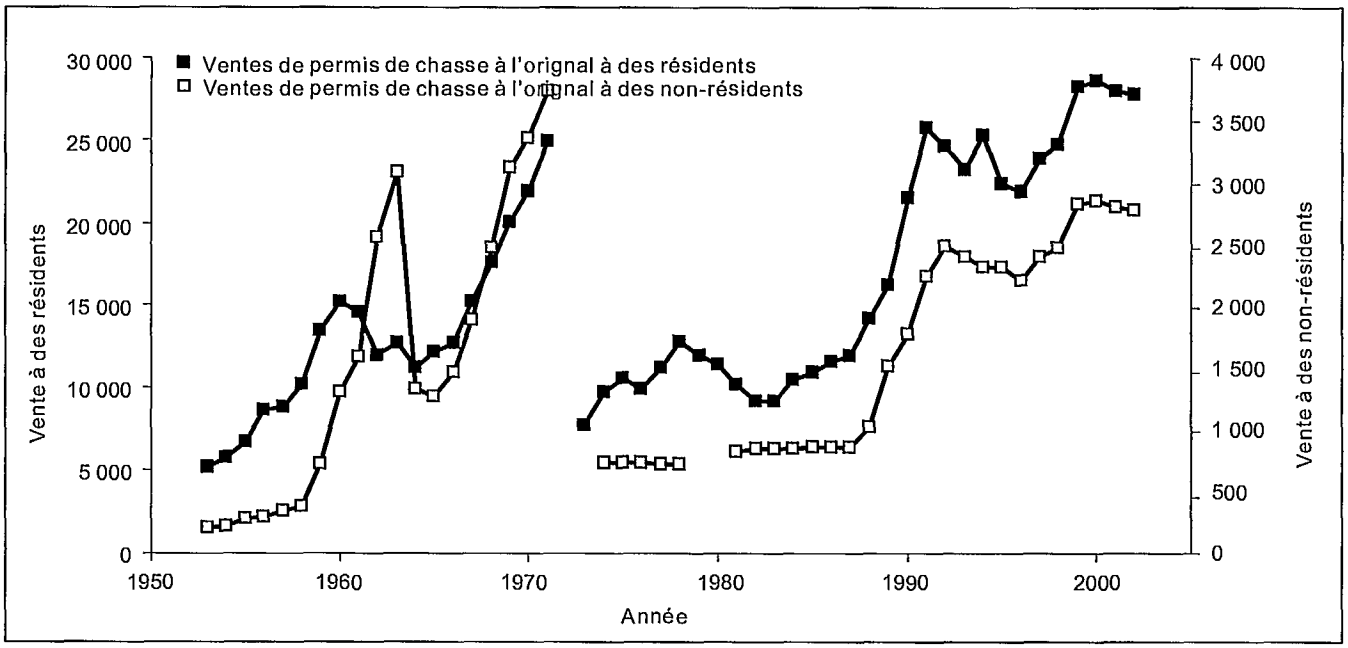


b) Nombre d'orignaux abattus d'après les déclarations des chasseurs



vendus aux résidents à cette époque. La quantité de permis délivrés s'est accrue constamment depuis (figure 2), sûrement en réponse à une augmentation des populations d'orignaux. La décision de vendre moins de permis tout au long des années 1970 et 1980 est la principale cause de cette augmentation (Mercer et McLaren 2002). La saison de chasse a de ce fait été prolongée graduellement, et commence entre septembre et décembre pour se terminer entre décembre et février. Au début des années 1990, la saison de chasse durait 15 semaines, dont deux semaines de chasse à l'arc. À côté de ces tentatives pour accroître les opportunités de chasse offertes aux résidents, y compris un meilleur accès à des zones éloignées en autorisant jusqu'à un certain point la chasse hivernale, les ventes de permis aux non-résidents ont également pu être augmentées. Cette tendance a commencé avec la nouvelle politique définie en 1987 (Government of Newfoundland 1987) pour atteindre finalement l'objectif préfixé de 10 % de ventes de permis allouées à des non-résidents (figure 3). Enfin, un plus grand intérêt pour les pourvoiries et des protestations du public

Figure 3
Vente de permis de chasse à l'orignal aux résidents (carrés noirs) et aux non-résidents (carrés blancs) de 1953 à 2002 (tiré de Mercer et Manuel 1974; Government of Newfoundland 1987)



contribuèrent à abolir toute chasse hivernale. La gestion par sous-secteur a presque entièrement disparu des nouvelles lignes directrices sur la chasse.

Récemment, les guides et les pourvoyeurs de la province ont reçu des incitations financières pour faciliter la construction ou la rénovation de pavillons de chasse dans le cadre d'ententes fédérales-provinciales visant à encourager l'emploi et les infrastructures pour les pêcheurs, les travailleurs des usines et les travailleurs des chalutiers touchés par le moratoire sur la pêche. Ces programmes comprenaient la Stratégie pour le poisson de fond de l'Atlantique, une initiative quinquennale de 1,9 milliard de dollars annoncée en 1994, et l'Agence de promotion économique du Canada atlantique, créée en 1987, y compris un Fonds pour le développement des entreprises. Les pourvoyeurs sont regroupés en une organisation sociopolitique forte, la Newfoundland and Labrador Outfitters Association. En 2002, 27 820 permis de chasse à l'orignal ont été mis en vente pour les résidents de l'île de Terre-Neuve, dont 10 % ont été cédés aux pourvoyeurs pour les chasseurs non résidents. Les droits pour les non-résidents sont désormais de 335 $, tandis que ceux des résidents sont de 40 $.

Étrangement, la complexité politique de la gestion de l'orignal ne cesse de s'accroître alors que les revenus que le gouvernement tire de la chasse continuent à diminuer en importance. On ne connaît pas bien les raisons de ce paradoxe, mais elles ont probablement trait à la grande importance que les résidents de Terre-Neuve-et-Labrador accordent aux activités traditionnelles et de plein air. En 1997, le ministre responsable du Développement et du Renouvellement rural, Beaton Tulk, qui plus tard est devenu premier ministre, a créé et dirigé une commission dont le but était d'organiser une consultation publique sur l'utilisation des ressources de plein air. Tulk avait recommandé dans son rapport que les pavillons de chasse entourés de zones d'exclusivité, où la construction d'autres camps ou le développement de zone de chalets forestiers étaient proscrites, continuent d'autoriser la chasse, la pêche et d'autres activités à l'intérieur de leurs zones. En réponse aux préoccupations soulevées par les résidents au cours de ces consultations, il fut recommandé que le gouvernement réexamine sa politique en matière de pourvoiries, afin d'aboutir à un processus plus transparent d'approbation des pavillons de chasse et de pêche (Government of Newfoundland and Labrador 1999). En 1997, le même ministre a recommandé que la Division de la faune et de la pêche intérieure du gouvernement de Terre-Neuve-et-Labrador trouve des « poches » d'orignaux grâce à des inventaires aériens, à l'intérieur desquelles des camps de chasse temporaires pour les non-résidents pourraient être construits. Jusque-là, aucun rapport sur ces négociations et recommandations n'a été rendu public.

La chasse à Terre-Neuve (il y a plus de 80 000 chasseurs inscrits dans la province) est surtout pratiquée par les résidents, mais les pourvoyeurs qui répondent aux besoins des non-résidents demeurent ceux qui rapportent au gouvernement la portion la plus élevée des revenus tirés de la vente de permis de chasse et de pêche, soit au total 4,3 millions de dollars en 2002. Le gouvernement et la Newfoundland and Labrador Outfitters Association estiment tous les deux à 40 millions de dollars la contribution des chasseurs non résidents à l'économie. Ils continuent d'être attirés à Terre-Neuve par la possibilité de chasser en même temps l'orignal, le caribou et l'ours noir *Ursus americana*, ce qui rend la chasse à l'orignal difficile à séparer économiquement des autres types de chasse. La chasse à l'orignal représente 16 % d'une industrie touristique estimée

à 250 millions de dollars, mais moins de 1 % de l'activité économique totale de la province. Fait digne d'intérêt, les redevances que le gouvernement perçoit de la vente des permis de chasse et de pêche sont aujourd'hui équivalentes à la totalité des droits et redevances perçus de l'exploitation forestière et des taxes sur la gestion des terres, essentiellement parce que la propriété forestière fonctionne selon un régime foncier basé sur des taxes foncières. Mais ces ventes représentent moins de 0,2 % des revenus provinciaux et 0,1 % seulement de tous les revenus du gouvernement, qui s'élèvent actuellement à environ 4 milliards de dollars, paiements de transfert du fédéral y compris. Enfin, on observe aussi une reconnaissance de plus en plus grande de la valeur de l'orignal comme ressource pour promouvoir un tourisme « non consommateur », d'autant plus que l'intérêt suscité par la chasse chez les résidents diminue avec la tendance nationale à l'urbanisation.

2. Folklore, connaissances écologiques locales et statut social entourant l'orignal

Après l'introduction de l'orignal sur Terre-Neuve, et pendant toute la période où il a été possible d'apporter des changements à la gestion de cette espèce, les gens ont réagi aux modifications qu'ils commençaient à percevoir dans leurs écosystèmes en élaborant des légendes et se construisant des opinions à propos de cette espèce. Un riche folklore s'est développé autour de l'orignal, inspiré en partie d'histoires vraies et d'histoires inventées. Situation unique dans la plus grande partie de l'Amérique du Nord, l'arrivée de l'orignal sur Terre-Neuve il y a moins d'un siècle signifie que cet animal a eu peu d'influence sur les œuvres d'art, les emblèmes, les insignes ou sur les légendes indigènes. Les références suivantes au folklore ou au statut social de l'orignal peuvent donc être davantage interprétées comme ayant trait à de la culture populaire.

Comme d'autres musiciens ailleurs dans le monde l'ont fait, ceux de Glovertown Buddy Wasisname et The Other Fellers ont popularisé une chanson qui illustre et glorifie le camp de chasse avec le refrain « Got to Get Me Moose, B'y » (*Greatest Misses*, Third Wave Productions, 2000). Cette chanson évoque le temps et l'argent que les gens de Terre-Neuve-et-Labrador consacrent à la chasse à l'orignal. Ces coûts qui aujourd'hui comprennent les déplacements en véhicules utilitaires et en véhicule tout-terrain, font en général que les dépenses consacrées à la chasse à l'élan dépassent de loin les 43 $ que coûte le permis de chasse des résidents. Le coût de cette « chasse sportive » dépasse de beaucoup le prix d'une quantité équivalente de viande achetée (p. ex. de bœuf).

Les représentations construites à partir des connaissances acquises par la chasse ou l'observation de l'orignal constituent un riche savoir écologique sur le comportement de cet animal. Les connaissances écologiques locales portent sur les aires de mise bas, les aires d'accouplement et les zones de refuge hivernal, toutes difficiles à traduire par des chiffres ou des termes scientifiques, probablement en raison de la grande diversité des conditions naturelles, de leur variation géographique (Bubenik 1998), de l'évolution des paysages (McLaren *et al.* 2000a; Welch *et al.* 2000), et du fait qu'elles représentent des comportements atypiques de l'orignal (Bubenik 1998; Testa *et al.* 2000). En fait, seules deux revues scientifiques ont été publiées sur le comportement de l'orignal à Terre-Neuve (Dodds 1958, 1959). Elles datent de l'époque où leur auteur était biologiste de la faune à Cormack et travaillait étroitement avec l'agent de protection de la faune Robert Folker. Les connaissances écologiques locales font souvent référence à l'orignal « noir » et à l'orignal « blond », le plus souvent pour comparer la qualité de la viande (la noire est supérieure). Cette connaissance est un exemple d'observation astucieuse de l'orignal, dont la couleur du poil diffère en fonction de l'âge et de l'alimentation, et est plus pâle chez les orignaux âgés qui se nourrissent dans des habitats moins riches.

L'orignal continue à retenir l'attention des médias et des politiques à Terre-Neuve. La fréquence des collisions avec ces animaux, surtout sur la route transcanadienne – quelque 600 accidents de la route qui font environ deux victimes chaque année – donne lieu à beaucoup de commentaires. L'examen par des professionnels des cas de collisions véhicules-orignaux préoccupe les scientifiques (Oosenbrug *et al.* 1986, 1991; Joyce et Mahoney 2001) et les politiques (Government of Newfoundland and Labrador 1997) depuis un certain temps déjà. Les dommages causés par l'orignal aux cultures, aux arbres fruitiers et d'ornementation et aux arbustes préoccupent l'industrie (Government of Newfoundland and Labrador 2002). Le gouvernement fait des efforts pour encourager la population à se nourrir sainement et le gibier, dont l'orignal, font partie d'un régime équilibré faible en cholestérol (Government of Newfoundland 1986).

3. Augmentation de la population, modifications de l'habitat et effets écosystémiques

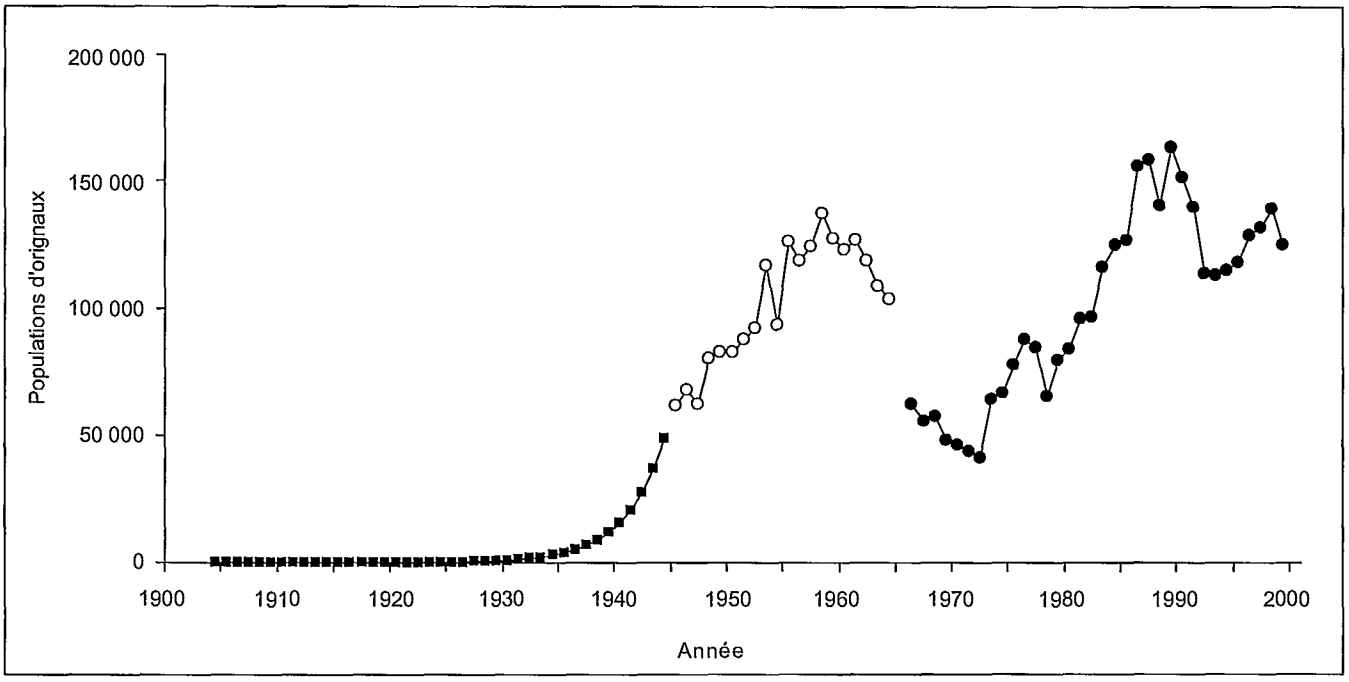
Pimlott (1953) considérait la question de la réussite ou de l'échec de la première introduction en 1878 d'orignaux de la Nouvelle-Écosse comme non résolue. Plusieurs observations d'orignaux à partir de 1913 à Gander Bay (lieu de la première introduction) de même que l'absence d'observations entre Gander Bay et Howley (lieu de la seconde introduction en 1904), permettent de croire que la première introduction a réussi. Pimlott (1953) a ajouté toutefois que la « propagation de ces [premiers] orignaux n'a pas eu les résultats dynamiques de la seconde introduction », et que « les incendies de forêt à grande échelle qui ont balayé la côte est de l'île dans les deux ou trois décennies qui ont suivi... [l'introduction] ont peut-être été un facteur ». Pimlott (1953) offre plus de précisions sur la répartition initiale des orignaux et sur leur propagation rapide sur Terre-Neuve après 1904. Des informations génétiques obtenues pendant la dernière décennie (Broders *et al.* 1999) étayent les informations de Pimlott (1953) sur les taux relatifs de propagation des deux introductions. La plus grande distance génétique entre un échantillon d'orignaux de Terre-Neuve et un échantillon de Nouvelle-

Écosse qu'entre un échantillon de Terre-Neuve et un échantillon du Nouveau-Brunswick (la source de la deuxième introduction) permet de douter de la réussite de la première introduction. Les travaux de Broders *et al.* (1999) indiquent aussi que du fait que les introductions subséquentes de l'orignal dans la presqu'île Avalon et la péninsule Northern aient été accompagnées de perte génétique (figure 1) suggère que la propagation dans ces secteurs se soit effectivement faite plus tard.

La période de gestion à partir de 1935 et en particulier de 1945 a été décrite ci-dessus avec des références à Pimlott (1959b), Bergerud (1961) et Mercer et Manuel (1974). En se servant de cette information et des données fournies par des chasseurs, Mercer et McLaren (2002) ont publié la plus récente reconstitution démographique de l'orignal à Terre-Neuve (figure 4). De 1953 à 1956, le taux d'accroissement (r) a été estimé pour le centre de Terre-Neuve à $r = 0{,}33$ à partir d'observations de jeunes orignaux lors des inventaires effectués au milieu de l'hiver (Pimlott 1959a). Keith (1983) a calculé pour l'orignal un taux d'accroissement intrinsèque moyen de $r = 0{,}23$ pour l'Amérique du Nord dans les situations d'approvisionnement alimentaire illimité et de prédation et de chasse minimales. Pimlott (1959a) a calculé un taux qui se rapproche du r potentiel pour l'orignal parce qu'il travaillait à une époque où le nombre d'orignaux et leurs aires de répartition continuaient de s'accroître. Mercer et McLaren (2002) ont décrit des situations régionales, où les populations d'orignaux ont atteint un nombre record et sont restées à la capacité de charge de l'habitat, par exemple dans les parcs nationaux, où la chasse est interdite, et dans les secteurs peu boisés de Terre-Neuve qui sont aussi moins accessibles aux chasseurs. Là, les augmentations ou diminutions moyennes observées depuis les années 1970 (figure 4) ailleurs sur l'île ne se retrouvent pas. Les données sur le recrutement de la population fournies par les chasseurs suggèrent que, dans ces secteurs, la densité des orignaux dépasse la capacité de charge de l'habitat.

Pimlott (1953, 1955) et Dodds (1960) nous ont offert les premières descriptions de l'habitat de l'orignal et de ses habitudes alimentaires à Terre-Neuve. Ces observations ont aussi été effectuées dans une aire de répartition relativement inexploitée. Pimlott (1963) et Bergerud et Manuel (1968) ont plus tard décrit les liens entre les aires de répartition, en évoquant pour la première fois la qualité de l'habitat et leurs préoccupations à cet égard. Cependant, c'est seulement après avoir constaté une diminution générale de la population à la fin des années 1960 qu'ils ont affirmé sans conteste que les orignaux dépassaient la capacité de charge dans certains secteurs de Terre-Neuve. Mercer et Manuel (1974), Albright et Keith (1987) et Ferguson *et al.* (1989) ont commentés la détérioration de l'aire de répartition de certains secteurs de Terre-Neuve. Définissant la capacité de charge comme la densité maximale pouvant être supportée à l'équilibre, dans un environnement stable et en l'absence de décalages temporels, Mercer et McLaren (2002) ont extrapolé des observations sur le recrutement annuel pour tenter de définir la capacité de charge en général. Leur estimation pour les

Figure 4
Tendances démographiques de l'orignal sur l'île de Terre-Neuve. Pour la période 1904-1944 (carrés noirs), l'observation de l'accroissement observé par Pimlott (1959a) durant les années 1953 à 1956 est appliquée à une fonction exponentielle; pour la période 1945-1965 (cercles blancs), moyenne d'orignaux abattus annuellement par les chasseurs; pour la période 1966-1999 (cercles pleins), moyenne d'orignaux observés par les chasseurs annuellement. Les axes des trois séries chronologiques sont normalisés en utilisant la somme des estimations de la taille des populations pour toutes les unités de gestion qui ont fait l'objet d'un inventaire en 1986-1988 et en 1996-1998, périodes au cours desquelles des inventaires ont été faits dans la plus grande partie de l'île.



forêts boréales de Terre-Neuve était de 6 à 9 orignaux/km^2, calculée sur la base des 1,6 à 2,2 orignaux observés par les chasseurs par jour de chasse et d'un minimum de 20 jeunes observés pour 100 femelles adultes.

Depuis la fin des années 1980, les colliers radios émetteurs fixés aux orignaux ont fourni de plus amples données sur leur répartition sur Terre-Neuve. Pour la première fois des données étaient disponibles pour confirmer des associations avec certains habitats – par exemple, que l'orignal du centre de Terre-Neuve préfère certains types de forêt ou que son habitat hivernal a certaines caractéristiques clés, comme des pentes orientées au sud plus chaudes que le milieu environnant et où l'épaisseur de la neige est moins une contrainte (McLaren *et al.* 2000a). Grâce à ce type de données et à une connaissance accrue de l'alimentation de l'orignal et de l'appétibilité des plantes, les mesures de la capacité de charge calculées simplement en fonction du nombre total de brindilles disponibles (p. ex. Parker et Morton 1978) pourraient désormais être considérées comme des surestimations (Mercer et McLaren 2002). Dans les secteurs où la densité s'approche de la capacité de charge, comme dans le parc national du Gros-Morne (figure 1), on a observé les orignaux munis d'un collier grimper à de hautes altitudes quand l'habitat devenait disponible à la fonte des neiges au printemps. Les différences de survie dans ce genre de situations extrêmes sont devenues mesurables, de 56 % dans un habitat pauvre à 72 % dans un habitat plus riche, où la prédation par l'ours noir représentait une cause de mortalité importante et constante chez les faons dans tout le parc (McLaren *et al.* 2000b). Ce genre d'observations renforce l'idée que la détérioration de l'habitat affecte la condition (Ferguson *et al.* 1989) et la densité (Mercer et McLaren 2002) des orignaux et que, contrairement à ce que l'on prétend, elles n'ont pas été régulées par des décisions administratives (Ferguson et Messier 1996).

Aujourd'hui, les gestionnaires de l'orignal à Terre-Neuve fixent une cible de 2 orignaux/km^2 de zone boisée. Lorsque l'on souhaite avoir une population stable, les gestionnaires essaient de faire en sorte que les pertes dues au braconnage, à la maladie et à la chasse soient compensées par le recrutement printanier. La gestion repose en partie sur l'estimation de la structure d'âge et de taille de la population à partir des tableaux de chasse et de l'effort déployé par les chasseurs (Fryxell *et al.* 1988; Ferguson et Messier 1996). Les tentatives pour reconstruire la taille des populations de cette façon peuvent donner lieu à des arguments circulaires (Mercer et McLaren 2002). L'imprécision et l'inexactitude de l'information font que les gestionnaires n'ajustent pas leurs objectifs en fonction de la qualité de l'habitat ou de condition corporelle des orignaux et, peut-être de manière plus préoccupante, d'impératifs de conservation de la biodiversité.

Les orignaux à Terre-Neuve doivent être compris dans leur contexte d'espèce introduite. Avant les introductions qui ont été documentées et programmées, Terre-Neuve comptait probablement 15 espèces mammifères indigènes, y compris une sous-espèce de loups (*Canis lupus beothucus*) à présent disparue. Aujourd'hui, au moins 15 espèces de mammifères ont été introduites intentionnellement ou non intentionnellement dans cet écosystème, multipliant environ par trois le nombre de mammifères herbivores. La recherche pour décrire les effets de l'orignal sur l'écosystème a commencé par l'observation des changements dans des parcelles clôturées (Thompson *et al.* 1992). Thompson et Curran (1993) ont introduit de la théorie écologique dans leurs travaux lorsqu'ils ont réexaminé les sites d'abord étudiés par Bergerud et Manuel (1968) pour comparer la productivité des sites et la densité des arbres endommagés par les herbivores 27 ans plus tard. Les travaux effectués plus tard en collaboration avec des sociétés papetières, le Service des forêts de Terre-Neuve, la Division de la faune du ministère du Tourisme, de la Culture et de la Jeunesse, le gouvernement de Terre-Neuve-et-Labrador et le Service canadien des forêts (Thompson *et al.* 1989; McLaren *et al.* 2000b) furent motivés par le souhait de trouver une solution aux préoccupations de l'industrie forestière face aux dommages infligés au sapin baumier *Abies balsamea* après éclaircie. À présent que les populations d'orignaux sont légèrement inférieures à ce qu'elles étaient pendant les années record de 1980 (figure 4), ces questions sont en général reléguées au second plan.

De nos jours la raison – importante – généralement avancée par Parcs Canada pour étudier des changements que l'orignal occasionne à l'habitat est celle du maintien de l'intégrité écologique. Connor *et al.* (2000) ont décrit les modifications subies par les communautés végétales dans le parc national du Gros-Morne qui pourraient être interprétées comme des effets écosystémiques causés par les herbivores. Ces modifications ont été observées dans des transects établis avant que l'orignal ait atteint de fortes densités en 1977, et leur évolution a été vérifiée en 1996, après que la fermeture de la chasse eut entraîné une augmentation exponentielle de la densité apparente des orignaux. Des recherches dans le parc national Terra-Nova (figure 1) montrent que les herbivores introduits occasionnent, dans la régénération de la végétation naturelle et le fonctionnement de l'écosystème, des changements qui ne se limitent pas aux impacts directs de l'orignal (McLaren *et al.* 2003). La « fusion invasive » résulte du cumul des effets du lièvre d'Amérique *Lepus americanus*, de l'écureuil roux *Tamiasciurus hudsonicus* et de plusieurs gastéropodes introduits aboutissant à un processus d'élimination des plantes en germination dans les parties perturbées de la forêt. Thompson et Mallik (1989) ont suggéré que l'abroutissement par l'orignal, combiné aux impacts indirects de la végétation concurrente, dans leur cas le kalmia à feuilles étroites *Kalmia angustifolia* (et souvent, à l'échelle locale, des graminées), pouvait à terme considérablement modifier le couvert forestier.

La structure, la succession et la composition des communautés forestières naturelles continuent d'être altérées, dans certains cas à un point tel que leur capacité de produire des orignaux est devenue marginale (Mercer et McLaren 2002) ou que des espèces vulnérables, comme les lichens épiphytes ou les plantes rares soient affectées (McLaren *et al.* 2003). Il reste encore beaucoup de choses à clarifier dans la gestion de l'orignal au sein de la culture insulaire et de l'écosystème de Terre-Neuve-et-Labrador. Animal apprécié, à valeur commerciale, l'orignal, comme espèce introduite et dominante, est aussi à l'origine de nouveaux problèmes de conservation.

Remerciements

La préparation de cet article n'a été possible qu'après de nombreuses discussions stimulantes avec W.E. Mercer, surtout au sujet de l'histoire de la gestion de l'orignal à Terre-Neuve. L'auteur tient également à remercier la Bibliothèque législative et les archives provinciales pour leur aide ainsi que le Groupe de recherche sur les espèces introduites pour leur soutien financier.

Documents cités

Albright, C.A.; Keith, L.B. 1987. Population dynamics of moose, *Alces alces*, on the south-coast barrens of Newfoundland. Can. Field-Nat.10: 373-387.

Bergerud, A.T. 1961. Ten years of wildlife research in Newfoundland. Proc. Fed. Prov. Wildl. Conf. 25: 17-38.

Bergerud, A.T.; Manuel, F. 1968. Moose damage to balsam fir white birch forests in central Newfoundland. J. Wildl. Manage. 32: 729-746.

Bergerud, A.T.; Manuel, F.; Whalen, H. 1968. The harvest reduction of a moose population in Newfoundland. J. Wildl. Manage. 32: 722-728.

Broders, H.G.; Mahoney, S.P.; Montevecchi, W.A.; Davidson, W.S. 1999. Population genetic structure and the effect of founder events on the genetic variability of moose, *Alces alces*, in Canada. Mol. Ecol. 8: 1309-1315.

Bubenik, A.B. 1998. Behavior. Pages 173-245 *in* A.W. Franzmann et C.C. Schwartz (sous la dir. de), Ecology and management of the North American moose. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

Connor, K.J.; Ballard, W.B.; Dilworth, T.; Mahoney, S.; Anions, D. 2000. Changes in structure of a boreal forest community following intense herbivory by moose. Alces 36: 111-132.

Dodds, D.G. 1958. Observations of pre-rutting behavior in Newfoundland moose. J. Mammal. 39: 412-416.

Dodds, D.G. 1959. Feeding and growth of a captive moose calf. J. Wildl. Manage. 23: 231-232.

Dodds, D.G. 1960. Food competition and range relationships of moose and snowshoe hare in Newfoundland. J. Wildl. Manage. 24: 522-560.

Ferguson, S.H.; Messier, F. 1996. Can human predation of moose cause population cycles? Alces 32: 149-161.

Ferguson, S.H.; Mercer, W.E.; Oosenbrug, S.M. 1989. The relationship between hunter accessibility and moose condition in Newfoundland. Alces 25: 36-47.

Fryxell, J.M.; Mercer, W.E.; Gellately, R B. 1988. Population dynamics of Newfoundland moose using cohort analysis. J. Wildl. Manage. 52: 14-21.

Government of Newfoundland. 1986. Provincial hunting guide. Department of Tourism, Culture and Youth, St. John's, Terre-Neuve.

Government of Newfoundland. 1987. Discussion paper on commercial hunting and fishing camps in the province of Newfoundland. Queen's Printer, St. John's, Terre-Neuve.

Government of Newfoundland and Labrador. 1999. Protecting the legacy: Report of the Committee on the Use of Outdoor Resources. Vol. 2. Committee recommendations. Department of Forest Resources and Agrifoods, St. John's, Terre-Neuve. Disponible à l'adresse http://www.gov.nf.ca/releases/1999/drr/ out-vol2.htm.

Government of Newfoundland and Labrador. 2002. Moose exclusion with ElectroBraid™ fence, 2000-2001. Newfoundland Crop Insurance Agency, Department of Forest Resources and Agrifoods, St. John's, Terre-Neuve. Disponible à l'adresse http://www.electrobraid.com/ wildlife/reports/WicksReport2.html.

Joyce, T.L.; Mahoney, S.P. 2001. Spatial and temporal distributions of moose-vehicle collisions in Newfoundland. Wildl. Soc. Bull. 29: 281-291.

Keith, L.B. 1983. Population dynamics of wolves. Pages 66-77 *in* L.N. Carbyn (sous la dir. de), Les loups au Canada et en Alberta : état des populations, biologie et gestion. Série de rapports n° 45, Service canadien de la faune, Ottawa, Ontario.

McLaren, B.E.; Mahoney, S.P.; Porter, T.S.; Oosenbrug, S.M. 2000a. Spatial and temporal patterns of use by moose of pre-commercially thinned, naturally-regenerating stands of balsam fir in central Newfoundland. For. Ecol. Manage. 133: 179-196.

McLaren, B.E.; McCarthy, C.; Mahoney, S.P. 2000b. Extreme moose demographics in Gros Morne National Park, Newfoundland. Alces 36: 217-232.

McLaren, B.E.; Roberts, B.A.; Djan-Chekar, N. 2003. Effects of overabundant moose on the Newfoundland landscape. Alces 39 (sous presse).

Mercer, W.E.; Manuel, F. 1974. Some aspects of moose management in Newfoundland. Nat. Can. 101: 657-671.

Mercer, W.E; McLaren, B.E. 2002. Evidence of carrying capacity effects in Newfoundland moose. Alces 38: 123-141.

Mercer, W.E.; Strapp, M. 1978. Moose management in Newfoundland, 1972-1977. Alces 14: 227-246.

Oosenbrug, S.M.; McNeily, R.W.; Mercer, W.E.; Folinsbee, J.F. 1986. Some aspects of moose-vehicle collisions in eastern Newfoundland, 1973-85. Alces 22: 377-394.

Oosenbrug, S.M.; Mercer, W.E.; Ferguson, S.H. 1991. Moose-vehicle collisions in Newfoundland: management considerations for the 1990s. Alces 27: 220-225.

Parker, G.R.; Morton, L.D. 1978. The estimation of winter forage and its use by moose on clearcuts in northcentral Newfoundland. J. Range Manage. 31: 300-304.

Pimlott, D.H. 1953. Newfoundland moose. Trans. N. Am. Wildl. Conf. 18: 563-581.

Pimlott, D.H. 1954. Should white-tailed deer be introduced into Newfoundland? Trans. Fed. Prov. Wildl. Conf. 18: 6-26.

Pimlott, D.H. 1955. Moose and the Newfoundland forests. A report to the Newfoundland Royal Commission on Forestry. Newfoundland Department of Mines and Resources, St. John's, Terre-Neuve. 26 p.

Pimlott, D.H. 1957. Moose reproduction study. Rapport préliminaire (inédit). Wildlife Division, Department of Natural Resources, Government of Newfoundland and Labrador, St. John's, Terre-Neuve.

Pimlott, D.H. 1959a. Reproduction and productivity of Newfoundland moose. J. Wildl. Manage. 23: 381-401.

Pimlott, D.H. 1959b. Moose harvests in Newfoundland and Fennoscandian countries. Trans. N. Am. Wildl. Conf. 24: 424-448.

Pimlott, D.H. 1963. Influence of deer and moose on boreal forest vegetation in two areas of Eastern Canada. Trans. Int. Union Game Biol. Congr. 6: 105-116.

Smallwood, J.R. 1994. Encyclopaedia of Newfoundland and Labrador. Vol. 5 (Tourism). ISER Publications, Memorial University, St. John's, Terre-Neuve. 706 p.

Testa, J.W.; Becker, E.F.; Lee, G.R. 2000. Movements of female moose in relation to birth and death of calves. Alces 36: 155-162.

Thompson, I.D.; Curran, W.J. 1993. A re-examination of moose damage to balsam fir — white birch forests in central Newfoundland: 27 years later. Rev. can. rech. for. 23: 1388-1395.

Thompson, I.D.; Mallik, A.U. 1989. Moose browsing and allelopathic effects of *Kalmia angustifolia* on balsam fir regeneration in central Newfoundland. Rev. can. rech. for. 19: 524-526.

Thompson, I.D.; McQueen, R.E.; Reichardt, P.B.; Trenholm, D.G.; Curran, W.J. 1989. Factors influencing choice of balsam fir twigs from thinned and unthinned stands by moose. Oecologia 81: 506-509.

Thompson, I.D.; Curran, W.J.; Hancock, J.A.; Butler, C.E. 1992. Influence of moose browsing on successional forest growth on black spruce sites in Newfoundland. For. Ecol. Manage. 47: 29-37.

Welch, I.D.; Rodgers, A.T.; McKinley, R.S. 2000. Timber harvest and calving site fidelity of moose in northwestern Ontario. Alces 36: 93-103.

Vu d'Alaska : les populations de cerfs en présence de loups

Matthew D. Kirchhoff et David K. Person

Résumé

Nous examinons l'influence du loup *Canis lupus* sur les populations de cerfs à queue noire de Sitka *Odocoileus hemionus sitkensis* dans le sud-est de l'Alaska et tentons de prédire les effets qu'aurait l'introduction de loups sur les populations de cerfs de Haïda Gwaii et leurs habitats. En général, le nombre de cerfs dans les îles sans loups est à peu près de 40 % plus élevé que dans celles où les loups sont présents. La variabilité est grande cependant, le nombre de cerfs étant plus faible sur les îles où les loups et les ours noirs *Ursus americanus* sont abondants. Partout où le cerf est abondant dans le sud-est de l'Alaska, la biomasse et l'architecture des plantes du sous-bois sont visiblement affectées, comme sur Haïda Gwaii.

En 1960, quatre loups ont été relâchés sur l'île Coronation (78 km²) – une île où le cerf était abondant, mais les prédateurs indigènes absents. En cinq ans, le nombre de loups est passé à 12 et les populations de cerfs se sont effondrées. Lorsque les loups ont disparu, les populations de cerfs ont rapidement retrouvé leur niveau antérieur à l'introduction des loups. Cette expérience a confirmé la rapidité avec laquelle les loups peuvent réduire une population de cerfs et montre qu'une région géographique relativement grande est nécessaire pour qu'une relation stable s'établisse entre les loups et les cerfs.

Enfin, nous avons modélisé la réponse probable des cerfs à une introduction hypothétique de loups sur Haïda Gwaii, ceci sur un intervalle de temps de 100 ans. Le modèle prédit que les cerfs déclineront d'abord rapidement passant de 113 000 à 75 000 cerfs au cours des 12 ans qui suivent l'introduction des loups. Les populations de loups atteindraient un maximum 10 ans après leur introduction et déclineraient ensuite avant de se stabiliser autour de 550 individus. La végétation, soumise à une pression d'abroutissement moins intense, récupèrerait progressivement, avec K (la capacité de charge) augmentant d'environ 1% par an. Les cerfs, du fait d'un accès à une nourriture de meilleure qualité, verraient leur reproduction s'améliorer. Leur population se rétablirait, produisant plus de jeunes que le nombre de pertes dues à la prédation, et se stabiliserait autour de 85-90 mille cerfs.

Ce travail suggère, sur la base de ce qui a été observé en Alaska, qu'il est théoriquement possible d'amener les cerfs, les loups, et la végétation indigène à un meilleur équilibre dans les forêts tempérées humides primaires telles que celles qui poussent sur Haïda Gwaii. Cependant, il est aussi prédit que les populations de cerfs demeureront à un niveau suffisant pour leur permettre d'exercer un effet sur la végétation, en particulier sur les espèces les plus appréciées. Il faudra en outre s'attendre à des dommages collatéraux sur d'autres éléments de la faune si les loups devaient être introduits.

1. Introduction

Dans le sud-est de l'Alaska, comme sur Haïda Gwaii (îles de la Reine-Charlotte, Colombie-Britannique), le cerf à queue noire de Sitka *Odocoileus hemionus sitkensis* est abondant et répandu, et exerce une influence directe ou indirecte sur de nombreuses plantes et de nombreux autres animaux de l'écosystème (Hanley 1993). Deux différences importantes distinguent les écosystèmes naturels de Haïda Gwaii et ceux du sud-est de l'Alaska : 1) le cerf est indigène dans les îles du sud-est de l'Alaska; et 2) le cerf coexiste avec de grands mammifères prédateurs, notamment le loup *Canis lupus*, le grizzli *Ursus arctos* et l'ours noir *Ursus americanus*. Comprendre l'influence de ces assemblages de prédateurs sur les populations de cerfs dans le sud-est de l'Alaska ainsi que la réponse subséquente de la végétation peut éclairer la discussion sur les différents moyens à utiliser pour réduire le nombre de cerfs sur Haïda Gwaii et pour ramener l'habitat à un état proche de ce qu'il était avant l'arrivée du cerf.

L'environnement du sud-est de l'Alaska est semblable à de nombreux égards à celui de Haïda Gwaii (tableau 1), si bien que les données et les relations écologiques sont relativement transférables d'une région à l'autre. En Alaska, nous pouvons comparer les densités de cerfs sur des îles avec ou sans loups (un quasi-dispositif expérimental avec traitements et témoins). Nous avons aussi pu suivre la réponse des populations de cerfs à l'introduction de loups sur une petite île sans prédateurs (un dispositif avant et après). Nous complétons ces exemples avec des modèles théoriques élaborés pour prédire les interactions entre le cerf, le loup et leur habitat dans le sud-est de l'Alaska (Van Ballenberghe et Hanley 1984; Person 2001). Nous appliquons le modèle de Person (2001) à la situation de Haïda Gwaii pour prédire quelle serait la réponse des populations de cerfs de Haïda Gwaii à l'introduction de loups.

Tableau 1
Superficie, climat et populations des grands mammifères sur l'Île Prince of Wales et les petites îles avoisinantes (unité de gestion du gibier 2) dans le sud-est de l'Alaska et sur Haïda Gwaii, Colombie-Britannique

	Unité de gestion du gibier 2 : Alaska (avec loups)	Haïda Gwaii (sans loups)
Superficie terrestre	9 324 km²	10 000 km²
Aire d'hivernage du cerf [a]	6 154 km²	8 390 km²
Précipitations annuelles [b]	2 623mm	1 321mm
Température moyenne [b]	7.6 C	8.0 C
Type de forêt	*Tsuga/Picea/Thuja*	*Tsuga/Picea/Thuja*
Loups	Élevé	Aucun
Ours noirs	Élevé	Faible
Estimation des densités de cerfs sur de grandes îles par comptage des moquettes [c]	9/km²	13/km²
Estimation d'abondance sur des petites îles par transects et battues [d]	Non disponible	30/km²
Capacité de charge [e]	105 000	80 000
Nombre de cerfs tués par les chasseurs [f]	5 100	881

[a] Suppose qu'un tiers de la superficie est située à plus de 450 m et n'est pas utilisable par le cerf en hiver en raison de la neige.
[b] Les données climatiques proviennent de l'île Annette, en Alaska, et de Sandspit, en Colombie-Britannique, respectivement.
[c] Engelstoft (2001) et Kirchhoff et White (2002) (19 bassins versants, deux dernières années).
[d] Martin and Baltzinger 2002.
[e] Person (2001) pour l'unité de gestion du gibier 2 et supposé pour la Colombie-Britannique.
[f] Hicks (2001) et MWLAP (2002).

2. Région d'étude

L'archipel Alexander, dans le sud-est de l'Alaska, couvre une superficie de 7,6 millions d'hectares qui comprend une douzaine de grandes îles de plus de 75 km² chacune et une étroite bande du continent avoisinant. L'archipel s'étend sur 500 km du nord au sud et sur 150 km d'est en ouest. Les îles les plus méridionales et les plus occidentales sont exposées aux influences maritimes et les étés y sont frais et les hivers relativement humides. Les îles méridionales ont une pluviométrie importante tout au long de l'année avec peu de neige en hiver, neige qui ne reste que rarement au sol au niveau de la mer. L'extrémité sud de l'archipel Alexander se trouve à 50 km seulement de Haïda Gwaii.

La végétation dans tout l'archipel est caractéristique de la forêt pluviale tempérée perhumide (Alaback 1991, 1995), qui correspond en gros à la zone biogéoclimatique côtière de la pruche occidentale (Pojar *et al.* 1987). Des arbres, surtout des pruches occidentales *Tsuga heterophylla*, des épicéas de Sitka *Picea sitchensis* et, sur les îles méridionales, des thuyas géants *Thuja plicata*, sont présents à moins de 650 m d'altitude. La strate arbustive est dominée par *Vaccinium* spp., la menziézie ferrugineuse *Menziesia ferruginea*, la gaulthérie Shallon *Gaultheria shallon*, l'aralie épineuse *Oplopanax horridus* et la ronce élégante *Rubus spectabilis*. La strate herbacée est composée de diverses plantes (p. ex. le cornouiller du Canada *Cornus canadensis*, le framboisier rampant *Rubus pedatus*, *Coptis asplenifolia*, la maïanthème de l'Ouest *Maianthemum dilatatum*) et diverses fougères (la dryoptéride disjointe *Gymnocarpium dryopteris*, le blechnum commun *Blechnum spicant*, *Dryopteris dilatata* et le polystic *Polystichum munitum*). L'abondance et la variété des espèces végétales varient à fine échelle spatiale, et reflètent des discontinuités dans la densité de la canopée, du type de sol, du drainage et de l'abroutissement par le cerf (Hanley 1987; Hanley et Hoel 1996; Hanley et Brady 1997).

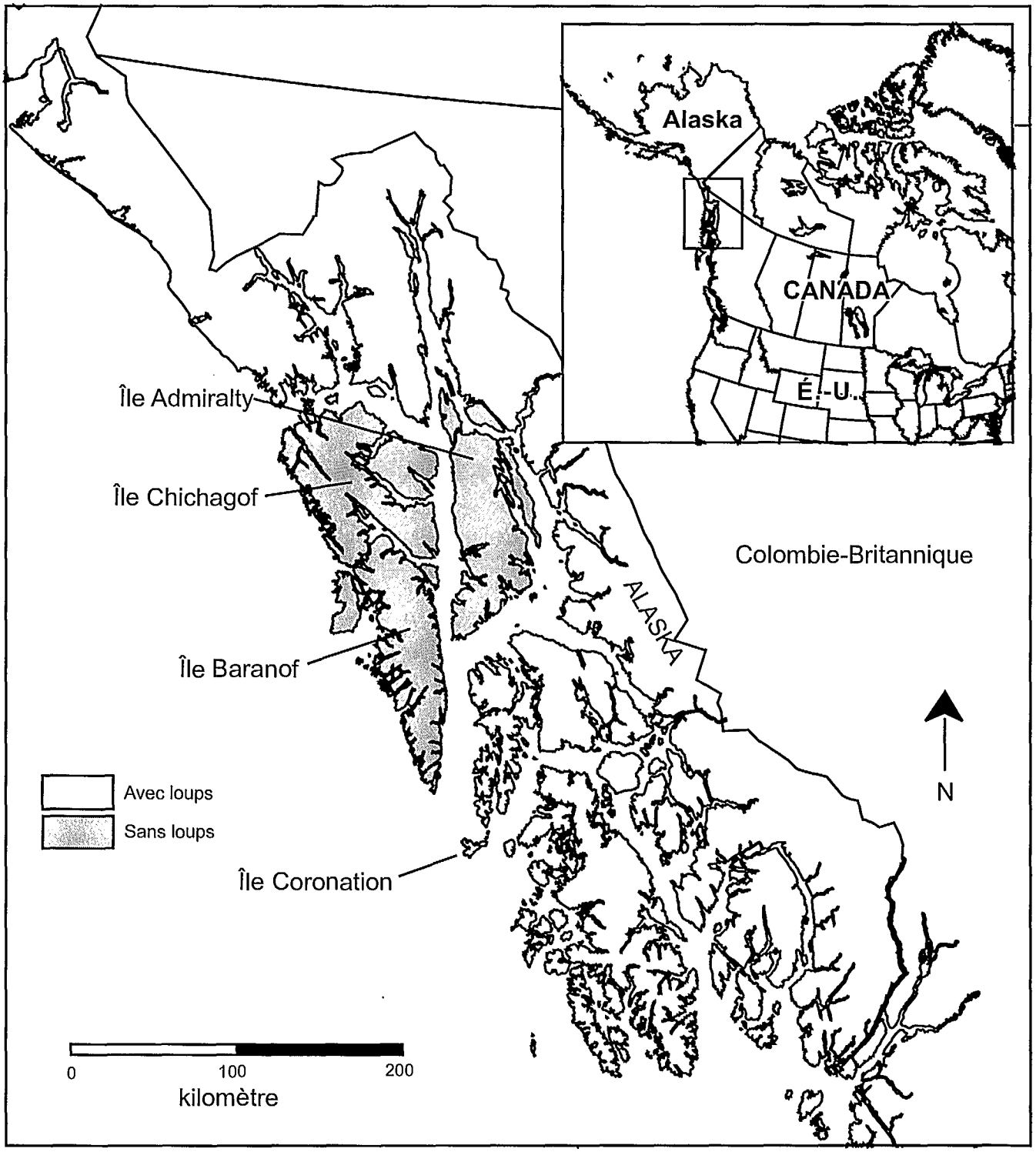
Un des aspects les plus intrigants de l'archipel Alexander est la répartition particulière des mammifères terrestres présents sur les différentes îles (Klein 1965a; MacDonald et Cook 1996). Les grandes îles de la moitié septentrionale de l'archipel sont riches en grizzlis, mais n'ont pas d'ours noirs ni de loups (figure 1). Les îles de la moitié méridionale de l'archipel ont des ours noirs et des loups, mais pas de grizzlis. Ces trois grands prédateurs coexistent sur le continent. Cette répartition est probablement liée aux patrons de colonisation après la fonte des glaciers et à l'isolement subséquent lorsque le niveau de la mer a monté après la période glacière du Wisconsin, il y a 13 000 à 15 000 ans (Klein 1965a). Cependant, des restes fossiles découverts récemment dans des cavernes indiquent que le grizzli, et peut-être d'autres mammifères, ont occupé continuellement au cours des 40 000 dernières années des refuges côtiers où il n'y avait pas de glaces (Heaton et Grady 2000, 2003; Heaton 2001).

3. Méthodes

Les dénombrements directs des cerfs sont problématiques dans tout milieu forestier où ils ne peuvent pas être complètement comptés depuis les airs ou le sol. Il est possible d'effectuer des inventaires partiels dans les zones alpines, le long des plages ou à l'aide de faisceaux lumineux dans les milieux ouverts le long des routes mais, du fait que ces méthodes n'échantillonnent qu'une proportion inconnue de la population, elles ne peuvent être utilisées que comme des indicateurs de tendances. Une autre méthode consiste à mesurer les signes persistants laissés par le cerf, comme les traces, les pistes, le broutage de la végétation ou les moquettes (Neff 1968; Stordeur 1984; Kirchhoff 1990). Comme les moquettes sont persistantes, elles peuvent être échantillonnées de façon objective et statistiquement valide. Avec un plan d'échantillonnage adéquat, les groupes de moquettes permettent d'estimer les populations de cerfs (Smith *et al.* 1969).

Depuis 1980, le Département de la pêche et du gibier de l'Alaska procède chaque année à un relevé de la densité de groupes de moquettes dans 20 à 30 bassins versants de tout l'archipel (Kirchhoff et White 2002). Dans chacun des bassins, trois transects permanents de 1 m de large s'étendent de la plage jusqu'à 1 375 m d'altitude (ou sur une longueur maximale de 2 km). Dans les bassins de topographie typique, ces transects recouvrent l'aire de distribution hivernale du cerf (Schoen et Kirchhoff 1985).

Figure 1
Archipel Alexander, dans le sud-est de l'Alaska, indiquant l'emplacement des îles sans loups : Admiralty, Baranof, Chichagof et Coronation. Il y a des loups résidents sur toutes les autres grandes îles, ainsi que sur le continent.



Bien que ces transects correspondent à l'éventail des altitudes utilisées par le cerf en hiver, ils ne sont pas disposés au hasard ni de façon systématique et ne sont, par conséquent, pas nécessairement représentatifs de la population d'un bassin hydrographique donné (Kirchhoff et Pitcher 1988).

La conversion des recensements de moquettes en nombre de cerfs fournit des résultats plus parlants pour le grand public en permettant de mieux faire le lien entre les populations et les mesures de la capacité de charge (Caughley 1976) et donc de calculer le nombre de cerfs pouvant être disponibles pour les chasseurs et les prédateurs naturels. Si on suppose que l'effort d'échantillonnage est suffisamment bien réparti pour représenter la population, la densité de groupes de moquettes peut alors être transformée en densité de cerfs à condition de connaître : 1) le taux de défécation; 2) la durée de la période pendant laquelle les moquettes restent visibles; et 3) la précision du dénombrement (ou le nombre de groupes qui nous échappe en dépit d'un effort adéquat). En Alaska, Kirchhoff (1990) a déterminé ces valeurs de façon empirique pour une population de cerfs de taille connue qui fut transplantée sur une petite île dépourvue de cerfs (tableau 2). Bien que les valeurs exactes varient en fonction de la température, du type d'habitat et de l'expérience de l'équipe (Kirchhoff et Pitcher 1988), elles fournissent une base pour des comparaisons générales.

Il n'existe pas de données sur les taux de défécation, la possibilité de repérer les moquettes et la persistance des groupes de moquettes pour Haïda Gwaii, mais nous supposons que les conditions sont suffisamment similaires pour justifier l'utilisation du même facteur de conversion.

Tableau 2
Hypothèses pour les simulations du modèle de Monte-Carlo. Les valeurs des variables d'entrée sont tirées au hasard des distributions de données ayant les moyennes et les écarts-types spécifiés. Les variables sont tirées de façon aléatoire pour chacune des simulations, et les résultats des simulations varient, parfois de façon marquée. Les résultats du modèle sont les résultats moyens pour 500 simulations indépendantes.

	Valeur
Capacité de charge initiale (cerfs) (K)	80 000
Taux maximal d'augmentation (R_{max}) du cerf	0,6
Thêta	2,0
Taux de prédation (cerfs tués/loup par année)	26
Écart-type du taux de prédation	4,0
Taille des portées de loups (n^{bre} de louveteaux)	4,5
Écart-type de la taille des portées	1,0
Mortalité chronique des louveteaux	0,5
Écart-type de la mortalité chronique	0,33
Taux de dispersion des louveteaux	0,5
Écart-type du taux de dispersion	0,33
Mortalité chez les louveteaux qui se dispersent	0,77
Écart-type de la mortalité chez les louveteaux qui se dispersent	0,33
% de loups piégés chaque année	0,0
% de cerfs abattus chaque année	0,125

4. Observations et modélisation

4.1 Populations de cerfs sur des îles avec et sans loups

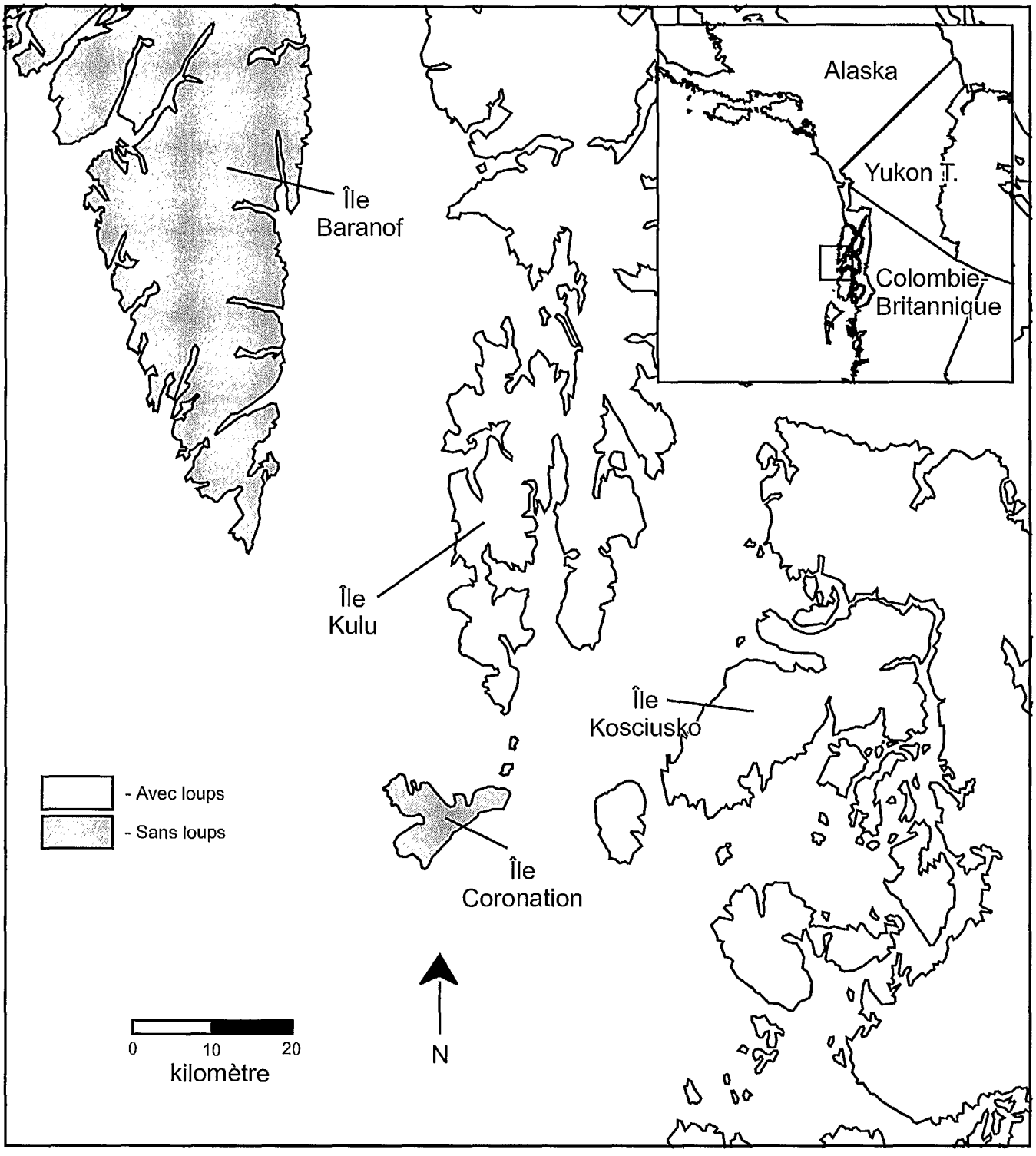
Le Département de la pêche et du gibier de l'Alaska a mis en place des transects permanents pour le dénombrement des groupes de moquettes dans 127 bassins versants du sud-est de l'Alaska. L'inventaire est effectué chaque année dans certains grands bassins, tandis que d'autres sont échantillonnés beaucoup moins fréquemment. Nous avons résumé les deux dernières années de données de 21 bassins versants de l'unité de gestion du gibier numéro 2, où l'on trouve des loups, et les avons comparées avec les deux dernières années de données de 42 bassins versants dans l'unité de gestion du gibier 4, où il n'y a pas de loups. Les populations de cerfs sur les îles sans loups étaient supérieures de 40 % en moyenne aux populations de cerfs sur les îles où les loups sont présents. Bien que ce chiffre donne une idée générale de l'ampleur de la différence, il existe une variabilité spatiale et temporelle considérable.

Les plus fortes densités de cerfs et les effets les plus évidents de l'abroutissement, sont observés sur la côte ouest des îles Baranof et Chichagof. Ici, la température hivernale est modérée en raison de l'influence du courant du Japon, qui passe au large. Les températures sont douces et les chutes de neige légères. Le cerf dans cette région est limité par la nourriture disponible et la pression d'abroutissement a eu de sérieux impacts sur les végétaux, similaires à ceux qui ont été décrits pour Haïda Gwaii (Pojar *et al.* 1980; Pojar 1996). Les plantes les plus visiblement affectées sont *Vaccinium* spp., la ronce élégante, la menziézie ferrugineuse et le lysichiton *Lysichiton americanum*.

Bien qu'en règle générale, présence de loups signifie petit nombre de cerfs, il existe quelques exceptions dignes d'être mentionnées. Par exemple, sur l'île Zarembo (471 km^2) et l'île Heceta (186 km^2), dans le centre du sud-est de l'Alaska, le nombre de cerfs est aussi élevé, ou plus élevé, que dans certaines régions où il n'y a pas de loups (Kirchhoff et White 2002). Le dénominateur commun semble être le nombre inhabituellement faible d'ours noirs sur ces îles. On ignore pourquoi le nombre d'ours noirs est faible, mais les deux îles font l'objet d'une exploitation forestière intensive et comptent de nombreuses routes, et les chasseurs de cerfs les fréquentent assiduement toutes les deux pour la chasse sportive et de subsistance. Le tir légal et illégal pourrait y avoir réduit le nombre d'ours noirs et de loups.

À l'autre extrême, le nombre de cerfs a été exceptionnellement bas pendant des décennies dans certaines îles du sud-est de l'Alaska, malgré des hivers doux et les excellentes conditions d'habitat. Ces îles ont la réputation d'avoir, outre des loups, des populations élevées d'ours noirs. De plus, elles ne sont peu développées et possèdent peu de routes, ce qui réduit la pression exercée par la chasse et le piégeage des prédateurs. La combinaison d'un nombre modéré de loups et d'un nombre élevé d'ours noirs semble parvenir à maintenir le cerf bien en deçà de la capacité de charge pendant de longues périodes. Le cerf est peut-être particulièrement vulnérable après une série d'hivers rigoureux (Mech et Karns 1977).

Figure 2
L'île Coronation est une île de 35 km² dans le sud-est de l'Alaska. Les cerfs y sont abondants et les loups absents. Elle fut utilisée pour une introduction expérimentale de loups en 1960.



4.2 Populations de cerfs sur les îles après une introduction expérimentale de loups

L'île Coronation est une île éloignée, relativement petite (78 km^2), située à la limite ouest de l'archipel Alexander (figure 2) et où il n'y a pas de gros prédateurs. Les populations de cerfs sur l'île souffrent d'une insuffisance de nourriture et les animaux y sont beaucoup plus petits que sur les îles occupées par des loups (Klein 1965b). La pression exercée depuis longtemps par l'abroutissement des cerfs a modifié la diversité et l'abondance de la flore de l'île Coronation (Klein 1965b), dont la végétation est dans un état semblable à celui des zones les plus fortement broutées de Haïda Gwaii.

En 1960, un biologiste du Département de la pêche et du gibier de l'Alaska a introduit quatre loups sur l'île Coronation pour étudier les interactions entre les loups et les cerfs à l'échelle d'une population. La présence de traces, d'excréments et d'autres signes a été utilisée pour le suivi des populations de loups et de cerfs. La réponse de la végétation a été notée le long de sept transects de 15 m de long et grâce à 25 points photo permanents (Merriam 1968).

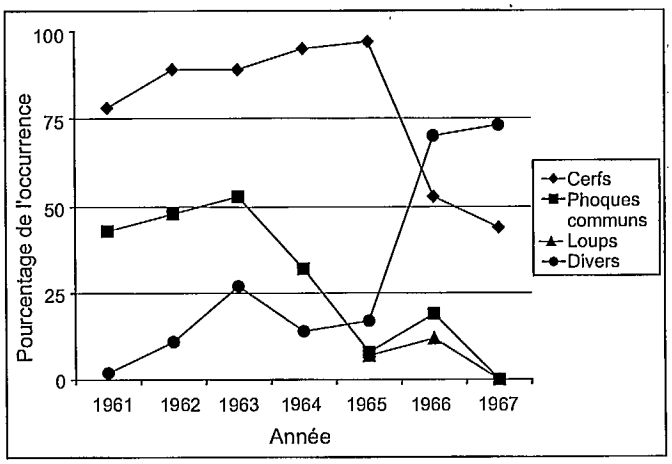
4.2.1 La population de loups

De 1960 à 1965, la population de loups s'est accrue pour atteindre environ 12 animaux. À mesure que le nombre de loups augmentait, les populations de cerfs diminuaient rapidement et, en 1965, il était difficile de trouver ne serait-ce qu'une empreinte de cerf (Merriam 1968). La rareté du cerf a apparemment créé des conflits dans la seule meute présente et les loups ont commencé à s'entretuer et à se dévorer les uns les autres. En quelques mois seulement (août 1965 à février 1966), la population de loups est passée de 12 animaux à 3. En août 1966, deux ou trois loups seulement ont été observés sur l'île, et aucune activité de reproduction. En janvier 1968, il ne restait qu'un seul loup (Merriam 1968). Ce loup solitaire a occupé l'île jusqu'en 1971, année où il a été tué (Merriam 1971). Il n'y a pas de prédateurs sur l'île depuis.

4.2.2 L'alimentation du loup

Les aliments présents dans les excréments des loups reflètent ces changements dans la population. De 1960 à 1965, les loups se sont nourris surtout de cerfs, bien que le phoque commun *Phoca vitulina* ait représenté un pourcentage important de leur alimentation (figure 3). Lorsque la population de cerfs a diminué, les loups ont augmenté leur consommation d'aliments moins habituels, notamment des oiseaux ou des crustacés récupérés dans la zone intertidale. En février 1966, six excréments ne contenaient que du loup et une grande quantité de sang a été observée le long d'une piste de loup (Merriam 1968). En août 1966, sept excréments seulement ont pu être localisés, dont l'un contenait du poil de loup. Le loup solitaire qui a occupé l'île après 1968 a souvent été vu fouillant les plages à la recherche de nourriture.

Figure 3
Fréquence de l'occurence de différents aliments dans les excréments des loups introduits sur l'île Coronation, 1961-1967 (tiré de Merriam 1968).



4.2.3 La population de cerfs

Avec un seul loup sur l'île, la population de cerfs n'a pas connu d'accroissement apparent de 1968 à 1971 (Merriam 1971). On ignore si les cerfs ont été éradiqués de l'île Coronation. S'ils l'ont été, les îles ont été recolonisées peu après la disparition des loups. Nous considérons qu'il y a plus de chances que quelques individus aient réussi à survivre pendant toutes ces années où le loup était présent et que leur population s'est rétablie rapidement une fois que le dernier loup a été éliminé. La population de cerfs est aujourd'hui revenue à ses effectifs initiaux.

4.2.4 La végétation

En 1960, il était difficile de trouver des plants d'airelles à feuilles ovées *Vaccinium ovalifolium* ou d'airelles rouges *V. parvifolium* sur l'île, et ceux qui s'y trouvaient avaient atteint une taille qui faisaient en sorte qu'ils étaient hors de portée du cerf ou étaient juchés dans des endroits inaccessibles (Merriam 1968). Lorsque le nombre de cerfs a diminué, la végétation a réagi très rapidement. Entre 1963 et 1965, époque où le cerf était devenu rare, la couverture végétale sur sept transects linéaires de 15 m avait augmenté de 65 % (Merriam 1968). Les plantes herbacées ont constitué la plus grande partie de cette augmentation, et l'établissement de nouvelles plantes du genre *Vaccinium* a été plus lent que prévu. De nouveaux arbustes ont lentement comblé les vides, mais la croissance linéaire des petites plantes a été limitée. En revanche, la croissance des nouvelles pousses jaillissant de la base de vieilles plantes du genre *Vaccinium* a été rapide, avec un allongement annuel de 30 cm (Merriam 1968).

4.3 Populations de cerfs sur Haïda Gwaii à la suite de l'introduction hypothétique de loups : un modèle

Bien que l'introduction de loups sur Haïda Gwaii n'ait pas été formellement discutée, c'est une des solutions

possibles qui permettrait de réguler les populations de cerfs et de restaurer la végétation naturelle dans l'archipel. Si importantes que puissent être les implications écologiques de l'introduction du loup, nous comprenons aussi les questions culturelles, sociales, politiques et philosophiques qu'elle soulèverait. Nous ne préconisons pas ici l'introduction du loup. Cependant, la prédation naturelle est susceptible d'être un des moyens de réduire le nombre de cerfs et plus efficacement que la chasse. Pour cette raison, il convient d'examiner, par la modélisation, la réponse probable du cerf et de la végétation à l'introduction du loup.

Van Ballenberghe et Hanley (1984) ont modélisé la réponse éventuelle des effectifs de cerfs à queue noire à la prédation par le loup compte tenu de l'évolution des conditions de l'habitat dans le sud-est de l'Alaska. Ils ont conclu que la diminution de la qualité de l'habitat à la suite de l'exploitation forestière pouvait rendre le cerf moins résistant à la prédation par le loup et éventuellement entraîner des creux prolongés dans le cycle démographique du cerf. Tous les facteurs qui augmentaient la mortalité du cerf, comme une neige profonde et persistante, une mauvaise condition corporelle ou l'augmentation de la mortalité due à la chasse et à la prédation, aggravaient et prolongeaient ces creux.

Eberhardt (1998) et Person *et al.* (2001) ont élaboré des modèles plus détaillés qui intégraient la réponse fonctionnelle des loups à la modification de la densité des proies. Person (2001) a intégré les données empiriques de ses études sur le loup de l'île Prince of Wales et leur a ajouté des événements stochastiques, comme des hivers rigoureux et des fluctuations de la productivité et de la survie des cerfs et des loups. Les résultats correspondent aux résultat moyen de milliers de simulations de Monte-Carlo. Nous utilisons ici le modèle de Person (2001) pour prédire la réponse probable du cerf à l'introduction de loups sur Haïda Gwaii.

4.3.1 Hypothèses du modèle

Le modèle suppose que trois meutes de trois loups chacune sont relâchées dans des endroits très éloignés de l'archipel au cours de la 15^{e} année de la simulation. Il suppose un nombre moyen de loups par meute égal à sept, avec un seul couple reproducteur par meute produisant chaque année une seule portée de 4,5 louveteaux en moyenne. Le taux de mortalité naturelle des louveteaux résidents est de 50 %; le taux de mortalité naturelle des louveteaux qui quittent la meute est de 70 % (Person 2001). La croissance et le territoire des meutes sont établis en fonction de facteurs sociaux qui restreignent la densité des loups et les dimensions de leur domaine vital. La superficie des îles est suffisante pour 30 meutes, et ces loups ne sont ni piégés ni chassés.

Sur la base de recensement de moquettes, la densité de cerfs dans les habitats forestiers de l'île Prince of Wales a été estimée à 9 cerfs/km² (données dans Kirchhoff et White 2002) alors que sur l'île Graham elle a été estimée à 13 cerf/km² (Engelstoft 2001). En utilisant des transects linéaires et des comptages par battue, Martin et Baltzinger (2002) mentionnent des densités de 30 cerfs/km² pour plusieurs petites îles de Haïda Gwaii. D'après notre expérience dans le sud-est de l'Alaska, les densités de cerfs sont toujours considérablement plus élevées sur de petites îles que sur des îles plus grandes et nous supposerons qu'il en va de même pour Haïda Gwaii. Nous avons donc utilisé la valeur de 13 cerfs/km² comme la référence pour notre exercice de modélisation. En l'extrapolant sur l'ensemble de l'habitat favorable présent sur Haïda Gwaii on aboutit à une population totale estimée à 113 000 individus.

Du fait que les cerfs sont actuellement limités par la capacité de charge et non pas par la prédation ou la chasse, le modèle considère que la capacité de charge (K) initiale est de 110 000. Le modèle permet aux loups d'atteindre 31 meutes, ceci sur la base de la taille moyenne du territoire d'une meute sur l'île Prince of Wales. Comme les loups font baisser la population de cerfs sous K et que la pression d'abroutissement s'en trouve réduite, la quantité de nourriture disponible devrait augmenter. Le gain annuel de K est égal à 5 % de la différence entre le K à un instant donné et le nombre de cerf effectivement présent au même moment. Par exemple, si K est égal à 100 000 et le nombre de cerfs égal à 80 000, 5 % de la différence est égal à 1 000, ce qui fait passer K à 101 000 l'année suivante. Avec la réduction de la pression d'abroutissement, K pourra continuer à croître jusqu'à un maximum de 220 000 (2 fois la valeur actuelle).

Le taux d'accroissement démographique maximal per capita (R_{max}) est déterminé en utilisant l'âge à la première reproduction, les taux de gestation et le nombre de fœtus par biche gravide. Nous fixons le taux d'accroissement démographique maximal (R_{max}) tiré de la littérature pour les espèces du genre *Odocoileus* spp. à 0,6 (McCullough 1987) et la forme de la courbe de recrutement net (thêta) à 2 (Person 2001; Person et al. 2001). Le nombre de cerfs actuellement abattus et enregistrés sur Haïda Gwaii serait de 880 par année, soit 0,8 % de la population totale (essentiellement des mâles). Cette proportion de la population continue d'être prélevée chaque année pendant toute la simulation. Le modèle peut ajouter des hivers rigoureux à intervalles aléatoires, ainsi que les diminutions correspondantes du nombre de cerfs mais, nous ne l'avons pas fait.

4.3.2 Prévisions du modèle

Les simulations de Monte Carlo (N=500) faites par notre modèle sur la base des paramètres décrits ci-dessus, montrent qu'à partir du moment où les loups sont introduits dans le système leur nombre s'accroît rapidement pour atteindre un pic de 700 individus 15 ans après leur arrivée. Ils déclinent ensuite légèrement pour se stabiliser autour de 575-600 individus. Les cerfs, comme prévu, déclinent à la suite de l'introduction des loups, passant d'une population initiale de 113 000 à un minimum d'environ 75 000 animaux à l'année 37 de la simulation, c'est-à-dire 12 ans après l'arrivée des loups. Cependant, dès que le nombre de cerfs passe en dessous de K (110 000), la végétation commence à récupérer. À l'année 37 de la simulation, la végétation récupère à un taux de 2-3 % par an.

Un des résultats les plus remarquables de cet exercice est qu'il suggère que le déclin des cerfs à la suite

de l'introduction de loups ne sera pas extrême. Ceci est dû au fait qu'une fois que la végétation n'est plus soumise à un abroutissement intense, la nourriture disponible par individu augmente, tout comme la qualité moyenne de la nourriture disponible. Cela se traduit par une productivité accrue (i.e. le recrutement annuel) de la population de cerfs. Au fur et à mesure que la capacité de charge continue à augmenter et que les cerfs continuent à devenir plus productifs, un équilibre stable se met en place entre le cerf et le loup. Les cerfs ne retrouvent pas leur niveau de population initial à la fin des simulations, mais ils demeurent relativement abondants et se stabilisent autour de 85 000-90 000 individus. Parce que la population de cerf reste assez abondante, le taux de récupération annuel de la végétation ne dépassera pas 1 % par an, et maintiendra ce rythme tout au long de la simulation.

5. Discussion

5.1 Conséquences possibles de l'introduction de loups pour les cerfs et la végétation

Si l'objectif d'une introduction de loups était de réduire les effets du cerf sur la végétation forestière, le modèle prédit un succès modéré sur le long terme. La végétation récupère lentement mais de manière régulière, et avec le temps, devrait se rapprocher des conditions rencontrées dans des forêts comparables de l'île Prince of Wales en Alaska. Il faut cependant remarquer que restaurer la capacité de charge et restaurer la diversité de la flore de Haïda Gwaii sont deux objectifs distincts. La végétation pourrait retrouver l'apparence « d'une jungle » dont il est fait mention dans les premiers comptes rendus (p. ex. Hopkinson 1931). Cependant, comme le cerf est encore abondant sur les îles, les plantes herbacées et les arbustes qu'il préfère, comme le lysichiton *Lysichiton americanum* et la ronce élégante *Rubus spectabilis*, resteraient probablement rares. La pression d'abroutissement sur les jeunes thuyas géants *Thuja plicata* sera quant à elle plus faible mais pas supprimée.

Les effets du loup sur le cerf et du cerf sur la végétation ne se feraient pas sentir de la même manière partout dans l'archipel. Les loups occupent un domaine vital relativement grand comparativement à celui du cerf et plus une île est petite et éloignée, moins elle sera susceptible d'être occupée par les loups (Kirchhoff 1994). Nous nous attendrions à ce que les îles éloignées, comme Reef, soient peu visitées par les loups et à ce que l'abroutissement excessif s'y poursuive. Ce sont les grandes îles plus contiguës qui bénéficieraient le plus de l'introduction du loup. Si l'expérience faite sur l'île Coronation en Alaska peut servir de référence, on peut prévoir des loups introduits sur des îles relativement petites et isolées (avec moins de 3 000 cerfs par exemple) ne persisteraient pas. Soit ils émigreraient vers des îles plus grandes, si la distance est suffisamment courte (moins de 5 km), ou mourraient de faim après avoir épuisé la ressource en cerfs.

La population de cerfs prédite par le modèle peut continuer à faire l'objet d'une chasse soutenue sans que cela ait des effets sur sa démographie, mais l'augmentation de la végétation du sous-bois peut rendre la chasse plus difficile. Les cerfs pourraient aussi éviter les bords de routes et les autres habitats ouverts si ces zones l'exposent à la prédation par les loups. Cependant, si les loups sont piégés et chassés par l'homme, ils éviteront les routes et les lieux habités (Person 2001). Ces zones à l'abri des prédateurs pourraient alors attirer plus de cerfs et augmenter le succès des chasseurs.

5.2 Facteurs d'entraînement

Plusieurs facteurs sont importants pour déterminer si la population de cerfs se stabilise à un niveau bas ou élevé. Pour que le cerf reste abondant, la capacité de charge nette doit augmenter. Nous avons tenu pour acquis que si tous les cerfs étaient instantanément enlevés des îles, K augmenterait de 5 % par année jusqu'à un maximum écologique égal au triple de ce que nous observons aujourd'hui. Bien que ce taux de « réparation » écologique ne soit pas fondé sur des données scientifiques, l'expérience de l'île Coronation montre clairement que la végétation réagit assez rapidement lorsque la pression d'abroutissement se relâche (Merriam 1968). Des études en cours sur la réponse de la végétation dans des exclos et sur des îles où les cerfs sont abattus (p. ex. Sharpe 2002) devraient fournir une base empirique pour ces hypothèses dans les modélisations à venir.

Il importe de tenir compte simultanément d'un facteur de complication : les effets de la succession forestière secondaire sur K. La longue histoire de coupes à blanc sur Haïda Gwaii signifie que de nombreuses vieilles forêts avec leur sous-bois céderont la place à des forêts équiennes de seconde venue où la biomasse fourragère est beaucoup plus faible (Alaback 1982). La perte graduelle de cette productivité ne peut pas être facilement compensée, quelle que soit la situation du cerf.

Dans le sud de l'île Kuiu, dans le sud-est de l'Alaska, où les ours noirs et les loups sont abondants, le nombre de cerfs est extrêmement faible depuis plus de 20 ans (Kirchhoff et White 2002). Le nombre de loups est resté fort en raison de la disponibilité de proies de rechange, comme le castor *Castor canadensis*, le saumon et l'ours noir (L. Peacock, données inédites). Sur Haïda Gwaii, les proies de rechange seraient probablement d'autres mammifères introduits, comme le wapiti *Cervus elaphus*, le castor, le rat musqué *Ondatra zibethicus* et le raton laveur *Procyon lotor*. Outre ces animaux non indigènes, les loups s'en prendraient aussi à l'ours noir des îles de la Reine-Charlotte *Ursus americanus carlottae*, au saumon pendant le frai, aux organismes marins intertidaux et aux oiseaux. La prédation éventuelle de colonies importantes de Guillemots à cou blanc *Synthliboramphus antiquus* nichant au sol serait particulièrement préoccupante.

6. Conclusions

Des données probantes du sud-est de l'Alaska et d'ailleurs renforcent clairement l'idée selon laquelle le cerf peut être maintenu en deçà de la capacité de charge de son aire de répartition par des populations de loups naturellement régulées (Mech et Karns 1977; Nelson et

Mech 1981; Smith *et al.* 1987; Janz 1989). Les données empiriques de certaines îles montrent que le cerf et le loup peuvent coexister à un niveau d'équilibre relativement élevé, mais que la mortalité additive causée par d'autres prédateurs, la chasse ou les hivers rigoureux peut aussi réduire les effectifs des cerfs à de faibles niveaux pendant de longues périodes. Les modèles de simulation qui introduisent des loups sur Haïda Gwaii montrent qu'un équilibre à fort effectif est probable. Cette conclusion suppose que la mortalité additive causée par d'autres prédateurs, comme l'ours noir et l'être humain, reste faible et que la végétation réagisse rapidement lorsque la pression d'abroutissement intense est relâchée.

La biomasse du sous-bois se rétablirait probablement, mais les espèces pour lesquelles le cerf a une préférence marquée continueraient d'être sous-représentées par rapport aux conditions antérieures à l'arrivée du cerf. Ajouter des loups sur Haïda Gwaii permettrait certainement de réduire le nombre de cerfs à court terme, et de restaurer une partie du sous-bois manquant mais, comme l'histoire le montre, ce sont les conséquences imprévues de ce genre d'introduction qui s'avèrent problématiques. Même si les scientifiques étaient certains à 95 % que d'introduire des loups améliorerait la diversité de la végétation sur Haïda Gwaii, il serait important de tenir compte d'autres conséquences pour l'écologie et la société avant de prendre une mesure aux conséquences aussi importantes.

Remerciements

Nous aimerions remercier K. White, A. Russel et C. Engelstoft pour leurs commentaires utiles à la lecture de ce manuscrit. Ce travail a bénéficié d'une subvention (Grant W-33-1, Job 2.12) du programme Federal Aid in Wildlife Restoration.

Documents cités

Alaback, P.B. 1982. Dynamics of understory biomass in Sitka spruce western hemlock forests of southeast Alaska. Ecology 63: 1932-1948.

Alaback, P.B. 1991. Comparative ecology of temperate rainforests of the Americas along analogous climatic gradients. Rev. Chil. Hist. Nat. 64: 399-412.

Alaback, P.B. 1995. Biodiversity patterns in relation to climate and a genetic base for the rainforests of the west coast of North America. Pages 105-133 *in* R. Lawford, P.B. Alaback et E.R. Fuentes (sous la dir. de), High-latitude rainforests of the west coast of the Americas: Climate, hydrology, ecology, and conservation. Springer-Verlag, Berlin.

Caughley, G. 1976. Wildlife management and the dynamics of ungulate populations. Adv. Appl. Biol. 1: 183-247.

Eberhardt, L.L. 1998. Applying difference equations to wolf predation. Rev. can. zool. 76: 380-386.

Engelstoft, C. 2001. Effects of Sitka black-tailed deer (*Odocoileus hemionus sitkensis*) on understory in old-growth forest on Haida Gwaii (Queen Charlotte Islands), British Columbia. Thèse de maîtrise ès sciences, University of Victoria, Victoria, C.-B. 113 p.

Hanley, T.A. 1987. Physical and chemical response of understory vegetation to deer use in southeastern Alaska. Rev. can. rech. for. 17: 195-199.

Hanley, T.A. 1993. Balancing economic development, biological conservation, and human culture: the Sitka black-tailed deer *Odocoileus hemionus sitkensis* as an ecological indicator. Biol. Conserv. 66: 61-67.

Hanley, T.A.; Brady, W.W. 1997. Understory species composition and production in old-growth western hemlock – Sitka spruce forests in southeastern Alaska. Rev. can. bot. 75: 574-580.

Hanley, T.A.; Hoel, T. 1996. Species composition of old-growth and riparian Sitka spruce western hemlock forests in southeastern Alaska. Rev. can. rech. for. 26: 1703-1708.

Heaton, T.H. 2001. Late Pleistocene and Holocene vertebrates from the southeast Alaskan mainland. J. Vertebr. Paleontol. 21(3): 59A-60A.

Heaton, T.H.; Grady, F. 2000. Vertebrate biogeography, climate change, and Ice Age coastal refugia in southeastern Alaska. J. Vertebr. Paleontol. 20: 48A.

Heaton, T.H.; Grady, F. 2003. The Late Wisconsin vertebrate history of Prince of Wales Island, Southeast Alaska. Pages 17-53 *in* B.W. Schubert, J.I. Mead et R.W. Graham (sous la dir. de), Ice age cave faunas of North America. Indiana University Press, Bloomington, Indiana.

Hicks, M. 2001. Deer. Federal Aid in Wildlife Restoration, Survey and Inventory Management Report, Grants W-27-2 and W-27-3, Study 2.0. Alaska Department of Fish and Game, Division Wildlife Conservation, Juneau, Alaska. 108 p.

Hopkinson, A.D. 1931. A visit to the Queen Charlotte Islands. Empire For. 10: 20-36.

Janz, D. 1989. Wolfdeer interactions on Vancouver Island – A review. Pages 26-42 *in* Wolfprey dynamics and management. Proceedings of a symposium held 10-11 May 1988. Working Report No. WR-40, Wildlife Branch, B.C. Ministry of Environment, Victoria, C.-B.

Kirchhoff, M.D. 1990. Evaluation of methods for assessing deer population trends in southeast Alaska. Federal Aid in Wildlife Restoration Final Research Report W-23-3, Alaska Department of Fish and Game, Douglas, Alaska. 35 p.

Kirchhoff, M.D. 1994. Effects of habitat fragmentation on deer in southeast Alaska. Federal Aid in Wildlife Restoration Final Research Report W-23-3,4,5, W-24-1,2, Study 2.10, Alaska Department of Fish and Game, Douglas, Alaska. 60 p.

Kirchhoff, M.D.; Pitcher, K.W. 1988. Deer pellet-group surveys in southeast Alaska 1981-87. Federal Aid in Wildlife Restoration Final Report, Job 2.9, W-22-6, W-23-1, Alaska Department of Fish and Game, Douglas, Alaska. 113 p.

Kirchhoff, M. D.; White, K. 2002. Deer pellet-group surveys in southeast Alaska—2001 report. Alaska Department of Fish and Game, Douglas, Alaska.

Klein, D.R. 1965a. Postglacial distribution patterns of mammals in the southern coastal regions of Alaska. Arctic 10: 7-20.

Klein, D.R. 1965b. Ecology of deer range in Alaska. *Ecological Monographs* 35: 259-284.

MacDonald, S.O.; Cook, J.A. 1996. The land mammal fauna of southeast Alaska. Can Field-Nat. 110: 571-599.

Martin, J.-L. et C. Baltzinger. 2002. Interaction among deer browsing, hunting, and tree regeneration. Rev. Can. rech. for. 32: 1254-1264.

McCullough, D.R. 1987. The theory and management of *Odocoileus* populations. Pages 535-549 in C.M. Wemmer (sous la dir. de), Biology and management of the Cervidae. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

Mech, L.D.; Karns, P.D. 1977. Role of the wolf in a deer decline in the Superior National Forest. Research Report NC-148, North Central Forest Experiment Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture, St. Paul, Minnesota.

Merriam, H.R. 1968. Deer report. Federal Aid in Wildlife Restoration Report W-15-R-2 and 3, Alaska Department of Fish and Game, Douglas, Alaska. 30 p.

Merriam, H. R. 1971. Deer report. Federal Aid in Wildlife Restoration Report W-17-2 and 3, Alaska Department of Fish and Game, Douglas, Alaska. 6 p.

MWLAP. 2002. Big game hunting statistics for the 2001/02 season. Fish and Wildlife Recreation and Allocation Branch, B.C. Ministry of Water, Land and Air Protection, Victoria, C.-B. 112 p.

Neff, D.J. 1968. The pellet-group count technique for big game trend, census, and distribution: a review. J. Wildl. Manage. 32: 597-614.

Nelson, M.E.; Mech, L.D. 1981. Deer social organization and wolf predation in northeastern Minnesota. Wildl. Monogr. 77: 1-53.

Person, D.K. 2001. Alexander Archipelago wolves: ecology and population viability in a disturbed, insular landscape. Thèse de doctorat, University of Alaska, Fairbanks, Alaska. 174 p.

Person, D.K.; Bowyer, R.T.; Van Ballenberghe, V. 2001. Density-dependence of prey and functional responses of wolves: interpreting predatorprey ratios. Alces 37(2): 253-273.

Pojar, J. 1996. The effects of deer browsing on the plant life of Haida Gwaii. Pages 90-98 *in* G.G. Wiggins (sous la dir. de), Proceedings of the cedar symposium: growing western redcedar and yellow-cypress on the Queen Charlotte Islands/Haida Gwaii. B.C. Ministry of Forests / Canada – British Columbia South Moresby Forest Replacement Account, Victoria, C.-B.

Pojar, J.; Lewis, J.T.; Roemer, H.; Wilford, D.J. 1980. Relationships between introduced black-tailed deer and the plant life of the Queen Charlotte Islands, British Columbia. Rapport inédit, B.C. Ministry of Forests, Smithers, C.-B. 63 p.

Pojar, J.; Klinka, K.; Meidinger, D.V. 1987. Biogeoclimatic ecosystem classification in British Columbia. For. Ecol. Manage. 22: 119-154.

Schoen, J.W.; Kirchhoff, M.D. 1985. Seasonal distribution and home range patterns of Sitka black-tailed deer on Admiralty Island, southeast Alaska. J. Wildl. Manage. 49: 96-103.

Sharpe, S. 2002. Forest ecology, forest renewal, and introduced species in Haida Gwaii – final report. Reference PA97335-BRE, Forest Renewal BC Program, Science Council of British Columbia. 38 p.

Smith, C.A.; Young, E.L.; Land, C.R.; Bovee, K.P. 1987. Predator-induced limitations on deer population growth in southeast Alaska. Federal Aid in Wildlife Restoration Project W-22-4,5,6, Job 14.14, Alaska Department of Fish and Game, Douglas, Alaska. 20 p.

Smith, R.H.; Neff, D.H.; McCulloch, C.Y. 1969. A model for the installation and use of a deer pellet-group survey. Special Report No. 1, Federal Aid in Wildlife Restoration Report W-78-R, Arizona Game and Fish Department, Phoenix, Arizona. 30 p.

Stordeur, L.A. (sous la dir. de). 1984. Proceedings of a seminar on ungulate pellet-group sampling and data analysis techniques. Report WHR-7, Research Branch, B.C. Ministry of Forests, Victoria, C.-B. 98 p.

Van Ballenberghe, V.; Hanley, T.A. 1984. Predation on deer in relation to old-growth forest management in southeastern Alaska. Pages 291-296 in W.R. Meehan, T.R. Merrell, Jr. et T.A. Hanley (sous la dir. de), Fish and wildlife relationships in old-growth forests: Proceedings of a symposium held in Juneau, Alaska, 12-15 April 1982. American Institute of Fishery Research Biologists, Morehead City, Caroline du Nord.

Conclusions



En haut : Photomontage représentant un gradient de végétation allant de l'intérieur de la forêt au rivage sur une île où il n'y a pas de cerfs
En bas : Photomontage représentant un gradient de végétation allant de l'intérieur de la forêt au rivage sur une île où il y a des cerfs depuis plus de 50 ans
Crédits photographiques :
Toutes les photos à l'exception du cerf : RGIS, Jean-Louis Martin
Photo du cerf : RGIS, Sylvie Blangy

Le cerf et la biodiversité sur Haïda Gwaii : leçons, questions et décisions

Jean-Louis Martin, Anthony J. Gaston, Todd Golumbia et Sean Sharpe

Résumé

En présence du cerf à queue noire de Sitka *Odocoileus hemionus sitkensis*, une espèce introduite, la diversité végétale est très réduite sur Haïda Gwaii (îles de la Reine-Charlotte, Colombie-Britannique), cette diminution étant plus grande sur les îles où la présence du cerf est la plus ancienne. La réduction de l'abondance et de la diversité des végétaux est corrélée à une réduction de l'abondance des insectes et de l'abondance et de la diversité des oiseaux forestiers. Un réseau d'effets et d'interactions lie le cerf, les prédateurs des nids et le succès reproducteur des oiseaux forestiers, ce qui semble indiquer que l'arrivée du cerf a déclenché une cascade d'effets, qui descendent du cerf jusqu'aux producteurs primaires et se répercutent de manière ascendante sur les insectes et les oiseaux. L'arrivée du cerf a imposé un lourd tribut à la biodiversité de Haïda Gwaii : bien que la liste des espèces observées dans les îles ait peu changé, leur abondance relative s'est beaucoup modifiée. Non seulement ces changements ont une influence sur le fonctionnement des écosystèmes locaux mais, en menaçant des génotypes insulaires uniques, ils représentent une menace pour la biodiversité mondiale. Nos résultats apportent des arguments convaincants à ceux qui veulent préserver des populations de grands prédateurs suffisamment prospères, en montrant que, sans les prédateurs, les populations de cerfs constituent une menace pour toutes les composantes des écosystèmes forestiers.

1. Contexte théorique

Comme l'ont souligné Schmitz et Saint-Clair (1997), « les écologistes conceptualisent souvent les écosystèmes naturels comme trois composantes en interaction : 1) les producteurs primaires (niveau trophique des végétaux), qui convertissent la lumière solaire et les nutriments issus des cycles biochimiques en énergie; 2) les consommateurs primaires (niveau trophique des herbivores), qui convertissent l'énergie des plantes en protéines animales [et en énergie]; et 3) les consommateurs secondaires (niveau trophique des carnivores), qui se nourrissent des consommateurs primaires ».

En plus de ce modèle statique, les écologistes ont élaboré des modèles dynamiques sur les interactions entre les différents niveaux trophiques, modèles qui mettent l'accent en particulier sur les plantes et les herbivores (McCullough 1997; Schmitz et Saint-Clair 1997) ou sur le rôle des prédateurs (voir par exemple Hairston *et al.* 1960; Kirchhoff et Person le présent volume). Les interactions réciproques entre les herbivores et les plantes ou entre les prédateurs et les proies peuvent avoir des effets qui modifient l'abondance, la biomasse ou la productivité d'une population, d'une communauté ou d'un chaînon trophique à plus d'un niveau du réseau trophique dans ce que les écologistes ont appelé une « cascade trophique » (Pace *et al.* 1999; Polis *et al.* 2000). Bien que ces cascades aient d'abord été décrites dans des écosystèmes aquatiques, ce qui a amené Strong (1992) à affirmer que les cascades trophiques sont toujours « mouillées », les éléments prouvant qu'elles existent aussi dans les écosystèmes terrestres s'accumulent (Pace *et al.* 1999). De nombreux auteurs affirment encore toutefois que les effets des cascades trophiques sur les producteurs primaires sont plus faibles dans les réseaux trophiques terrestres que dans les réseaux aquatiques (voir la revue de Halaj et Wise 2001). Un effet moins marqué dans les écosystèmes terrestres s'expliquerait par l'atténuation des effets des herbivores sur les plantes (effets « descendants ») causée par les défenses anti-herbivores des végétaux, ou par une plus grande diversité des espèces d'herbivores (Schmitz *et al.* 2000).

La question des cascades trophiques a donc été clairement associée au débat sur la régulation « ascendante » ou « descendante » des composantes du réseau trophique et par conséquent de la diversité et de l'abondance des espèces dans un écosystème donné (Pace *et al.* 1999). Le concept de régulation « ascendante » repose sur l'hypothèse selon laquelle l'abondance des producteurs primaires n'est gouvernée que par l'abondance des nutriments, de l'eau et de la lumière, les incidences des herbivores sur les plantes étant limitées par la capacité des plantes de produire des défenses. Selon le concept « descendant », les plantes ne peuvent pas assurer la régulation des herbivores et le monde n'est vert (Polis 1999) que parce que les prédateurs limitent les effectifs des herbivores.

2. Les interactions trophiques dans la forêt de Haïda Gwaii : cascade ou suintement?

D'après les résultats de nos études, l'abondance et la diversité des plantes et des assemblages de plantes sont

plus grandes en l'absence de grands mammifères herbivores (Stockton le présent volume). En présence d'un grand mammifère herbivore (le cerf à queue noire de Sitka *Odocoileus hemionus sitkensis* introduit), la diversité végétale est fortement réduite, cette diminution étant plus marquée sur les îles où la présence de cerfs est la plus ancienne. Allombert et Martin (le présent volume) et Martin *et al.* (le présent volume) ont montré que la réduction de l'abondance et de la diversité des plantes est corrélée à une réduction de l'abondance des insectes et de l'abondance et de la diversité des oiseaux forestiers. Martin *et al.* (le présent volume) ont aussi mis en évidence un réseau d'effets et d'interactions liant les cerfs, les prédateurs des nids et le succès reproducteur des oiseaux forestiers. Ces résultats semblent indiquer que l'arrivée de cet herbivore a déclenché une cascade d'effets, qui descendent du cerf vers les producteurs primaires et se répercutent de manière ascendante sur les insectes et les oiseaux.

3. Qui est responsable de la biodiversité sur Haïda Gwaii?

En présence de cerfs, mais en l'absence de prédateurs, la diversité des plantes et des animaux est faible et gouvernée par l'abondance de l'herbivore, dont les effets ne sont que légèrement amoindris par l'existence de défenses chimiques chez les plantes (Vourc'h *et al.* le présent volume). Cette situation contraste avec ce que nous supposons avoir été l'état initial, avant l'introduction du cerf, dans lequel la diversité végétale et animale était plus grande, surtout dans la strate arbustive, et dans lequel la diversité des plantes était probablement régulée par des facteurs abiotiques.

Lorsque la prédation par la chasse affecte les populations de cerfs, soit en causant une forte mortalité (réduction expérimentale des populations de cerfs, Gaston *et al.* le présent volume), soit une faible mortalité mais une augmentation des coûts de vigilance exercée en réponse aux risques de prédation (Brown *et al.* 1999), nous avons observé une augmentation significative de l'abondance et de la diversité des plantes (Martin et Baltzinger 2002; Gaston *et al.* le présent volume). Nous ne pouvons qu'avancer des hypothèses sur le degré de similitude entre l'abondance et la diversité des espèces dans des forêts où il y a des cerfs et des prédateurs et l'abondance et la diversité des espèces dans les forêts où il n'y a ni cerfs ni prédateurs, mais nos résultats indiquent clairement que, dans l'écosystème étudié, l'herbivore et son interaction (ou l'absence d'interaction) avec ses prédateurs sont des éléments clés de la régulation de la biodiversité (voir aussi Kirchhoff et Person le présent volume).

Compte tenu du fait que les cerfs ont colonisé toutes les îles à l'exception de quelques petites îles isolées, il s'ensuit que, sur Haïda Gwaii (îles de la Reine-Charlotte, Colombie-Britannique), la diversité biologique des écosystèmes terrestres est en grande partie gouvernée par le cerf. Cette régulation est plus sévère dans les zones éloignées et protégées. Dans les zones soumises à l'exploitation forestière, l'impact du cerf et les activités forestières interagissent pour façonner les communautés d'êtres vivants.

4. Des questions pour l'archipel

Nous avons montré que le coût de l'introduction du cerf à queue noire sur Haïda Gwaii a été élevé pour la diversité biologique de l'archipel. Bien que la liste des espèces rencontrées dans les îles ait peu changé, leur abondance relative s'est considérablement modifiée. Non seulement ces changements ont des effets sur le fonctionnement des écosystèmes locaux mais, en menaçant des génotypes insulaires uniques, ils représentent une menace pour la biodiversité de la planète.

Il nous reste beaucoup de choses à apprendre sur l'importance de ces populations insulaires. Haïda Gwaii, avant l'arrivée des Européens, peut être considéré comme une capsule temporelle dans laquelle les conditions du début du post-Pléistocène ont été isolées des effets du flux et du reflux des populations animales et végétales sur le continent voisin. De nombreuses caractéristiques physiologiques uniques de ces populations insulaires ont ainsi pu se développer ou se maintenir. Nous n'avons pu en étudier qu'un seul exemple : les défenses chimiques chez le thuya géant. Il serait surprenant que cet exemple soit unique.

À l'échelle locale, il existe de nombreuses et excellentes raisons d'essayer de renverser le cours des dégradations que les cerfs ont fait subir à la biodiversité de ces îles : des raisons d'ordre écologique, culturel, historique ou récréatif. À plus vaste échelle, il ne faut pas sous-estimer l'importance de Haïda Gwaii pour la biodiversité du Canada et de l'Amérique du Nord en son entier. Dans la diversité génétique des populations insulaires, il est possible que des gènes (allèles) ayant disparu des populations du continent persistent, qui pourraient constituer une source de diversité dans l'avenir. Toute érosion des ressources génétiques de la planète a des coûts potentiels. Nous devons mieux comprendre ces coûts pour évaluer les différentes options qui s'offrent à nous pour la gestion des cerfs.

À l'heure actuelle, les seules zones où un contrôle quelconque s'exerce sont celles où les cerfs sont chassés ou, peut-être, celles où les ours noirs sont abondants. Un examen de l'évolution du nombre de chasseurs enregistrés et du nombre de cerfs tués montre que la prédation par la chasse a diminué au cours des deux dernières décennies. La décision récente d'intensifier la chasse à l'ours noir pourrait, à sa manière, modifier la pression de prédation que le cerf, une proie éventuelle des ours tout au moins dans le cas des faons, subit. Dans les zones soumises à l'exploitation forestière, on peut s'interroger sur les effets de la diminution actuelle de la superficie en jeunes coupes et du vieillissement progressif des coupes plus anciennes sur l'abondance et la distribution des cerfs. Ces évolutions devraient diminuer la quantité de nourriture disponible pour les cerfs et pourraient entraîner une pression accrue sur le sous-bois des taches relictuelles de vieille forêt.

5. Des leçons pour le continent

Comme le disait déjà Leopold (1933) et plus récemment Stockton (le présent volume), « quand le loup n'est pas là, les cerfs mènent le jeu ». Les résultats des études effectuées par le Groupe de recherche sur les espèces introduites (RGIS) apportent des arguments solides et

convaincants à ceux qui, en Amérique du Nord et en Europe, s'efforcent de convaincre le public et les gestionnaires qu'en l'absence de populations de prédateurs en bonne santé, l'accroissement actuel des populations de cervidés aura des conséquences de plus en plus négatives sur toutes les composantes des écosystèmes forestiers. La restauration de populations de prédateurs est d'autant plus urgente dans le contexte actuel d'une diminution progressive de la pression de chasse ou de pratiques de chasses démographiquement ineffectives mettant l'accent sur la chasse aux trophées.

6. Des décisions pour l'avenir

Compte tenu des coûts imposés par l'introduction du cerf sur l'exploitation forestière et les communautés naturelles de Haïda Gwaii, il semble nécessaire d'évaluer les options qui se présentent pour l'avenir. Ces options appartiennent à deux catégories : défaitistes (nous laissons la situation telle qu'elle est) et optimistes (nous essayons de limiter le nombre de cerfs dans les endroits et à des niveaux où le rétablissement de la végétation est possible).

Les populations de cerfs de Haïda Gwaii étant actuellement contrôlées par la seule disponibilité en nourriture, toute action visant à diminuer le nombre de cerfs va améliorer cette disponibilité en nourriture et, de ce fait, favoriser la croissance des populations. Le modèle proposé par Kirchhoff et Person (ce volume) montre d'ailleurs clairement qu'un retour de la biomasse végétale devrait entraîner un accroissement de la population de cerfs. Cette augmentation exigera à son tour un effort accru de contrôle pour maintenir le même niveau de population.

Il ne fait pas de doute que toute mesure visant à réduire le nombre de cerfs dans tout l'archipel serait extrêmement coûteuse. L'éradication semble si difficile, si coûteuse et si contraire aux souhaits exprimés par les habitants qu'il semble inutile de l'envisager. Si des mesures sont prises, elles devraient chercher à diminuer les populations de cerfs sur de petites superficies. Le relief découpé de l'archipel pourrait faciliter la création de zones dans lesquelles la diminution des effectifs de cerfs pourrait être envisagée. Bien que les cerfs puissent franchir des obstacles aquatiques importants, ils le font probablement moins volontiers que s'il s'agissait de franchir des distances terrestres comparables. En plus des deux îles utilisées par RGIS pour expérimenter le contrôle des cerfs, la diminution des effectifs sur d'autres îles plus grandes pourrait être envisagée : Ramsay et Hibben en sont des exemples évidents. Il serait toutefois nécessaire de poursuivre indéfiniment le contôle de ces populations. Les très grands exclos, peut-être de plusieurs kilomètres carrés de superficie, auraient l'avantage, après des dépenses initiales importantes pour la construction de clôtures et l'éradication des cerfs, d'avoir des coûts d'entretien peu élevés. Ces très grands exclos pourraient être particulièrement pertinents dans les zones où une forte diversité végétale est attendue et où ces clôtures pourraient être érigées sans être trop exposées aux chutes de branches ou d'arbres. Dans le cas des écosystèmes qui n'existent que sur les îles Moresby et Graham, ce genre d'exclos sont peut-être la seule méthode envisageable pour la restauration de la biodiversité.

Documents cités

Brown, J.S.; Laundré, J.W.; Gurung, M. 1999. The ecology of fear: optimal foraging, game theory, and trophic interactions. J. Mammal. 80: 385-399.

Hairston, N.G.; Smith, F.E.; Slobodkin, L.B. 1960. Community structure, population control and competition. Am. Nat. 94: 421-425.

Halaj, J.; Wise, D.H. 2001. Terrestrial trophic cascades: how much do they trickle? Am. Nat. 157: 262-281.

Leopold, A. 1933. Game management. Charles Scribner's Sons, New York.

Martin, J.-L.; Baltzinger, C. 2002. Interaction among deer browsing, hunting, and tree regeneration. Rev. can. rech. for. 32: 1254-1264.

McCullough, D.R. 1997. Irruptive behaviour in ungulates. Pages 69-98 *in* W.J. McShea, H.B. Underwood et J.H. Rappole (sous la dir. de), The science of overabundance: deer ecology and population management. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

Pace, M.L.; Cole, J.J.; Carpenter, S.R.; Kitchell, J.F. 1999. Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. Trends in Ecol. Evol. 14: 483-488.

Polis, G.A. 1999. Why are parts of the world green? Multiple factors control productivity and the distribution of biomass. Oikos 86: 123-155.

Polis, G.A.; Sears, A.L.W.; Huxel, G.R.; Strong, D.F.; Maron, J. 2000. When is a trophic cascade a trophic cascade? Trends in Ecol. Evol. 15: 473-475.

Schmitz, O.J.; Saint-Clair, R.A.E. 1997. Rethinking the role of deer in forest ecosystem dynamics. Pages 201-223 *in* W.J. McShea, H.B. Underwood et J.H. Rappole (sous la dir. de), The science of overabundance: deer ecology and population management. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

Schmitz, O.J.; Hambäck, P.; Beckerman, A.P. 2000. Trophic cascades in terrestrial ecosystems: a review of the effects of carnivore removals on plants. Am. Nat. 155: 141-153.

Strong, D.F. 1992. Are trophic cascades all wet? Differentiation and donor-control in speciose ecosystems. Ecology 73: 747-754.

Cadre conceptuel pour la gestion des espèces introduites dans l'archipel de Haïda Gwaii

Todd Golumbia et Barb Rowsell

Résumé

Les changements provoqués par l'arrivée d'espèces introduites posent de nombreux défis (pratiques, esthétiques, économiques et écologiques) en matière de gestion. Si les espèces nouvellement arrivées s'établissent et deviennent abondantes, elles ont en général un effet négatif sur les écosystèmes indigènes. Bon nombre de recherches portent sur les conséquences écologiques des introductions, mais leurs aspects négatifs et positifs du point de vue humain sont souvent négligés. Le Groupe de recherche sur les espèces introduites (RGIS) a, dès le départ, mis l'accent sur la réalisation de recherches sur les relations écologiques entre les espèces introduites sur Haïda Gwaii (îles de la Reine-Charlotte, Colombie-Britannique). Pour trouver des solutions aux problèmes identifiés par la recherche, il faut en replacer les conclusions dans le contexte des préoccupations humaines. Le présent article décrit le processus concerté suivi par le programme de recherches de RGIS et le symposium qui en a résulté, au cours duquel des résidents locaux et les groupes intéressés se sont réunis avec des scientifiques pour acquérir des nouvelles informations et échanger des idées, jetant ainsi les bases d'une stratégie de gestion des espèces introduites pour Haïda Gwaii. Il s'agit dans le présent article de résumer les principaux points de vue et de réfléchir sur les résultats du symposium et de l'atelier.

1. Introduction et contexte

Les diverses raisons expliquant l'introduction d'espèces ont été résumées dans un contexte mondial et local par Simberloff (le présent volume), Gaston et Martin (le présent volume) et Golumbia *et al.* (le présent volume). De nombreuses introductions ont été effectuées dans le seul but de procurer un bénéfice aux humains, sans trop se préoccuper d'éventuelles conséquences écologiques (voire économiques). Les changements créés par l'arrivée d'espèces introduites posent de nombreux défis (pratiques, esthétiques, économiques et écologiques) aux gestionnaires. Certains changements sont bénéfiques pour les résidents locaux parce qu'ils leurs fournissent de nouvelles sources d'aliments ou de nouvelles possibilités d'activités économiques. Cependant, si les espèces nouvellement arrivées s'établissent et deviennent abondantes, elles ont en général des répercussions négatives sur certaines espèces indigènes, et peuvent avoir des répercussions écologiques profondes. Les introductions peuvent aussi nuire à des organismes indigènes ayant une importance économique ou culturelle. Bon nombre de recherches portent sur les conséquences écologiques des introductions, mais les aspects positifs et négatifs du point de vue humain sont souvent négligés.

Dès le départ le Groupe de recherche sur les espèces introduites (RGIS) a focalisé son attention sur des questions de recherches concernant les relations écologiques entre les espèces introduites, plus précisément le cerf à queue noire de Sitka *Odocoileus hemionus sitkensis*, et le paysage de Haïda Gwaii (îles de la Reine-Charlotte, Colombie-Britannique). La principale préoccupation des chercheurs était de comprendre, au-delà des changements évidents de la structure de la végétation provoqués par l'arrivée du cerf, quels avaient été les effets écosystémiques de cette introduction et comment ils pouvaient être mis en évidence. Pour faire face à ces éventuels bouleversements avec des mesures adéquates et efficaces, il faut d'abord les comprendre de façon plus approfondie et plus complète. Mais il faut aussi, pour élaborer des solutions aux problèmes circonscrits par la recherche, en replacer les conclusions dans le contexte culturel et politique (administrations locales et gouvernements provincial et national) et tenir compte d'intérêts particuliers, comme le bien-être des animaux, les intérêts des chasseurs ou de ceux qui collectent des produits de la nature. Les écarts entre la théorie écologique et la mise en œuvre d'actions de conservation (gestion des terres, planification et politique) ont souvent empêché la résolution de sérieux problèmes causés par les espèces envahissantes (Byers *et al.* 2002). Comme l'a montré Porter (1997), une information inadéquate et une mauvaise compréhension des problèmes peuvent souvent avoir comme conséquence des valeurs humaines mal formulées, et des positions intransigeantes par rapport à la gestion de populations de cerfs surabondantes.

La meilleure façon de trouver des solutions est de veiller à ce que tous les intéressés aient accès à toute l'information disponible avant que des plans d'action ne soient définis. Il est possible d'améliorer la communication en présentant l'information de manière à ce qu'elle soit à la fois accessible au grand public mais cible des catégories

spécifiques. Si procurer de l'information est un objectif incontournable, il faut aussi s'assurer qu'il existe des moyens de faire remonter l'information en provenance des catégories concernées et compétentes. Au final, il en incombe aux gestionnaires des terres (souvent les gouvernements) de s'assurer qu'ils disposent des meilleures informations quant il s'agit de trouver et de mettre en œuvre des solutions. Les mesures prises auront d'autant plus de chances de réussir qu'un large consensus a été obtenu.

Le symposium de 2002 organisé par RGIS a été le point culminant du travail effectué entre 1996 et 2001. Cette réunion avait deux objectifs : premièrement, communiquer les résultats des études menées par RGIS aux pairs tout comme aux acteurs locaux et régionaux et, deuxièmement, et c'était tout aussi important, de replacer cette recherche dans son contexte local en offrant un forum de discussion qui favorise la compréhension et la définition d'un consensus sur l'opportunité de telles recherches et sur la nécessité d'actions de gestion. Outre l'exposé des travaux de RGIS et d'expériences faites par d'autres chercheurs confrontés ailleurs à des situations similaires ou contrastées, le symposium a aussi fait appel aux points de vue de la population locale. Ceci fut accompli à la fois par des présentations structurées en panels et par des séances dirigées de questions et réponses tout au long du symposium. L'information provenant de toutes ces sources a été utilisée la dernière journée pour une séance d'atelier au cours de laquelle des buts, des objectifs et des mesures de suivi ont été élaborés comme des options possibles en vue de la gestion de la biodiversité sur Haïda Gwaii.

Dès le début de son existence, RGIS s'est efforcé de maximiser les échanges formels et informels en vue de faciliter les flux d'information entre le public et les différents niveaux de gouvernement (Reeve 1997). Ce processus de concertation a aussi été central pendant le symposium, au cours duquel des résidents locaux et des groupes intéressés on pu se joindre aux chercheurs dans le cadre d'une réunion scientifique formelle, ce qui a permis un échange d'idées entre chercheurs, gestionnaires et population locale. Les bases d'une stratégie de gestion des espèces introduites sur Haïda Gwaii ont ainsi été jetées.

Les conclusions de la recherche scientifique sont présentées dans ce volume par les différents auteurs. Le climat de discussion et de débat constant qui a caractérisé le symposium, les séances publiques ainsi que l'atelier de travail qui a suivi ne peut qu'être mal rendu. Il s'agit dans le présent article de résumer les principaux points de vue qui s'y sont exprimés et de réfléchir sur les résultats des discussions publiques et de l'atelier. Ces résultats contribueront peut-être à promouvoir un travail de restauration et une gestion actives.

2. Une histoire d'îles

Dans l'espoir de pouvoir partager nos conclusions « en direct » avec les collectivités locales, nous avons en 2001 organisé une visite sur le terrain regroupant plusieurs acteurs locaux de Haïda Gwaii. Avant le symposium, nous avons répété cette visite sur le terrain pour tous les conférenciers, un groupe de gestionnaires et de représentants locaux. Ces groupes ont été amenés sur le terrain, où ils ont pu observer le contexte dans lequel s'est fait la recherche et constaté par eux-mêmes l'ampleur des changements que les écosystèmes littoraux et forestiers de Haïda Gwaii ont connus. Cette excursion a également permis aux diverses parties de discuter de façon détendue. Les groupes ont été transportés par hydravion et ont pu visiter en bateau trois îles de la baie de Laskeek qui font partie du « laboratoire naturel » de RGIS. Ces îles montrent ce que sont les écosystèmes intensément broutés par le cerf, ceux qui sont dépourvus de cerfs et ceux qui se rétablissent de l'abroutissement par le cerf.

La visite a débuté sur l'île East Limestone (48 ha), caractérisée par des forêts intensément broutées par le cerf. La végétation y ressemble à un paysage de parc ouvert, avec un sous-bois moussu sans strate herbacée, une absence totale de régénération du thuya géant *Thuja plicata* et un retard marqué de la régénération de l'épicéa de Sitka *Picea sitchensis*.

Les groupes ont ensuite visité l'île Low (10 ha), dont l'éloignement, la petite taille relative et les côtes découpées se sont conjugués pour empêcher la colonisation par le cerf. Sur Low, les fleurs poussent à profusion dans toutes les fissures et toutes les parcelles de sol le long du littoral rocheux. Cette côte diffère totalement du littoral dénudé d'East Limestone. L'intérieur de la forêt, avec ses fougères et ses buissons denses qui font obstacle au déplacement, est tout aussi remarquable. Les communautés végétales du sous-bois vont de bosquets de ronces élégantes *Rubus spectabilis*, dans lesquels on ne pénètre qu'à quatre pattes, à un mélange ouvert de gaulthéries Shallon *Gaultheria shallon*, d'airelles rouges *Vaccinium parvifolium* et de fougères.

Enfin, le groupe s'est embarqué pour l'île Reef (249 ha) où, jusqu'en 1997, résidaient environ 80 cerfs à queue noire, et où les conditions étaient initialement similaires à celles rencontrées sur East Limestone. Les cerfs ont été abattus entre 1997 et 2000, et les changements qui en résultent sont suivis de près. Les épicéas rabougris ont désormais une croissance vigoureuse, des tiges d'airelles rouges vieilles de 70 ans produisent de nouvelles pousses basales qui atteignent maintenant 1,5 m de haut et les pentes sont couvertes de fougères ou d'arbustes. Avant les tirs de régulation, pas une seule plantule de thuya n'a été observée dans les échantillons de végétation; maintenant, elles sont communes. On observe les mêmes types de changement sur le littoral, ce qui confirme que lorsque la pression d'abroutissement diminue suffisamment, des plantes qui semblaient avoir complètement disparues peuvent se rétablir en peu de temps (Gaston *et al.* le présent volume).

3. La présence du cerf : les points de vue d'un panel représentatif

Tout de suite après la visite sur le terrain, une discussion publique avec un groupe de panélistes locaux a fourni à la population de l'archipel l'occasion de lancer le symposium en exprimant les points de vue locaux sur la présence des cerfs introduits. Cette réunion s'est tenue dans le village de Skidegate. Une discussion arbitrée en a suivi.

Les panélistes qui avaient présenté leur point de vue pendant cette séance d'ouverture, ont ensuite participé aux deux jours du symposium. Ils ont ensuite été invités à ouvrir l'atelier de travail en revisitant leur point de vue à la lumière de ce qui s'était dit et à définir ce qu'ils estimaient devoir être les objectifs prioritaire en matière de gestion du cerf et, de façon plus générale, de toutes les espèces introduites sur Haïda Gwaii. De tels objectifs ont aussi été définis à cette occasion par des représentant de RGIS, du Conseil de la nation haïda, et des organismes des gouvernements provincial et fédéral.

3.1 Barb Wilson (point de vue d'une Haïda)

Depuis l'introduction du cerf, les gens qui cueillent des petits fruits, sont passés d'une cueillette plutôt insouciante où ils battaient les buissons pour faire tomber des quantités indescriptibles de baies dans leurs tabliers, à une cueillette où les fruits sont collectés un à un pour être précautionneusement collectés dans un seau. C'est ce dont j'ai récemment pris conscience après être allée cueillir des baies avec ma collègue Anna Gajda. En parlant ensuite avec d'autres Haïdas et d'après mes propres observations au cours de recherches sur le terrain, je me suis aperçue que de tels changements caractérisent de nombreuses plantes que nos gens utilisent traditionnellement comme aliments, médicaments et comme source de fibres. Les Haïdas ont une longue tradition de cueillette de plantes. Nos vies et nos coutumes ont évolué en même temps que notre terre. Nous sommes ici pour prendre soin de tout ce qui est ici avec nous. Comment se fait-il que nous n'ayons pas vu ce qui arrive à nos plantes? Nos plantes disparaissent! En 125 petites années, presque tous nos petits fruits, sans parler des plantes médicinales, alimentaires et textiles, sont devenus rares, sinon menacés. Tous les Haïdas n'ont pas encore perdu nos connaissances sur l'usage et sur les soins à porter aux plantes. Il nous faut veiller à enseigner et à apprendre les façons traditionnelles de protéger les plantes. Le cerf est une source importante de protéines pour de nombreuses familles ici sur Haïda Gwaii, mais il n'est plus aussi nécessaire que lorsqu'il a été introduit au début des années 1900.

3.2 John Cumming (point de vue d'un chasseur)

Les cerfs ont été introduits sur Haïda Gwaii comme source d'aliments, et ce but a été atteint. En ce qui concerne la gestion du cerf, j'avais tendance à dire que « c'est le problème de l'industrie forestière ». Peut-être que c'est simplement un de leurs coûts pour faire des affaires ici. Nous devons définir ce que cela signifie, « gérer » le cerf. Si ça veut dire éradication, je ne suis pas d'accord. Toute tentative à grande échelle de supprimer les cerfs de l'archipel serait coûteuse et échouerait. L'introduction de prédateurs ne serait pas non plus une stratégie de gestion efficace. Tôt ou tard, je pense qu'un équilibre s'établira entre les populations de cerfs et l'habitat.

Je chasse parce que je n'aime pas le goût ou la qualité douteuse du bœuf commercial. J'aime partir à la recherche de ma proie et j'ai plaisir à être dehors. Je n'ai pas le moindre scrupule moral à tuer des animaux pour leur viande. La meilleure option de gestion pour réduire les populations de cerfs, c'est d'améliorer l'efficacité des chasseurs... c'est vraisemblablement le seul moyen de gestion du cerf acceptable. Modifier les règlements de chasse pour permettre un plus grand nombre de prises et pour prolonger la saison de chasse augmenterait le nombre de cerfs tués chaque année. J'aimerais que ceux qui chassent puissent approvisionner ceux qui ne le font pas. De plus, la mise hors service des routes forestières devrait être faite de manière qu'il soit encore possible d'accéder à de bonnes zones de chasse.

Je n'ai pas de problème avec RGIS et sa recherche sur les impacts des espèces introduites. Je pense toutefois qu'il faudrait améliorer les communications, plus précisément avec les communautés de l'archipel. Je pense que les résultats de RGIS devraient être formulés en langage de tous les jours afin que les gens de Haïda Gwaii comprennent mieux les aspects scientifiques de ces questions. J'aimerais que les impacts de toutes les espèces introduites fassent l'objet d'une démarche à plus large assise. J'aimerais aussi que les résidents de l'archipel participent davantage et je veux que la chasse continue de faire partie du mode de vie ici.

Je dois remercier le groupe parce qu'il m'a donné une vision plus large des effets du cerf, car j'ai découvert qu'avant la conférence j'avais une vision plutôt étroite de ce sujet. C'était très intéressant de se rendre compte que ce qui se passe ici dans les îles de la Reine-Charlotte est loin d'être unique : le cerf a le dessus dans d'autres endroits. J'ai aussi trouvé intéressant que la chasse ait été utilisée avec succès comme outil de gestion des populations. Je n'avais pas beaucoup pensé à l'effet que les cerfs ont sur les systèmes vivants ici. J'ai été surpris d'apprendre à quel point le broutage par le cerf nuit aux insectes et aux passereaux. L'information sur l'importance de nombreuses plantes pour la culture haïda m'a beaucoup mieux disposé à l'égard des arguments en faveur de la lutte contre le cerf. Les arguments avancés par l'industrie forestière semblent toujours être fondés uniquement sur des avantages financiers; je trouve difficile de beaucoup m'en faire pour des pertes de profit. J'aimerais réfléchir davantage à toute l'information que j'ai reçue, mais je peux peut-être accepter l'idée qu'il faille limiter et gérer la population de cerfs dans l'archipel.

3.3 John Barker (point de vue d'un forestier)

Les forestiers savent depuis longtemps que le cerf représente un problème, non seulement pour l'écologie des îles, mais aussi pour de nombreux aspects de la gestion de la forêt. Les contraintes accrues sur le territoire, le choix limité d'espèces, le retard de la régénération, la croissance ralentie au début, l'augmentation des coûts de la régénération, l'augmentation des dommages causés par l'érosion, l'épuisement des habitats et la réduction de la biodiversité sont quelques-unes de ces influences. Le problème est connu depuis longtemps, mais les pressions exercées par les

coûts se sont intensifiées récemment. Par exemple, sur les meilleurs sites, il est possible de régénérer le thuya. Nous savons quel est le problème et nous avons établi ce qu'il est possible de faire pour protéger les plantules, et nous connaissons aussi le coût important de la protection, qu'il est difficile de justifier dans le contexte économique actuel.

Ce qui n'a pas été examiné ni mis en œuvre sérieusement, c'est la gestion du cerf. Nous en savons maintenant assez pour commencer à prendre des mesures de gestion. Pour en arriver à gérer efficacement les écosystèmes des îles, nous devons agir maintenant. Plusieurs choses peuvent être faites, mais certaines démarches peuvent être difficiles sur le plan politique ou législatif. Trois options se présentent d'elles-mêmes :

1. La commercialisation de la viande et d'autres produits de l'élevage du cerf pourrait permettre de réaliser des profits. La mise sur pied d'une telle entreprise s'est révélée un bon stimulant en Nouvelle-Zélande.

2. L'éradication des cerfs a été essayée en Nouvelle-Zélande pendant plus de 100 ans, sans succès, et ne réussirait probablement pas ici.

3. L'introduction de prédateurs serait vraisemblablement un succès. Des incertitudes écologiques et sociales sont toutefois associées à une introduction supplémentaire.

Je viens sur Haïda Gwaii et je travaille dans la forêt ici depuis 40 ans, mais la question des espèces introduites est quelque chose qui doit être décidé par les résidents de l'archipel. Vous devez avoir une vision de ce que vous voulez accomplir et préparer un plan pour le degré de gestion choisi. Il y a un problème d'échelle dans la planification et ce qu'il est possible de réaliser. La coordination des efforts est la clé de la réussite. Pour que cet effort réussisse, les habitants de l'archipel doivent se réapproprier le projet et y participer. Pour obtenir ce soutien, il faudra transmettre le message aux résidents et aux politiciens. Il faudra peut-être modifier les règlements de chasse pour qu'ils soient flexibles et applicables à l'échelle locale. Il est important aussi de travailler avec les forestiers pour élaborer des pratiques de sylviculture qui contribueront au plan de gestion du cerf. Il a fallu de nombreuses années pour que le problème des espèces introduites prenne de l'ampleur, et il faudra de nombreuses années pour trouver et mettre en œuvre des solutions.

3.4 Terry Husband (point de vue d'un résident)

Ma famille est ici depuis longtemps et j'ai vécu ici toute ma vie. J'ai commencé à chasser et à pêcher avec mon père, mes oncles et ma grand-mère quand j'étais enfant. J'ai travaillé dans les secteurs de l'exploitation forestière et de la pêche, et j'ai considéré tout cela comme une occasion fantastique de me renseigner sur mon environnement. Mon père se souvient de l'époque où le cerf est devenu abondant après l'introduction. Le gros incendie dans les années 1800 qui a brûlé les bassins hydrographiques de la Tlell et de la Yakoun a fourni aux cerfs un bon habitat où prospérer. Depuis que la forêt a repoussé dans ces régions, le wapiti y est devenu plus abondant que le cerf.

En grand nombre, le cerf peut être une source de danger. Quiconque a vécu sur ces îles pendant suffisamment longtemps connaît les risques associés à la rencontre d'un cerf sur les routes. J'ai appris qu'il faut tenir compte d'autres valeurs lorsqu'on pense au cerf : par exemple, l'impact du broutage sur les baies que de nombreuses personnes aiment cueillir et sur les thuyas qui sont importants pour la foresterie et pour faire des œuvres d'art monumentales. Le cerf est un animal opportuniste qui tire parti des trouées naturelles et artificielles qu'il trouve dans la forêt, et a de fortes incidences sur ces zones.

J'ai participé aux tirs de régulations organisés par RGIS qui, pour moi, ont été une expérience éducative sur la chasse et le comportement du cerf. J'ai trouvé très intéressant de travailler avec des scientifiques dans le cadre de leurs recherches et dans le but de restaurer l'habitat sur des îles représentatives. Ce sont des îles petites, mais accidentées, et nous avons vite compris que les cerfs se déplacent beaucoup plus facilement que les chasseurs. Les tirs de régulation sont importants, ils fournissent un répit à la végétation et donnent une occasion de voir ce que serait l'écosystème s'il n'était pas brouté par le cerf, mais le temps, l'argent, la logistique, le travail d'équipe et l'effort que cela suppose empêcheraient d'utiliser cette méthode pour supprimer les cerfs dans tout l'archipel de Haïda Gwaii.

Les cerfs sont importants pour ces îles; ce sont des biens précieux pour l'alimentation et les loisirs, et nous ne pouvons pas simplement les traiter comme des animaux nuisibles. Il est important d'envisager l'ensemble de la situation. Nous avons besoin de coopération et de concessions entre tous les gens et toutes les organisations de Haïda Gwaii pour trouver des solutions. J'espère que les scientifiques resteront et continueront à nous aider à trouver ces solutions.

De la conférence, j'ai retiré un sentiment d'urgence, et que nous sommes à la veille de pouvoir définir une vision pour commencer à travailler à la gestion des espèces introduites. Je suis d'accord avec les autres conférenciers sur les changements à apporter aux règlements de chasse, la modification de la mise hors service des routes, la construction d'exclos et la restauration des petites îles. Nous avons acquis beaucoup d'information, c'est maintenant qu'il faut agir.

3.5 Council of the Haida Nation Forest Guardians (Gardiens de la forêt du Conseil de la nation haïda) — Gwaai Edenshaw, et extraits de Engelstoft et Bland (2002)

Il y a cinq objectifs que les gardiens de la forêt aimeraient voir découler de cette initiative :
1) reconnaissance de ce que la culture est une relation avec la terre; 2) maintenir ou rétablir la biodiversité de l'archipel; 3) obliger les titulaires de permis d'exploitation forestière à utiliser des pratiques sylvicoles responsables et durables; 4) créer un plan de gestion s'étalant sur 1 000 ans pour le

thuya afin que les thuyas de tous les âges puissent croître et prospérer, et fournir des matériaux pour nos générations futures; et 5) collaborer avec tous les organismes et toutes les organisations et personnes du même avis pour atteindre ces buts.

Isolée du continent, la vie sur Haïda Gwaii a forgé un équilibre délicat au fil de milliers d'années. La culture haïda s'est créée par rapport à cet équilibre qui assure santé et bien-être. Haïda Gwaii forme un seul écosystème; si l'une ou l'autre de ses parties est dévastée, cela porte atteinte à d'autres parties, y compris à la santé des gens et à leur culture. En tant que gouvernement, il incombe au Conseil de la nation haïda de veiller à ce que tous respectent les relations des haïdas avec la terre et à ce que des initiatives fondées sur une vue holistique de l'écosystème des îles soient élaborées.

L'extraction industrielle des ressources est la plus importante des menaces qui pèse sur la diversité de la vie dans les îles, mais le stress qu'ajoutent les espèces non indigènes est devenu de plus en plus évident pour nos gens. Plusieurs organisations ont élaboré des projets visant à sensibiliser et à faire comprendre en quoi certaines espèces introduites modifient l'écologie de Haïda Gwaii.

Une démarche stratégique de restauration des écosystèmes terrestres est considérée comme une priorité importante dans le plan de l'utilisation des terres élaboré en ce moment par le Conseil de la nation haïda. En avril 2001, le Conseil a signé un protocole avec le gouvernement de la Colombie-Britannique pour faire avancer, en collaboration avec les collectivités locales et tous les niveaux du gouvernement, un processus de planification de l'utilisation des terres reposant sur des principes sylvicoles s'appuyant sur la notion d'écosystème. Le travail de planification de l'utilisation des terres, créera un réseau d'aires protégées, définira les zones où la forêt pourra faire l'objet d'une telle exploitation durable ainsi que les opportunités pour des opérations de restauration.

3.6 Groupe de recherche sur les espèces introduites — Jean-Louis Martin

RGIS s'est attaché à comprendre les fonctions écologiques des espèces introduites et les changements qu'elles ont apportés. Nous avons tenté, dans toute la mesure du possible, de partager les résultats avec les usagers de ces milieux et la communauté locale. Ces activités de recherche devraient être intégrées dans une vision globale de la gestion des espèces introduites sur Haïda Gwaii, y compris, par exemple, l'élargissement de la recherche à d'autres espèces envahissantes ou des mesures de gestion proactives, comme l'imposition de limites à l'importation d'espèces exotiques supplémentaires. Le travail de RGIS a permis d'acquérir un capital important de connaissances qui pourra être utilisé dans l'avenir. Il y a aussi le capital des expériences en cours, qui pourront contribuer encore davantage aux connaissances. L'existence aujourd'hui d'un remarquable laboratoire de terrain est un autre résultat précieux qui peut être considéré comme un atout pour toute la collectivité des îles.

RGIS est d'avis que toute tentative d'éradiquer le cerf sur Haïda Gwaii est extrêmement difficile et, compte tenu de la valeur du cerf, qu'elle n'est pas souhaitable sur le plan social. Nous croyons par contre que le cerf devrait être géré d'une manière qui réduise ses effets et favorise la biodiversité. Nous convenons, avec d'autres participants à l'atelier, qu'il faudrait qu'un groupe consultatif ou un comité formé de gestionnaires des terres, de spécialistes, et d'usagers, se forme et donne des conseils sur les questions de conservation et de biodiversité relatives aux espèces introduites. Compte tenu des connaissances acquises jusqu'à maintenant, les principales préoccupations et priorités de RGIS consistent : 1) à maintenir à un bas niveau la population de cerfs sur les îles où ils ont été abattus afin que nous puissions continuer à en tirer des connaissances; 2) à élargir la recherche à d'autres objectifs pertinents pour la recherche sur le cerf (p. ex., démographie et santé des populations de cerfs, incidence de l'ours sur le cerf, incidence du cerf sur la végétation alpine/subalpine, déplacement des cerfs entre les îles); et 3) à élaborer d'autres objectifs de recherche pertinents pour combler les lacunes dans les connaissances relatives à d'autres espèces introduites (p. ex. les plantes envahissantes, le raton laveur *Procyon lotor*, l'écureuil roux *Tamiasciurus hudsonicus* et le castor *Castor canadensis*).

3.7 Ministère de la Protection de l'eau, des terres et de l'air de Colombie-Britannique — Tom Smith

Par le passé, l'attitude envers la gestion du cerf introduit sur Haïda Gwaii a été le laisser-faire. La situation unique des îles, où il y a abondance de cerfs et absence de prédateurs, a conduit à des règlements de chasse libéraux, bien que ces règlements n'aient jamais été conçus comme outils de gestion de la végétation. Les objectifs du Ministère en terme de gestion des cerfs peuvent être résumés comme les suivants : 1) faire en sorte que la population locale en arrive à un consensus sur les changements proposés aux règlements de chasse; 2) maintenir les possibilités de pratiquer la chasse et l'accès aux zones de chasse; 3) réduire la population actuelle des cerfs : ni les cerfs ni leur habitat ne sont en bonne santé à l'heure actuelle; et 4) accroître les programmes d'éducation destinés non seulement au public mais aussi aux politiciens et aux fonctionnaires dont les idées sur la gestion des cerfs se limitent peut-être à un maintien ou à une augmentation des populations plutôt qu'à l'achèvement d'objectifs plus larges, comme la gestion de la végétation ou des habitats.

Il ne sera peut-être pas facile d'apporter les changements nécessaires à la législation. Ces changements établiront des précédents, à propos desquels les gouvernements sont toujours prudents. En cas d'examen de modifications à apporter à la législation pour permettre à la chasse de devenir un outil de gestion, le Ministère devra aussi revisiter son choix politique de faire de la vente de bracelets pour la chasse une source de revenus. Il devra aussi veiller à ce que la réduction des cerfs se fasse sans cruauté et consulter les Premières nations. En ce qui concerne l'introduction de prédateurs, le Ministère serait très prudent. Les prédateurs sont eux-mêmes des espèces introduites et nous ne pouvons pas complètement prévoir les résultats de ces introductions.

3.8 Parcs Canada – Dennis Madsen

La réserve de parc national et site du patrimoine haïda Gwaii Haanas est régie par la *Loi sur les parcs nationaux du Canada* et doit être gérée en conséquence. Selon la *Loi*, la priorité est la « préservation ou le rétablissement de l'intégrité écologique par la protection des ressources naturelles et des processus écologiques ». C'est notre habitude de prendre des décisions fondées sur des connaissances scientifiques, comme ceux qui nous sont fournis par cette conférence. Nos politiques sont en règle générale en harmonie avec les objectifs des autres conférenciers. Gwaii Haanas voit la protection et la conservation d'écosystèmes représentatifs comme un objectif clé. Pour ce faire, il sera important : 1) de continuer à combler les lacunes en matière de connaissances; 2) de surveiller les tendances à long terme dans les zones restaurées et les zones où les effets de la présence du cerf se font sentir; 3) de continuer à collaborer avec d'autres sur Haïda Gwaii afin de gérer les effets du cerf; et 4) de poursuivre les activités de sensibilisation et de communication.

4. Leçons apprises : Résumé des résultats de l'atelier

L'atelier a commencé par un aperçu des principales conclusions de la recherche et des principaux objectifs décrits par les participants (voir ci-dessus). Le reste de la journée a été consacré à du travail en petits groupes, qui ont fait la synthèse d'un ensemble de mesures de suivi, de buts et d'objectifs communs qui tracent une ligne de conduite pour l'avenir, c'est-à-dire essentiellement, à l'élaboration d'un cadre de gestion pour les espèces introduites. Les résultats de cet atelier guideront les gestionnaires pour la mise en œuvre des initiatives qui en découleraient.

Bien que de nombreux buts aient été discutés, les participants ont ramené la discussion à quatre buts « principaux ». Les voici :

1. Maintenir et rétablir la biodiversité indigène, les espèces en péril et les plantes et les animaux (y compris le cerf) ayant une importance culturelle dans les écosystèmes de nos îles.
2. Réduire les impacts du cerf sur nos écosystèmes indigènes.
3. Créer un groupe d'action local qui examinera les questions relatives à toutes les espèces introduites, formulera des recommandations et diffusera de l'information à leur sujet, tout en fournissant une vision claire et consensuelle.
4. Communiquer, éduquer et continuer le dialogue sur la biodiversité et les effets des espèces introduites.

Trois objectifs permettant d'atteindre ces buts ont été circonscrits. Un certain nombre de « mesures de suivi » ont été présentées pour chacun des objectifs pendant une séance de réflexion collective. Ces mesures ont été ramenées à un petit nombre de points prioritaires :

1. Communiquer et éduquer
   - Utiliser un groupe d'action local pour gérer et diffuser l'information, faire état des progrès accomplis et élaborer un consensus.
   - Diffuser des messages cohérents et actualisés sur divers aspects de la biodiversité et des espèces introduites, ainsi que sur des groupes d'intérêt général et les secteurs de compétence chargés de la gestion.
   - Trouver de nouveaux moyens de joindre les gens, y compris plus d'interactions avec les écoles locales.
   - Élargir les activités de diffusion externe pour sensibiliser de façon générale aux nouvelles introductions et les prévenir.
   - Continuer les excursions sur le terrain avec les partenaires et acteurs locaux afin qu'ils aient une expérience de première main des questions.

2. Gestion active
   - Maintenir les tirs de régulations existants.
   - Réaliser une analyse de faisabilité des coûts et des bénéfices pour différentes options de gestion des cerfs, y compris, notamment, la chasse commerciale ou communale, l'immunocontraception et les chiens dressés.
   - Amener le groupe de planification de l'utilisation des terres à établir des zones de gestion mettant plus ou moins l'accent sur la biodiversité en relation avec le cerf.
   - Étudier les changements à la mise hors service des routes et à l'accès.
   - Modifier les règlements de chasse actuels (limite de prises, saison prolongée pour les biches, instauration d'un programme mettant en place un droit de tuer un mâle avec ramure).
   - Élaborer un processus pour les points d'entrée (traversiers et aéroports) afin de limiter les nouvelles introductions.
   - Encourager l'enlèvement et la destruction des plantes envahissantes.
   - Discuter la possibilité d'établir des primes pour les animaux à fourrure introduits (raton laveur, castor et écureuil roux) avec les trappeurs locaux.
   - Poursuivre l'éradication des ratons laveurs sur les colonies d'oiseaux de mer; étendre des tirs de régulations aux zones avoisinantes.
   - Concentrer les activités de chasse et de piégeage en facilitant l'accès à des zones cibles.

3. Recherche et suivi
   - Poursuivre le suivi des îles sur lesquelles les cerfs ont été abattus et celui des exclos connexes.
   - Mesurer l'effet du cerf sur la végétation alpine/subalpine.
   - Réaliser de bonnes cartes écologiques pour la modélisation de l'habitat.
   - Effectuer des recherches (alimentation, densité et population) sur les prédateurs (ours noir *Ursus americanus*).
   - Intégrer le modèle du cerf de l'Alaska pour un modèle de la prédation par l'ours noir.
   - Effectuer des recherches fondamentales sur le cerf

pour comprendre la variation spatiale de la densité de cerfs, le taux de reproduction des cerfs et les déplacements des cerfs afin de déterminer les seuils de densité des cerfs en relation avec le rétablissement de la végétation.
- Utiliser les chasseurs pour établir un programme de suivi à long terme du cerf (taux de gestation, morphologie).
- Circonscrire les lacunes dans la recherche, et entreprendre des recherches sur d'autres espèces introduites.
- Poursuivre le travail sur une base de données de suivi du système d'information géographique pour toutes les espèces envahissantes.
- Recueillir des données sur la chasse au cerf par les Autochtones.
- Étudier la relation entre la gestion des forêts et la densité des cerfs, et mettre en particulier l'accent sur l'utilisation d'outils sylvicoles pour atténuer les effets du broutage par le cerf.

5. Discussion

Il ne sera pas possible d'en arriver à des stratégies de gestion du cerf sur Haïda Gwaii sans échange ouvert d'informations et d'idées entre toutes les parties intéressées ou concernées. La participation de résidents locaux à la conception et à la mise en œuvre du programme de recherche a considérablement amélioré les travaux de RGIS. La Laskeek Bay Conservation Society, un groupement local à large assise qui se consacre à l'éducation environnementale par les suivis et la recherche, a été associée à ce projet dès le début et a constamment transmis les points de vue locaux ou fourni de l'information sur les compétences et les connaissances disponibles dans cet archipel éloigné. S'être assuré un soutien local dès le départ a amélioré le programme de recherche et a permis d'être en contact avec les communautés locales. Cette relation a permis de maximiser la fusion entre savoirs locaux et expertise scientifique « importée ». Il y a eu, et il continue d'y avoir, une interaction constante qui informe les résidents locaux sur les espèces introduites et la biodiversité, et renseigne les scientifiques sur le contexte de leur travail sur Haïda Gwaii.

Il est encourageant de voir que d'autres initiatives qui compléteront les travaux de RGIS voient le jour. Sous les auspices du Programme de restauration des écosystèmes terrestres, le Conseil de la nation haïda et le ministère de la Protection de l'eau, des terres et de l'air de Colombie-Britannique ont entrepris une enquête auprès des résidents locaux et des gestionnaires afin d'élaborer un plan stratégique pour l'évaluation des menaces que les espèces introduites représentent et de mettre en œuvre des activités de restauration visant à faire disparaître ces menaces (Engelstoft et Bland 2002). Pour réussir ces stratégies, ils doivent disposer d'une solide base d'information sur la colonisation par les espèces introduites, les effets écologiques de ces espèces et les mesures de lutte à leur encontre (Byers *et al.* 2002). Il est encourageant de constater, qu'avant et immédiatement après le symposium, plusieurs initiatives ont été prises en vue d'atténuer les menaces des espèces introduites. Elles vont de l'enlèvement spontané du genêt à balai *Cytisus scoparius* par des résidents de Tlell, à la désignation et à la protection de communautés végétales importantes sur le plan culturel par Daamaan Xil, un groupe d'aînés haïdas « qui prennent soin des plantes », et par les gardiens de la forêt du Conseil de la nation haïda. Des mesures plus proactives, comme celles qui viseraient à empêcher d'autres introductions, seront peut-être plus efficaces pour la conservation, mais seront vraisemblablement plus difficiles à mettre en œuvre. Les canaux d'invasion ou la fréquence de l'introduction d'espèces sont fonction des habitudes des voyageurs et des activités commerciales. L'arrivée de nouvelles espèces est facilitée par les tendances actuelles à la libéralisation des réglementations et par le fait que l'efficacité des mesures de prévention ou de refoulement dépendra de la rigueur des mesures prises par la partie la moins efficace (Perrings *et al.* 2002). Bien que ces tendances s'inscrivent dans un contexte mondial et international, elles ont des conséquences à l'échelle locale. Elles imposent des niveaux hiérarchiques multiples et parce que la volonté de s'occuper de questions de quarantaine ou de contrôle, et l'intérêt qu'elles suscitent, sont limités.

Un effort constant et la circulation continuelle de l'information ont stimulé toutes les parties. RGIS a toujours reconnu que son rôle consistait à fournir de la connaissance objective et impartiale pour faciliter la prise de décisions aux échelons politiques régionaux et locaux. Au moment de passer de la discussion à l'action, des relations solides ont été créées, ce qui devrait faciliter la transition de la collecte d'information à la prise de décisions. Les résultats de l'atelier et du symposium semblent devoir se mettre en place sans trop de difficultés. Dans les quelques mois qui ont suivi l'atelier, un groupe de résidents locaux intéressés par la poursuite de ces initiatives a été formé. Ce groupe d'action sur les espèces introduites a mis en œuvre plusieurs mesures de suivi et appuie activement des initiatives similaires par des résidents locaux. Simultanément, et en conséquence directe du symposium, des gestionnaires provinciaux des espèces sauvages s'emploient à modifier les règlements de la chasse au cerf sur Haïda Gwaii; ce faisant, ces outils de gestion des espèces sauvages deviennent des instruments de gestion écosystémique axés davantage sur la végétation. Les espèces introduites sont placées à l'avant-scène des stratégies de rétablissement des espèces en péril et de planification de l'utilisation des terres pour l'archipel.

Il reste des questions sans réponse. Avant d'intensifier les actions de restauration, des questions relatives aux patrons de propagation et d'abondance, à l'invasibilité des systèmes ou aux effets de seuil devront être traitées. Les réponses devront être formulées en termes de faisabilité et d'évaluation des risques. Pour mesurer notre efficacité dans ce que nous entreprenons, il sera essentiel d'avoir des protocoles de suivi défendables. Il n'existe, la plupart du temps, pas beaucoup d'information sur les effets des espèces introduites, mais il y en a encore moins sur les effets des mesures de gestion des communautés et des espèces que nous tentons de rétablir (Byers *et al.* 2002). Selon le groupe d'action, ces domaines d'études pourraient faire partie des rôles futurs de RGIS ou de qui le remplacera

dans l'avenir. Les apports et les conseils d'organes consultatifs locaux se sont avérés utiles dans d'autres scénarios de gestion du cerf (Shafer-Nolan 1997) et peuvent vraisemblablement s'appliquer aussi à d'autres espèces introduites sur Haïda Gwaii. En combinant de l'information scientifique objective avec le contexte local, en asseyant les décisions de gestion sur des bases scientifiques sûres et en discutant ouvertement des options pour la résolution de ces questions (processus décisionnel ouvert) (Mitchell *et al.* 1997) il est possible de générer un large appui du public pour régler des questions qui pourraient sinon porter à controverse. La fécondation croisée constante entre connaissances locales et l'expertise scientifique locale ou « importée » semble devoir constituer la meilleure approche pour le renforcement des compétences et la réussite dans l'avenir. De même, c'est grâce au mélange de mesures pratiques, de modifications administratives, d'activités éducatives, de recherches et de suivi scientifiques que les meilleures approches seront définies, mises en œuvre et menées à terme.

Remerciements

Nous remercions les membres du panel et les quelque 50 participants à l'atelier qui ont offert leurs idées et leur énergie pour discuter et définir des actions de gestion des espèces introduites sur Haïda Gwaii. Une bonne partie de l'information pour le présent article a été tirée des entrevues et des discussions qui ont précédé ou suivi le symposium, ainsi que de celles du panel et de l'atelier.

Documents cités

Byers, J.E.; Reichard, S.; Randall, J.M.; Parker, I.M.; Smith, C.; Lonsdale, W.M.; Atkinson, I.A.E.; Seastedt, T.R.; Williamson, M.; Chornesky, E.; Hayes, D. 2002. Directing research to reduce the impacts of non-indigenous species. Conserv. Biol. 16(3): 630-640.

Engelstoft, C.; Bland, L. 2002. Restoration priorities associated with introduced species impacts on Haida Gwaii/Queen Charlotte Islands: Perspectives and strategies. Rapport inédit, Council of the Haida Nation Forest Guardians et B.C. Ministry of Water, Land and Air Protection, Victoria, C.-B. 112 p.

Mitchell, J.M.; Pagac, G.J.; Parker, G.R. 1997. Informed consent: Gaining support for removal of overabundant white-tailed deer on an Indiana state park. Wildl. Soc. Bull. 25(2): 447-450.

Perrings, C.; Williamson, M.; Barbier, E.B.; Delfino, D.; Dalmazzone, S.; Shogren, J.; Simmons, P.; Watkinson, A. 2002. Biological invasion risk and the public good; An economic perspective. Conserv. Ecol. 6(1): 1. Disponible à l'adresse http://www.consecol.org/vol6/iss1/art1.

Porter, W.F. 1997. Ignorance, arrogance and the process of managing overabundant deer. Wildl. Soc. Bull. 25(2): 408-412.

Reeve, M. 1997. Introduced species communications strategy – draft. Rapport inédit produit par l'Agence Parcs Canada pour le Groupe de recherche sur les espèces introduites. 9 p.

Shafer-Nolan, A.L. 1997. The science and politics of deer overabundance at Cyahoga Valley National Recreation Area, Ohio. Wildl. Soc. Bull. 25(2): 457-461.

