

## **Analyse de la contribution de l'original (Alces Americanus) à la transition des peuplements forestiers vers des milieux ouverts au sein du parc national Forillon**

**Auteur** : Wellens, Léa

**Promoteur(s)** : Lejeune, Philippe; 11360

**Faculté** : Gembloux Agro-Bio Tech (GxABT)

**Diplôme** : Master en bioingénieur : gestion des forêts et des espaces naturels, à finalité spécialisée

**Année académique** : 2024-2025

**URI/URL** : <http://hdl.handle.net/2268.2/24139>

---

### *Avertissement à l'attention des usagers :*

*Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative" (BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.*

*Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.*

---

***ANALYSE DE LA CONTRIBUTION DE L'ORIGNAL  
(ALCES AMERICANUS) À LA TRANSITION DES  
PEUPLEMENTS FORESTIERS VERS DES MILIEUX  
OUVERTS AU SEIN DU PARC NATIONAL FORILLON***

LÉA WELLENS

**TRAVAIL DE FIN D'ÉTUDES PRÉSENTÉ EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLÔME DE  
MASTER BIOINGÉNIEUR EN GESTION DES FORêTS ET ESPACES NATURELS**

**ANNÉE ACADEMIQUE 2024-2025**

**CO-PROMOTEURS: LEJEUNE PHILIPPE (ULIEGE) ET THÉAU JÉROME (UDES)**





© Toute reproduction du présent document, par quelque procédé que ce soit, ne peut être réalisée qu'avec l'autorisation de l'auteur et de l'autorité académique de Gembloux Agro-Bio Tech.

*Le présent document n'engage que son auteur.*

***ANALYSE DE LA CONTRIBUTION DE L'ORIGNAL  
(ALCES AMERICANUS) À LA TRANSITION DES  
PEUPLEMENTS FORESTIERS VERS DES MILIEUX  
OUVERTS AU SEIN DU PARC NATIONAL FORILLON***

LÉA WELLENS

**TRAVAIL DE FIN D'ÉTUDES PRÉSENTÉ EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLÔME DE  
MASTER BIOINGÉNIEUR EN GESTION DES FORêTS ET ESPACES NATURELS**

ANNÉE ACADÉMIQUE 2024-2025

**CO-PROMOTEURS: LEJEUNE PHILIPPE (ULIEGE) ET THÉAU JÉROME (UDES)**

# Avant-propos

---

Ce mémoire résulte d'une collaboration entre Gembloux Agro-Bio Tech (GxABT, Université de Liège, Belgique) et l'Université de Sherbrooke (Canada). Il a été réalisé sous la direction de Jérôme Théau (Professeur, Université de Sherbrooke) et de Philippe Lejeune (Professeur, GxABT) et de Pierre Etcheverry (Coordonnateur de projet, Parc national Forillon, Parcs Canada).

## Remerciements

---

Je souhaite tout d'abord remercier mes promoteurs, M. Lejeune et M. Théau pour leur suivi et leurs conseils tout au long de ce projet, depuis la préparation jusqu'à la rédaction de ce mémoire.

Un grand merci à Parcs Canada, et plus particulièrement à Pierre Etcheverry, pour m'avoir donné la chance de travailler sur ce projet et de découvrir le parc national Forillon. Merci à lui d'avoir partagé avec moi son expérience, sa passion et ses précieux conseils concernant l'original.

Merci aussi au département de statistique, informatique et modélisation appliquée pour leurs conseils précieux en statistiques, et tout particulièrement à Sébastien Franceschini.

Je pense aussi à tous mes amis de la Faculté de Gembloux qui m'ont accompagnée pendant ces cinq belles années.

Enfin, merci à mes parents pour leur soutien constant tout au long de mon parcours universitaire. Un grand merci également à ma grand-mère et à ma maman pour la dernière relecture.

# Abstract

---

High moose densities are known to reduce plant survival, growth, and reproductive success through repeated selective browsing on specific species, potentially inhibiting forest regeneration. In several eastern Canadian national parks, such browsing pressures have been linked to a shift from closed-canopy forests to more open landscapes. In Forillon National Park, moose populations have increased steadily between 1990 and 2020, raising concerns about similar ecological changes occurring there. Prior studies within the park have reported forest openings in zones with high moose densities; however, a direct causal relationship between these two factors has yet to be established. To investigate this link, we hypothesized that if moose browsing hinders canopy closure, a higher proportion of forest areas undergoing transition from closed to open canopy conditions should be found within zones of high moose concentration. Core areas of the winter home ranges were identified using telemetry data from 52 moose individuals and designated as high-density zones. Forest areas experiencing transition were detected by analyzing temporal changes in forest attributes derived from ecoforestry inventories, revealing patterns contrary to those expected in natural boreal mixed forest succession. Results showed a significant association between the core areas of moose winter home ranges and forest areas undergoing transition from closed to open canopy. However, at the individual level, moose did not appear to preferentially select these transitioning zones during winter. At the population scale, a higher proportion of these transition areas was found within the winter home range than expected by chance, although this pattern was not statistically significant. A logistic regression model identified altitude, spruce budworm outbreaks, slope, distance to water, and the combination of covert type and age class as relevant variables to predict the occurrence of a transition from closed to open canopy. Overall, while the results were not as clear-cut as anticipated, they suggest a potential relationship between areas of high moose concentration and the occurrence of canopy openings.

**Key words:** *Alces americanus*, Forillon National Park, forest succession, plant-herbivore interactions, habitat selection.

# Résumé

---

De fortes densités d'orignaux peuvent réduire la survie, la croissance et le succès reproducteur des plantes en raison du broutage sélectif répété de certaines espèces végétales, freinant la régénération forestière. Dans plusieurs parcs nationaux de l'est canadien, l'impact de l'orignal a provoqué la transformation de milieux forestiers en milieux ouverts. Au parc national Forillon, la population d'orignaux a augmenté de façon constante entre 1990 et 2020, suscitant des inquiétudes quant à la possibilité de voir un scénario similaire apparaître. Des travaux antérieurs menés au sein du parc ont mis en évidence une ouverture du milieu dans les zones à forte densité d'orignaux, mais le lien entre la surabondance d'orignaux et l'ouverture du milieu reste à prouver. Afin d'étudier cette interaction, nous avons émis l'hypothèse que si le broutage de l'orignal empêche la fermeture du couvert forestier, une proportion plus élevée des zones en phase d'ouverture devrait être observée dans les zones à forte concentration d'orignaux. Les noyaux des domaines vitaux hivernaux ont été identifiés à partir de données de télémétrie provenant de 52 individus et ont été définis comme les zones de concentration. Les secteurs en phase d'ouverture ont été détectés par l'analyse des variations temporelles des attributs forestiers issues des inventaires écoforestiers, révélant des dynamiques contraires à celles attendues lors de la succession naturelle des forêts boréales mixtes. Les résultats ont mis en évidence une association significative entre les zones de concentration hivernale et les zones en phase d'ouverture. Toutefois, au niveau individuel, les orignaux ne semblaient pas sélectionner préférentiellement ces zones durant l'hiver. À l'échelle de la population, une proportion plus importante de zones en phase d'ouverture se situait dans les zones de concentration hivernale que ce qui serait attendu par le hasard, bien que cette tendance ne soit pas statistiquement significative. Un modèle de régression logistique a mis en évidence l'influence de l'altitude, l'épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette, la pente, la distance à l'eau ainsi que l'association entre le type de couvert et la classe d'âge comme variables environnementales associées aux zones en phase d'ouverture. Dans l'ensemble, bien que les résultats ne soient pas aussi nets que prévu, ils suggèrent une relation potentielle entre les zones à forte concentration d'orignaux et l'apparition d'ouvertures dans le couvert forestier.

**Mots-clés :** *Alces americanus*, Parc national Forillon, succession écologique, interactions plantes-herbivores, sélection d'habitat.

# Tables des matières

---

Avant-propos .....	i
Remerciements .....	i
Abstract .....	ii
Résumé .....	iii
Table des Figures .....	vi
Table des Tableaux.....	vii
<b>1 INTRODUCTION .....</b>	<b>1</b>
1.1 MISE EN CONTEXTE.....	1
1.2 PROBLÉMATIQUE .....	2
1.3 OBJECTIFS.....	3
<b>2 ÉTAT DES CONNAISSANCES .....</b>	<b>3</b>
2.1 ÉCOLOGIE DE L'ORIGINAL.....	3
2.1.1 Description générale de l'espèce.....	3
2.1.2 Dynamique de la population .....	4
2.1.3 Utilisation du territoire .....	5
2.2 SUCCESSION ÉCOLOGIQUE .....	7
2.2.1 Cadre historique .....	7
2.2.2 Forêts boréales mixtes .....	7
2.2.3 Perturbations naturelles .....	9
2.3 SITUATION DE L'ORIGINAL DANS LE PNF.....	11
2.3.1 Évolution de la population d'orignaux dans le parc .....	11
2.3.2 Suivi de l'impact de l'original .....	13
<b>3 MATÉRIEL ET MÉTHODES.....</b>	<b>14</b>
3.1 AIRE D'ÉTUDE.....	14
3.2 DONNÉES UTILISÉES.....	14
3.2.1 Sources et format des données utilisées .....	14
3.2.2 Données de localisation.....	15
3.3 TRAITEMENT DES DONNÉES .....	15
3.3.1 Identification des zones de concentration hivernale .....	16
3.3.2 Détection des zones en phase d'ouverture .....	18
3.3.3 Caractérisation des zones en phase d'ouverture.....	23
3.4 ANALYSE DES DONNÉES.....	23
3.4.1 Analyse de la contribution de l'original aux zones en phase d'ouverture.....	23
3.4.2 Caractérisation des zones en phase d'ouverture.....	23
<b>4 RÉSULTATS .....</b>	<b>25</b>
4.1 DOMAINES VITIAUX HIVERNNAUX.....	25
4.2 ZONE EN PHASE D'OUVERTURE .....	27
4.2.1 Contribution de l'original aux zones en phase d'ouverture .....	27
4.2.2 Caractérisation des zones en phase d'ouverture.....	29
<b>5 DISCUSSION.....</b>	<b>30</b>
5.1 ZONES DE CONCENTRATION HIVERNNALE .....	30
5.2 ZONES EN PHASE D'OUVERTURE .....	31
5.2.1 Contribution de l'original .....	31

5.2.2 Caractérisation des zones en phase d'ouverture.....	32
5.3 LIMITES .....	34
5.4 PERSPECTIVES.....	35
<b>6 CONTRIBUTION PERSONNELLE .....</b>	<b>36</b>
<b>7 CONCLUSION .....</b>	<b>36</b>
<b>8 BIBLIOGRAPHIE .....</b>	<b>36</b>
<b>9 ANNEXE .....</b>	<b>43</b>
ANNEXE A : CAPTURE D'ÉCRAN EXTRAIT DE BALDWIN ET AL. (2017) .....	43
ANNEXE B : DONNÉES INDIVIDUELLES DE SUIVI GPS DES ORIGAUX .....	44
ANNEXE C : PRÉSENTATION DE LA MÉTHODE DE NETTOYAGE DES DONNÉES DÉVELOPPÉE PAR BJØRNERAAS ET AL., 2010.....	46
ANNEXE D : GRAPHIQUE DES DISTANCES JOURNALIÈRES PARCOURUES PAR LES ORIGAUX SUIVIS AU SEIN DU PARC NATIONAL FORILLON EN FONCTION DU TEMPS .....	47
ANNEXE E : PRÉSENTATION DES SITES VISITÉS POUR LA VALIDATION SUR LE TERRAIN .....	48
ANNEXE F : PRÉSENTATION DU DOMAINE VITAL DE L'INDIVIDU 20-PNF-54 .....	54
ANNEXE G : RÉPARTITION DU NOMBRE DE PIXELS CLASSÉS EN PHASE D'OUVERTURE ET HORS PHASE D'OUVERTURE PAR CLASSE D'HABITATS .....	55

# Table des Figures

---

FIGURE 1. ORIGNAL MÂLE (© WILDEST MOODS - P.ETCHEVERRY) .....	3
FIGURE 2. CARTE DE LA ZONE BORÉALE AU CANADA (PARTIE GRISÉE ; BRAND ET AL., 2009). ...	8
FIGURE 3. REPRÉSENTATION DE LA SUCCESSION ÉCOLOGIQUE DANS LES FORÊTS BORÉALES MIXTES (BERGERON & FENTON, 2012).....	8
FIGURE 4. ÉVOLUTION DU NOMBRE D'ORIGNAUX AU SEIN DU PNF ESTIMÉ À PARTIR D'INVENTAIRES AÉRIENS (SOURCE : ETCHEVERRY ET AL., 2023).....	12
FIGURE 5. CARTOGRAPHIE DES PEUPLEMENTS TOUCHÉS PAR L'ÉPIDÉMIE DE LA TORDEUSE DES BOURGEONS DE L'ÉPINETTE DES ANNÉES 1970 AU SEIN DU PNF .....	13
FIGURE 6. LOCALISATION DU PARC NATIONAL FORILLON ( 48°54' N, 64°21' W) .....	14
FIGURE 7. ORGANIGRAMME DES ÉTAPES DE TRAITEMENT ET D'ANALYSE DES DONNÉES RÉALISÉES DANS LE CADRE DE CETTE ÉTUDE .....	16
FIGURE 8. EXEMPLE DE PHOTO-INTERPRÉTATION DES PEUPLEMENTS FORESTIERS À PARTIR DU QUATRIÈME INVENTAIRE ÉCOFORESTIER.....	19
FIGURE 9. ARBRE DE DÉCISION POUR LA DÉTERMINATION DES ZONES EN PHASE D'OUVERTURE	22
FIGURE 10. REPRÉSENTATION DES DOMAINES VITaux MULTI-ANNUELS DE LA POPULATION D'ORIGNAL SUIVIE DANS LE PNF PAR ESTIMATION DE DENSITé DE NOYAU (KERNEL DENSITY ESTIMATOR, KDE) POUR TOUTE LA PÉRIODE DE L'ÉTUDE (2020-2024). (A) DOMAINE VITAL ESTIMé INDÉPENDAMMENT DE LA PÉRIODE DE L'ANNÉE (B) DOMAINE VITAL ESTIMé POUR LA PÉRIODE "FIN DE L'HIVER" .....	25
FIGURE 11. REPRÉSENTATION DES DOMAINES VITaux DES ORIGNAUX PAR ESTIMATION DE DENSITé DE NOYAU (KERNEL DENSITY ESTIMATOR, KDE) POUR LA PÉRIODE "FIN DE L'HIVER ". (A) ANNÉE 2020 (B) ANNÉE 2021 (C) ANNÉE 2022 (D) ANNÉE 2023 (E) ANNÉE 2024.....	26
FIGURE 12. CARTOGRAPHIE DES ZONES DE CONCENTRATION HIVERNALE DE L'ORIGNAL ET DES ZONES EN PHASE D'OUVERTURE.....	27

# Table des Tableaux

---

TABLEAU 1. SEUILS D'INTÉGRITÉ ÉCOLOGIQUE DÉFINIS POUR LA DENSITÉ D'ORIGNAL AU SEIN DU PARC NATIONAL FORILLON (SOURCES : ÉTCHEVERRY ET AL., 2023).....	12
TABLEAU 2. DESCRIPTION ET SOURCES DES DONNÉES UTILISÉES .....	15
TABLEAU 3. INFORMATIONS LIÉS AUX TROIS CAMPAGNES DE CAPTURES .....	15
TABLEAU 4. DATE DE DÉBUT ET DE FIN POUR LA PÉRIODE “FIN DE L'HIVER” .....	17
TABLEAU 5. PRÉSENTATION DES CLASSES DE HAUTEUR UTILISÉES LORS DU TROISIÈME, QUATRIÈME ET CINQUIÈME INVENTAIRE ÉCOFORESTIERS (MFFP, 2015 ; MRNF 2003 ; MNRF 2024).....	20
TABLEAU 6. PRÉSENTATION DES CLASSES DE DENSITÉ UTILISÉES LORS DU TROISIÈME, QUATRIÈME ET CINQUIÈME INVENTAIRE ÉCOFORESTIERS (MFFP, 2015 ; MRNF 2003 ; MNRF 2024).....	20
TABLEAU 7. PRÉSENTATION DES TYPES DE COUVERT UTILISÉS LORS DU TROISIÈME, QUATRIÈME ET CINQUIÈME INVENTAIRE ÉCOFORESTIERS (MFFP, 2015 ; MRNF 2003 ; MNRF 2024)....	21
TABLEAU 8. STATISTIQUES DESCRIPTIVES DE LA SUPERFICIE DU DOMAINE VITAL HIVERNAL ANNUEL (HA) À L'ÉCHELLE DE L'INDIVIDU ET À L'ÉCHELLE DE LA POPULATION POUR LA PÉRIODE 2020-2024.....	27
TABLEAU 9. POURCENTAGE DE SURFACE EN ZONE D'OUVERTURE POUR DIFFÉRENTES DÉFINITIONS DE LA ZONE DE CONCENTRATION HIVERNALE À PARTIR DE L'ESTIMATION PAR DENSITÉ DU NOYAU (KERNEL DENSITY ESTIMATOR, KDE) DU DOMAINE VITAL MULTI-ANNUEL DE LA POPULATION D'ORIGNAUX SUIVIS .....	28

# 1 INTRODUCTION

## 1.1 Mise en contexte

La population d'orignaux (*Alces americanus*) présente dans le parc national Forillon (PNF) a connu une croissance marquée au cours des années 1990 à 2020, atteignant un pic en 2017 (Etcheverry et al., 2023). Cette année-là, la densité atteignait 35 individus par 10km<sup>2</sup>, soit un niveau largement supérieur à la capacité de support de l'écosystème, se situant autour de 18 individus par 10 km<sup>2</sup> (Crête, 1989). Les trois derniers inventaires aériens (2020, 2023 et 2025) semblent indiquer un retour progressif vers un situation à l'équilibre, avec une diminution de la densité d'orignaux. L'estimation actuelle est d'environ 17 individus par 10 km<sup>2</sup>, une valeur qui demeure toutefois supérieure au seuil considéré comme optimal. Celui-ci se situe entre 4 et 10 individus par 10 km<sup>2</sup> (Etcheverry et al., 2023). Par ailleurs, l'épidémie actuelle de tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE, *Choristoneura fumiferana*) pourrait favoriser une nouvelle croissance de la population d'orignaux, en raison du rajeunissement des peuplements forestiers (Morin, 1994) et de l'augmentation subséquente de la disponibilité en nourriture (Timmermann et McNicol, 1988).

Bien qu'il fasse partie des perturbations naturelles des forêts boréales, l'orignal peut avoir un impact écologique important sur les communautés végétales lorsque sa densité dépasse certains seuils. Par un broutement sélectif ciblant certaines espèces, les ongulés sont susceptibles de modifier profondément la composition et la structure du sous-bois (Nuttle et al., 2014 ; Tremblay et al., 2006). Dans les cas les plus extrêmes, leur impact peut compromettre la régénération et altérer la trajectoire de la succession écologique (Connor et al., 2000) entraînant une transformation des milieux forestiers en milieux ouverts (McInnes et al., 1992). De tels phénomènes ont été observés dans l'est du Canada, notamment dans le parc national Terra-Nova (Gosse et al., 2011) et celui des Hautes-Terres-du-Cap-Breton (Smith et al., 2010). Ceci n'est pas exclusif à l'orignal, ce phénomène a été étudié sur l'île d'Anticosti où l'ouverture du milieu est causée par le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) (Hidding et al., 2013). La dégradation de ces habitats peut, à son tour, mettre en péril d'autres espèces qui en dépendent pour leur survie (Peters et al., 2012 ; Rae et al., 2014).

Le PNF fait partie du réseau de parcs nationaux, administré par l'agence gouvernementale Parcs Canada, responsable de la gestion de 37 parcs nationaux et 11 réserves de parc national. Conformément à la législation (Loi sur les parcs nationaux du Canada, 2000), Parcs Canada a l'obligation légale de préserver l'intégrité écologique des écosystèmes placés sous sa responsabilité lorsque celle-ci est menacée directement par les activités humaines. En Gaspésie, les densités importantes d'orignaux s'expliquent principalement par l'absence de leur principal prédateur naturel, le loup, extirpé du Bas-Saint-Laurent par l'homme depuis plus d'un siècle. De plus, les coupes forestières ont contribué à maintenir un habitat riche en ressources alimentaires pour l'espèce. La gestion de la chasse a également été orientée de manière à favoriser, voire accroître, la taille du cheptel. La surabondance d'orignaux observée au sein du parc a donc conduit les gestionnaires à élaborer deux plans de gestion : le premier pour la période 2013-2017 (Sigouin et al., 2017), et le second pour la période 2023-2027 (Etcheverry et al., 2023).

Le dernier plan de gestion ‘*Maintenir l'équilibre de la forêt*’ s'articule autour de deux axes principaux : la mise en œuvre de mesures de contrôle et l'acquisition de connaissances scientifiques. Pour répondre à ce second objectif, plusieurs projets ont été entrepris afin

d'approfondir les connaissances sur l'orignal et son impact sur les écosystèmes. Ces initiatives ont notamment visé à :

- Suivre et caractériser la dynamique de la population (travaux de Michaël Ouellet en collaboration avec l'Université Laval et de Louana Tassi en collaboration avec l'Université du Québec à Rimouski);
- Étudier l'influence de la tique d'hiver (*Dermacentor albipictus*) sur la santé de l'orignal (projet de recherche réalisé en collaboration avec l'Université Laval, et le ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs);
- Étudier la dynamique de l'ouverture des milieux et comprendre l'impact de l'orignal dans ce mécanisme (travail de Marguerite Morissette en collaboration avec l'Université Laval);
- Déetecter les impacts de l'orignal sur les écosystèmes à l'échelle du parc (3 essais, équivalent d'un travail de fin d'étude) de maîtrise en géomatique appliquée et télédétection (Juckler, 2022; LeBer, 2022; Phuong Nguyen, 2024) en collaboration avec l'Université de Sherbrooke).

## 1.2 Problématique

Plusieurs travaux antérieurs ont permis de mieux comprendre l'utilisation de l'espace par l'orignal dans le PNF. Plus précisément, le travail de Le Ber (2022) a permis de mettre en évidence des variations saisonnières dans les distances parcourues par l'orignal, soit des déplacements plus restreints en hiver par rapport au reste de l'année. Cette réduction de mobilité hivernale entraîne un regroupement des individus sur de petites superficies appelées "ravages" (Office québécois de la langue française, 2004). Ces zones de concentration hivernale (ZC) sont particulièrement vulnérables à la pression exercée par l'orignal. Par la suite, Juckler (2022) a localisé ces zones et analysé l'évolution spatio-temporelle de leurs attributs forestiers (classe de hauteur, classe de densité et type de couvert). Elle a démontré que les changements observés dans ces peuplements pouvaient être attribués à la TBE ou à la pression exercée par l'orignal. Plus récemment, Phuong Nguyen (2024) a proposé une première méthode de détection des zones en phase d'ouverture et produit une cartographie préliminaire des secteurs à risque.

Cependant, le lien entre la surdensité d'orignaux et l'ouverture du milieu reste à préciser. Il demeure incertain si ces ouvertures sont directement causées par l'herbivorie, ou si d'autres facteurs en sont à l'origine. Pour répondre à cette question, ce mémoire a repris les recommandations de Phuong Nguyen (2024) en intégrant les nouvelles données de télémétrie (2022–2024) afin d'affiner la localisation des ZC hivernale. Contrairement aux essais précédents centrés sur ces zones de concentration, les zones en phase d'ouverture ont été ici détectées sur l'ensemble du parc. La détection a été réalisée à l'aide d'une nouvelle approche basée sur les trajectoires de succession écologique. Cette approche vise à mieux isoler les effets de l'herbivorie des autres perturbations pouvant mener à une ouverture du couvert forestier. Finalement, afin de nuancer l'hypothèse selon laquelle l'orignal agirait comme l'unique agent responsable de la transition des peuplements forestiers vers des milieux ouverts, une régression logistique a été effectuée pour caractériser les conditions environnementales associées à la probabilité qu'un milieu soit en phase d'ouverture. Les variables explicatives retenues dans le modèle ont ensuite été croisées avec les patrons d'utilisation de l'habitat par l'orignal pour évaluer si ces milieux correspondent à des zones d'utilisation préférentielle, ou si d'autres processus peuvent expliquer leur inclusion dans le modèle.

### 1.3 Objectifs

L'objectif général de ce travail est de déterminer si les zones identifiées comme étant en phase d'ouverture dans les études précédentes peuvent être attribuées à la pression de broutement de l'orignal.

Pour y parvenir, plusieurs sous-objectifs ont été définis :

- Intégrer les données de télémétrie récemment acquises afin de mettre à jour la délimitation des zones de concentration hivernale;
- Développer une nouvelle approche de détection des zones en phase d'ouverture sur l'ensemble du parc en augmentant la résolution temporelle des données écoforestières;
- Analyser la contribution de l'orignal à l'apparition des zones en phase d'ouverture;
- Identifier les conditions environnementales associées aux zones en phase d'ouverture.

## 2 ÉTAT DES CONNAISSANCES

### 2.1 Écologie de l'orignal

#### 2.1.1 Description générale de l'espèce

L'orignal (Figure 1), plus grand représentant de la famille des cervidés, occupe les forêts boréales de l'hémisphère Nord, avec une aire de répartition circumpolaire. Il peut mesurer jusqu'à 2,1m au garrot et présente un dimorphisme sexuel marqué. Les mâles pèsent en moyenne entre 330 et 635 kg, tandis que les femelles affichent un poids variant de 230 à 460 kg (Bowyer et al., 2003). Parmi ses traits morphologiques caractéristiques figurent une bosse proéminente entre les épaules, un museau long et tombant, ainsi qu'un fanon sous le menton, parfois appelé 'cloche', principalement visible chez les mâles (Bowyer et al., 2003). Au début du printemps, les mâles développent un panache en forme de palettes recourbées. Celui-ci tombe au début de l'hiver, avant de repousser au printemps suivant. À l'état sauvage, l'orignal a une espérance de vie entre 8 et 15 ans (Bowyer et al., 2003).



Figure 1. Orignal mâle (© Wildest Moods - P.Etcheverry)

Le cycle de reproduction de l'orignal débute à l'automne, lors de la période de rut, durant laquelle les mâles parcourent leur territoire à la recherche de femelles (Bowyer et al., 2003). La femelle connaît un premier cycle d'œstrus d'une durée de 24 à 25 jours. Si la fécondation n'a pas eu lieu, un second cycle survient environ trois semaines plus tard. La mise bas a généralement lieu à la fin du printemps (de mai à juin), après une gestation d'environ 216- 240 jours (Schwartz et al., 1992). La femelle donne généralement naissance à un ou deux veaux, lesquels sont sevrés vers l'âge de cinq mois. Ils quittent leur mère au bout d'un an, avant la naissance du veau suivant (Bowyer et al., 2003). Les mâles et les femelles atteignent la maturité sexuelle à l'âge de deux ans mais, dans les populations régulées autrement que par la chasse, les mâles n'ont généralement accès à la reproduction qu'à partir de quatre ou cinq ans (Schwartz et al., 1992)

Herbivore généraliste, l'orignal adapte son alimentation à la disponibilité saisonnière des ressources (Dussault et al., 2005a). Ainsi, en été, il privilégie les feuilles, les jeunes pousses et les bourgeons de feuillus, tandis qu'en hiver, son alimentation repose principalement sur les ramilles et les tiges ligneuses d'arbres et d'arbustes, notamment le sapin baumier (*Abies balsamea*), qui constitue l'espèce la plus fréquemment consommée (Samson et al., 2002). En moyenne, un orignal adulte ingère entre 20 et 30 kg de matière végétale par jour (3 à 8 kg en masse sèche).

L'orignal représente une ressource économique importante, principalement en raison de la chasse sportive et, dans une moindre mesure, du tourisme associé à son observation (Timmermann & Rodgers, 2005). Au Québec, les retombées économiques associées à la chasse à l'orignal étaient estimées à environ 200 millions de dollars en 2022 (MELCCFP<sup>1</sup>, 2023)

## 2.1.2 Dynamique de la population

Les principaux prédateurs de l'orignal sont le loup (*Canis lupus*), l'ours (*Ursus spp.*) et, dans les régions où leurs aires de répartition se chevauchent, le cougar (*Puma concolor*) (Ballard & Van Ballenberghe, 1998 ; Kunkel et al., 1999). Ce dernier est toutefois absent du Québec. Le coyote (*Canis latrans*) peut exercer une pression de prédation ponctuelle mais son impact sur une population reste très marginal (Etcheverry et al., 2023 ; Lefort & Massé, 2015). Bien que le loup et l'ours contribuent à limiter les populations d'orignaux, leur rôle dans la régulation à long terme de ces populations ne fait pas l'objet d'un consensus (Ballard et Van Ballenberghe, 1998).

Au Québec, l'ours noir (*Ursus americanus*), prédateur opportuniste, cible principalement les veaux, surtout au printemps (Ballard & Van Ballenberghe, 1998). Le loup, quant à lui, s'attaque tant aux veaux qu'aux adultes, tout au long de l'année (Tremblay et al., 2001). Par conséquent les veaux sont particulièrement vulnérables au cours des deux premiers mois suivant la naissance (Severud et al., 2019). Le taux de survie des veaux durant cette période critique varie fortement selon les régions. Par exemple, Severud et al. (2019) ont enregistré un taux de survie de 47% au cours des 60 premiers jours, tandis que Musante et al. (2010) ont observé un taux de 71% dans une autre population. Dans le PNF, une récente étude (Ouellet, 2025) a estimé un taux de survie de 39% pour les dix premiers mois de vie.

---

<sup>1</sup> Ministère de l'Environnement, de la Lutte contre les changements climatiques, de la Faune et des Parcs

La chasse sportive représente aussi un facteur influençant la croissance des populations d'orignaux (Dussault et al., 2005a). Au Québec, elle est soumise à une réglementation stricte par l'intermédiaire de quotas, de périodes définies et, dans certains cas, de tir sélectif selon l'âge ou le sexe, afin d'assurer une gestion durable de l'espèce.

En l'absence de régulation par la prédateur ou la chasse, comme c'est le cas au PNF, les populations d'orignaux peuvent croître jusqu'à atteindre, voire dépasser, la capacité de charge de leur habitat. Dans ce contexte, la disponibilité et la qualité des ressources végétales deviennent les principaux facteurs limitants. La compétition accrue peut alors mener à une réduction de la masse corporelle, notamment chez les femelles, se traduisant par une baisse du taux de jumeaux et une diminution globale de la fécondité (Boer, 1992).

Un autre facteur à prendre en compte dans la dynamique des populations est l'apparition de la tique d'hiver dans l'est du Canada. Ce parasite, retrouvé principalement sur les ongulés (wapiti, cerf de Virginie et orignal), peut également infester d'autres vertébrés (Samuel et al., 2000). Il est désormais omniprésent dans la région du PNF depuis les années 2000 (Lefort & Massé, 2015). Bien que son impact sur la dynamique des populations d'orignaux reste encore mal quantifié, Musante et al., (2007) suggèrent que cette tique pourrait contribuer à une réduction de la population d'orignal en augmentant le taux de mortalité des veaux. En se nourrissant du sang de son hôte, elle engendre une dépense énergétique supplémentaire pouvant conduire à une anémie sévère et augmenterait le taux de mortalité. Par ailleurs, la dégradation du pelage causée par l'infestation réduit la capacité isolante de l'animal et accroît ainsi sa vulnérabilité aux stress thermiques (Musante et al., 2007).

Les collisions routières représentent également une source de mortalité pour l'orignal, sans toutefois agir comme un facteur régulateur de sa population. À Forillon, on recense chaque année quelques collisions (moins de 10) impliquant cette espèce. La fréquence de ces incidents est étroitement liée à la densité de la population d'orignaux ainsi qu'au volume de circulation routière (MELCCFP, s. d.). En plus de leurs impacts sur la faune, ces collisions posent un enjeu de sécurité publique en raison des dommages corporels et matériels qu'elles peuvent entraîner.

### 2.1.3 Utilisation du territoire

L'utilisation du territoire par l'orignal est déterminée par plusieurs facteurs : la prédateur, la disponibilité des ressources alimentaires et le climat (Ballard & Van Ballenberghe, 1998).

#### ***Prédateur***

Lorsqu'ils en ont la possibilité, les orignaux évitent les zones associées à une forte présence de prédateurs. En hiver, ils peuvent notamment chercher refuge en altitude, où l'accumulation de neige limite les déplacements des loups, réduisant ainsi le risque de prédateur (Dussault et al., 2005b). Lorsque cette stratégie d'évitement n'est pas envisageable, les orignaux s'appuient sur le couvert végétal latéral, pour limiter leur visibilité vis-à-vis des prédateurs (Dussault et al., 2005b).

#### ***Disponibilité des ressources alimentaires***

La quantité et la qualité des ressources alimentaires influencent le choix d'établissement du domaine vital chez l'orignal (DesGagnés et al., 2022). La taille de ce domaine peut varier de 15 à 1200 km<sup>2</sup>, selon la disponibilité en ressources alimentaires (Van Beest et al., 2011). La qualité de la nourriture repose sur la palatabilité et la digestibilité d'une espèce vis-à-vis de

l'original. La palatabilité correspond au goût et à la texture tandis que la digestibilité représente les bénéfices énergétiques (DesGagnés et al., 2022).

La digestibilité des plantes est maximale au printemps, période durant laquelle les tissus végétaux contiennent une concentration élevée en sucres solubles (Samson et al., 2002). Par ailleurs, la préférence des orignaux pour les feuillus est attribuée à leur plus faible teneur en composés secondaires tels que les terpènes et les tanins, qui limitent la digestibilité des essences résineuses (Samson et al., 2002). Les principales essences consommées par l'original comprennent, chez les arbres, les érables (*Acer sp.*), le bouleau blanc (*Betula papyrifera*), le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*), ainsi que le sapin baumier. Parmi les arbustes, le sorbier d'Amérique (*Sorbus americana*) et les amélanchiers (*Amelanchier spp.*) sont particulièrement recherchés (Samson et al., 2002).

L'original privilégie ainsi les peuplements jeunes récemment perturbés, soit par des perturbations naturelles (feux, chablis, épidémies) (Timmermann & McNicol, 1988) ou anthropiques (coupes forestières) (Andreozzi et al., 2014) qui favorisent une régénération dense et une végétation arbustive abondante.

### ***Climat***

L'utilisation du territoire par l'original est aussi influencée par les conditions climatiques. Bien qu'il tolère les basses températures, l'original devient vulnérable au stress thermique dès que les températures dépassent 17 °C. Pour atténuer ce stress, il privilégie les habitats à fort couvert végétal, comme les peuplements résineux ou mixtes et, dans une moindre mesure, les plans d'eau (Alston et al., 2020 ; Dussault, 2004). Ce comportement s'accompagne d'un décalage de l'activité vers les périodes nocturnes en été et en automne, lorsque les températures diurnes sont les plus élevées (Dussault et al., 2004).

En hiver, l'accumulation de neige représente une autre contrainte. Lorsque l'épaisseur de neige dépasse 60 cm, les déplacements deviennent énergétiquement coûteux (Renecker & Schwartz, 1998, cité dans Dussault et al., 2005b). L'original tend alors à restreindre ses mouvements et concentre ses activités dans des zones refuges, les ravages où on peut observer un nombre important d'orignaux.

### ***Stratégie d'utilisation du territoire***

Au final, l'utilisation de l'habitat par l'original repose sur une série de compromis entre les besoins énergétiques, les contraintes climatiques et les risques de prédation. Les travaux de Dussault et al. (2004, 2005b) ont mis en évidence plusieurs de ces compromis. Par exemple, les peuplements résineux de plus de 3 mètres de hauteur, caractérisés par une forte densité de couvert, fournissent un abri thermique efficace mais offrent peu de ressources alimentaires (Alston et al., 2020 ; Dussault et al., 2004, 2005b)

Un autre exemple est le choix de certains individus d'occuper des habitats situés en altitude pour éviter la présence du loup. Néanmoins, ce choix expose les orignaux à une accumulation de neige plus importante, augmentant les coûts énergétiques liés à leurs déplacements hivernaux (Renecker & Schwartz, 1998, cité dans Dussault et al., 2005b). Ainsi, le choix de l'habitat par l'original semble orienté vers une mosaïque paysagère, où des peuplements riches en ressources alimentaires côtoient des peuplements offrant un couvert protecteur contre les intempéries (Dussault et al., 2005b).

Ces compromis varient également en fonction du sexe et du statut reproducteur des individus. Les mâles et les femelles n'ont pas les mêmes exigences énergétiques ni les mêmes priorités comportementales (Cederlund & Sand, 1994; Dussault et al., 2005b). Les mâles, par exemple, investissent davantage dans la prise de masse corporelle pendant la période estivale, en prévision du rut, alors que les femelles doivent répondre aux besoins énergétiques accrus liés à l'allaitement. Les femelles accompagnées de veaux privilégièrent des peuplements offrant un couvert latéral plus dense, afin de minimiser les risques de prédateur sur leur progéniture (Dussault et al., 2005b).

## 2.2 Succession écologique

### 2.2.1 Cadre historique

La succession écologique forestière désigne le processus dynamique par lequel la composition des peuplements évolue au fil du temps, généralement après une perturbation, jusqu'à atteindre un nouvel état d'équilibre. Le concept de succession écologique a été introduit par Warming (1895, cité dans Anyomi et al., 2022). Clements (1904, cité dans Anyomi et al., 2022) fut ensuite le premier à faire une distinction entre succession primaire et succession secondaire. Alors que la succession primaire débute sur des substrats récemment formés et dépourvus de sol, la succession secondaire se déroule sur des sols déjà développés, dont la végétation a été éliminée à la suite d'une perturbation survenue à un stade quelconque de la succession écologique (Cowles, 1911).

Deux cadres conceptuels sont fréquemment opposés : le modèle organistique de Clements (1916, cité dans Anyomi et al., 2022, 1936) et le modèle individualiste de Gleason (1926). Le premier perçoit une communauté végétale comme un super-organisme évoluant de manière prévisible vers un état stable, le climax. Ce dernier et la communauté végétale le composant étant uniquement déterminé par le climat (Kenkel et al., 1997). Dans cette optique, les transitions d'un stade à l'autre se produisent à l'échelle de la communauté. À l'inverse, Gleason propose une vision individualiste dans laquelle la composition des communautés végétales résulte de l'interaction entre espèces, répondant chacune à ses propres tolérances écologiques.

### 2.2.2 Forêts boréales mixtes

La zone boréale s'étend sur plus de 5,5 millions de km<sup>2</sup> et couvre l'ensemble des provinces et territoires du Canada (Figure 2). La présente section (2.2 Succession écologique) portera sur les forêts boréales de l'Est de l'Amérique du Nord, dont la répartition est décrite à l'annexe A, et plus particulièrement sur les forêts boréales mixtes.

Selon les classifications mentionnées, le pourtour de la pointe de la Gaspésie, où se situe le PNF, ne fait pas partie de la zone boréale. Toutefois, cette région est rattachée au domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau jaune (*Betula alleghaniensis*) (Saucier et al., 2009). Bien qu'exclu de la zone boréale selon cette typologie, ce domaine présente de fortes similitudes tant en termes de composition et de structure avec le domaine limitrophe de la sapinière à bouleau blanc, lequel appartient à la sous-zone de la forêt boréale continue. Ainsi, dans la suite du document, le terme forêts boréales mixtes, inclura également le domaine de la sapinière à bouleau jaune.

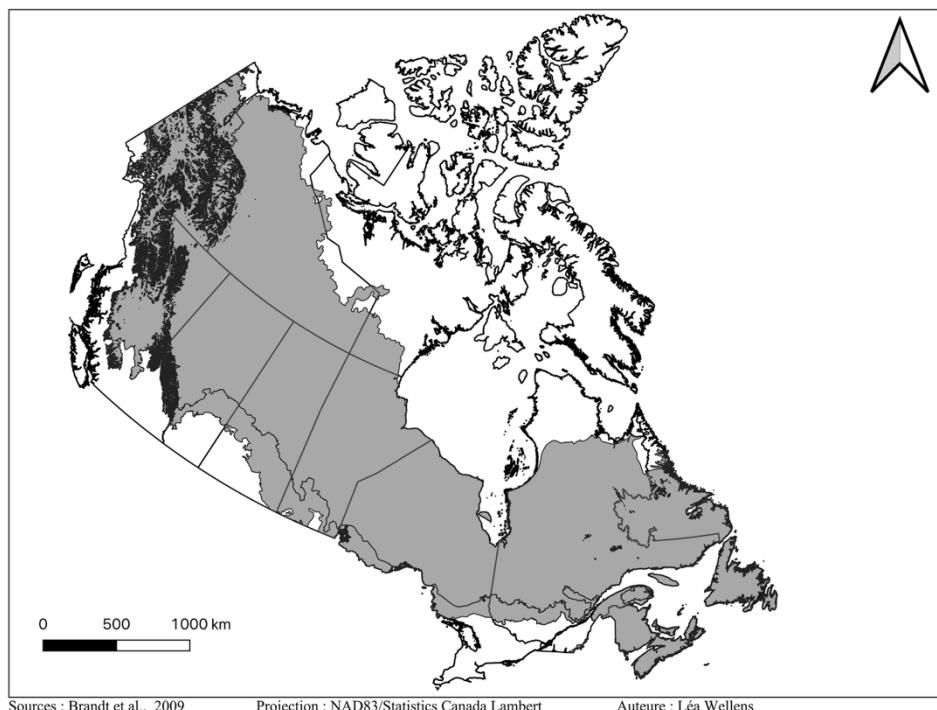


Figure 2. Carte de la zone boréale au Canada (partie grisée ; Brandt et al., 2009).

Dans les forêts boréales mixtes, la succession secondaire suit généralement un schéma communément accepté (Figure 3). À la suite d'une perturbation majeure (p.ex. un feu de forêt), définie comme un événement éliminant abruptement la majorité des arbres d'un peuplement, le site est rapidement colonisé par des espèces héliophiles, comme le bouleau blanc et le peuplier faux-tremble. Ces espèces sont progressivement remplacées par des conifères tolérants à l'ombre, tels que le sapin baumier (Bergeron & Fenton, 2012 ; Kneeshaw & Bergeron, 1998). En parallèle, des perturbations dites secondaires (p.ex une épidémie TBE) sont à l'origine d'ouvertures dans le couvert des peuplements. Ces trouées contribuent à garder les feuillus dans la canopée.

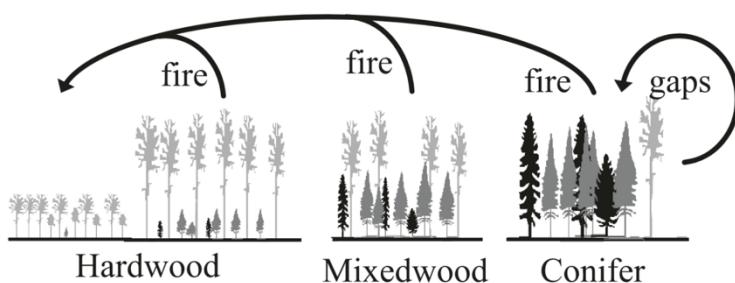


Figure 3. Représentation de la succession écologique dans les forêts boréales mixtes (Bergeron & Fenton, 2012)

À l'échelle du pays, la composition des forêts boréales mixtes varie selon un gradient climatique est–ouest, influencé par la proximité de l'océan Atlantique. À l'est, le climat plus humide favorise les résineux, en particulier le sapin baumier (Bergeron et al., 2014), au détriment des espèces feuillues. Parmi ces dernières, le peuplier faux-tremble domine dans la

portion ouest, tandis que le bouleau blanc est plus fréquent à l'est. Cette répartition est en partie conditionnée par le régime des perturbations naturelles, lui-même influencé par les conditions climatiques (Bergeron et al., 2014).

### 2.2.3 Perturbations naturelles

Les perturbations abordées dans cette section seront limitées à celles susceptibles de survenir à l'intérieur des limites du PNF. Étant donné que l'exploitation forestière y est interdite, les perturbations d'origine anthropique, principalement liées à cette activité, ne sont pas abordées dans cette section.

#### **Feux**

Le feu est la principale perturbation affectant les forêts boréales avec en moyenne 2,4 millions d'hectares brûlés annuellement au Canada (Anyomi et al., 2022). La majorité des espèces boréales sont adaptées au feu, voire dépendantes, comme le pin gris (*Pinus banksiana*) pour leur régénération (Goff & Sirois, 2004).

Les caractéristiques du feu (intensité, fréquence, étendue) influencent la structure et la composition des peuplements forestiers. Une faible fréquence ( $>100$  ans) favorise les conifères comme le sapin baumier, l'épinette noire (*Picea mariana*) et le thuya (*Thuja occidentalis*.), augmentant la proportion de forêts matures au sein du paysage forestier (Bergeron & Dansereau, 1993 ; Bergeron & Fenton, 2012). À l'inverse, des cycles de feu plus courts favorisent l'installation et le maintien des espèces héliophiles dans le paysage (Bergeron & Dansereau, 1993).

Dans l'est du Canada, la fréquence des feux suit un gradient est-ouest, avec des intervalles plus longs à l'est en raison d'un climat plus humide (Bergeron et al., 2001). Cette tendance s'est accentuée depuis la fin du petit âge glaciaire, en lien avec la diminution des épisodes de sécheresse (Bergeron et al., 2001). Par ailleurs, la gestion moderne des feux tend à favoriser sa suppression dans les zones habitées et les forêts commerciales, afin de protéger les infrastructures et les ressources économiques (Canadian Council of Forest Ministers, 2016 ).

#### **Épidémies d'insectes**

Les insectes ravageurs représentent la deuxième perturbation naturelle des forêts boréales mixtes canadiennes en termes d'importance. En 2021, ils ont touché plus de 1,6 million d'hectares au Canada (Ressources naturelles Canada, 2024). Les deux principaux ravageurs des forêts boréales mixtes sont la TBE et la livrée des forêts (LdF, *Malacosoma disstria*) (Bergeron et al., 2014). La TBE cible surtout le sapin baumier et l'épinette blanche (*Picea glauca*), tandis que la LdF attaque plutôt les feuillus comme le peuplier faux-tremble, le peuplier baumier (*Populus balsamifera*) et le bouleau blanc.

Dans l'est du Canada, où les cycles de feu excèdent 200 ans (Lauzon et al., 2007), la TBE devient la principale perturbation affectant la dynamique et la composition des peuplements. Les épidémies reviennent en moyenne tous les 30 à 35 ans (Boulanger & Arseneault, 2004) et durent en moyenne 10 à 15 ans. L'insecte attaque de préférence les sapins baumiers matures, causant leur défoliation répétée sur plusieurs années, ce qui mène souvent à leur mortalité (Baucé et al., 1994). L'épidémie actuelle, commencée en 2006, a touché 13 millions d'hectares de forêt au Québec (Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, 2022).

En ciblant les résineux, la TBE interrompt la succession secondaire, l'empêchant d'atteindre le stade climacique dominé par les conifères. En créant des trouées dans les peuplements

mixtes ou résineux, la TBE favorise le recrutement des feuillus (Kneeshaw & Bergeron, 1998). Elle contribue ainsi au maintien des forêts mixtes dans le paysage. Toutefois, le sapin reste l'espèce la plus apte se régénérant le plus abondamment dans ces trouées (Kneeshaw & Bergeron, 1998) grâce à sa capacité à croître sous son propre couvert.

L'impact de la LdF est plus marqué dans l'ouest du Canada, où les peuplements feuillus sont abondants en raison de cycles de feu plus courts (Bergeron et al., 2014). Néanmoins, elle sévit également dans l'est du pays. En Ontario et au Québec, les épidémies ont lieu tous les 9 à 13 ans et peuvent durer jusqu'à 5 ans (Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, 2022).

### ***Chablis***

Un chablis correspond à la chute d'un ou plusieurs arbres sous la force du vent, soit par déracinement, soit par rupture du tronc. Il survient plus souvent dans les peuplements matures, où les arbres, plus hauts et à cime large, offrent une plus grande prise au vent (Bouchard et al., 2009). Cette perturbation agit majoritairement à l'échelle du peuplement. Dans les forêts mixtes boréales, elle crée des trouées favorisant la régénération d'espèces tolérantes à l'ombre comme le sapin baumier (Girard et al., 2014). Des chablis de grande ampleur, touchant plusieurs hectares, peuvent aussi survenir dans l'est du Québec. Ces événements, difficiles à prévoir, restent marginaux même dans les régions où le cycle des feux est long (Bouchard et al., 2009). Ils sont toutefois plus susceptibles de survenir le long des côtes maritimes et dans les régions à fort relief, ce qui n'est pas le cas du PNF.

### ***Herbivorie***

Les mammifères herbivores peuvent aussi modifier la succession écologique, par un broutement sélectif de certaines espèces végétales (De Vriendt et al., 2020). Les castors (*Castor canadensis*), par exemple, ont un impact important sur les peuplements de peuplier faux-tremble, qu'ils utilisent à la fois comme source alimentaire et comme matériau pour la construction de leurs barrages (Rosell et al., 2005). Parmi les ongulés, l'orignal et le cerf de Virginie ont souvent été associés à une diminution significative de la croissance et du taux de recrutement du sapin baumier (Brandner et al., 1990 ; Potvin et al., 2003).

Ainsi l'orignal, en raison de ses besoins énergétiques élevés, peut exercer une forte pression sur son environnement lorsque sa population dépasse la capacité de support (K) de son habitat, comme cela a été observé au PNF (Etcheverry et al., 2023). Une surdensité d'orignaux peut engendrer des impacts considérables sur l'écosystème, à la fois direct, par le broutement intensif et le piétinement ainsi qu'indirects, en perturbant les processus écologiques tel que le recyclage des nutriments (Pastor et al., 1993).

Lorsque l'orignal est en surabondance, il peut altérer la composition et la structure du couvert forestier ainsi que la dynamique de succession écologique des forêts (Connor et al., 2000 ; De Vriendt et al., 2020). Cette pression de broutement affecte particulièrement les jeunes peuplements ou les peuplements récemment perturbés, que l'orignal privilégie pour leur richesse en feuillus et en végétation arbustive (Andreozzi et al., 2014 ; Crête, 1989 ; Timmermann & McNicol, 1988).

En consommant préférentiellement des espèces ligneuses comme le bouleau blanc, le peuplier faux-tremble et aussi le sapin baumier, il provoque une diminution progressive de leur abondance au profit d'espèces moins appétées (Bernes et al., 2018). Le broutement répété des bourgeons apicaux empêche la croissance verticale des tiges, pouvant à terme mener à leur

mortalité (Brandner et al., 1990). Certaines espèces, telles que le sapin baumier ou le bouleau blanc, peuvent subsister sous forme rabougrie, mais une pression prolongée finit souvent par entraîner leur mort. Ce phénomène compromet, à long terme, le cycle de succession naturelle, en empêchant le renouvellement des espèces dominantes (McInnes et al., 1992). Par exemple, si les semis de sapin baumier ne parviennent pas à atteindre la canopée avant la sénescence des arbres adultes, la régénération de l'espèce peut ne pas être assurée (Brandner et al., 1990).

Par ailleurs, en retardant la fermeture du couvert, le broutement favorise l'installation d'espèces dites récalcitrantes, comme certaines graminées (notamment *Avenella flexuosa*, ou canche flexueuse) (Mathisen et al., 2010), et arbustes tels que le framboisier (*Rubus idaeus*) (De Vriendt et al., 2023). Ces espèces occupent rapidement l'espace et leur croissance rapide crée une forte compétition pour la lumière, l'eau et les nutriments, réduisant ainsi les chances de survie des semis ligneux et compromettant leur passage vers les stades ultérieurs de développement (Royo et al., 2010).

Au-delà de ses effets sur la végétation, l'orignal peut avoir des effets indirects importants sur les écosystèmes terrestres et aquatiques. En milieu lotique, la réduction des apports en matière organique due à une végétation appauvrie limite la respiration microbienne et la production secondaire (MacSween et al., 2019). En outre, des études ont montré que l'exclusion des grands herbivores améliore plusieurs propriétés abiotiques du sol, notamment le pH et la diversité microbienne (Enochs et al., 2022).

### ***Interactions entre les perturbations***

Les perturbations peuvent interagir de manière complexe, en amplifiant ou réduisant leurs impacts respectifs. Par exemple, la TBE affaiblit les sapins baumiers et crée des trouées dans les peuplements matures, ce qui accroît le risque de chablis (Taylor & MacLean, 2009). De même, les trouées causées par la TBE ou les chablis favorisent la régénération ce qui offre un habitat de qualité pour l'orignal et le cerf de Virginie, attirés par l'abondance de nourriture (Leroux et al., 2021; Smith et al., 2010).

Un autre facteur important à considérer est le changement climatique, qui modifie le régime des perturbations et, par conséquent la composition des forêts (Anyomi et al., 2022).

## **2.3 Situation de l'orignal dans le PNF**

### **2.3.1 Évolution de la population d'orignaux dans le parc**

Depuis la création du parc en 1970, la Gaspésie a connu une augmentation importante de sa population d'orignaux, une tendance qui n'a pas épargné le PNF. Cette croissance continue de la densité a fini par menacer l'intégrité écologique du parc. Ce problème a été mis en évidence pour la première fois en 2009, suite à un inventaire aérien. À cette époque, la densité atteignait déjà 18 individus par 10 km<sup>2</sup>. La population a ensuite continué à rapidement augmenter, culminant à environ 830 individus, soit une densité de 35 individus par 10 km<sup>2</sup> en 2017 (Etcheverry et al., 2023) (Figure 4).

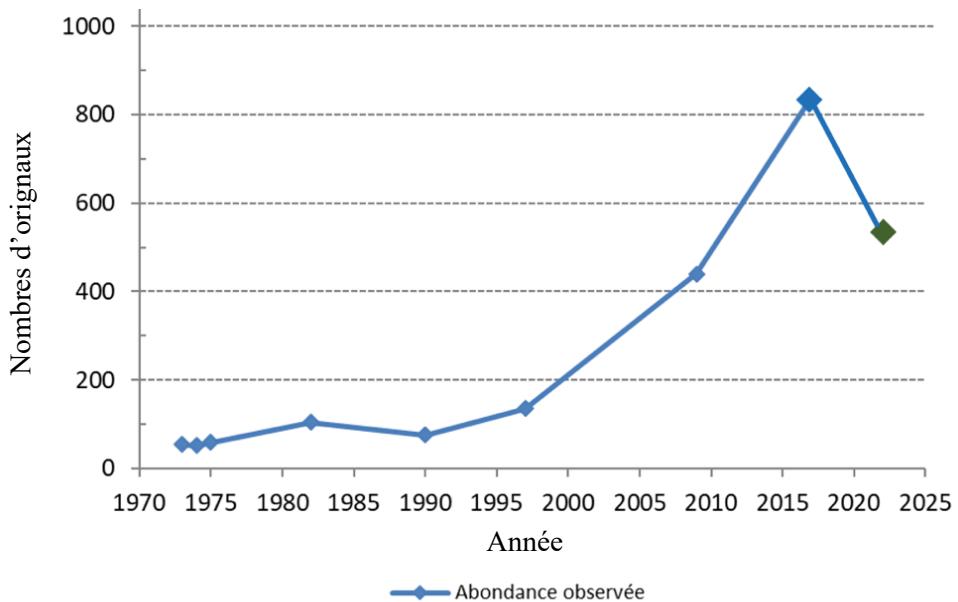


Figure 4. Évolution du nombre d'orignaux au sein du PNF estimé à partir d'inventaires aériens (source : Etcheverry et al., 2023)

Bien que la densité ait depuis diminué pour revenir autour de 17 individus par 10 km<sup>2</sup>, elle reste très élevée. Elle est supérieure ou égale à la capacité de support écologique de l'habitat depuis plus de 15 ans, ce qui est considéré comme mauvais vis-à-vis de l'état d'intégrité écologique du parc, tel que défini par Etcheverry et al. (2023) (Tableau 1). Cette surabondance s'explique par l'absence de plusieurs facteurs capables de réguler la population. Le loup gris, principal prédateur de l'original (Ballard & Van Ballenberghe, 1998), a disparu de la rive sud du Saint-Laurent dès le début du XXe siècle, bien avant la création du parc. À cela s'ajoute l'interdiction de chasser dans les parcs nationaux, qui prive la population d'un autre facteur limitant la croissance population (Loi sur les parcs nationaux du Canada, 2000). Il est toutefois important de noter que cette interdiction peut être levée, et des permis de chasse peuvent être délivrés à des fins de gestion, comme cela a été fait dans les parcs nationaux de Gros-Morne et de Terra-Nova.

Tableau 1. Seuils d'intégrité écologique définis pour la densité d'original au sein du parc national Forillon (Sources : Etcheverry et al., 2023)

	État d'intégrité				
	Mauvais	Passable	Bon	Passable	Mauvais
Densité (orignaux/10 km <sup>2</sup> )	<2	2 - 4	4 - 10	10 - 20	>20

Dans ce contexte, la population d'orignaux a bénéficié d'une disponibilité alimentaire accrue, liée aux nombreuses trouées et peuplements en phase de régénération résultant de l'épidémie de TBE survenue dans les années 1970–1980 (Figure 5). Ces perturbations ont favorisé l'implantation d'une végétation dense, riche en feuillus et en arbustes, offrant une nourriture de grande qualité (Crête, 1989 ; Timmermans et McNicol, 1988). Environ 40 % de la surface du parc aurait ainsi été affectée.

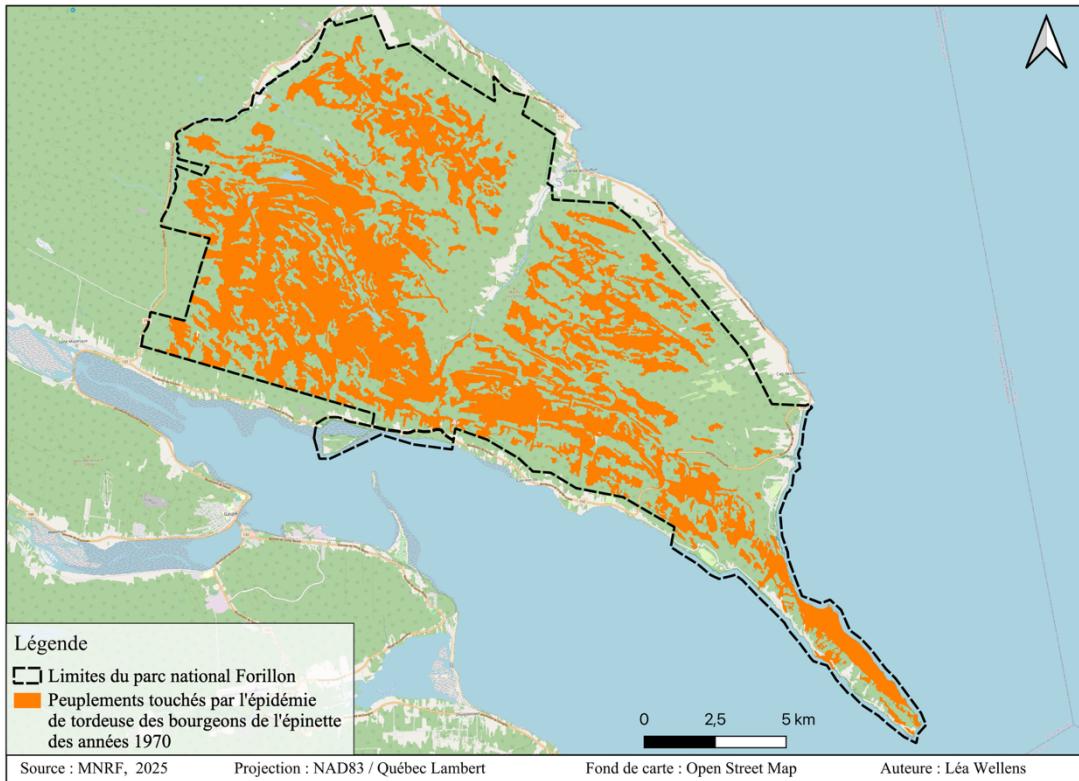


Figure 5. Cartographie des peuplements touchés par l'épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette des années 1970 au sein du PNF

### 2.3.2 Suivi de l'impact de l'orignal

Suite aux suggestions du plan de gestion de l'orignal 2013-2017 (Sigouin et al., 2017), deux types d'inventaires ont été mis en place afin de suivre les effets des orignaux sur la végétation : les inventaires de brout dans les ravages et les inventaires de végétation dans un dispositif d'enclos-exclos.

Les résultats des inventaires de brout indiquent que le taux de broutement dans les ravages demeure relativement constant et qu'au lieu d'augmenter leur densité au sein des ravages existants, les orignaux semblent créer de nouvelles zones de concentration en hiver. Ainsi, le nombre de ravages recensés dans le parc est passé de 89 en 2009 à 161 en 2017, une augmentation qui suit celle de la population d'orignaux au cours de la même période (Etcheverry et al., 2023).

Le dispositif enclos-exclos, installé hors des zones de ravage, permet d'évaluer l'impact de l'orignal sur la végétation dans des secteurs utilisés le reste de l'année. Les résultats montrent une augmentation du taux de broutement entre l'installation du dispositif en 2014 et la deuxième campagne de mesure en 2018. Cela suggère que l'augmentation de la densité d'orignaux amplifie leur impact sur la végétation, en augmentant la pression de broutement (Etcheverry et al., 2023).

## 3 MATÉRIEL ET MÉTHODES

### 3.1 Aire d'étude

Le PNF (244,8 km<sup>2</sup>) est situé à l'extrême nord-est de la péninsule gaspésienne, au Québec (Figure 6). Son altitude varie entre 0 et 550 m, avec une altitude moyenne d'environ 191 m. Le climat de la région est caractérisé par des hivers longs et rigoureux, et une saison de croissance relativement courte, 170 jours en moyenne. Sur la période d'étude (2020-2024), la température journalière moyenne a oscillé entre -20°C en février et 25°C en juillet. Les précipitations annuelles moyennes se sont élevées à 1101,6 mm, tandis que l'épaisseur moyenne maximale de neige au sol a approché 115 cm. Les chutes de neige surviennent généralement de novembre à avril, le mois de mars présentant les accumulations les plus importantes.



Figure 6. Localisation du parc national Forillon ( 48°54' N, 64°21' W)

Selon Saucier et al. (2009), le parc se trouve dans le domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau jaune/blanc. Ce domaine est principalement composé de sapin baumier, d'épinette blanche ainsi du bouleau jaune ou blanc.

La chasse est interdite dans l'ensemble du parc, et aucune activité d'exploitation forestière n'y a eu lieu depuis sa création (Etcheverry et al., 2023). Parmi les grands mammifères présents dans le parc, figurent principalement l'orignal et l'ours noir.

### 3.2 Données utilisées

#### 3.2.1 Sources et format des données utilisées

Le tableau 2 présente le format, la provenance ainsi que la nature des données utilisées. La majeure partie des données mobilisées proviennent de plateformes gouvernementales, dont Données Québec et sont mises gratuitement à la disposition du public.

Tableau 2. Description et sources des données utilisées

Couche	Format	Sources
Données écoforestières du troisième, quatrième et cinquième inventaires écoforestiers	Vectoriel	MRNF <sup>1</sup>
Données de localisations des orignaux suivis à l'intérieur du PNF	Vectoriel	Parcs Canada
Épidémie, chablis et verglas	Vectoriel	MNRF
Géobase du réseau hydrographique du Québec	Vectoriel	MNRF
Modèle numérique de terrain	Matriciel	MNRF
Rapport de données quotidiennes de la station météorologique de l'aéroport de Gaspé	Table de données	ECCC <sup>2</sup>

<sup>1</sup>Ministère des Ressources naturelles et des Forêts <sup>2</sup> Environnement et Changement Climatique Canada

### 3.2.2 Données de localisation

Trois campagnes de captures ont été menées dans le PNF durant les hivers 2020, 2022 et 2023. Les orignaux ont été capturés par voie aérienne à l'aide d'un hélicoptère, selon les protocoles établis par le MFFP<sup>2</sup>. Les femelles ont été immobilisées au moyen d'un projecteur hypodermique et les veaux à l'aide d'un lance-filet. Au total 54 colliers émetteurs GPS (Global Positioning System) de type Vertex Lite 3D ou 4D ont été posés : 28 sur des femelles adultes et 26 sur des veaux (Tableau 3). Les colliers, programmés pour enregistrer une position toutes les trois heures, sont dotés d'un mécanisme de détachement permettant leur chute à une date déterminée. Un historique de suivi détaillé est disponible en Annexe B.

Tableau 3. Informations liés aux trois campagnes de captures

Années	Nombres d'individus		Période de capture	Date de détachement	
	Femelles	Veaux		Femelles	Veaux
2020	15	15	4 février au 12 février		25 octobre 2020
2022	2	11	27 janvier au 7 février	3 ans après la pose	novembre 2022
2023	11	0	5 février au 9 février		/

### 3.3 Traitement des données

La méthodologie de cette étude est synthétisée à la figure 7. Le traitement des données est constitué de deux étapes principales, tout comme l'analyse qui s'est également articulée en deux volets distincts. Dans un premier temps, l'identification des zones de concentration en période "fin de l'hiver" a été actualisée en s'appuyant sur les protocoles utilisés par le LeBer (2022) et Juckler (2022) afin d'intégrer les nouvelles données de localisation des orignaux. Parallèlement, une nouvelle approche a été développée pour détecter les zones en phase d'ouverture sur l'ensemble du parc. Par la suite, la proportion de ces zones tombant dans les zones de concentrations hivernales a été analysée afin d'évaluer la contribution potentielle de l'orignal à cette dynamique de transition de l'écosystème forestier vers des milieux ouverts.

<sup>2</sup> Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs

Enfin, une analyse par régression a ensuite été réalisée pour identifier les facteurs environnementaux associés à la présence de ces zones.

L'ensemble du traitement des données ainsi que les analyses statistiques ont été réalisés à l'aide du logiciel R (v.4.4.3 ; R Core Team, 2025). De plus, une partie du nettoyage des données nécessaire à la délimitation des zones de concentration, a été effectuée avec le logiciel QGIS (v. 3.28.11-Firenze ; QGIS Development Team, 2022).

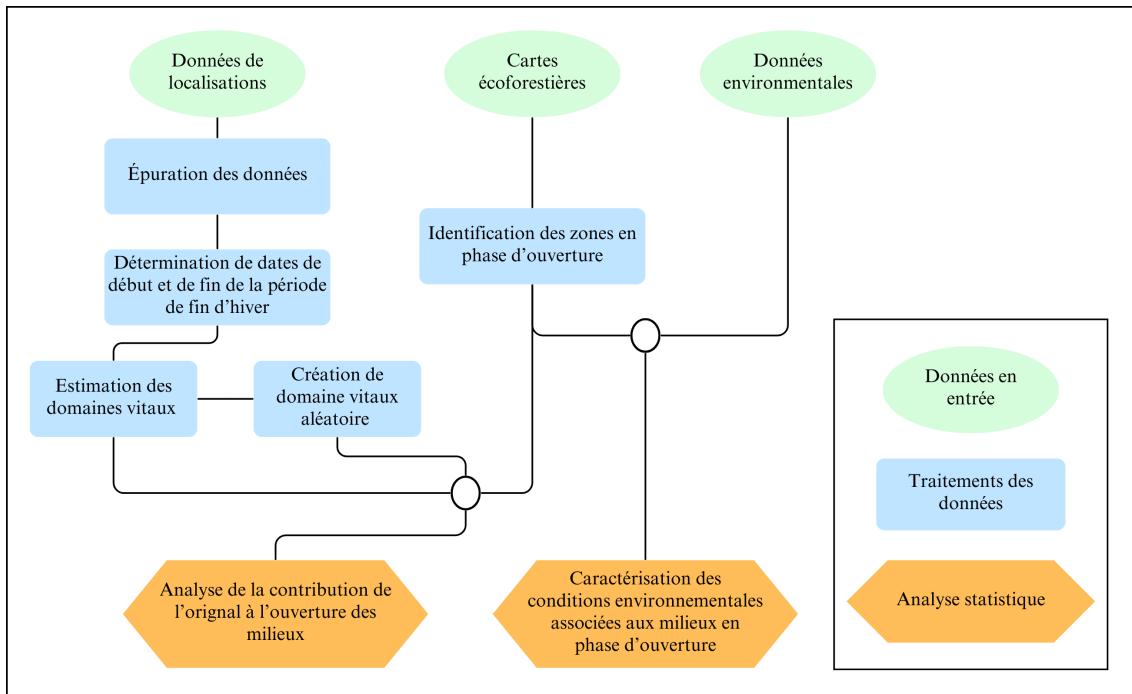


Figure 7. Organigramme des étapes de traitement et d'analyse des données réalisées dans le cadre de cette étude

### 3.3.1 Identification des zones de concentration hivernale

#### **Données de localisation**

Sur les 54 colliers déployés, seuls les jeux de données issus de 52 individus ont pu être utilisées. Aucune donnée de localisation n'a été enregistrée pour les individus 22-FNP-52 et 20-PNF-07.

Un premier nettoyage des données a été réalisé afin d'exclure, pour chaque individu, les positions enregistrées avant la date de pose du collier, après la date de détachement prévue, ainsi qu'après la date estimée de décès. Lorsque l'information sur le statut de mortalité était absente du jeu de données, un individu a été considéré comme décédé si aucun mouvement n'était détecté sur une période de plus de 24 heures. Par ailleurs, les positions enregistrées le jour de la pose du collier ont également été retirées afin d'éviter les biais potentiellement engendrés par le stress de la capture (Bjørneraa et al., 2010). À l'issue de cette première étape, 82,48% des données initiales ont été conservées.

Les données restantes ont ensuite été examinées afin d'identifier les erreurs de localisations, en appliquant la méthode développée par Bjørneraa et al. (2010), présentée à l'Annexe C. Une dernière vérification visuelle a été réalisée à l'aide du logiciel QGIS, afin d'identifier et éliminer les positions aberrantes qui n'avaient pas été détectées par les étapes précédentes.

Cette vérification a permis de retirer quelques localisations isolées situées dans la baie de Gaspé et l'estuaire du Saint-Laurent.

Au terme de ce nettoyage des données, un total de 195 464 positions a été conservé pour les analyses ultérieures, représentant un taux d'exclusion de 0,11 %.

### ***Détermination des périodes de fin de l'hiver***

L'utilisation du territoire par l'orignal au cours de l'année est généralement divisée en cinq périodes : la fin de l'hiver (janvier à avril), le printemps (mi-mai à mi-juin), l'été (fin juin à septembre), l'automne ou période de rut (septembre à octobre) et le début de l'hiver (octobre à janvier) (Samson et al., 2002 ; Dussault et al., 2005b ; Leblond et al., 2010).

Dans le cadre de ce mémoire, seule la période de “fin de l'hiver” a été retenue pour l'analyse des données. Cette période, caractérisée par une épaisseur de neige au sol importante, limite les déplacements des orignaux et les contraint à concentrer leurs activités dans des secteurs restreints (Renecker & Schwartz, 1998, cité dans Dussault et al., 2005b). L'utilisation répétée des ressources alimentaires disponibles dans ces zones accentue la pression de broutement exercée par l'orignal. Les impacts sur la régénération forestière seraient ainsi particulièrement importants au cours de cette période.

Suivant la méthodologie proposée par LeBer (2022) et Juckler (2022), les limites de cette période ont été déterminées à partir de l'analyse des variations des distances journalières parcourues par les orignaux. Le début a été établi comme la première date de la première période de trois jours présentant une diminution des déplacements journaliers continue et une moyenne inférieure à 500 mètres. Ce seuil a été défini à partir du graphique des distances journalières moyennes en fonction du temps (Annexe D). La fin de la période a été fixée au moment où les déplacements journaliers ont recommencé à augmenter durant au moins trois jours consécutifs, atteignant une moyenne supérieure à 500 mètres.

Ces dates ont ensuite été comparées aux dates coïncidant à la première et dernière occurrence d'une épaisseur de neige au sol supérieure à 60 cm à la station météorologique de l'aéroport de Gaspé. Lorsque des écarts importants étaient constatés entre les deux méthodes, les dates associées à l'épaisseur de neige au sol ont été privilégiées. Les dates retenues pour chaque année sont présentées dans le tableau 4.

Tableau 4. Date de début et de fin pour la période “fin de l'hiver”

Année	Date de début	Date de fin
2020	8 février	17 avril
2021	3 février	2 avril
2022	9 février	11 avril
2023	9 février	12 avril
2024	29 janvier	8 avril

### ***Estimation des domaines vitaux hivernaux***

Afin de répondre aux objectifs de ce mémoire, les domaines vitaux individuels ont été estimés pour la période “fin de l'hiver”. Le domaine vital est défini comme la surface utilisée par un individu pour satisfaire l'ensemble de ses besoins essentiels, incluant l'alimentation, la reproduction et les soins apportés aux jeunes (Burt et al., 1943). Pour ce faire, les données de localisation GPS ont d'abord été filtrées afin de ne conserver que celles enregistrées durant

cette période ciblée. À partir des données conservées, les domaines vitaux individuels ont été estimés sur base annuelle ou sur base multi-annuelle. En parallèle, un domaine vital pour la population a été déterminé en combinant toutes les localisations individuelles au sein d'un même jeu de données.

L'estimation des domaines vitaux a été réalisée à l'aide de la méthode de densité de noyau (*Kernel Density Estimator*, KDE), qui permet de modéliser une fonction d'utilisation de l'espace en attribuant à chaque point une probabilité de présence de l'animal (Worton, 1987). Cette méthode a été privilégiée par rapport au polygone convexe minimal (*Minimum Convex Polygon*, MCP), souvent jugé moins précise et plus sensible aux valeurs extrêmes (Seaman et al., 1999). Seuls les individus présentant plus de 50 localisations GPS durant la période étudiée (annuelle ou multi-annuelle) ont été retenus (Seaman et al., 1999). Tous les individus suivis respectaient cette condition.

La taille des domaines vitaux individuels a été calculée à partir des isoplèthes 95 % et 50 %, délimitant respectivement le domaine vital de l'individu et la zone noyau, soit la portion du territoire la plus utilisée (Girard et al., 2002). Enfin, les zones de concentration hivernale ont été définies à partir des contours de l'isoplèthe 50 % du domaine vital hivernal multi-annuel de la population. Les isoplèthes 25 % et 10 % ont également été estimés, afin d'évaluer l'influence de définitions plus strictes pour l'identification des ZC.

### 3.3.2 Détection des zones en phase d'ouverture

La détection des zones en phase d'ouverture pouvant être attribuée à l'orignal a été réalisée à partir de l'analyse temporelle de l'évolution des données issues des inventaires écoforestiers fournis par le ministère des Ressources naturelles et des Forêts (MRNF). Un peuplement a été désigné en phase d'ouverture lorsqu'il présentait une déviation apparente par rapport à la trajectoire de succession écologique attendue dans les forêts boréales mixtes, à la suite d'une perturbation ayant provoqué une ouverture du couvert.

Les données issues du troisième, quatrième et cinquième inventaires écoforestiers ont été utilisées. L'intégration du quatrième inventaire, en complément de l'approche proposée par Juckler (2022) et Phuong Nguyen (2024), vise à affiner l'interprétation des changements observés et à distinguer les perturbations ponctuelles des modifications à long terme du couvert forestier.

#### **Données écoforestières**

Les cartes écoforestières sont produites par photo-interprétation d'images aériennes, lesquelles délimitent des entités homogènes (peuplement) à partir de caractéristiques forestières et écologiques (Figure 8). La résolution spatiale des photographies est d'environ 30 cm au sol, 20 cm depuis 2018 (MNRF, 2024). Il est important de souligner que les méthodes de cartographie ont évolué au fil des inventaires pouvant affecter la comparabilité des données.

Le troisième inventaire a été réalisé entre 1991 et 2003 (MRNF, 2009), le quatrième entre 2001 et 2018 (MFFP, 2015), et le cinquième a débuté en 2015. La mise à disposition complète de ces résultats est prévue (MNRF, 2024) d'ici 2027. Pour la région du PNF, l'année exacte de la prise des photographies aériennes n'est pas spécifiée pour le troisième et quatrième inventaires. Toutefois, selon les normes cartographiques, les photographies du troisième inventaire auraient été prises avant 1997, et celles du quatrième avant 2009. Les données du cinquième inventaire utilisées ici proviennent de photographies prises en 2016. Ainsi, la période couverte par l'analyse temporelle s'étend sur une durée comprise entre 25 et 31 ans.

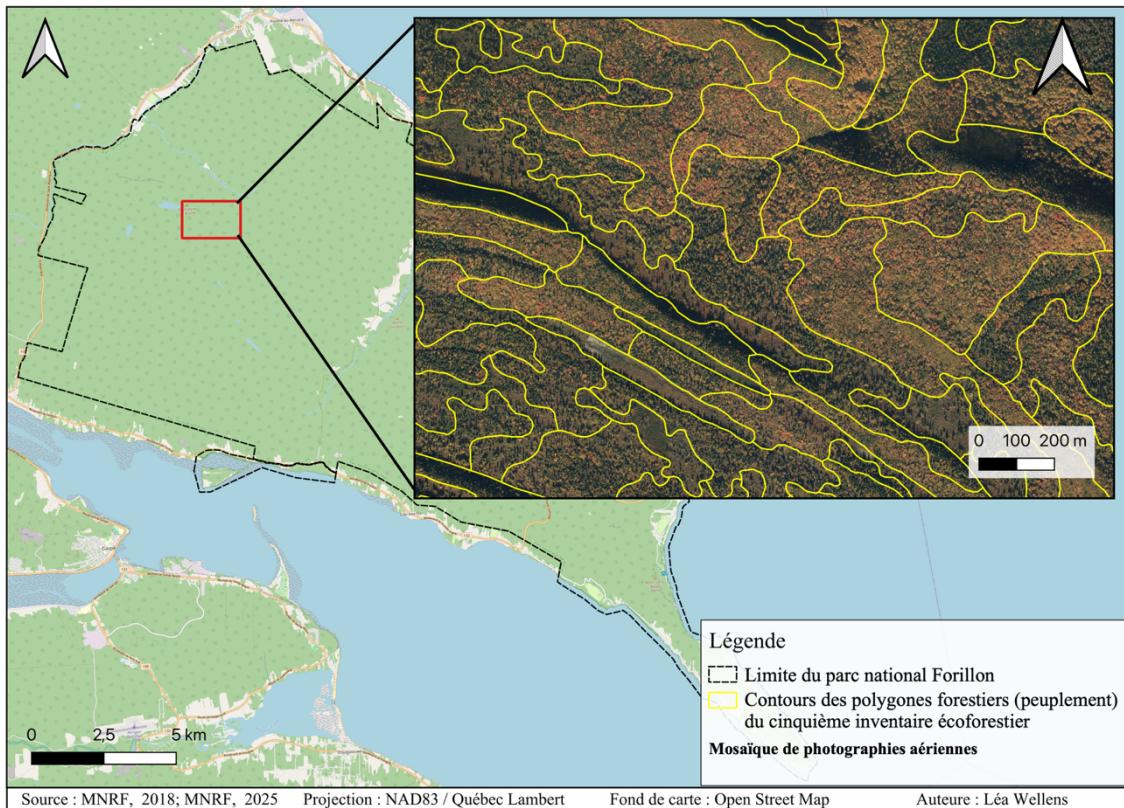


Figure 8. Exemple de photo-interprétation des peuplements forestiers à partir du quatrième inventaire écoforestier

#### *Critères d'identification des zones en phase d'ouverture*

Les zones en phase d'ouverture ont été identifiées lorsqu'un peuplement déviait de la trajectoire classique de succession écologique des forêts boréales mixtes. Les différentes trajectoires écologiques ont été traduites à l'aide des attributs forestiers disponibles dans les données écoforestières : la classe de hauteur, la classe de densité et le type de couvert (Tableaux 5, 6, et 7). Ces données ont été converties en données matricielles à une résolution de  $5 \times 5$ m, afin de limiter l'effet des différences de délimitation entre les inventaires. Seules données provenant de terrains forestiers (productifs et improductifs) ont été retenues. Un terrain forestier productif est défini comme un peuplement capable de produire plus de  $30\text{m}^3$  de matière ligneuse en 120 ans, à l'inverse des terrains forestiers improductifs (MFFP, 2015 ; MRNF 2003 ; MNRF 2024).

Dans les cartes écoforestières, une ouverture du couvert est détectée par une diminution de la classe de densité, le plus souvent accompagnée d'une diminution de la classe de hauteur entre deux inventaires. De plus, les peuplements présentant une classe de densité faible au troisième inventaire, ont été également considérés comme des ouvertures. À la suite d'une ouverture, la succession écologique devrait théoriquement se traduire par le développement de la

régénération, observable par une augmentation progressive des classes de hauteur et de densité du peuplement. À l'inverse, une stagnation ou une régression de la hauteur ou de la densité après l'ouverture initiale du couvert suggère une possible interférence du broutement de l'original, laquelle inhibe la régénération et maintient le peuplement dans un état ouvert.

Parmi les feuillus, l'érable à épis (*Acer spicatum*), bien qu'apprécié par l'original, montre une bonne tolérance au broutement et peut former des peuplements étendus. Bien que ces peuplements ne constituent pas une ouverture au sens strict, ils sont ici considérés comme tels dans la mesure où la hauteur du couvert demeure inférieure à 7 m.

Tableau 5. Présentation des classes de hauteur utilisées lors du troisième, quatrième et cinquième inventaire écoforestiers (MFFP, 2015 ; MRNF 2003 ; MNRF 2024)

<b>Hauteur modale des tiges dominantes et codominantes (m)</b>	<b>Classe de hauteur</b>
[22 et +	1
[17 – 22[	2
[12 – 17[	3
[7 – 12[	4
[4 - 7[	5
[2 - 4[	6
[0 – 2[	7

Tableau 6. Présentation des classes de densité utilisées lors du troisième, quatrième et cinquième inventaire écoforestiers (MFFP, 2015 ; MRNF 2003 ; MNRF 2024)

<b>Densité du couvert (%)</b>	<b>Classe de densité</b>
[80 et +	A
[60 – 80[	B
[40 – 60[	C
[25 – 40[	D

Tableau 7. Présentation des types de couvert utilisés lors du troisième, quatrième et cinquième inventaire écoforestiers (MFFP, 2015 ; MRNF 2003 ; MNRF 2024)

Surface terrière recouverte par des résineux	Code du type de couvert	Type de couvert
]25 et -	F	Peuplement feuillu
[25-50[	MF	Peuplement mixte à dominance feuillue
50	MM	Peuplement mixte sans dominance
[25-75[	M	Peuplement mixte
]50 – 75]	MR	Peuplement à dominance résineux
[75 et +	R	Peuplement résineux

L’impact du broutement exercé par l’orignal ne devient détectable dans les données écoforestières qu’à la suite d’ouverture du couvert forestier. Afin de cibler uniquement les zones en phase d’ouverture suite à l’impact de l’orignal, seuls les pixels ayant présenté une classe de hauteur 5 ou 6 (2 à 4 m et 4 à 7 m) lors d’au moins un des trois inventaires ont été analysés. Ces classes correspondent à des stades où la régénération est vulnérable au broutement par l’orignal (Crête et al., 2001), et où l’impact des grands cervidés peut compromettre sa croissance en hauteur. Par ailleurs, lorsque la hauteur du peuplement dépasse 7 m (classe de hauteur  $\leq 4$ ), les inventaires ne tiennent plus compte des tiges plus petites dans l’estimation de la densité (MFFP, 2015 ; MRNF 2003 ; MNRF 2024). Cette limite rend impossible le suivi de la régénération à l’intérieur des petites trouées subsistant dans des peuplements fermés, bien que leur présence puisse persister sur le terrain.

Une catégorie supplémentaire a été créée pour identifier les zones en phase d’ouverture potentielle. Elle regroupe les peuplements ayant subi une diminution de la classe de hauteur jusqu’à atteindre une hauteur comprise entre 2 et 7m (classe 5 ou 6) entre le 4<sup>e</sup> et 5<sup>e</sup> inventaire. Bien que l’effet du broutement ne soit pas encore détectable dans ces cas, la régénération en place demeure exposée à une pression susceptible d’en altérer le développement.

Enfin, les peuplements situés en terrain forestier productif, mais pour lesquels aucune classe de hauteur ni de densité n’est attribuée, ont aussi été pris en compte. Dans ces cas, une valeur “NA” pour la classe de densité indique une densité inférieure à 25 %, soit un peuplement non-régénéré à la suite d’une perturbation. En l’absence de signes de reprise de la régénération, comme l’apparition d’une classe de hauteur ou de densité lors des inventaires suivant, ces peuplements sont considérés comme étant en phase d’ouverture. L’ensemble des trajectoires et des scénarios d’ouverture sont illustrés à la figure 9. Neuf sites ont été visités pour une première validation sur le terrain (Annexe E).

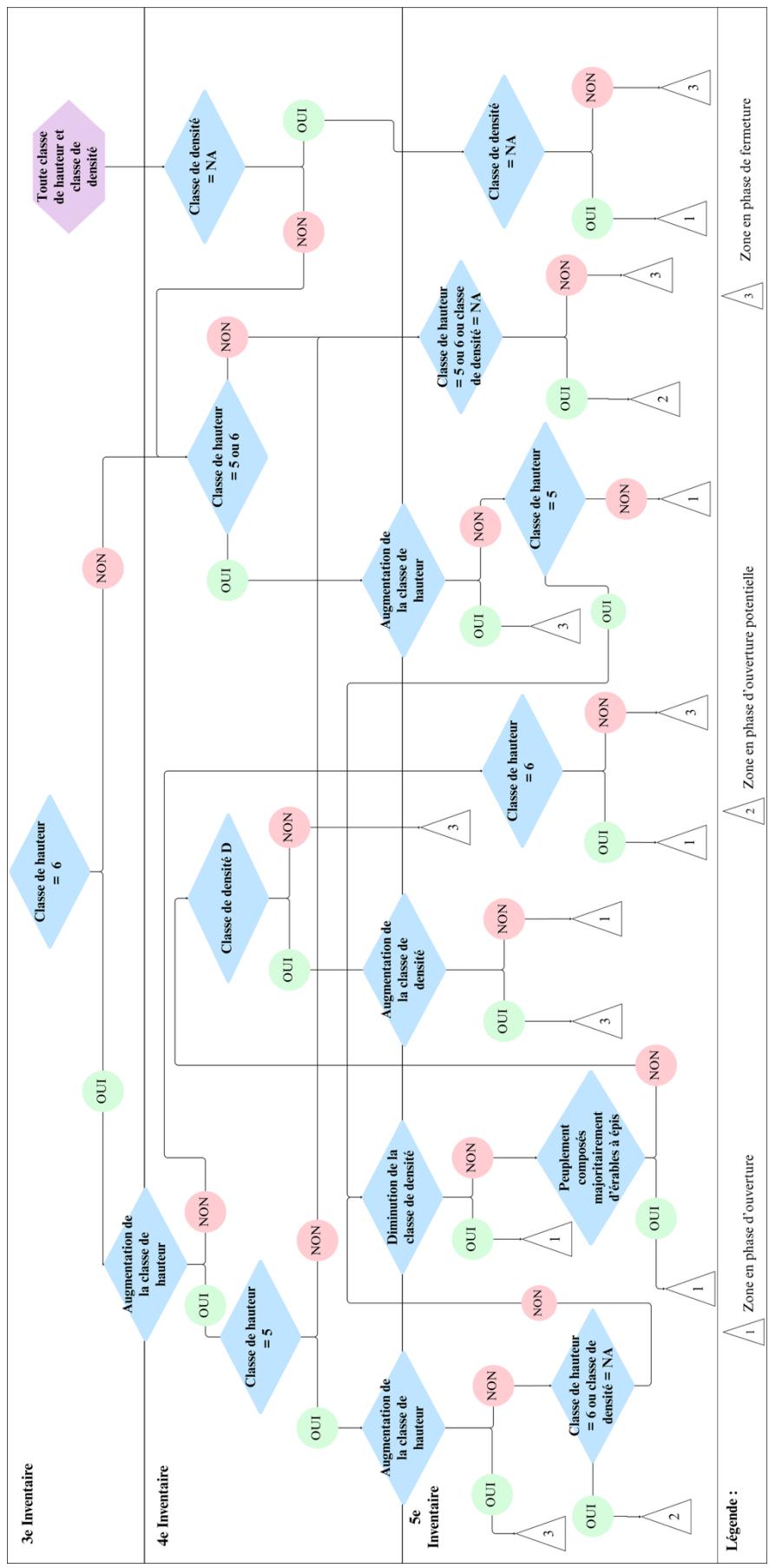


Figure 9. Arbre de décision pour la détermination des zones en phase d'ouverture

### 3.3.3 Caractérisation des zones en phase d'ouverture

Après avoir déterminé quels pixels étaient en phase d'ouverture, plusieurs variables environnementales ont été sélectionnées afin de caractériser les conditions environnementales abiotiques associées aux zones en phase d'ouverture. Les variables retenues sont l'altitude, la pente, l'exposition, la présence de l'épidémie de TBE des années 1970, ainsi que l'âge des peuplements et le type de couvert observés lors du quatrième inventaire forestier. L'âge des peuplements a été regroupé en trois classes : régénération (< 20 ans), jeune peuplement (20–60 ans) et peuplement mature (> 60 ans). L'âge et le type de couvert ont ensuite été combinés en une variable catégorielle, répartissant les peuplements en neuf classes d'habitat : Re\_F, Re\_M, Re\_R, J\_F, J\_M, J\_R, V\_F, V\_M, V\_R. Ces classes correspondent respectivement aux peuplements en régénération, jeunes ou matures, à dominance feuillue (F), mixte (M) ou résineuse (R). Cette classification s'inspire de celle proposée par Courtois et al. (2002).

## 3.4 Analyse des données

### 3.4.1 Analyse de la contribution de l'original aux zones en phase d'ouverture

L'évaluation de la contribution potentielle de l'original à l'apparition des zones en phase d'ouverture a été menée à deux échelles spatiales : celle de l'individu et celle de la population. L'ensemble des tests statistiques ont été réalisés en considérant un seuil de signification fixé à  $\alpha = 0,05$ .

Dans un premier temps, un test d'indépendance de type  $\chi^2$  a été appliqué à une matrice de contingence 2x2 croissant, pour chaque pixel, sa position (à l'intérieur ou à l'extérieur d'une zone de concentration hivernale) et son statut (zone en phase d'ouverture ou zone fermée). Ce test a été conduit à la résolution native des données (5 x 5 m), mais aussi après agrégation des données (100 x 100 m). Cette seconde approche visait à réduire la puissance du test susceptible d'entraîner des erreurs de type II. Ces analyses ont été conduites uniquement à l'échelle de la population et selon deux scénarios : l'un considérant uniquement les zones catégorisées comme étant en phase d'ouverture, et l'autre intégrant également les zones dites potentiellement en phase d'ouverture.

En complément, une seconde approche a été utilisée pour déterminer si la proportion de pixels en phase d'ouverture était plus élevée au sein des zones de concentration hivernales (ZC) que dans des zones de concentration simulées aléatoirement. À cette fin, un test de Wilcoxon apparié a été appliqué, comparant pour chaque ZC la proportion de zones ouvertes observée à la moyenne de 30 ZC, de forme et taille identique générées aléatoirement. Ces dernières ont été créées par translation aléatoire du centroïde d'un domaine vital réel, suivie d'une rotation aléatoire comprise entre 0° et 360° (Courtois et al., 2002). Les analyses ont été conduites à partir des ZC individuelles multi-annuelles ainsi que les ZC annuelles de la population. Sur les 52 ZC, une a été exclue de l'analyse en raison d'une forme considérée comme anormale. Elle a été détectée lors d'une vérification visuelle des différentes ZC (Annexe F). L'analyse des ZC annuelles de la population a dû, quant à elle, être réalisée sans l'année 2022 en raison de l'impossibilité de générer un ensemble de ZC aléatoires valides.

### 3.4.2 Caractérisation des zones en phase d'ouverture

Une régression logistique binaire a été utilisée pour modéliser la probabilité qu'un pixel soit classé comme une zone en phase d'ouverture en fonction de différentes variables environnementales. Pour minimiser les biais associés à un déséquilibre entre les classes, un sous-échantillonnage aléatoire des pixels fermés a été réalisé, de manière à équilibrer les proportions entre les pixels ouverts et fermés dans le jeu de données analysé. Le jeu de données

a ensuite été divisé de façon aléatoire en deux sous-ensembles : 70 % ont servi à l'entraînement du modèle et les 30 % restants ont été utilisés pour sa validation.

Un modèle initial intégrant l'ensemble des variables explicatives a d'abord été ajusté. Une sélection des variables a ensuite été opérée par une procédure de régression pas à pas (*stepwise*), afin d'identifier les variables les plus pertinentes. La présence de colinéarité entre ces dernières a été contrôlée à l'aide du facteur d'inflation de la variance (VIF) (Fawcett, 2006).

Le modèle final a été appliqué aux données gardées pour sa validation afin d'estimer, pour chaque pixel, la probabilité d'être classé en zone en phase d'ouverture. Ces probabilités ont été converties en classes binaires en appliquant deux seuils de classification : un seuil de 0,5, et un seuil plus strict de 0,75, choisi de manière arbitraire. Pour chacun de ces seuils, une matrice de confusion a été produite afin d'évaluer la précision globale du modèle. Enfin, la qualité prédictive du modèle a été estimée à l'aide de la courbe ROC (*Receiver Operating Characteristic*) et de l'aire sous la courbe (ASC) (O'brien, 2007).

## 4 RÉSULTATS

### 4.1 Domaines vitaux hivernaux

Sur l'ensemble de la période de l'étude, les orignaux suivis ont utilisé 78,4 % de la superficie du PNF, représentant une surface de 191,21 km<sup>2</sup>. L'aire de la zone noyau (kde 50%) pour la période "fin de l'hiver" est de 4219,4 ha, ce qui correspond à 17,13 % de la superficie du PNF.

L'analyse du domaine vital hivernal de cette population a mis en évidence trois zones de concentration distinctes pour la période "fin de l'hiver" (Figure 10). Celles-ci coïncident dans une certaine mesure aux aires les plus fréquemment utilisées, indépendamment de la période de l'année. La variabilité interannuelle observée au niveau de la localisation des ZC hivernales (Figure 11) peut suggérer que les orignaux ajustent leurs déplacements hivernaux en réponse à certains facteurs environnementaux, pouvant fluctuer d'un hiver à l'autre.

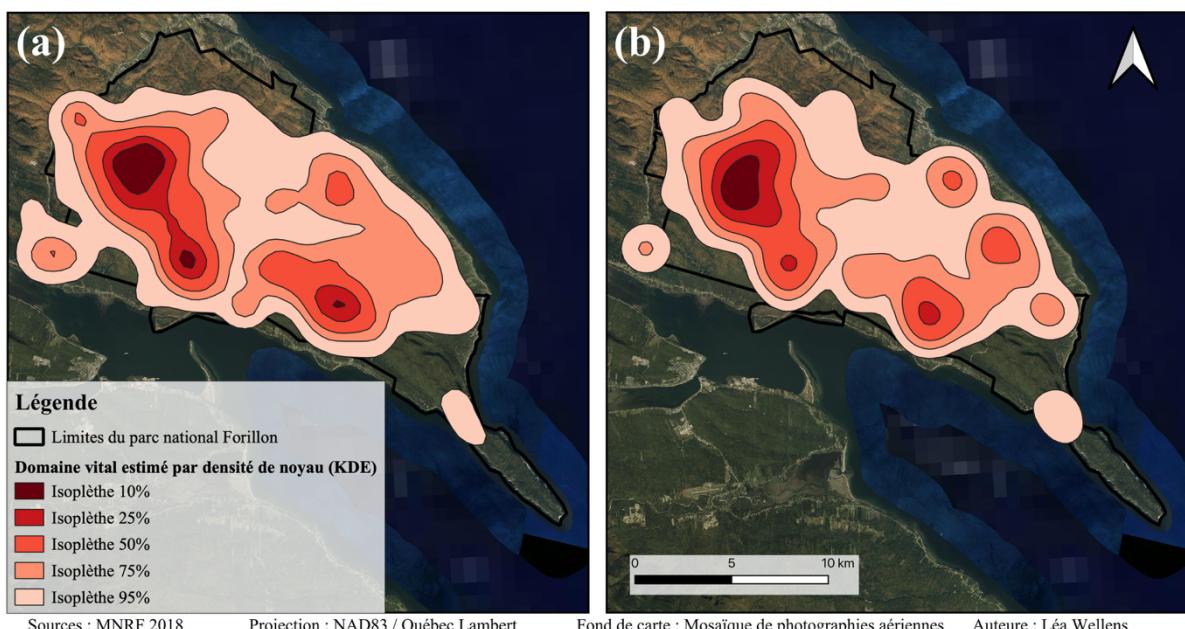


Figure 10. Représentation des domaines vitaux multi-annuels de la population d'orignal suivie dans le PNF par estimation de densité de noyau (*Kernel Density Estimator*, KDE) pour toute la période de l'étude (2020-2024). (a) Domaine vital estimé indépendamment de la période de l'année (b) Domaine vital estimé pour la période "fin de l'hiver"

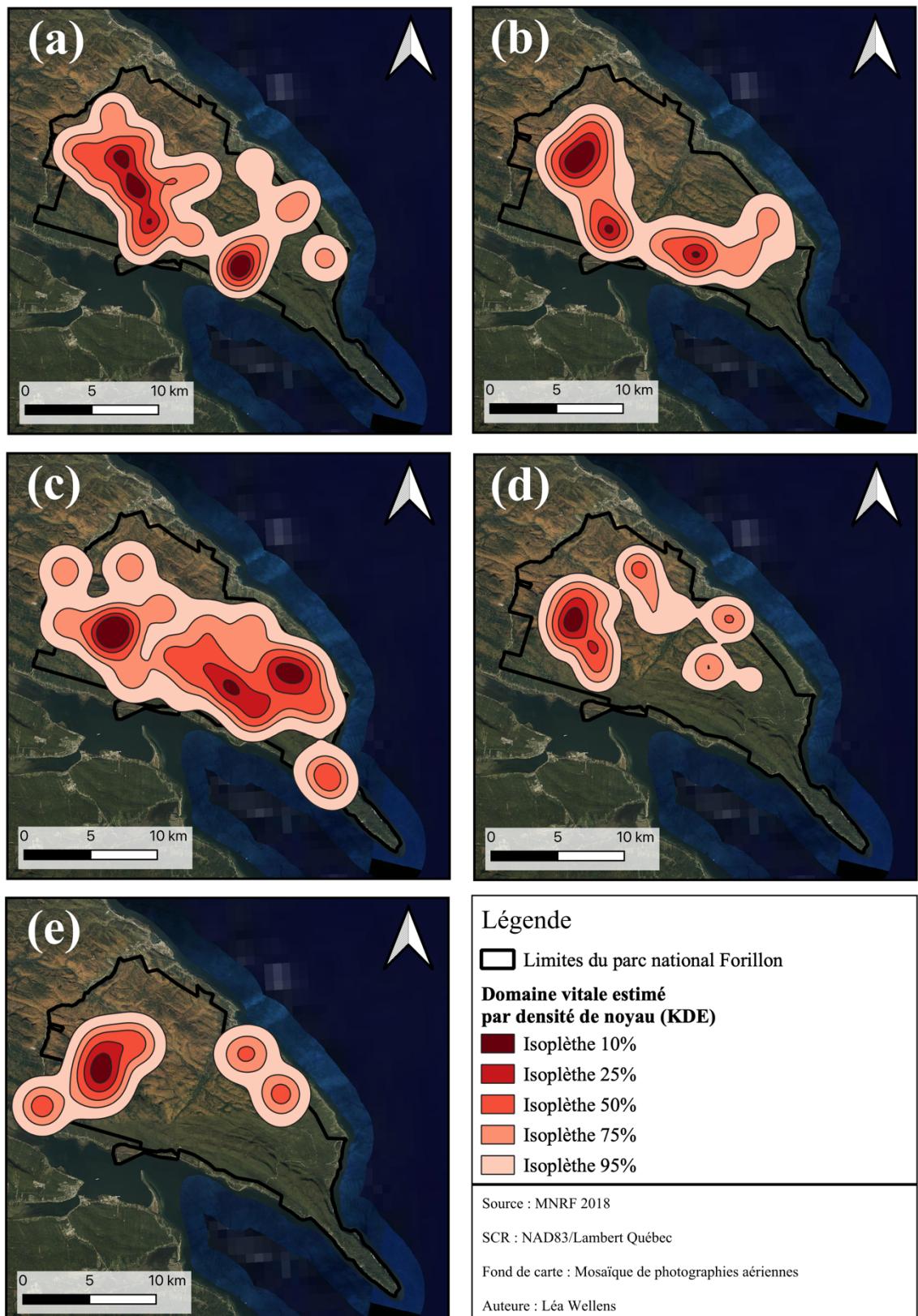


Figure 11. Représentation des domaines vitaux des orignaux par estimation de densité de noyau (kernel density estimator, kde) pour la période “fin de l’hiver ”. (a) Année 2020 (b) Année 2021 (c) Année 2022 (d) Année 2023 (e) Année 2024

L'aire annuelle du domaine vital hivernal (kde 95%) d'un orignal varie entre 0,94 et 4683,19 ha, avec une moyenne de  $333,18 \pm 664,42$  ha. En se concentrant sur les noyaux d'activités (kde 50%), l'aire moyenne diminue à  $65,53 \pm 121,74$  ha. À l'échelle de la population, l'aire moyenne annuelle du domaine vital hivernal est  $13454,59 \pm 5051,87$  ha et de  $3320,85 \pm 1708,94$  ha pour le noyau d'activité (kde 50%) (Tableau 8).

Tableau 8. Statistiques descriptives de la superficie du domaine vital hivernal annuel (ha) à l'échelle de l'individu et à l'échelle de la population pour la période 2020-2024. Le domaine vital a été estimé par densité de noyau (*Kernel Density Estimator, KDE*).

Paramètres	Individu		Population	
	kde (50%)	kde (95%)	kde (50%)	kde (95%)
Minimum	0,12	0,94	1691,36	9326,91
Médiane	23,55	120,44	2985,91	11801,84
Moyenne	$65,53 \pm 121,74$	$333,18 \pm 664,42$	$3320,85 \pm 1708,94$	$13454,59 \pm 5051,87$
Maximum	823,17	4683,18	6110,12	21543,46

## 4.2 Zone en phase d'ouverture

### 4.2.1 Contribution de l'orignal aux zones en phase d'ouverture

Les zones d'ouverture se concentrent en grande partie dans la portion ouest du PNF où elles couvrent une superficie de 1 450,15 hectares, représentant 5,89 % de la surface totale du territoire. Les zones en phase d'ouverture potentielle, quant à elles, se trouvent principalement à la pointe du parc et s'étendent sur 291,84 hectares. La majorité de ces zones résulte de chablis survenus en 2012 et 2018. À l'intérieur des zones de concentration hivernales, représentées par le contour de l'isopéthle 50 % du domaine vital hivernal multi-annuel de la population, 10,94 % de la superficie est classée comme étant en phase d'ouverture, et 0,32 % comme potentiellement en phase d'ouverture (Figure 12).

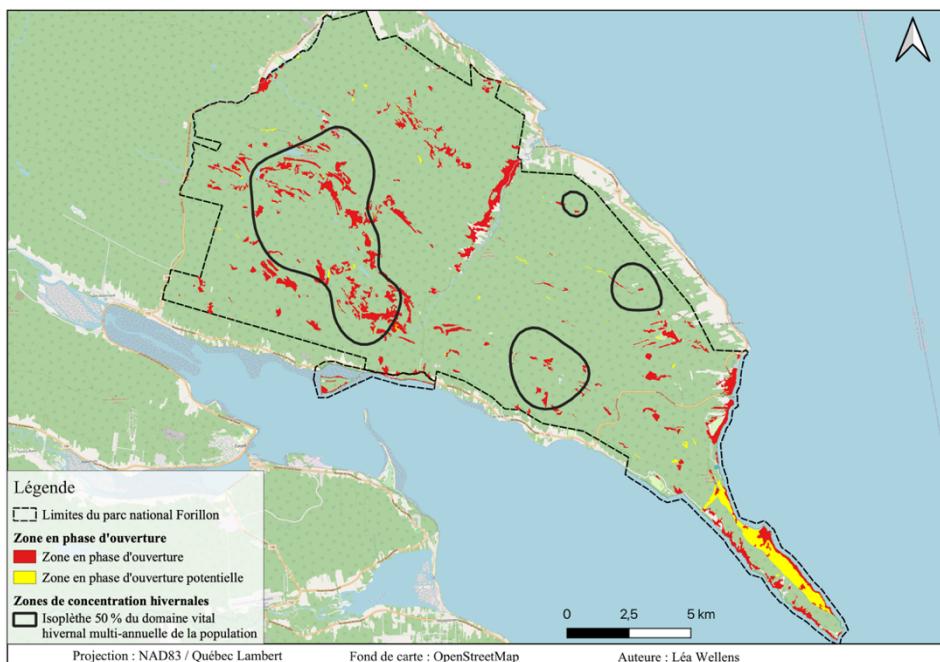


Figure 12. Cartographie des zones de concentration hivernale de l'orignal et des zones en phase d'ouverture

Le test d'indépendance ( $\chi^2$ ) a mis en évidence une association statistiquement significative entre la localisation des ZC hivernales et la présence de zones en phase d'ouverture ( $\chi^2 = 82\ 610,68$ ,  $p < 0,001$ ). Lorsqu'on restreint la définition de ZC hivernale à l'isoplète 25% ( $\chi^2 = 82\ 610,68$ ,  $p < 0,001$ ), l'association est toujours présente. En revanche, aucun lien significatif n'a été détecté pour l'isoplète 10% ( $\chi^2 = 0,0238$ ,  $p > 0,05$ ). Ces résultats demeurent inchangés lorsque les pixels sont agrégés ou lorsque les zones en phase d'ouverture potentielle sont incluses dans l'analyse.

De plus, les proportions de pixels en phase d'ouverture à l'intérieur et à l'extérieur des ZC ont systématiquement une valeur plus élevée à l'intérieur, et ce, pour l'ensemble des isoplèthes testés (Tableau 9). Toutefois, l'intégration des zones en phase d'ouverture potentielle tend à accroître les proportions de pixels définis comme en phase d'ouverture à l'extérieures des ZC, réduisant l'écart entre les deux groupes.

Tableau 9. Pourcentage de surface en zone d'ouverture pour différentes définitions de la zone de concentration hivernale à partir de l'estimation par densité du noyau (Kernel Density Estimator, KDE) du domaine vital multi-annuel de la population d'originaux suivis

Isoplète KDE	Zone en phase d'ouverture (%)		Zone en phase ouverture et en phase d'ouverture potentielle (%)	
	Intérieur	Extérieur	Intérieur	Extérieur
50 %	11,07	5,15	11,40	6,60
25 %	10,79	5,91	11,05	7,22
10 %	6,22	6,21	6,52	7,47

Les résultats du test de Wilcoxon apparié n'indiquent aucune différence significative entre les zones de concentration (ZC) hivernales réelles et celles simulées aléatoirement, que ce soit à l'échelle individuelle ou de la population (Tableau 10). À l'échelle individuelle, les moyennes observées vont même à l'encontre de l'hypothèse de sélection, avec des proportions de zones ouvertes systématiquement plus faibles dans les ZC réelles que dans les ZC simulées. À l'échelle de la population, les pourcentages moyens de zones ouvertes sont plus élevés dans les ZC réelles mais ces différences ne sont pas statistiquement significatives ( $p > 0,05$ ). Ces résultats semblent contredire les résultats du test d'indépendance ( $\chi^2$ ), qui indiquait une association positive entre la présence de zones en phase d'ouverture et la localisation des ZC.

De manière surprenante, les résultats à l'échelle individuelle contredisent en partie cette première conclusion. À cette échelle, les proportions de zones ouvertes sont souvent plus faibles dans les ZC réelles que dans les ZC simulées, alors qu'à l'échelle de la population, les moyennes soient légèrement plus élevées dans les ZC réelles. Toutefois, les tests de Wilcoxon appariés entre les ZC observées et les ZC aléatoirement montrent que ces différences ne sont pas significatives ( $p > 0,05$ ). Ces résultats suggèrent donc l'absence de sélection des zones en phase d'ouvertures par les originaux durant l'hiver.

Tableau 10. Résultats des tests de Wilcoxon appariés comparant la proportion de zones ouvertes dans les zones de concentration hivernales des orignaux (ZC) à des domaines simulés (ZC aléatoires), pour différents seuils d'isoplèthes et deux échelles (individuelle et populationnelle)

Comparaison	Zones ouvertes ZC réels (%)	Zones ouvertes ZC aléatoires (%)	Statistique V	P - valeur
Orignal individuel – 50% isoplèthe	8.18 ± 10.43	9.63 ± 2.84	471	0.9644
Orignal individuel – 25% isoplèthe	7.60 ± 10.98	9.32 ± 3.29	522	0.9076
Orignal individuel – 10% isoplèthe	7.14 ± 13.84	9.33 ± 3.28	405	0.9923
Population – 50 % isoplèthe	11.39 ± 1,81	3.04 ± 2,91	10	0,0625
Population – 25 % isoplèthe	10.11 ± 6.20	5.52 ± 3.94	9	0.4063
Population – 10 % isoplèthe	8.61 ± 8.45	5.30 ± 3.69	9	0.4063

#### 4.2.2 Caractérisation des zones en phase d'ouverture

Le modèle de régression logistique ajusté pour prédire la probabilité qu'un pixel soit en phase d'ouverture s'est révélé globalement performant. Toutes les variables explicatives testées ont été conservées dans le modèle final. Aucun problème de colinéarité n'a été détecté, les valeurs de VIF étant toutes inférieures à 2, avec un maximum de 1,78 pour l'altitude. Il convient toutefois de noter que l'hypothèse de linéarité entre les variables quantitatives et le logarithme du rapport de côtes (*Odds ratio*) a été supposée, mais non vérifiée.

Les coefficients estimés ( $\beta$ ) indiquent des effets significatifs pour la majorité des variables (Tableau 11). L'occurrence de zones en phase d'ouverture est positivement corrélée avec l'altitude ( $\beta = 0,00295$ ,  $p < 0,001$ ), la présence de TBE datant des années 1970 ( $\beta = 2,11$ ,  $p < 0,001$ ) et la distance avec l'eau ( $0,00199$ ,  $p < 0,001$ ). À l'inverse, elle est négativement corrélée avec la pente ( $\beta = -0,0244$ ,  $p < 0,001$ ), indiquant une moindre probabilité d'ouverture du couvert forestier dans les zones de fortes pentes.

Certaines classes d'habitats, telles que définies à la section 3.3, influencent la probabilité qu'un pixel soit classé comme étant en phase d'ouverture. Les pixels qui correspondent à des peuplements jeunes à dominance feuillue (J\_F) sont associés à une légère augmentation de la probabilité d'ouverture ( $\beta = 0,230$ ,  $p < 0,001$ ) contrairement aux peuplements jeunes à dominance résineuse (J\_R) ( $\beta = -0,345$ ,  $p < 0,001$ ). Les peuplements en régénération (Re\_F et Re\_M) sont associés à augmentation de la probabilité qu'un pixel soit classé comme en phase d'ouverture ( $\beta = 2,336$ ,  $p < 0,001$  et  $\beta = 1,65$ ,  $p < 0,001$ ). En revanche, ce n'est pas le cas pour les peuplements jeunes à dominance résineuse, de même que les peuplements matures (V\_F, V\_M et V\_R), dont les p-valeurs sont toutes supérieures à 0,5. À l'inverse, les peuplements très anciens n'ont pas d'effet significatif, comme le montrent leurs p-values élevées ( $p > 0,5$ ). La largeur des intervalles de confiance associés à ces catégories sont vraisemblablement liés à une répartition très inégale entre les pixels classés comme étant en phase d'ouverture (Annexe G).

Tableau 11. Estimation des paramètres du modèle de régression logistique décrivant la relation entre les variables explicatives et la probabilité qu'un pixel soit classé comme étant en phase d'ouverture.

Variables	$\beta$	Odds ratio	IC	p-valeur
Altitude	0,00296	1,00296	[0,00289 ; 0,00303]	***
TBE	2,112	8,261	[2,092 ; 2,131]	***
Degré de la pente	-0,0244	0,976	[-0,0252 ; -0,0236]	***
Distance à un cours d'eau	0,00199	1,002	[0,00192 ; 0,00206]	***
J_F	0,230	1,258	[0,209 ; 0,250]	***
J_R	-0,346	0,708	[-0,372 ; -0,319]	***
NA	5,668	289,336	[5,638 ; 5,697]	***
Re_F	2,336	10,343	[2,318 ; 2,354]	***
Re_M	1,651	5,213	[1,607 ; 1,695]	***
Re_R	-18,636	8,0666E-09	[-467,593 ; 430,322]	- /
V_F	-17,172	3,486E-08	[-90,129 ; 55,785]	/
V_M	-17,726	2,0028E-08	[-82,756 ; 47,304]	/
V_R	-18,149	1,312E-08	[-76,985 ; 40,688]	/

$\beta$  : coefficient estimé du modèle de régression logistique ; Odds ratio :  $\exp(\beta)$ ; IC : intervalle de confiance à 95 %

La qualité prédictive du modèle est satisfaisante. La précision globale atteint 86,5% pour un seuil de classification de 0,5. Pour un seuil plus strict de 0,75, la précision reste élevée mais diminue légèrement (82,2%). L'aire sous la courbe ROC (ASC) est de 0,93, ce qui confirme la capacité du modèle à distinguer les zones ouvertes des zones fermées.

## 5 DISCUSSION

### 5.1 Zones de concentration hivernale

L'ajout de nouvelles données de localisation permet de confirmer les résultats obtenus par Juckler (2022). Parmi les différentes itérations de délimitation des zones de concentration (ZC) (Le Ber, 2022 ; Juckler, 2022), celle située dans la portion ouest du parc est systématiquement identifiée. Il est toutefois surprenant de constater que les ZC hivernales recoupent largement les ZC identifiées à partir du domaine vital de la population estimé indépendamment de la période de l'année. Ce chevauchement pourrait indiquer que ces secteurs offrent des conditions favorables à l'orignal tout au long de l'année.

Plusieurs observations semblent venir confirmer cette hypothèse. En effet, plus de 67,44 % de la surface de ces zones a été affectée par l'épidémie de TBE des années 70, une perturbation naturelle qui favorise le rajeunissement des peuplements, attirant ainsi les orignaux (Crête, 1989 ; Timmermann & McNicol, 1988). Par ailleurs, la forte proportion de peuplements résineux (32,10%) dans les ZC peut s'expliquer par leur rôle d'abri contre la neige. Ainsi les peuplements résineux âgés de 20 à 60 ans (J\_R), qui couvrent 19,29% de la surface des ZC, correspondent aux habitats hivernaux préférentiels des orignaux. Courtois et al. (2002) et Dussault et al. (2005a) ont notamment souligné que les peuplements résineux âgés de 20 à 60

ans (J\_R), qui couvrent 19,29% de la surface des ZC, correspondent aux habitats privilégiés par les orignaux en hiver. De plus, les peuplements jeunes mixtes (J\_M), représentant 34,51% de l'aire des ZC, constituent des habitats particulièrement recherchés tout au long de l'année, en raison de l'abondance de ressources alimentaires qu'ils offrent, combinée à une protection contre la neige et les prédateurs (Dussault et al., 2005a).

La superficie moyenne des domaines vitaux et des ZC individuelles reste une valeur cohérente par rapport à celles rapportées par Dussault et al. (2005a), bien qu'elle soit légèrement plus élevée. L'utilisation quasi-continue du territoire par l'ensemble des individus suivis (kde 95%) s'aligne avec la répartition des sites de ravage rapportée par Echeverry et al. (2023), lesquels sont répartis sur l'ensemble du parc.

## 5.2 Zones en phase d'ouverture

### 5.2.1 Contribution de l'orignal

L'hypothèse de ce mémoire postulait que l'orignal, et plus particulièrement sa surdensité serait à l'origine de la transition des peuplements forestiers vers des milieux ouverts, en raison de son impact sur la régénération forestière. Cette hypothèse semble être partiellement confirmée par les résultats du test d'indépendance ( $\chi^2$ ), qui indique une association entre les ZC hivernales et la présence de zones en phase d'ouverture. La proportion de ces zones est en effet plus élevée à l'intérieur des ZC qu'à l'extérieur, suggérant une contribution potentielle de l'orignal à la création ou au maintien de ces milieux. Toutefois, cette tendance n'est pas observée lorsqu'on restreint la définition de ZC, par exemple en définissant une ZC par l'isoplète<sup>3</sup> 10%. La définition d'une telle surface est peut-être trop restrictive pour voir l'apparition d'une telle association entre les deux variables. Par ailleurs, la très grande puissance statistique du test due au nombre élevé de pixels analysés peut rendre significatives des différences de faible ampleur. Autrement dit, bien que le test  $\chi^2$  indique une association entre les ZC et la présence de zones en phase d'ouverture, il faut rester prudent quant à son interprétation.

À l'échelle individuelle, les résultats viennent nuancer cette première conclusion. Les tests de Wilcoxon appariés entre les ZC observées et des zones aléatoires simulées n'indiquent aucune sélection significative des zones en phase d'ouverture par les orignaux durant l'hiver. En réalité, les proportions de zones ouvertes sont même plus faibles dans les ZC réelles que dans les zones simulées. Par contre, à l'échelle de la population, les moyennes sont légèrement plus élevées dans les ZC observées, malgré que les différences ne sont pas significatives ( $p > 0,05$ ). Ce constat remet en question l'idée selon laquelle les orignaux rechercheraient activement les zones en phase d'ouverture durant la période "fin de l'hiver".

Ces résultats pourraient s'expliquer par plusieurs hypothèses. Premièrement, les orignaux pourraient passer la majorité de leur temps à la lisière entre les milieux fermés et ouverts, ce qui diluerait le signal de sélection à l'intérieur même des zones en phase d'ouverture. En effet, Dussault et al. (2005b) avaient souligné que l'entrecouplement entre les habitats d'alimentation et de protection constitue un facteur plus important dans le choix d'habitat par l'orignal que la proportion de chacun pris isolément. Deuxièmement, il est possible qu'une fois qu'un peuplement a transitionné vers un stade trop ouvert, il soit progressivement délaissé par les orignaux, ceux-ci préférant rester sous le couvert forestier (Courtois et al., 2002).

<sup>3</sup> Un isoplète X% issu d'une estimation par noyau (KDE) délimite une surface telle la probabilité d'y trouver l'individu est de X%

Troisièmement, cela pourrait aussi indiquer que l'hypothèse selon laquelle les peuplements seraient plus vulnérables à la pression d'herbivorie lorsque les orignaux sont confinés dans les ravages durant la période "fin de l'hiver", favorisant la création de zone en phase d'ouverture, mérite d'être réévaluée.

Enfin, à l'échelle de la population, le regroupement des localisations de plusieurs individus peut élargir artificiellement l'étendue des ZC, englobant des sections du territoire peu ou pas utilisées par certains orignaux. Ce phénomène pourrait contribuer à inverser le signal observé à l'échelle individuelle et ainsi expliquer pourquoi une proportion plus élevée de zones en phase d'ouverture est observée dans les ZC, estimées pour la population.

En somme, si l'on observe une association globale entre les zones en phase d'ouverture et la localisation des ZC, cette relation ne semble pas résulter d'une sélection active de ces milieux par les orignaux à l'échelle individuelle.

### 5.2.2 Caractérisation des zones en phase d'ouverture

Les résultats du modèle logistique a mis en évidence plusieurs variables significativement associées à la probabilité qu'un pixel soit classé comme étant en phase d'ouverture.

#### *Altitude*

L'altitude apparaît comme un facteur déterminant dans la prédiction de l'occurrence des zones ouvertes. Une élévation de 100 mètres est associée à une augmentation d'environ 30 % de la probabilité qu'un pixel soit classé comme ouvert. Ce résultat suggère que les processus d'ouverture sont plus fréquents en altitude, ce qui pourrait s'expliquer par une utilisation préférentielle de ces secteurs par l'orignal. Le Ber (2022) a en effet montré que 51,8 % des occurrences de l'espèce se situaient au-dessus de 300 m d'altitude, alors que ces zones ne représentent que 21,6 % de la superficie du parc. Cette tendance est encore plus marquée dans la zone de concentration hivernale (ZC), où 69,6 % de la surface se trouve au-dessus de 300 m. Ces observations sont cohérentes avec les résultats de Leblond et al. (2010), qui soulignent également l'influence de l'altitude dans les mouvements saisonniers de l'orignal.

L'utilisation préférentielle de ces milieux ne semble pas pouvoir être expliquée par une ségrégation spatiale visant à éviter les prédateurs, notamment les loups. Bien que certaines études aient suggéré que l'orignal puisse se réfugier en altitude à cette fin (Telfer & Kelsall, 1984 cité dans Dussault et al., 2005b), cette hypothèse ne s'applique pas ici vu que le loup n'est pas présent au sein du parc. De plus, la fréquentation constante de ces secteurs tout au long de l'année (Le Ber et al., 2022) suggère que d'autres facteurs, tels que la disponibilité alimentaire, les conditions microclimatiques ou la structure du couvert forestier, pourraient expliquer leur attrait vis-à-vis de l'orignal.

Outre l'influence de l'orignal, l'effet de l'altitude sur la probabilité qu'un pixel soit en phase d'ouverture peut s'expliquer par la présence de conditions abiotiques contraignantes, qui ralentissent la succession écologique. Les basses températures associées à l'altitude entraînent de plus courtes saisons de croissance et limitent la croissance végétale (Major et al., 2022). Ces contraintes climatiques pourraient expliquer en partie la persistance d'ouvertures au sein d'un peuplement, indépendamment de l'orignal. Il est probable que ces facteurs accentuent l'impact de ce dernier, les plantes ayant plus de difficultés à échapper au broutement en raison de leur croissance ralentie.

### **Épidémie de TBE**

Le fait qu'un pixel ait été touché par l'épidémie de TBE est également un prédicteur significatif de l'ouverture du couvert forestier. Ce résultat était attendu, car en l'absence de feux ou d'exploitation forestière dans le parc, la TBE constitue l'un des principaux agents de perturbation de la forêt boréale mixte (Bergeron et al., 2014). Toutefois, la seule présence d'une perturbation ne suffit pas à engendrer une conversion vers un milieu ouvert. Selon la dynamique de succession, les trouées créées par la TBE devraient normalement être recolonisées par le sapin baumier ou par des espèces héliophiles (Girard et al., 2014 ; Kneeshaw et al., 1998 ; Bergeron & Fenton, 2012 ).

Le Ber (2022) avait toutefois montré une légère préférence des originaux pour les peuplements affectés par la TBE, particulièrement marquée durant la période "fin de l'hiver". Dans la ZC hivernale, 67,7 % des peuplements ont été touchés par l'épidémie. Cette préférence pourrait s'expliquer par la création d'un habitat favorable à l'alimentation. La TBE, en rajeunissant les peuplements (Morin, 1994), favorise une régénération abondante d'espèces consommées par l'original (Timmermans & McNicol, 1988). Ainsi, l'effet combiné de la mortalité des sapins baumiers induite par la TBE et du broutement intensif par l'original pourrait ralentir, voire empêcher, la fermeture du couvert forestier, maintenant durablement certaines zones en phase d'ouverture (Smith et al., 2010).

### **Distance à un cours d'eau**

La distance à un cours d'eau est également une variable significative, bien que son effet soit relativement faible (*odds ratio* : 1,0019). Ce résultat suggère que les peuplements les plus susceptibles d'être en phase d'ouverture ne se situent pas nécessairement à proximité des cours d'eau. Cela pourrait s'expliquer par la composition végétale particulière des zones riveraines, souvent dominées par des essences feuillues, où la création de trouées, nécessaire pour détecter l'impact de l'original, ne se fait que par le vieillissement naturel du peuplement.

En outre, bien que l'original fréquente les berges des lacs et rivières, notamment en été pour s'alimenter de plantes aquatiques riches en sodium (Alston et al., 2016 ; Fraser et al., 1984), ces comportements ont un effet limité sur la régénération forestière. En hiver, l'animal s'hydrate par la consommation de neige (Timmermann & McNicol, 1988), ce qui réduit davantage l'influence directe de la proximité des cours d'eau sur les processus d'ouverture.

### **Pente**

Le degré de la pente est négativement corrélé à la présence de zones en phase d'ouverture. En termes d'utilisation du territoire, ce résultat semble cohérent avec le comportement de l'original, qui tend à éviter les fortes pentes. Le Ber (2022) a montré une préférence pour les pentes faibles (inférieures à 15 %). Des résultats similaires ont été obtenus dans la réserve faunique des Laurentides (Leblond et al., 2010). Cette faible fréquentation des pentes abruptes par l'original limite la pression de broutement dans ces secteurs, réduisant ainsi les conditions favorables à l'ouverture.

Par ailleurs, il aurait pu être envisagé que certaines zones en phase d'ouverture soient détectées de manière erronée dans les secteurs de fortes pentes. En effet, ces milieux présentent des conditions édaphiques plus contraignantes, avec des sols appauvris en nutriments en raison du lessivage, ainsi qu'un profil de sol peu profond lié à l'érosion (Major et al., 2022). Ces contraintes ralentissent la régénération forestière, ce qui pourrait être confondu avec une ouverture. Cependant, cette hypothèse ne se vérifie pas au vu des résultats obtenus.

### ***Classes d'habitat***

L'ensemble des classes d'habitat a été comparé à une classe de référence (J\_M) dans le modèle. Ce type de peuplement offre à l'orignal une protection efficace contre les conditions climatiques et les prédateurs, tout en fournissant une ressource alimentaire adéquate (Courtois et al., 2002 ; Samson et al., 2002).

Parmi les résultats notables, les classes Re\_F et Re\_M sont fortement associées à une probabilité accrue qu'un pixel soit classé comme étant en phase d'ouverture. Ces milieux, riches en jeunes feuillus tels que le peuplier, le bouleau ou encore le sapin baumier, constituent une source alimentaire privilégiée pour l'orignal (Samson et al., 2002 ; Smith et al., 2010 ; Timmermans et al., 1988). L'attrait de ces habitats pourrait expliquer leur surreprésentation dans les zones identifiées comme ouvertes.

La classe J\_F est également associée à une probabilité accrue d'ouverture, contrairement à la classe J\_R. Cette différence pourrait s'expliquer par la composition en essences moins appétées des peuplements résineux, comme l'épinette ou le sapin baumier. Ce dernier, bien qu'important en hiver, est souvent consommé par défaut, en l'absence de feuillus plus nutritifs (Samson et al., 2002). Ces résultats laissent supposer que l'impact de l'orignal sur le couvert forestier est plus marqué sur les essences feuillues, et qu'étudier le lien entre la présence de l'orignal et l'occurrence des zones en phase d'ouverture uniquement sur la période "fin de l'hiver" ne permet pas de capturer pleinement cette dynamique.

En ce qui concerne les peuplements matures (V\_M, V\_R), qui servent d'abri contre les intempéries et les prédateurs mais offrent peu de ressources alimentaires (Courtois et al., 2002 ; Dussault et al., 2004 ; Samson et al., 2002), ceux-ci ne sont pas associés à une probabilité accrue d'ouverture. Ce résultat est attendu, mais il reste surprenant que leur effet ne se distingue pas significativement de celui des jeunes peuplements mixtes (J\_M).

Il convient de signaler que les résultats obtenus pour cette variable peuvent être biaisés par la méthode de détection des zones ouvertes. En particulier, les pixels classés comme "NA" en raison de l'absence d'information sur la classe d'âge ou le type de couvert pour le 4<sup>e</sup> inventaire écoforestier, correspondent à des peuplements non régénérés. Hors le fait qu'un peuplement reste non régénéré au cours du temps est un critère utilisé pour définir les zones en phase d'ouverture (Figure 9). De plus, la norme du quatrième inventaire écoforestier n'indique pas la méthode employée pour estimer l'âge des peuplements. Si cette estimation repose sur des modèles allométriques fondés sur la hauteur, alors la classe d'âge pourrait constituer essentiellement un proxy de la hauteur. Or, cette dernière a été directement intégrée dans notre procédure de détection des zones en phase d'ouverture. Cette redondance méthodologique pourrait expliquer pourquoi les peuplements en régénération (Re\_F et Re\_M), qui seraient alors caractérisés par de faibles hauteurs, sont fortement associés à une probabilité accrue d'ouverture, tandis que les peuplements matures (V\_F, V\_M et V\_R), à hauteur plus élevée, ne présentent pas d'association significative.

### **5.3 Limites**

La détection des zones en phase d'ouverture est fortement contrainte par la qualité des données obtenues à partir des inventaires écoforestiers. L'évolution constante des méthodes de cartographie peut réduire la fiabilité de l'analyse temporelle. En effet, les variations observées dans les classes de hauteur, de densité ou de type de couvert peuvent résulter de simples modifications dans la délimitation des peuplements entre deux inventaires, sans refléter un

changement réel sur le terrain. Par ailleurs, jusqu'à très récemment, les inventaires forestiers n'incluaient pas d'information sur le sous-étage et ne permettent toujours pas de caractériser directement la régénération, soit la strate utilisée par l'orignal comme source d'alimentation.

Afin de s'assurer que les zones ouvertes détectées puissent effectivement résulter de l'action de l'orignal, l'analyse a été restreinte aux peuplements ayant été classés en hauteur 5 ou 6 lors d'au moins un des trois inventaires. Ce choix mène à une définition très conservatrice des milieux considérés en phase d'ouverture. En conséquence, l'estimation des superficies concernées est probablement sous-évaluée, et une portion des zones en phase d'ouverture pourrait avoir échappé à la détection.

Le regroupement des données issues de plusieurs individus pour estimer les zones de concentration de la population à l'aide de la méthode des noyaux (KDE) suppose implicitement une homogénéité dans l'utilisation du territoire entre individus, ce qui ne reflète pas la réalité (Dussault et al., 2005a ; Leblond et al., 2010 ; Van Beest et al., 2011). De plus, la taille et la forme des domaines vitaux estimés par la méthode KDE dépendent fortement du choix du facteur de lissage, ce qui peut affecter les résultats et compliquer les comparaisons entre les études utilisant des paramètres différents (McCulley et al., 2017).

## 5.4 Perspectives

Les vérifications de terrain menées dans les zones identifiées comme étant en phase d'ouverture tendent à confirmer la validité de la nouvelle méthode de détection utilisée. Toutefois, cette validation préliminaire demeure insuffisante pour démontrer avec certitude l'exactitude de la classification. En effet, les observations ont été limitées à un nombre restreint de points et dans deux secteurs spécifiques du parc (Annexe E), ce qui ne constitue pas un échantillonnage représentatif. De plus, la validation s'est appuyée sur une évaluation visuelle, sans protocole de référence qui aurait permis une comparaison standardisée entre les sites visités. Une démarche de validation plus systématique, fondée sur une méthode reproductible, serait donc nécessaire pour assurer la justesse de la classification proposée.

Dans un second temps, une comparaison avec les résultats attendus dans le cadre de la thèse de doctorat de Marguerite Morissette pourrait offrir des perspectives complémentaires intéressantes. Ses travaux visent à identifier les facteurs biotiques et abiotiques responsables de l'ouverture du milieu à l'échelle des trouées. Une telle comparaison permettrait d'évaluer dans quelle mesure les zones en phase d'ouverture identifiées dans cette étude recoupent les observations obtenues à une échelle plus fine. Elle permettrait également de vérifier si les prédictions issues du modèle de régression logistique sont cohérentes avec les dynamiques observées dans son analyse.

Par ailleurs, l'intégration de données lidar apparaît comme une option pertinente pour pallier à certaines limites inhérentes aux inventaires écoforestiers. Cette technologie permettrait de détecter des trouées de petite taille, notamment celles situées à l'intérieur de peuplements matures. Plusieurs études ont déjà utilisé avec succès le lidar pour analyser l'impact des grands herbivores sur la structure forestière au sein de dispositifs expérimentaux enclos/exclus (Kolstad et al., 2022 ; Petersen et al., 2023). Dans le contexte actuel de l'épidémie de TBE en Gaspésie, la mise en place d'un tel réseau expérimental permettrait de documenter l'effet de l'orignal sur la régénération post-perturbation à l'aide de variables dérivées du lidar. Ces données offrirait l'opportunité d'établir une référence sur la dynamique des peuplements en présence ou en absence d'herbivorie. Cette référence pourrait ensuite être utilisée pour

déetecter, à l'échelle du parc, des secteurs présentant des valeurs similaires, permettant d'identifier les zones impactées par l'orignal.

Enfin, comme les précédents mémoires le suggèrent, l'intégration de données de localisation issues de colliers GPS posés sur des ornaux mâles représenterait un complément utile à l'analyse. En effet, la taille du domaine et l'utilisation du territoire varie selon le sexe (Dussault et al., 2005a, Leblond et al., 2010). Leur inclusion pourrait ainsi affiner l'analyse de l'utilisation du territoire par l'orignal et offrir une vision plus complète de l'impact potentiel de l'espèce sur la structure du paysage forestier.

## 6 CONTRIBUTION PERSONNELLE

À la suite d'une recherche bibliographique, j'ai adapté et modifié les protocoles développés par Juckler (2022) et Phuong Nguyen (2024) afin d'identifier les zones de concentration hivernale et de détecter les secteurs en phase d'ouverture. Après cette étape d'identification, deux séances de vérification sur le terrain ont été réalisées, avec le soutien précieux de Pierre Etcheverry. Enfin, j'ai procédé aux analyses statistiques et à l'interprétation des résultats, en tenant compte des conseils de mes promoteurs et de Pierre Etcheverry.

## 7 CONCLUSION

Ce mémoire visait à déterminer si les zones en phase d'ouverture observées dans le PNF pouvaient être attribuées à la pression de broutement exercée par l'orignal. Les résultats suggèrent que l'orignal pourrait contribuer à la création ou au maintien de ces milieux, mais ce lien n'apparaît pas de façon catégorique. Si une association entre zones de concentration hivernale et zones en phase d'ouverture a été détectée, l'orignal, à l'échelle individuelle ne semblent pas sélectionner activement ces milieux pour établir leur domaine vital hivernal. Le modèle de régression logistique a mis en évidence plusieurs variables environnementales influençant la probabilité d'ouverture, dont l'altitude, la pente, la distance à l'eau, l'historique de perturbations par la tordeuse des bourgeons de l'épinette, le type de couvert et la classe d'âge du peuplement. Ces variables sont toutefois étroitement liées aux préférences d'habitat connues de l'orignal, ce qui ne permet pas d'identifier clairement des facteurs d'ouverture indépendants de son utilisation du territoire.

Malgré certaines limites méthodologiques, notamment liées à la précision des inventaires écoforestiers et aux choix de définition des zones ouvertes, cette étude fournit des pistes solides pour mieux comprendre les interactions entre l'orignal et la dynamique forestière. Il pourrait être pertinent que les recherches futures envisagent l'intégration de données lidar pour améliorer la détection des ouvertures, ainsi que l'ajout de données télémétriques provenant d'ornaux mâles, afin de mieux appréhender la diversité des comportements.

## 8 BIBLIOGRAPHIE

- Alston, J. M., Joyce, M. J., Merkle, J. A., & Moen, R. A. (2020). Temperature shapes movement and habitat selection by a heat-sensitive ungulate. *Landscape Ecology*, 35(9), 1961-1973. <https://doi.org/10.1007/s10980-020-01072-y>
- Andreozzi, H. A., Pekins, P. J., & Langlais, M. L. (2014). Impact of moose browsing on forest regeneration in northeast Vermont. *Alces: Journal Devoted to the Biology & Management of Moose*, 50, 67-79. <https://alcesjournal.org/index.php/alces/article/view/125>

- Anyomi, K. A., Neary, B., Chen, J., & Mayor, S. J. (2022). A critical review of successional dynamics in boreal forests of North America. *Environmental Reviews*, 30(4), 563-594. <https://doi.org/10.1139/er-2021-0106>
- Baldwin, K., Saucier, J.-P., Meades, B., & Chapman, K. (2017). *Eastern North American boreal forest*. Canadian National Vegetation Classification.
- Ballard, W. B., & Van Ballenberghe, V. (1998). Moose-predator relationships: research and management needs. *Alces*, 34(1), 91–105. <https://alcesjournal.org/index.php/alces/article/view/715>
- Bauce, É., Crépin, M., & Carisey, N. (1994). Spruce budworm growth, development and food utilization on young and old balsam fir trees. *Oecologia*, 97(4), 499-507. <https://doi.org/10.1007/BF00325888>
- Bergeron, Y., & Dansereau, P.-R. (1993). Predicting the composition of Canadian southern boreal forest in different fire cycles. *Journal of Vegetation Science*, 4(6), 827-832. <https://doi.org/10.2307/3235621>
- Bergeron, Y., Gauthier, S., Kafka, V., Lefort, P., & Lesieur, D. (2001). Natural fire frequency for the eastern Canadian boreal forest : Consequences for sustainable forestry. *Canadian Journal of Forest Research*, 31(3), 384-391. <https://doi.org/10.1139/x00-178>
- Bergeron, Y., & Fenton, N. J. (2012). Boreal forests of eastern Canada revisited : Old growth, nonfire disturbances, forest succession, and biodiversity. *Botany*, 90(6), 509-523. <https://doi.org/10.1139/b2012-034>
- Bergeron, Y., Chen, H. Y. H., Kenkel, N. C., Leduc, A. L., & Macdonald, S. E. (2014). Boreal mixedwood stand dynamics : Ecological processes underlying multiple pathways. *The Forestry Chronicle*, 90(02), 202-213. <https://doi.org/10.5558/tfc2014-039>
- Bernes, C., Macura, B., Jonsson, B. G., Junninen, K., Müller, J., Sandström, J., Löhmus, A., & Macdonald, E. (2018). Manipulating ungulate herbivory in temperate and boreal forests : Effects on vegetation and invertebrates. A systematic review. *Environmental Evidence*, 7(1), 13. <https://doi.org/10.1186/s13750-018-0125-3>
- Bjørneraas, K., Van Moorter, B., Rolandsen, C. M., & Herfindal, I. (2010). Screening Global Positioning System Location Data for Errors Using Animal Movement Characteristics. *The Journal of Wildlife Management*, 74(6), 1361-1366. <https://doi.org/10.1111/j.1937-2817.2010.tb01258.x>
- Boer, A. H. (1992). Fecundity of North American Moose (*Alces Alces*) : A review. *Alces*, 1-10. <https://alcesjournal.org/index.php/alces/article/view/1765>
- Boulanger, Y., & Arseneault, D. (2004). Spruce budworm outbreaks in eastern Quebec over the last 450 years. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(5), 1035-1043. <https://doi.org/10.1139/X03-269>
- Bouchard, M., Pothier, D., & Ruel, J.-C. (2009). Stand-replacing windthrow in the boreal forests of eastern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 39(2), 481-487. <https://doi.org/10.1139/X08-174>
- Bowyer, R. T., Van Ballenberghe, V., & Kie, J. G. (2003). Moose: *Alces alces*. Dans G. Feldhamer, B. Thompson, & J. Chapman (Éds.), *Wild mammals of North America: Biology, management, and conservation* (pp. 931–964). Johns Hopkins University Press.
- Brandner, T. A., Peterson, R. O., & Risenhoover, K. L. (1990). Balsam Fir on Isle Royale : Effects of Moose Herbivory and Population Density. *Ecology*, 71(1), 155-164. <https://doi.org/10.2307/1940256>
- Burt, W. H. (1943). Territoriality and Home Range Concepts as Applied to Mammals. *Journal of Mammalogy*, 24(3), 346-352. <https://doi.org/10.2307/1374834>
- Canadian Council of Forest Ministers. (2016). *Canadian wildland fire strategy: A 10-year review and renewed call to action*

- Cederlund, G., & Sand, H. (1994). Home-Range Size in Relation to Age and Sex in Moose. *Journal of Mammalogy*, 75(4), 1005-1012. <https://doi.org/10.2307/1382483>
- Clements, F. E. (1936). Nature and Structure of the Climax. *Journal of Ecology*, 24(1), 252-284. <https://doi.org/10.2307/2256278>
- 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. <https://alcesjournal.org/index.php/alces/article/view/637>
- Courtois, R., Dussault, C., Potvin, F., & Daigle, G. (2002). Habitat selection by moose (Alces Alces) in clear-cut landscapes. *Alces* 28, 177-192. <https://alcesjournal.org/index.php/alces/article/view/519>
- Crête, M. (1989). Approximation of K carrying capacity for moose in eastern Quebec. *Canadian Journal of Zoology*, 67(2), 373-380. <https://doi.org/10.1139/z89-055>
- Crête, M., Ouellet, J.-P., & Lesage, L. (2001). Comparative Effects on Plants of Caribou/Reindeer, Moose and White-Tailed Deer Herbivory. *Arctic*, 54(4), 407-417. <https://doi.org/10.14430/arctic797>
- Cowles, H. C. (1911). The Causes of Vegetative Cycles. *Botanical Gazette*, 51(3), 161-183. <https://doi.org/10.1086/330472>
- Desgagnés, J.-F., Schneider, R., & St-Laurent, M.-H. (2022). Winter browsing in absence of an apical predator : Do high moose densities compromise tree regeneration? *Forest Ecology and Management*, 520, 120403. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120403>
- De Vriendt, L., Lavoie, S., Barrette, M., & Tremblay, J.-P. (2020). From delayed succession to alternative successional trajectory : How different moose browsing pressures contribute to forest dynamics following clear-cutting. *Journal of Vegetation Science*, 32(1), e12945. <https://doi.org/10.1111/jvs.12945>
- De Vriendt, L., Barrette, M., Kolstad, A. L., Vuorinen, K., Speed, J. D. M., Lavoie, S., & Tremblay, J.-P. (2023). Heavy browsing pressure by moose (Alces alces) can interfere with the objectives of ecosystem-based forest management. *Forest Ecology and Management*, 549. Scopus. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2023.121483>
- Dussault, C., Ouellet, J.-P., Courtois, R., Huot, J., Breton, L., & and Larochelle, J. (2004). Behavioural responses of moose to thermal conditions in the boreal forest1. *Écoscience*, 11(3), 321-328. <https://doi.org/10.1080/11956860.2004.11682839>
- Dussault, C., Courtois, R., Ouellet, J.-P., & Girard, I. (2005a). Space use of moose in relation to food availability. *Canadian Journal of Zoology*, 83(11), 1431-1437. <https://doi.org/10.1139/Z05-140>
- Dussault, C., Ouellet, J.-P., Courtois, R., Huot, J., Breton, L., & Jolicoeur, H. (2005b). Linking moose habitat selection to limiting factors. *Ecography*, 28(5), 619-628. <https://doi.org/10.1111/j.2005.0906-7590.04263.x>
- Enochs, B. E., Chong, J., & Kearney, M. A. (2022). Exclusion of Overabundant White-tailed Deer (*Odocoileus virginianus*) Results in Shifts in Soil Microbial Communities and Abiotic Soil Condition in a Northeastern Deciduous Forest. *The American Midland Naturalist*, 187(2), 173-194. <https://doi.org/10.1674/0003-0031-187.2.173>
- Etcheverry, P., Côté, M., & Sigouin, D. (2023). *Plan de gestion de l'orignal 2023-2027, Parc national Forillon*. Agence Parcs Canada, Service de la conservation des ressources, Parc national Forillon.
- Fawcett, T. (2006). An introduction to ROC analysis. *Pattern Recognition Letters*, 27(8), 861-874. <https://doi.org/10.1016/j.patrec.2005.10.010>
- Fleming, C. H., Fagan, W. F., Mueller, T., Olson, K. A., Leimgruber, P., & Calabrese, J. M. (2015). Rigorous home range estimation with movement data : A new autocorrelated kernel density estimator. *Ecology*, 96(5), 1182-1188. <https://doi.org/10.1890/14-2010.1>

- Fraser, D., Chavez, E. R., & Palohelmo, J. E. (1984). Aquatic feeding by moose : Selection of plant species and feeding areas in relation to plant chemical composition and characteristics of lakes. *Canadian Journal of Zoology*, 62(1), 80-87. <https://doi.org/10.1139/z84-014>
- Girard, F., De Grandpré, L., & Ruel, J.-C. (2014). Partial windthrow as a driving process of forest dynamics in old-growth boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 44(10), 1165-1176. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2013-0224>
- Girard, I., Ouellet, J.-P., Courtois, R., Dussault, C., & Breton, L. (2002). Effects of Sampling Effort Based on GPS Telemetry on Home-Range Size Estimations. *The Journal of Wildlife Management*, 66(4), 1290-1300. <https://doi.org/10.2307/3802962>
- Gleason, H. A. (1926). The Individualistic Concept of the Plant Association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 53(1), 7-26. <https://doi.org/10.2307/2479933>
- Gosse, J., Hermanutz, L., McLaren, B., Deering, P., & Knight, T. (2011). Degradation of Boreal Forests by Nonnative Herbivores in Newfoundland's National Parks : Recommendations for Ecosystem Restoration. *Natural Areas Journal*, 31(4), 331-339. <https://doi.org/10.3375/043.031.0403>
- Goff, H. L., & Sirois, L. (2004). Black spruce and jack pine dynamics simulated under varying fire cycles in the northern boreal forest of Quebec, Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 34(12), 2399-2409. <https://doi.org/10.1139/x04-121>
- Hidding, B., Tremblay, J.-P., & Côté, S. D. (2013). A large herbivore triggers alternative successional trajectories in the boreal forest. *Ecology*, 94(12), 2852-2860. <https://doi.org/10.1890/12-2015.1>
- Juckler, A. (2022). Evolution spatio-temporelle de l'habitat d'hiver de l'orignal (Alces alces) dans un contexte de population surabondante dans le parc national Forillon (Québec) [Travail de fin d'études, Université de Liège]. MatheO. <http://hdl.handle.net/2268.2/15141>
- Kenkel, N. C., Walker, D. J., Watson, P. R., Caners, R. T., & Lastra, R. A. (1997). Vegetation Dynamics in Boreal Forest Ecosystems. *Coenoses*, 12(2/3), 97-108.
- Kolstad, A. L., Snøan, I. B., Austrheim, G., Bollandsås, O. M., Solberg, E. J., & Speed, J. D. M. (2022). Airborne laser scanning reveals increased growth and complexity of boreal forest canopies across a network of ungulate exclosures in Norway. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, 8(1), 5-17. <https://doi.org/10.1002/rse2.224>
- Kneeshaw, D. D., & Bergeron, Y. (1998). Canopy Gap Characteristics and Tree Replacement in the Southeastern Boreal Forest. *Ecology*, 79(3), 783-794. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[0783:CGCATR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[0783:CGCATR]2.0.CO;2)
- Kunkel, K. E., Ruth, T. K., Pletscher, D. H., & Hornocker, M. G. (1999). Winter Prey Selection by Wolves and Cougars in and Near Glacier National Park Montana. *The Journal of Wildlife Management*, 63(3), 901-910. <https://doi.org/10.2307/3802804>
- Lauzon, È., Kneeshaw, D., & Bergeron, Y. (2007). Reconstruction of fire history (1680–2003) in Gaspesian mixedwood boreal forests of eastern Canada. *Forest Ecology and Management*, 244(1), 41-49. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.03.064>
- Le Ber, M.-E. (2022). Utilisation saisonnière actuelle de l'habitat par l'orignal dans le parc national Forillon dans un contexte de surpopulation [Essai de fin de maîtrise, Université de Sherbrooke]
- Leblond, M., Dussault, C., & Ouellet, J.-P. (2010). What drives fine-scale movements of large herbivores? A case study using moose. *Ecography*, 33(6), 1102-1112. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06104.x>
- Lefort, S., & Massé, S. (Éds.). (2015). *Plan de gestion de l'orignal au Québec 2012-2019*. Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs.
- Leroux, S. J., Charron, L., Hermanutz, L., & Feltham, J. (2021). Cumulative effects of spruce budworm and moose herbivory on boreal forest ecosystems. *Functional Ecology*, 35(7), 1448-1459. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13805>

Loi sur les parcs nationaux du Canada, L.C. 2000, ch. 32. <https://laws-lois.justice.gc.ca/eng/acts/N-14.01/>

Mathisen, K. M., Buhtz, F., Danell, K., Bergström, R., Skarpe, C., Suominen, O., & Persson, I.-L. (2010). Moose density and habitat productivity affects reproduction, growth and species composition in field layer vegetation. *Journal of Vegetation Science*, 21(4), 705-716. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2010.01180.x>

McCulley, A. M., Parker, K. L., & Gillingham, M. P. (2017). Yukon moose : II. Range sizes, movement rates, an use of elevation and land cover by males and females. *Alces*, 53, 137-157. <https://alcesjournal.org/index.php/alces/article/view/174>

MacSween, J., Leroux, S. J., & Oakes, K. D. (2019). Cross-ecosystem effects of a large terrestrial herbivore on stream ecosystem functioning. *Oikos*, 128(1), 135-145. <https://doi.org/10.1111/oik.05331>

Major, M., Grondin, P., & Morneau, C. (2022). *Étages de végétation du Québec méridional*. Ministère des Ressources naturelles et des Forêts, Secteur des forêts, Direction des inventaires forestiers.

McInnes, P. F., Naiman, R. J., Pastor, J., & Cohen, Y. (1992). Effects of Moose Browsing on Vegetation and Litter of the Boreal Forest, Isle Royale, Michigan, USA. *Ecology*, 73(6), 2059-2075. <https://doi.org/10.2307/1941455>

Ministère de l'Environnement, de la Lutte contre les changements climatiques, de la Faune et des Parcs. (s. d.). *Pleins feux sur... La recherche, les originaux et les collisions routières*. Gouvernement du Québec. Consulté 7 août 2025, à l'adresse <https://mffp.gouv.qc.ca/jeunesse/recherche-originaux-collisions-routieres/>

Ministère de l'Environnement, de la Lutte contre les changements climatiques, de la Faune et des Parcs (MELCCFP). (2023). *Retombées économiques des activités de chasse, de pêche, de piégeage et d'observation de la faune au Québec en 2022*.

Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs (MFFP). (2015). *Norme de stratification écoforestière - Quatrième inventaire écoforestier du Québec méridional*. Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Secteur des forêts.

Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs. (2022). *Insectes, maladies et feux dans les forêts du Québec en 2021*. Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Direction de la protection des forêts.

Ministère des Ressources naturelles et de la Faune. (2009). *Normes de cartographie écoforestière - Troisième inventaire écoforestier*. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction des inventaires forestiers.

Ministère des Ressources naturelles et des Forêts. (2024). *Cartographie du cinquième inventaire écoforestier du Québec méridional*. Ministère des Ressources naturelles et des Forêts, Direction des inventaires forestiers

Morin, H. (1994). Dynamics of balsam fir forests in relation to spruce budworm outbreaks in the Boreal Zone of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 24(4), 730-741. <https://doi.org/10.1139/x94-097>

Morin, H. (1994). Dynamics of balsam fir forests in relation to spruce budworm outbreaks in the Boreal Zone of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 24(4), 730-741. <https://doi.org/10.1139/x94-097>

Musante, A. R., Pekins, P. J., & Scarpitti, D. L. (2007). Metabolic impacts of winter tick infestations on calf moose. *Alces*, 43, 101-110. <https://alcesjournal.org/index.php/alces/article/view/363>

Musante, A. R., Pekins, P. J., & Scarpitti, D. L. (2010). Characteristics and dynamics of a regional moose *Alces alces* population in the northeastern United States. *Wildlife Biology*, 16(2), 185-204. <https://doi.org/10.2981/09-014>

- Nuttle, T., Ristau, T. E., & Royo, A. A. (2014). Long-term biological legacies of herbivore density in a landscape-scale experiment: Forest understoreys reflect past deer density treatments for at least 20 years. *Journal of Ecology*, 102(1), 221-228. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12175>
- O'brien, R. M. (2007). A Caution Regarding Rules of Thumb for Variance Inflation Factors. *Quality & Quantity*, 41(5), 673-690. <https://doi.org/10.1007/s11135-006-9018-6>
- Office québécois de la langue française (OQLF). (2004). *Ravage*. Vitrine linguistique de Consulté le 23 mai 2025 sur <https://vitrinelinguistique.oqlf.gouv.qc.ca/fiche-gdt/fiche/8479233/ravage>
- Ouellet, M (2025, 23-27 juin). *Estimating moose recruitment in a protected area to support the quest for ecological integrity*. [Conférence]. 9th International Moose Symposium, Östersund, Suède.
- Pastor, J., Dewey, B., Naiman, R. J., McInnes, P. F., & Cohen, Y. (1993). Moose Browsing and Soil Fertility in the Boreal Forests of Isle Royale National Park. *Ecology*, 74(2), 467-480. <https://doi.org/10.2307/1939308>
- Peters, W., Hebblewhite, M., DeCesare, N., Cagnacci, F., & Musiani, M. (2013). Resource separation analysis with moose indicates threats to caribou in human altered landscapes. *Ecography*, 36(4), 487-498. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07733.x>
- Petersen, T. K., Kolstad, A. L., Kouki, J., Leroux, S. J., Potvin, L. R., Tremblay, J.-P., Wallgren, M., Widemo, F., Cromsigt, J. P. G. M., Courtois, C., Austrheim, G., Gosse, J., den Herder, M., Hermanutz, L., & Speed, J. D. M. (2023). Airborne laser scanning reveals uniform responses of forest structure to moose (*Alces alces*) across the boreal forest biome. *Journal of Ecology*, 111(7), 1396-1410. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.14093>
- Phuong Nguyen, L. (2024). Analyse du risque d'ouverture de la forêt dans le parc national Forillon dans un contexte de population surabondante d'originaux (*Alces americanus*). [Essai de fin de maîtrise, Université de Sherbrooke]
- 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(4), 487-495.
- QGIS Development Team, 2022. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation. URL <http://qgis.org>
- Rae, L. F., Whitaker, D. M., & Warkentin, I. G. (2014). Multiscale impacts of forest degradation through browsing by hyperabundant moose (*Alces alces*) on songbird assemblages. *Diversity and Distributions*, 20(4), 382-395. <https://doi.org/10.1111/ddi.12133>
- R Core Team (2025). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <<https://www.R-project.org/>>.
- Ressources naturelles Canada (2024). *L'état des forêts au Canada—Rapport annuel 2024*.
- Rosell, F., Bozsér, O., Collen, P., & Parker, H. (2005). Ecological impact of beavers *Castor fiber* and *Castor canadensis* and their ability to modify ecosystems. *Mammal Review*, 35(3-4), 248-276. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.2005.00067.x>
- Royo, A. A., Collins, R., Adams, M. B., Kirschbaum, C., & Carson, W. P. (2010). Pervasive interactions between ungulate browsers and disturbance regimes promote temperate forest herbaceous diversity. *Ecology*, 91(1), 93-105. <https://doi.org/10.1890/08-1680.1>
- Samson, C., Dussault, C., Courtois, R., & Ouellet, J.-P. (2002). *Guide d'aménagement de l'habitat de l'orignal*. Société de la faune et des parcs du Québec, Fondation de la faune du Québec et ministère des Ressources naturelles du Québec.
- Samuel, W. M., Mooring, M. S., & Aalangdong, O. I. (2000). Adaptations of winter ticks (*Dermacentor albipictus*) to invade moose and moose to evade ticks. *Alces*, 36, 183-195. <https://alcesjournal.org/index.php/alces/article/view/647>

- Saucier, J.-P., Grondin, P., Robitaille, A., Gosselin, J., Morneau, C., Richard, P., Brisson, J., Sirois, L., Leduc, A., Morin, H., Thiffault, E., Gauthier, S., Lavoie, C., & Payette, S. (2009). Écologie forestière. In Ordre des ingénieurs forestiers du Québec (Éd.), *Manuel de forestier* (p. 167-315.). Éditions MultiMondes. Éditions MultiMondes.
- Schwartz, C. C. (1992). Reproductive biology of North American Moose. *Alces*, 28, 165–173. <https://www.alcesjournal.org/index.php/alces/article/view/1063>
- Seaman, D. E., Millspaugh, J. J., Kernohan, B. J., Brundige, G. C., Raedeke, K. J., & Gitzen, R. A. (1999). Effects of Sample Size on Kernel Home Range Estimates. *The Journal of Wildlife Management*, 63(2), 739. <https://doi.org/10.2307/3802664>
- Sigouin D., Samson C. & Côté M., 2017. *Plan de gestion de l'orignal 2013-2017, parc national Forillon*. Agence Parcs Canada, Service de la conservation des écosystèmes, Parc national Forillon.
- Severud, W. J., Obermoller, T. R., Delgiudice, G. D., & Fieberg, J. R. (2019). Survival and cause-specific mortality of moose calves in Northeastern Minnesota. *The Journal of Wildlife Management*, 83(5), 1131-1142. <https://doi.org/10.1002/jwmg.21672>
- Smith, C., Beazley, K. F., Duinker, P., & Harper, K. A. (2010). The impact of moose (Alces Alces andersoni) on forest regeneration following a severe spruce budworm outbreak in the Cape Breton highlands, Nova Scotia, Canada. *Alces*, 46, 135-150. <https://alcesjournal.org/index.php/alces/article/view/64>
- Taylor, S. L., & MacLean, D. A. (2009). Legacy of Insect Defoliators : Increased Wind-Related Mortality Two Decades After a Spruce Budworm Outbreak. *Forest Science*, 55(3), 256-267. <https://doi.org/10.1093/forestscience/55.3.256>
- Timmermann, H. R., & McNicol, J. G. (1988). Moose Habitat Needs. *The Forestry Chronicle*, 64(3), 238-245. <https://doi.org/10.5558/tfc64238-3>
- Timmermann, H. R., & Rodgers, A. R. (2005). Moose : Competings and complementary values. *Alces*, 41, 85-120. <https://alcesjournal.org/index.php/alces/article/view/413>
- Tremblay, J.-P., Jolicoeur, H., & Lemieux, R. (2001). Summer food habits of gray wolves in the boreal forest of the lac Jaques-Cartier Highlands, Québec. *Alces*, 37(1), Article 1. <https://alcesjournal.org/index.php/alces/article/view/531>
- Tremblay, J.-P., Huot, J., & Potvin, F. (2006). Divergent nonlinear responses of the boreal forest field layer along an experimental gradient of deer densities. *Oecologia*, 150(1), 78-88. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0504-2>
- Van Beest, F. M., Rivrud, I. M., Loe, L. E., Milner, J. M., & Mysterud, A. (2011). What determines variation in home range size across spatiotemporal scales in a large browsing herbivore? *Journal of Animal Ecology*, 80(4), 771-785. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01829.x>
- Worton, B. J. (1987). A review of models of home range for animal movement. *Ecological Modelling*, 38(3-4), 277-298. [https://doi.org/10.1016/0304-3800\(87\)90101-3](https://doi.org/10.1016/0304-3800(87)90101-3)

## 9 ANNEXE

### Annexe A : Capture d'écran extrait de Baldwin et al. (2017)



Figure A1. Carte des forêts boréales de l'Est de l'Amérique du Nord extrait de Baldwin et al., 2017 . Source: Baldwin, K., Saucier, J.-P., Meades, B., & Chapman, K. (2017). *Eastern North American boreal forest*. Canadian National Vegetation Classification.

## Annexe B : Données individuelles de suivi GPS des orignaux

Tableau B1. Historique des périodes de suivi des orignaux dans le parc national de Forillon (2020-2026). Les colonnes grisées indiquent les individus qui n'ont pas été repris lors du traitement des données.

ID original	ID collier	Classe d'âge	Date de capture	Date de fin du suivi
20-PNF-01	40331	veau	4/02/20	25/10/20
20-PNF-02	40357	veau	4/02/20	25/10/20
20-PNF-03	40323	veau	6/02/20	25/10/20
20-PNF-04	40354	veau	9/02/20	25/10/20
20-PNF-05	40341	veau	9/02/20	25/10/20
20-PNF-06	40353	veau	11/02/20	25/10/20
20-PNF-07	/	veau	13/02/20	25/10/20
20-PNF-08	40316	veau	13/02/20	25/10/20
20-PNF-09	40352	veau	14/02/20	25/10/20
20-PNF-10	40347	veau	9/03/20	25/10/20
20-PNF-11	40335	veau	9/03/20	25/10/20
20-PNF-12	40342	veau	9/03/20	25/10/20
20-PNF-13	40326	veau	9/03/20	25/10/20
20-PNF-14	40356	veau	11/03/20	25/10/20
20-PNF-15	40338	veau	11/03/20	25/10/20
20-FNP-51	40333	femelle	4/02/20	3/02/23
20-PNF-52	40334	femelle	5/02/20	4/02/23
20-PNF-53	40340	femelle	6/02/20	5/02/23
20-PNF-54	40321	femelle	9/02/20	11/12/22
20-PNF-55	40337	femelle	9/02/20	8/02/23
20-PNF-56	40350	femelle	9/02/20	8/02/23
20-PNF-57	40345	femelle	10/02/20	9/02/23
20-PNF-58	40322	femelle	11/02/20	10/02/23
20-PNF-59	42108	femelle	11/02/20	10/02/23
20-PNF-60	40324	femelle	12/02/20	11/02/23
20-PNF-61	40320	femelle	12/02/20	11/02/23
20-FNP-62	40339	femelle	12/02/20	11/02/23
20-PNF-63	40330	femelle	12/02/20	2/02/23
20-PNF-64	40329	femelle	13/02/20	7/05/22
20-PNF-65	40348	femelle	13/02/20	12/02/23
22-FNP-01	40338	veau	27/01/22	31/10/22
22-FNP-02	40357	veau	27/01/22	31/10/22
22-FNP-03	40335	veau	28/01/22	31/10/22
22-FNP-04	40359	veau	28/01/22	31/10/22
22-FNP-05	40341	veau	28/01/22	2/05/22
22-FNP-06	40353	veau	30/01/22	31/10/22
22-FNP-07	40323	veau	31/01/22	31/10/22

22-FNP-08	40358	veau	31/01/22	31/10/22
22-FNP-09	40343	veau	1/02/22	31/10/22
22-FNP-10	40355	veau	2/02/22	31/10/22
22-FNP-11	40316	femelle	7/02/22	2/11/22
22-FNP-12	40331	veau	7/02/22	18/10/22
22-FNP-52	40435	femelle	6/02/22	5/02/25
23-PNF-51	40321	femelle	5/02/23	4/02/26
23-PNF-52	40330	femelle	5/02/23	4/02/26
23-PNF-53	40329	femelle	5/02/23	4/02/26
23-PNF-54	40347	femelle	7/02/23	19/10/23
23-PNF-55	40341	femelle	7/02/23	7/02/23
23-PNF-56	40338	femelle	7/02/23	2/11/23
23-PNF-57	40318	femelle	7/02/23	7/02/23
23-PNF-58	40342	femelle	8/02/23	7/02/26
23-PNF-59	40319	femelle	8/02/23	7/02/26
23-PNF-60	33906	femelle	8/02/23	7/02/26
23-PNF-61	33909	femelle	9/02/23	8/02/26

## Annexe C : Présentation de la méthode de nettoyage des données développée par Bjørneraa et al., 2010

Cette méthode permet de détecter deux types d'erreurs. Le premier type identifie les positions anormalement éloignées de celles qui les précèdent et les suivent. Ces erreurs sont repérées en comparant la distance entre une position donnée et les localisations adjacentes à des seuils prédéterminés. Deux itérations du processus ont été réalisées : la première en utilisant la médiane des distances, plus robuste aux valeurs extrêmes, et la seconde en utilisant la moyenne. Le second type d'erreurs correspond à des déplacements anormaux caractérisés par un mouvement rapide dans une direction, immédiatement suivi d'un retour vers la position précédente, formant un pic dans la trajectoire (Figure C1). Les erreurs de type 1 représentent 0,04 % des positions et 0,01 % pour le type 2.

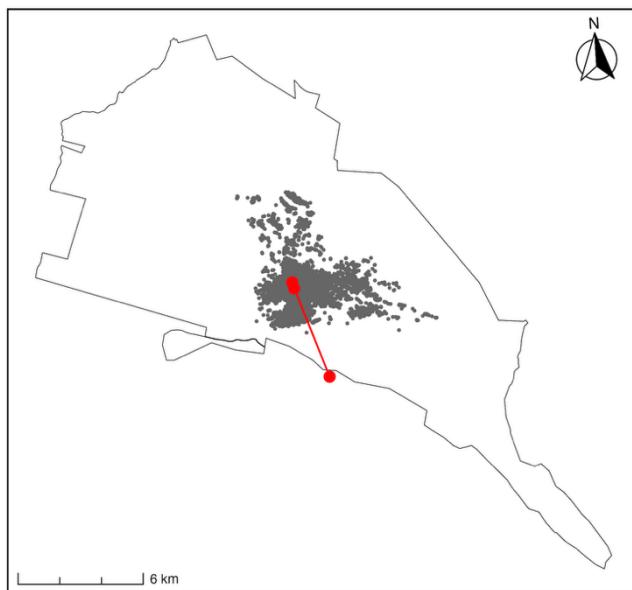


Figure C1. Représentation d'une erreur de localisation de type 2

Les seuils utilisés, présentés dans le Tableau C1, ont été conservés tels que définis dans l'étude d'origine, bien que l'intervalle entre deux positions soit de trois heures dans le cas du PNF, contre deux heures dans l'étude de référence. L'analyse de la distribution des distances parcourues a montré que seules 0,02 % des distances dépassaient 10 km, suggérant que les seuils appliqués restaient pertinents dans le contexte de cette étude.

Tableau C1. Seuils utilisés pour l'indentification des erreurs de localisation selon Bjørneraa et al., 2010

Médiane ( $\Delta$ )	Moyenne ( $\mu$ )	Vitesse ( $\alpha$ )	Angle ( $\theta$ )
100 km	10 km	1,5 km/h	< 0,97

**Annexe D : Graphique des distances journalières parcourues par les origaux suivis au sein du parc national Forillon en fonction du temps**

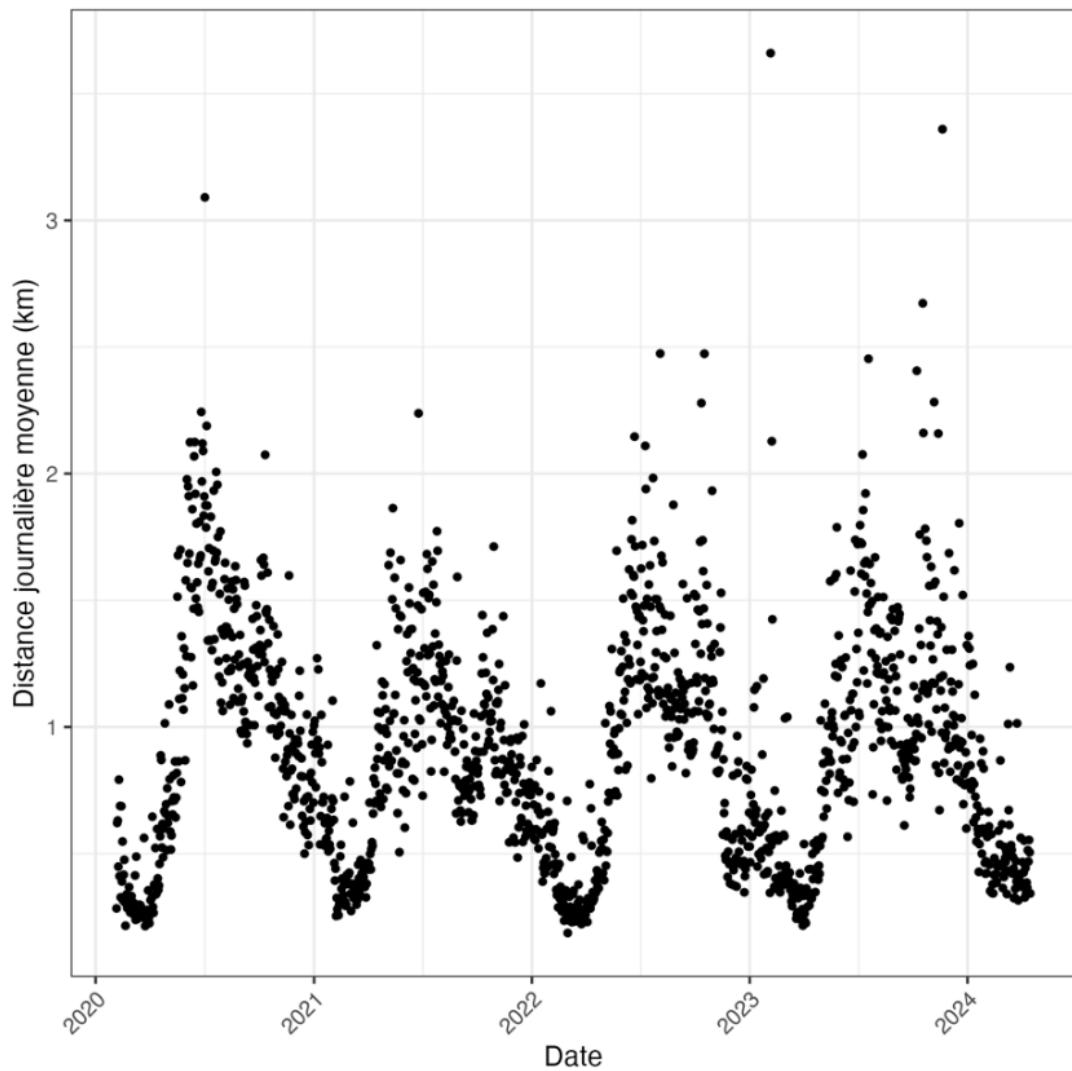


Figure D1. Évolution des distances journalières moyennes parcourues par tous les individus suivis

## Annexe E : Présentation des sites visités pour la validation sur le terrain

Dans le cadre d'une validation préliminaire de la nouvelle méthodologie développée pour détecter les zones en phase d'ouverture, neuf sites ont été visités sur le terrain le 11 et 12 juin (Figure E1). Cinq d'entre eux ont été sélectionnés afin de confirmer qu'il s'agissait effectivement de zones en phase d'ouverture. Les quatre sites restants ont été choisis pour analyser des secteurs ayant subi une diminution de leur classe de hauteur et/ou de densité au cours des trois derniers inventaires écoforestiers, sans toutefois avoir atteint une classe de hauteur 5 ou 6, rendant ainsi impossible l'observation de l'impact de l'orignal.

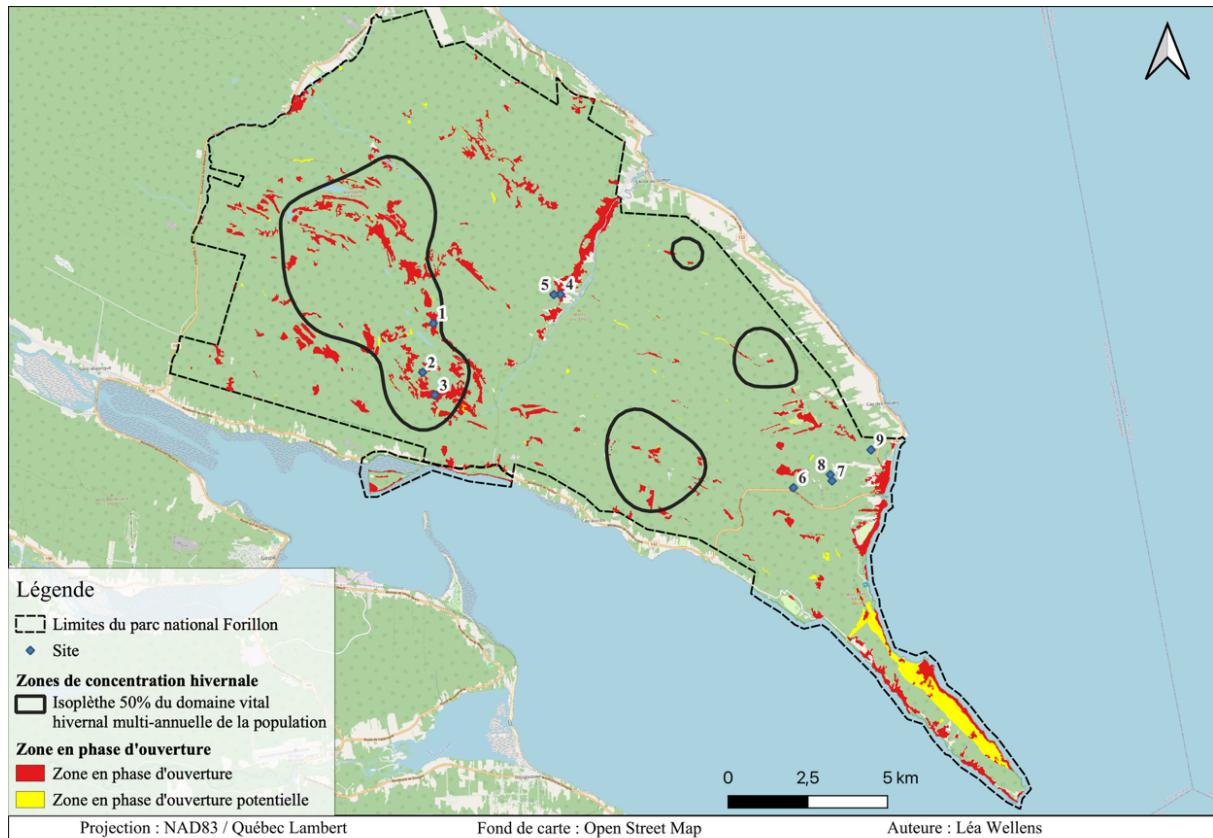


Figure E.1. Localisation des neuf sites visités lors la validation préliminaire de la nouvelle méthodologie développée permettant de détecter les zones en phase d'ouverture

Le site 1, 2 et 3 sont situés au sein d'une zone de concentration hivernale d'orignaux. La présence abondante d'indices caractéristiques, tels que fèces, écorcements (Figure E2) et traces de broutage, corrobore la pertinence que la ZC se situe à cet endroit. Le site 1 se distingue par un faciès typique d'ouverture du milieu (Figure E3), correspondant à un peuplement en régénération d'éryabes à épis dont la croissance en hauteur est freinée par l'activité herbivore de l'orignal. Le site 2 présente une dynamique similaire, avec des éryabes à épis de plus faible hauteur mais une diversité végétale légèrement accrue, incluant notamment du sorbier d'Amérique et du sapin baumier dans le sous-étage (Figure E4). Au niveau du site 3, l'ouverture du milieu est moins prononcée mais reste néanmoins observable (Figure E5).



Figure E2. Trace d'écorcement causée par l'orignal sur un tronc d'arbre situé au niveau du site 3(© Léa Wellens)



Figure E3. Peuplement en régénération d'érables à épis entouré de peuplements résineux (Faciès du site 1)



Figure E4. Peuplement en régénération d'érables à épis avec un bouleau solitaire (Faciès du site 2)



Figure E5. Début de régénération par l'érable à épis (Faciès du site 3)

À la différence des sites précédents, les sites 4 et 5 ne se situent pas au sein d'une zone de concentration hivernale. De plus, ces secteurs correspondent à d'anciennes friches agricoles qui, malgré un historique distinct de celui des sites 1, 2 et 3, sont néanmoins des milieux pouvant être ouverts. L'ouverture de ces habitats est entretenue par l'activité de l'orignal, qui favorise le maintien d'une strate herbacée développée tout en inhibant le recrutement des feuillus tels que le bouleau et le peuplier.



Figure E6. Ancienne friche maintenue ouverte par l'orignal (Faciès du site 4)



Figure E7. Ancienne friche maintenue ouverte par l'orignal (Faciès du site 5)

Les sites 6, 7, 8 et 9 correspondent également à des milieux susceptibles d'être considérés en phase d'ouverture. Toutefois, la responsabilité de l'orignal dans l'apparition de ces ouvertures est incertaine, voire absente. Par exemple, l'ouverture observée au site 6 résulte de la construction d'un barrage par des castors (Figure E8). Les sites 8 et 9, pour leur part, sont attribuables à la chute d'arbres. Le site 7 représente un cas particulier (Figure E9). Bien que l'origine de l'ouverture ne soit pas clairement établie, la présence de traces de broutement sur la régénération laisse supposer qu'à mesure que le peuplement s'éclaircira, l'orignal pourrait contribuer au maintien de cette ouverture.



Figure E8. Site inondé par la création d'un barrage de castors (Faciès du site 6)



Figure E9. Peuplement feuillu clairsemé à strate arbustive inexistante (Faciès du site 7)

## Annexe F : Présentation du domaine vital de l'individu 20-PNF-54

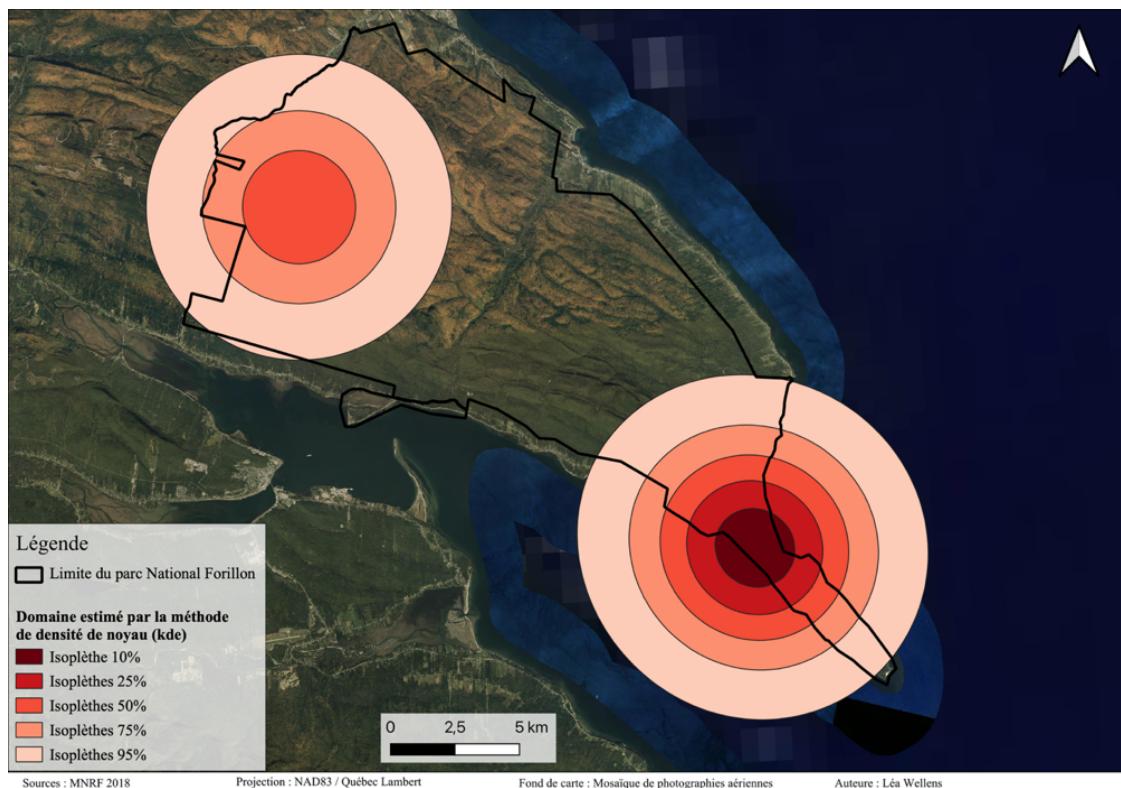


Figure F1. Présentation du domaine vitale de l'individu 20-PNF-54

## Annexe G : Répartition du nombre de pixels classés en phase d'ouverture et hors phase d'ouverture par classe d'habitats

Tableau G1. Nombre de pixels classés en phase d'ouverture et hors phase d'ouverture par classe d'habitats

Classe de peuplement	En phase d'ouverture	Pas en phase d'ouverture
J_F	96 159	32 050
J_M	216 461	77 721
J_R	73 390	13 860
Re_F	37 807	235 591
Re_M	6 006	12 563
Re_R	1 083	0
V_F	35 327	0
V_M	47 200	0
V_R	55 864	0