

Direction de la recherche sur la faune

**PRÉFÉRENCES D'HABITAT CHEZ LE CARIBOU FORESTIER
DANS DES PAYSAGES FRAGMENTÉS**

par

Réhaume Courtois

Jean-Pierre Ouellet

Sylvain St-Onge

André Gingras

Claude Dussault

Société de la faune et des parcs du Québec

Université du Québec à Rimouski

Décembre 2002

RÉSUMÉ

Nous avons marqué et suivi par télémétrie 68 caribous femelles appartenant à trois hardes forestières pour étudier leurs préférences d'habitat dans un site d'étude de 42 539 km² fragmenté par des coupes forestières et des feux de forêt. Nous avons émis l'hypothèse que les caribous établissaient leur domaine vital dans des sites qui permettaient de réduire les risques de prédation alors que la sélection à l'intérieur du domaine vital visait à répondre à des besoins spécifiques du cycle vital, soit l'évitement de la prédation durant la mise bas, la rencontre de partenaires pour la reproduction durant le rut et l'alimentation en période hivernale. Nous avons aussi testé l'hypothèse que la fragmentation du milieu altérerait le patron d'utilisation de l'habitat. Les habitats du site d'étude ont été regroupés en huit classes (plans d'eau, milieux ouverts non régénérés, régénération résineuse, landes sans lichen, feuillus et mélangés, tourbières, résineux sans lichen, résineux et landes avec lichens). Les milieux fragmentés, incluant une zone tampon de 500 m autour d'eux, occupaient entre 12 et 42 % de l'aire occupée par les hardes. Pour établir leurs domaines vitaux annuels, les caribous préféraient les résineux sans lichen, les plans d'eau, les résineux à lichens et les tourbières. Les milieux fragmentés étaient évités. À l'intérieur du domaine vital annuel, les préférences d'habitat différaient sensiblement selon la période de l'année. Durant la mise bas, les caribous préféraient les résineux sans lichen, les résineux avec lichens et les tourbières. Durant le rut, les milieux avec lichens et les tourbières étaient préférés suivis des résineux sans lichen et des résineux en régénération. En hiver, ce sont les milieux avec lichens, les résineux sans lichen et les tourbières qui étaient préférés. Les caribous se retrouvaient à des altitudes plus élevées durant la mise bas que durant les autres périodes. Par contre, ils ne semblaient pas rechercher les îles ou les plans d'eau à l'intérieur de leur domaine vital. La sélection différait selon les hardes mais les tendances générales étaient similaires. Les résultats obtenus appuient nos hypothèses. À l'échelle du domaine vital, les caribous préféraient les habitats susceptibles de diminuer la prédation. À l'intérieur du domaine vital, les préférences d'habitat variaient selon la période de l'année et les caribous semblaient rechercher un compromis entre la quête de nourriture, l'évitement des prédateurs et la recherche de partenaires durant le rut. D'autre part, l'évitement des milieux fragmentés

n'existait plus chez les caribous vivant dans des milieux très fragmentés ce qui suggère qu'ils ne pouvaient exprimer librement leurs choix d'habitats.

TABLE DES MATIÈRES

	Page
RÉSUMÉ	iii
LISTE DES TABLEAUX.....	vii
LISTE DES FIGURES	ix
LISTE DES ANNEXES	xi
1. INTRODUCTION	1
2. SITE D'ÉTUDE	4
3. MÉTHODES.....	7
3.1 Marquage et télémétrie	7
3.2 Carte des habitats	7
3.3 Domaines vitaux	9
3.4 Analyses statistiques	9
4. RÉSULTATS	12
4.1 Caractéristiques des habitats	12
4.2 Sélection d'habitats à l'échelle du domaine vital	16
4.3 Sélection d'habitat à l'intérieur du domaine vital.....	19
4.4 Utilisation de sites sûrs	22
5. DISCUSSION.....	24
5.1 Chronoséquence après perturbation.....	24
5.2 Qualité du milieu pour le caribou	26
5.3 Sélection à l'échelle du domaine vital	28
5.4 Sélection à l'intérieur du domaine vital.....	29
5.5 Influence de la fragmentation sur les préférences d'habitats.....	31
5.6 Implication pour l'aménagement forestier.....	32
REMERCIEMENTS.....	35
LISTE DES RÉFÉRENCES	37

LISTE DES TABLEAUX

	Page
Tableau 1. Principales caractéristiques des habitats inventoriés dans le site d'étude en juin 1999 et différences entre les milieux fragmentés et non fragmentés. Feuillu_M = feuillus et mélangés mûrs et en régénération; Rég_rés = régénération résineuse.....	13
Tableau 2. Altitude moyenne (\pm erreur type (nombre de caribous)) des caribous en fonction de la période de l'année dans les trois hardes étudiées.....	23
Tableau 3. Évaluation de la valeur des différentes classes d'habitat en terme de nourriture et de couvert pour le caribou et l'orignal et rôle attendu pour le caribou.....	27
Tableau 4. Sélection exercée par le caribou forestier à l'échelle du domaine vital et sur une base saisonnière à l'intérieur du domaine vital en fonction du rôle que peuvent jouer les différentes classes d'habitat.	30

LISTE DES FIGURES

	Page
Figure 1. Aire utilisée par les trois hardes étudiées et localisation des sites de marquage des 68 caribous femelles suivies par télémétrie entre 1998 et 2001. Les milieux fragmentés sont identifiés en gris et les plans d'eau en noir.....	5
Figure 2. Habitats disponibles en 1997: A) dans l'aire fréquentée par les trois hardes de caribous; B) selon l'altitude dans l'ensemble du site d'étude. L'aire disponible correspond au polygone convexe 95 % délimité à partir de l'ensemble des localisations télémétriques des caribous d'une harde donnée. Rég_rés. = régénération résineuse; Feuillu_M = feuillu ou mélangé mûr ou en régénération.....	17
Figure 3. Préférences d'habitat à l'échelle du domaine vital annuel par rapport à l'habitat disponible chez les trois hardes de caribou forestier étudiées entre 1998 et 2001. Les indices ont été standardisés pour sommer à l'unité (indice standardisé de Manly <i>et al.</i> 1993). Lichens = résineux avec lichens; Rég_rés. = régénération résineuse; Feuillu_M = feuillu ou mélangé mûr ou en régénération.....	18
Figure 4. Préférences d'habitat à l'échelle du domaine vital annuel par rapport à l'habitat disponible chez les trois hardes de caribou forestier étudiées entre 1998 et 2001. Les caribous ont été classés en deux catégories selon qu'ils fréquentaient des milieux peu (<20 % du domaine vital pluri-annuel) ou très (≥ 20 %) fragmentés.....	19
Figure 5. Préférences d'habitat à l'intérieur du domaine vital annuel durant la mise bas, le rut et l'hiver chez les trois hardes de caribou forestier étudiées entre 1998 et 2001. Les indices ont été standardisés pour sommer à l'unité (indice standardisé de Manly). Rég_rés. = régénération résineuse; Feuillu_M = feuillu ou mélangé mûr ou en régénération.	21

LISTE DES ANNEXES

	Page
Annexe 1. Caractéristiques retenues pour la classification des habitats à partir des images Landsat.....	45
Annexe 2. Superficie (ha) occupée par les trois types de peuplements résineux au début de l'étude dans chacune des trois hardes et pourcentage de la superficie exploitée annuellement entre 1998 et 2000.....	46

1. INTRODUCTION

Les populations forestières et montagnardes du caribou des bois (*Rangifer tarandus caribou*) seraient régularisées par la prédation (Bergerud et Elliot 1986; Seip 1991; Cumming 1992; Bergerud 1996; Stuart-Smith 1997; Rettie et Messier 1998). Si les prédateurs ne sont pas contrôlés, l'abondance du caribou dépendrait de l'efficacité de ses stratégies anti-prédatrices (Bergerud 1996). Les montagnards migrent vers les sommets dénudés alors que les forestiers se dispersent dans des habitats peu propices aux autres cervidés telles des tourbières ou de grandes forêts résineuses (Seip 1991; Bergerud 1996; Racey *et al.* 1997; Stuart-Smith 1997). Certains forestiers migrent sur des îles (Bergerud 1985; Bergerud *et al.* 1990) ou mettent bas sous couvert forestier dense, près des plans d'eau ou des tourbières (Paré et Huot 1985; Bergerud 1985; 1996). Durant l'hiver, ils s'isolent des proies alternatives du loup (*Canis lupus*) (Cumming *et al.* 1996).

Le caribou évite les milieux perturbés, tels les coupes forestières et les brûlis récents (Darby et Duquette 1986; Cumming et Beange 1987; Chubbs *et al.* 1993; Timmermann 1998, Courtois *et al.* 2002) et les feuillus (Schaefer 1996, Timmermann 1998), probablement parce que ces milieux ne répondent pas adéquatement à ses besoins. Le dérangement occasionné par la coupe forestière et le transport du bois amène les caribous à s'éloigner des sites de coupe et des routes (Chubbs *et al.* 1993; Cumming et Hyer 1998; Dyer *et al.* 2001; Smith *et al.* 2000). De plus, les milieux fragmentés ne constituent pas de bons habitats d'hiver. Les lichens arboricoles sont détruits par la coupe totale et leur importance diminue de façon importante à la suite de coupes partielles (Heard et Vagt 1998). Les lichens terrestres y sont également peu abondants parce qu'ils sont en partie détruits lors des opérations forestières estivales (Cichowski 1996), que leur croissance est ralentie ou inhibée par le développement des mousses (Saperstein 1996) et de la régénération feuillue, et parce qu'ils sont détruits par le feu (Gagnon *et al.* 1998).

Cependant, le caribou peut fréquenter des brûlis récents ou des coupes récentes à certaines périodes de l'année. Le développement rapide des plantes herbacées attire parfois certains individus en fin d'hiver (Saperstein 1996) et au printemps (Chubbs *et al.* 1993; Cichowski 1993). De même, les milieux ouverts sont propices à certaines activités

tels l'évitement des insectes à l'été (Darby et Duquette 1986) ou la rencontre de partenaires sexuels durant le rut. Par contre, les milieux fragmentés sont probablement risqués pour le caribou. Les jeunes stades de succession semblent propices à l'orignal (*Alces alces*) ce qui pourrait entraîner un accroissement des populations de loups (Seip 1991, 1992), et ils sont favorables à l'ours noir (*Ursus americana*) (Samson et Huot 1998). La présence accrue du loup pourrait accroître la prédation des caribous fréquentant les coupes forestières ou vivant dans les forêts adjacentes (Bergerud et Page 1987) alors que l'ours noir pourrait exercer une pression accrue sur les faons.

Dans cet article, nous étudions l'impact de la fragmentation du milieu sur les stratégies d'utilisation de l'habitat par le caribou forestier. Comme les ressources alimentaires ne sont pas limitatives dans notre site d'étude (Courtois *et al.* 2002), les caribous devraient choisir des habitats qui diminueront les risques de prédation (Oksanen 1992). Premièrement, nous émettons l'hypothèse (H1) que les milieux fragmentés (FR) ne constituent pas un habitat propice pour le caribou parce qu'on y retrouve peu de lichens et une plus grande capacité de support pour l'orignal, le loup et l'ours noir. Cette hypothèse a été testée à l'aide de deux prédictions : (P1) la biomasse de lichens terrestres et arboricoles est plus faible dans FR que dans les milieux non fragmentés (NF); (P2) l'abondance du brouet feuillu est plus élevée dans FR que dans NF. Notre deuxième hypothèse (H2) stipule que le caribou forestier sélectionne son habitat de façon hiérarchique (Bergerud *et al.* 1990; Rettie et Messier 2000). Il n'établit pas son domaine vital en fonction de la nourriture disponible. À cause de son rôle déterminant dans la dynamique de population, l'évitement des prédateurs conditionne l'habitat utilisé sur une base annuelle (échelle du domaine vital) alors que les besoins spécifiques de son cycle vital (prédation durant la mise bas, rencontre de partenaires sexuels durant le rut, alimentation à l'hiver) déterminent la nature et le mode d'utilisation des habitats saisonniers (à l'intérieur du domaine vital). Quatre prédictions serviront à tester cette hypothèse : à l'échelle du domaine vital annuel, (P3) on ne note pas de préférence pour les peuplements à lichens; (P4) on observe un évitement des peuplements feuillus et des milieux ouverts, plus propice pour l'orignal, le loup et l'ours noir; (P5) on détecte une préférence pour les sites sûrs (plans d'eau, tourbières, îles). À l'intérieur du domaine

vital, les préférences d'habitats changent selon la période annuelle, les femelles préférant (P6) les sites susceptibles de limiter la prédation (sites sûrs) durant la mise bas, (P7) les milieux ouverts durant le rut (rencontre de partenaires) et (P8) les sites riches en lichens durant l'hiver. Finalement, nous postulons (H3) que la fragmentation du milieu réduit l'efficacité des stratégies antiprédatrices du caribou. À cet effet, nous prédisons (P9) qu'on note une réduction de la capacité à utiliser des sites sûrs et que (P10) les préférences sont moins marquées en présence de FR.

2. SITE D'ÉTUDE

Le site d'étude est situé dans le centre-est du Québec ($\approx 70^\circ$ W 50° N) et couvre environ $42\,539\text{ km}^2$, dans l'aire de répartition continue du caribou forestier. Les peuplements résineux mûrs fermés (43 % du site d'étude), les résineux mûrs ouverts avec (8 %) et sans lichens (13 %) et les peuplements en régénération (15 %) occupent la majeure partie du territoire alors que le reste du site est occupé par des plans d'eau (12 %), des peuplements feuillus (6 %) et des tourbières (4 %).

Le site d'étude est toutefois hétérogène spatialement. Sa partie centrale est principalement couverte de forêts résineuses fermées de première venue, dominées par l'épinette noire (*Picea mariana*). Au nord ($50^\circ 30'$ N), les forêts fermées couvrent environ la moitié de la superficie productive alors que l'autre moitié supporte des forêts ouvertes d'épinette et de pin gris (*Pinus banksiana*) où l'on retrouve d'importantes quantités de lichens terrestres. Finalement, les parties sud-est et sud-ouest ont fait l'objet de coupes forestières depuis une quinzaine d'années et un important feu de forêt a sévi dans la partie sud-est (figure 1).

Le territoire est caractéristique du Bouclier Canadien avec un relief ondulé, dominé par des collines de 250-500 m par rapport au niveau de la mer, sauf dans la partie centre-nord où les montagnes culminent à 820 m. Les températures moyennes annuelles (Poste Montagnais) sont de -23°C (janvier) à 14°C (juillet) alors que les précipitations annuelles sont de 715 mm dont 36 % tombent sous forme de neige (Crête et Courtois 1997).

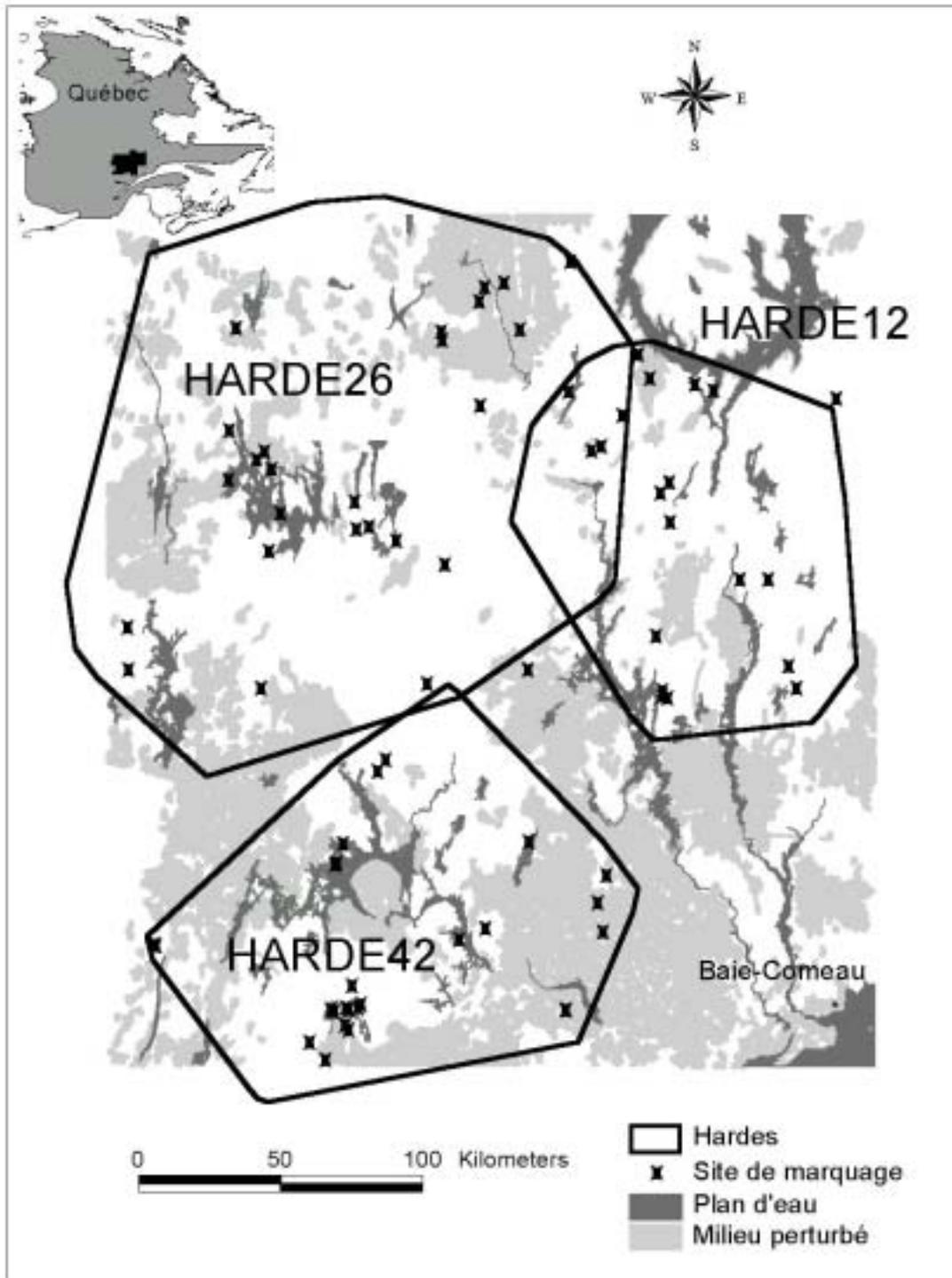


Figure 1. Aire utilisée par les trois hardes étudiées et localisation des sites de marquage des 68 caribous femelles suivies par télémétrie entre 1998 et 2001. Les milieux fragmentés sont identifiés en gris et les plans d'eau en noir.

Le caribou y vit à des densités faibles d'environ 1,6 individu/100 km². Jusqu'à l'automne 2000, entre 300 et 600 permis de chasse sportive étaient émis annuellement au nord du 50° parallèle, ce qui rapportait une récolte d'environ 40-60 caribous (Munro *et al.* 2001). Plus au sud, le caribou est chassé exclusivement par les autochtones qui déclarent annuellement environ 15 prises. D'après les indices de présence notés lors des inventaires aériens, l'orignal (4,3/100 km²; Gingras *et al.* 1989), le loup et l'ours noir (*Ursus americanus*) sont présents en faible densité dans le site d'étude. Pour les deux dernières espèces, les densités sont toutefois méconnues.

3. MÉTHODES

3.1 Marquage et télémétrie

Les méthodes de marquage ont été décrites par Courtois *et al.* (2002). Soixante-treize caribous (68 femelles et 5 mâles) ont été capturés au lance-filet (Potvin et Breton 1988) et munis de colliers émetteurs VHF. Les animaux ont été suivis par télémétrie (3 667 localisations), en avion (90 % des localisations) ou en hélicoptère entre le 29 janvier 1998 et le 31 mars 2001. Les caribous étaient repérés aux 3-5 jours (moyenne \pm erreur type [n localisations] : $4,1 \pm 0,1$ j [3411]) durant la mise bas (16 mai–30 juin), le rut (16 septembre–30 octobre) et le milieu de l’hiver (1 février–15 mars), l’objectif étant d’obtenir 10 repérages par caribou durant chaque période. En dehors de ces séances intensives, les repérages étaient effectués aux 3-4 semaines ($23,8 \pm 0,8$ j [256]).

3.2 Carte des habitats

Les habitats du site d’étude ont été identifiés à partir d’images satellitales Landsat TM (résolution de 30 m), de 1998 (centre et nord du site d’étude : ≈ 75 % de la superficie), 1996 (ouest : ≈ 8 %), 1994 (est : ≈ 10 %) et 1991 (sud : ≈ 7 %), mises à jour annuellement pour les coupes forestières et les feux de forêt. Les images ont d’abord été rectifiées à l’aide de points de contrôle pris sur des cartes topographiques 1 :50 000 (rééchantillonnage à 25 m) et d’un modèle numérique d’altitude à l’échelle 1 :250 000. Elles ont par la suite été mosaïquées, puis calibrées d’après la scène centrale. Les images ont été classifiées selon 15 catégories (dont 13 constituent des habitats potentiels) selon la nature et l’ouverture du couvert forestier déduits des signatures spectrales (annexe 1) lesquelles ont été regroupées en huit catégories (plans d’eau [Eau], milieu ouvert non régénéré [Ouvert], régénération résineuse [Rég_rés.], lande sans lichen [Lande], feuillus ou mélangés mûrs ou en régénération [Feuillu_M], tourbière, résineux fermé ou ouvert sans lichen [Résineux], résineux ouvert ou lande avec lichens [Lichens]) selon l’importance attendue pour le caribou et leur ressemblance d’après un inventaire de végétation. Les images ont été postclassifiées pour homogénéiser la carte et regrouper les peuplements < 2 ha. Les classes d’habitats ont été validées à partir de photos aériennes 1 : 15 000 et d’inventaires

sur le terrain. Un taux de concordance de 89 % a été obtenu entre les habitats présents sur le terrain et ceux identifiés sur la carte d'habitats. La carte a été complétée en y ajoutant le réseau hydrographique, les routes et les chemins forestiers provenant de la base de données topographiques et administratives (BDTA) du ministère des Ressources naturelles du Québec.

Les divers milieux ont été regroupés en habitats perturbés (Ouvert, Rég_rés., Lande, Feuillu_M) ou non perturbés (Eau, Tourbière, Résineux, Lichens). Le site d'étude a alors été divisé en une strate fragmentée (FR) et une strate non fragmentée (NF), la première comprenant les milieux perturbés >100 ha ainsi qu'une zone tampon de 500 m autour de ces derniers.

Chaque strate a été divisée en parcelles de 100 km² dont huit ont été tirées au hasard pour y inventorier les habitats, à raison de 16 sites d'échantillonnage (polygone forestier) par parcelle, tirés au hasard parmi ceux situés à moins de 500 m d'un accès aérien. Cent trente-six peuplements ont été inventoriés en juin 1999. Le nombre de peuplements échantillonnés par classe d'habitat a varié en fonction de leur disponibilité dans le site d'étude et de leur importance pour le caribou. La composition forestière par essence (surface terrière [prisme de facteur 2] et DHP), le couvert vertical des feuillus et des résineux (10 mesures d'interception aux m), le brout disponible pour l'original entre 0,5 et 3 m de hauteur (parcelle de 1 x 10 m), le couvert latéral (planche de Nudds 1977) à 15 m du début de la station, et la couverture au sol (parcelle de 1 m de rayon) ont été évalués à cinq stations espacées de 20 m dans chaque site d'échantillonnage selon la méthodologie décrite par Potvin (1998). La biomasse de lichens terrestres a été estimée en mesurant leur pourcentage de recouvrement au sol et l'épaisseur moyenne du tapis de lichens (5 mesures par station) et en appliquant les modèles de régression de Crête *et al.* (1990) sur les valeurs moyennes par site d'échantillonnage. La biomasse des lichens arboricoles a été évaluée en comptant le nombre de thalles présents entre 1 et 3 m de hauteur sur les deux arbres les plus près du centre de chaque station et en appliquant la biomasse moyenne par thalle à la densité des arbres par site d'échantillonnage (Courtois *et al.*

2002). La biomasse par thalle a été évaluée en recueillant 20 thalles à la troisième station de chaque site d'échantillonnage.

3.3 Domaines vitaux

La superficie des aires utilisées durant la mise bas, le rut et l'hiver a été estimée pour les caribous ayant été repérés neuf fois ou plus à chaque période, en utilisant le polygone convexe (Eddy 1977) avec 100 % des localisations à l'aide du logiciel « Animal Movement » (Hooge et Eichenlaub 1977). La même technique a été retenue pour estimer les domaines vitaux (DV) annuels des caribous repérés 10 fois ou plus (Courtois *et al.* 2002). Les valeurs obtenues étaient manifestement sous-estimées (White et Garrott 1990, Girard *et al.* 2002). Cependant, chaque animal a été localisé le même nombre de fois à chacune des périodes d'échantillonnage si bien que le biais était constant, ce qui autorise les comparaisons (Girard *et al.* 2002).

3.4 Analyses statistiques

Conformément aux recommandations de Aebischer *et al.* (1993), les analyses de préférence (pourcentage utilisé/pourcentage disponible) ont été réalisées sur 68 femelles adultes ($\geq 1,5$ an) en utilisant l'animal comme unité d'échantillonnage. Les valeurs manquantes dans la matrice des habitats utilisés ont été remplacées par une valeur (0,01 %) environ dix fois plus petite que le minimum observé dans les données. Les indices ont été standardisés pour sommer à l'unité (Manly *et al.* 1993).

Les analyses ont été réalisées à deux échelles pour identifier (1) les préférences révélées par la localisation du DV à l'intérieur du paysage forestier (échelle du domaine vital), et (2) les préférences saisonnières à l'intérieur du DV. À l'échelle du domaine vital, l'utilisation correspondait aux habitats présents dans le DV annuel alors que ceux présents dans l'aire utilisée par la harde (polygone convexe 95 % sur l'ensemble des localisations) à laquelle appartenait chaque animal étaient considérés disponibles.

À l'intérieur du domaine vital, les habitats présents dans un tampon de 275 m autour de chaque localisation ont été comparés à ceux présents dans le DV annuel de chaque animal. Le tampon correspondait à la précision moyenne des repérages télémétriques établie à l'aide de 31 colliers de position connue (Sebbane *et al.* 2002). L'utilisation d'un tampon permet de diminuer l'influence des imprécisions spatiales de la carte des habitats et des localisations télémétriques (Rettie and McLaughlin 1999). Les données recueillies durant une période donnée (mise bas, rut, hiver) et une année donnée ont été regroupées par animal pour éviter les pseudo-répliques temporelles. La disponibilité a été estimée en utilisant la carte annuelle des habitats correspondant à chaque localisation.

Les analyses de préférence (Aebisher *et al.* 1993) ont été précédées d'une analyse de variance multivariée (Proc GLM, SAS Institute 1989) permettant d'évaluer l'effet des variables explicatives (individu, harde, année, période et leurs interactions) sur les préférences pour toutes les catégories d'habitats simultanément. L'influence de la fragmentation sur les préférences d'habitats a été testée en ajoutant, comme covariable, le pourcentage de milieux fragmentés dans le domaine vital annuel d'un caribou donné. La préférence globale pour les milieux non fragmentés par rapport aux milieux fragmentés a été testée à l'aide de contrastes multivariés. Dans les analyses, les pourcentages d'utilisation et de disponibilité ont été transformés en log-ratios en utilisant le pourcentage de plans d'eau comme dénominateur afin de diminuer la dépendance des classes d'habitat (Aebisher *et al.* 1993). La multinormalité des résidus a été évaluée à l'aide du test de Mardia (programme multnorm.sas, SAS Institute Inc.). Lorsque l'analyse de variance montrait une influence de la fragmentation, les caribous étaient séparés en deux groupes selon l'importance des milieux fragmentés dans le domaine vital pluri-annuel (polygone convexe 100 % de l'ensemble des localisations : peu fragmenté = < 0 %; très fragmenté = ≥ 20 %) et des analyses de préférence étaient effectuées pour chaque groupe. Le seuil de 20 % a été retenu en considérant l'importance relative de FR dans le site d'étude au début du projet (20,7 %).

La préférence pour des sites sûrs a été testée à l'aide de l'analyse de variance à plusieurs critères (année, harde, période et leurs interactions) en comparant la distance moyenne

séparant les sites de localisations et le plus proche plan d'eau et la plus proche île ainsi que l'altitude moyenne des localisations par rapport à celles d'un nombre équivalent de points aléatoires tirés dans le domaine vital pluriannuel de chaque caribou. Un seuil de rejet de $P \leq 0,05$ a été retenu, sauf dans les analyses de préférence d'habitat lorsque la multi normalité des résidus n'était pas respectée même après avoir tenté plusieurs types de transformation. En pareil cas, un seuil de rejet de 0,01 était retenu.

4. RÉSULTATS

4.1 Caractéristiques des habitats

D'après les inventaires de végétation, les classes habitats retenues possèdent des caractéristiques très différentes (tableau 1). La surface terrière ($\geq 9 \text{ m}^2/\text{ha}$) des résineux n'est importante que dans les peuplements résineux avec ou sans lichens. Les peuplements résineux sont en général très vieux. Les carottes prélevées à 30 cm du sol montrent des âges moyens d'environ 75 à 100 ans. Les âges réels seraient d'environ 15 à 25 ans plus élevés si la lecture des âges avait été faite au collet des arbres (sapin baumier : 15-17 ans; épinette noire 21-26 ans; Sirois 1997). Les arbres feuillus sont en général peu abondants. Leur surface terrière moyenne atteint à peine $3,3 \text{ m}^2/\text{ha}$ dans les feuillus et mélangés montrant qu'il s'agit principalement de sites en régénération. Le couvert vertical (canopée) est relativement faible dans la plupart des milieux ($< 54 \%$), même dans les résineux sans lichen. Cette constatation et l'abondance des gaulis montrent que les résineux sont souvent inéquiennes.

À en juger par la densité des gaulis résineux (DHP : 2-9 cm) et de la régénération résineuse ($< 2 \text{ cm}$), les jeunes conifères sont bien établis sauf dans les milieux ouverts et les tourbières. Ces deux types d'habitat comportent une faible densité de gaulis (≤ 375 tiges/ha), vraisemblablement parce que les premiers milieux sont très jeunes alors que la croissance des arbres est très lente dans les seconds. La densité du brout feuillu est élevé dans les feuillus et mélangés ($14\,021$ tiges/ha), moyennement abondant ($7\,200$ tiges/ha) dans les peuplements en régénération résineuse et plutôt faible dans les autres habitats (≤ 2613 tiges/ha). Le couvert latéral est assez dense (49-69 %) dans tous les milieux sauf dans les tourbières et les milieux ouverts ($\leq 25,5 \%$).

Tableau 1. Principales caractéristiques des habitats inventoriés dans le site d'étude en juin 1999 et différences entre les milieux fragmentés et non fragmentés. Feuillu_M = feuillus et mélangés mûrs et en régénération; Rég_rés = régénération résineuse.

	Milieux fragmentés (FR)				Milieux non fragmentés (NF)			p NF vs. FR
	Ouvert N=25	Lande N=4	Feuillu_M N=14	Rég_rés N=5	Tourbière N=16	Résineux N=46	Lichens N=26	
Strate arborescente								
ST ^a résineux (m ² /ha)	0,1 ± - ^{bcd}	0,1 ± 0,1	4,5 ± 1,6	1,0 ± 0,6	0,1 ± 0,1	18,0 ± 1,1	8,9 ± 1,2	**
ST feuillus (m ² /ha)	0,1 ± 0,1 ^d	-	3,3 ± 1,5	0,1 ± 0,1	-	0,8 ± 0,2	<0,1 ± -	N.S.
DHP des épinettes (cm)	-	-	17,3 ± 1,5	10,0 ± 0,2	-	18,5 ± 0,7	12,8 ± 0,4	N.S.
Hauteur (m)	-	4,7 ± 0,5	10,4 ± 1,4	4,2 ± 0,5	4,5 ± 1,8	12,4 ± 0,4	10,1 ± 0,5	**
Âge (années)	-	-	50,1 ± 10,1	26,6 ± 3,4	103,0 ± -	92,3 ± 5,1	78,7 ± 6,0	**
Couvert vertical (%)	1,8 ± 0,7	2,5 ± 2,5	49,3 ± 10,9	18,8 ± 6,7	0,5 ± 0,5	53,9 ± 3,1	22,8 ± 3,1	**
Strate arbustive								
Gaulis ^e résineux (tiges/ha)	280 ± 80	1500 ± 819	1200 ± 534	2720 ± 535	375 ± 191	2130 ± 276	1492 ± 303	**
Gaulis feuillus (tiges/ha)	80 ± 57	-	1179 ± 308	480 ± 388	12,5 ± 12,5	535 ± 176	7,7 ± 7,7	N.S.
Rég. rés. ^f (tiges/ha)	1040 ± 206	7250 ± 2804	3518 ± 1289	6400 ± 1851	2306 ± 548	7723 ± 837	3792 ± 790	**
Rég. rés. ^f (tiges/ha)	1040 ± 206	7250 ± 2804	3518 ± 1289	6400 ± 1851	2306 ± 548	7723 ± 837	3792 ± 790	**
Brout (tiges/ha)	1744 ± 541	400 ± 283	14021 ± 3093	7200 ± 3937	1038 ± 518	2613 ± 398	792 ± 226	*
Couvert latéral (%)	24,5 ± 2,7	49,1 ± 10,7	67,5 ± 5,0	69,1 ± 8,6	18,9 ± 3,6	64,9 ± 2,9	40,6 ± 3,6	N.S.

Tableau 1 (suite). Principales caractéristiques des habitats inventoriés dans le site d'étude en juin 1999 et différences entre les milieux fragmentés et non fragmentés. Feuillu_M = feuillus et mélangés mûrs et en régénération; Rég_rés = régénération résineuse.

	Milieux fragmentés (FR)				Milieux non fragmentés (NF)			p
	Ouvert N=25	Lande N=4	Feuillu_M N=14	Rég_rés N=5	Tourbière N=16	Résineux N=46	Lichens N=26	
Recouvrement au sol (%) ^g								
Lichens terrestres	2,7 ± 1,8	8,1 ± 4,4	8,7 ± 5,1	18,0 ± 7,3	0,6 ± 0,4	4,4 ± 1,4	70,6 ± 4,3	**
Mousse	32,1 ± 5,7	80,8 ± 3,8	43,8 ± 6,9	63,4 ± 11,5	83,6 ± 5,6	79,6 ± 2,8	26,3 ± 4,5	**
Éricacées	8,6 ± 3,3	28,9 ± 12,1	7,5 ± 3,0	44,8 ± 1,0	16,4 ± 3,9	14,4 ± 2,8	25,1 ± 4,4	N.S.
Plantes herbacées	6,5 ± 1,8	20,5 ± 12,3	11,7 ± 3,9	2,3 ± 0,7	12,7 ± 3,9	9,2 ± 1,6	16,2 ± 4,1	N.S.
Graminées	2,2 ± 1,6	3,6 ± 2,5	3,3 ± 3,2	-	38,0 ± 7,3	0,9 ± 0,8	0,1 ± 0,1	N.S.
Litière / débris	34,5 ± 5,1	6,9 ± 2,4	37,6 ± 8,2	13,4 ± 2,9	3,3 ± 1,6	13,1 ± 1,9	2,0 ± 0,6	**
Sol nu / roche	25,0 ± 6,5	2,1 ± 2,1	5,1 ± 3,5	4,4 ± 3,4	1,4 ± 0,8	0,8 ± 0,3	0,3 ± 0,2	**
Lichens terrestres (kg/ha)	176 ± 116	724 ± 436	470 ± 257	1001 ± 330	103 ± 76	437 ± 135	5119 ± 349	**
Lichens arboricoles (kg/ha)	-	-	0,2 ± 0,1	-	-	5,4 ± 0,9	3,3 ± 1,1	**

^a Surface terrière; ^b Moyenne ± erreur type; ^c Valeur nulle ou négligeable; ^d Quelques arbres résiduels; ^e tiges de 2-9 cm; ^f Tiges < 2 cm; ^g Le total peut excéder 100 % parce que certaines plantes en surplombent d'autres.

* = $P < 0,05$; ** = $P < 0,01$; N.S. = non significatif; test non paramétrique de Wilcoxon.

Le recouvrement au sol est dominé par les mousses (32-84 %) dans tous les milieux sauf dans les milieux ouverts, caractérisés principalement par les sols nus et les débris, et dans les résineux avec lichens qui étaient dominés par les lichens. Les peuplements en régénération comportent également un pourcentage de recouvrement en lichens non négligeable (18 %). Les éricacées sont fréquentes surtout dans les peuplements en régénération résineuse (45 % de recouvrement). La biomasse des lichens terrestres est élevée (724-5119 kg/ha) dans les résineux avec lichens, les peuplements en régénération résineuse et les landes sans lichens. Les lichens arboricoles sont peu abondants et ne sont présents à toutes fins utiles ($\geq 3,3$ kg/ha) que dans les résineux avec ou sans lichens terrestres. Les graminées ne sont importantes que dans les tourbières.

Malgré d'importantes différences entre les classes d'habitat, la strate arborescente des milieux fragmentés (FR) se distingue de celle des milieux non fragmentés (NF) par une surface terrière en résineux, une hauteur, un âge et un couvert vertical inférieurs. La strate arbustive de FR comporte moins de gaullis résineux et présente une régénération résineuse moins dense que NF. Par contre, FR comporte plus de brout feuillu. On note également un moins grand recouvrement de lichens et de mousse dans la strate rase de FR. Finalement, la biomasse de lichens terrestres et arboricoles y est plus faible.

À la fin de 1997, juste avant le début de l'étude, les milieux perturbés occupaient respectivement 9, 19 et 30 % de l'aire fréquentée par les trois hardes étudiées, chaque catégorie occupant entre 1 et 10 % de l'aire (figure 2a). Les superficies fragmentées augmentaient à 12, 26 et 42 % respectivement si l'on incluait la zone tampon de 500 m autour des habitats perturbés. Pour mettre en évidence les effets de la fragmentation, les trois hardes du site d'étude (Manicouagan, Manouane et Pipmuacan) ont été nommées HARDE12, HARDE26 et HARDE42 en fonction de l'importance des milieux fragmentés. Les principales différences entre les hardes étaient plus de résineux sans lichens et moins de landes sans lichen dans la HARDE12, une plus grande abondance des résineux avec lichens dans la HARDE26 alors que la HARDE42 se distinguait par une faible proportion de résineux avec lichens et une plus grande abondance de feuillus et mélangés et de milieux ouverts ou en régénération.

L'habitat différait selon l'altitude (figure 2b). Les plans d'eau étaient plus nombreux entre 300 et 500 m, les résineux avec ou sans lichens étaient mieux représentés à plus de 400 m alors que les milieux ouverts, ceux en régénération résineuse et les peuplements feuillus ou mélangés se retrouvaient principalement à moins de 400 m d'altitude. L'importance des tourbières et des landes sans lichen variait peu selon l'altitude.

4.2 Sélection d'habitats à l'échelle du domaine vital

L'analyse de variance multivariée n'a pas révélé d'effet d'année ($F_{[14,92]} = 1,29$; $P = 0,2310$). Par contre, la sélection variait selon les hardes ($F_{[14,112]} = 3,82$; $P < 0,0001$) et selon l'importance des milieux fragmentés dans le domaine vital des caribous ($F_{[7, 46]} = 68,71$; $P < 0,0001$). Les interactions n'étaient pas significatives. L'analyse par contraste a montré que les caribous préféraient nettement les milieux non fragmentés ($F_{[1, 62]} = 16,69$; $P < 0,0001$; figure 3).

Par rapport aux habitats présents dans l'aire utilisée par chaque harde, les domaines vitaux étaient localisés dans les sites comportant plus de plans d'eau, plus de résineux avec et sans lichens et plus de tourbières. Les préférences variaient quelque peu entre les hardes. Dans la HARDE12, la plus grande préférence était notée pour les résineux sans lichen (RS), suivis des plans d'eau (EA) et des tourbières (TB) puis des résineux avec lichens (RL), les préférences globales étant les suivantes : $RS > EA = TB > RL > \text{landes sans lichen (LS)} > \text{milieu ouvert (OV)} = \text{régénération résineuse (RR)} > \text{feuillus et mélangés (FM)}$. Dans la HARDE26, les préférences à l'échelle du domaine vital étaient équivalentes pour les plans d'eau, les tourbières et les résineux sans lichen; ces milieux étaient préférés aux résineux avec lichens qui eux-mêmes étaient préférés aux landes sans lichen, les autres milieux étant les moins préférés ($EA = RS = TB > RL > OV = RR = LS = FM$). Les préférences étaient similaires pour les caribous de la HARDE42, avec toutefois une préférence un peu plus grande pour les résineux avec lichens et les sites en régénération résineuse ($RS > EA = TB = RL > RR > OV = LS = FM$).

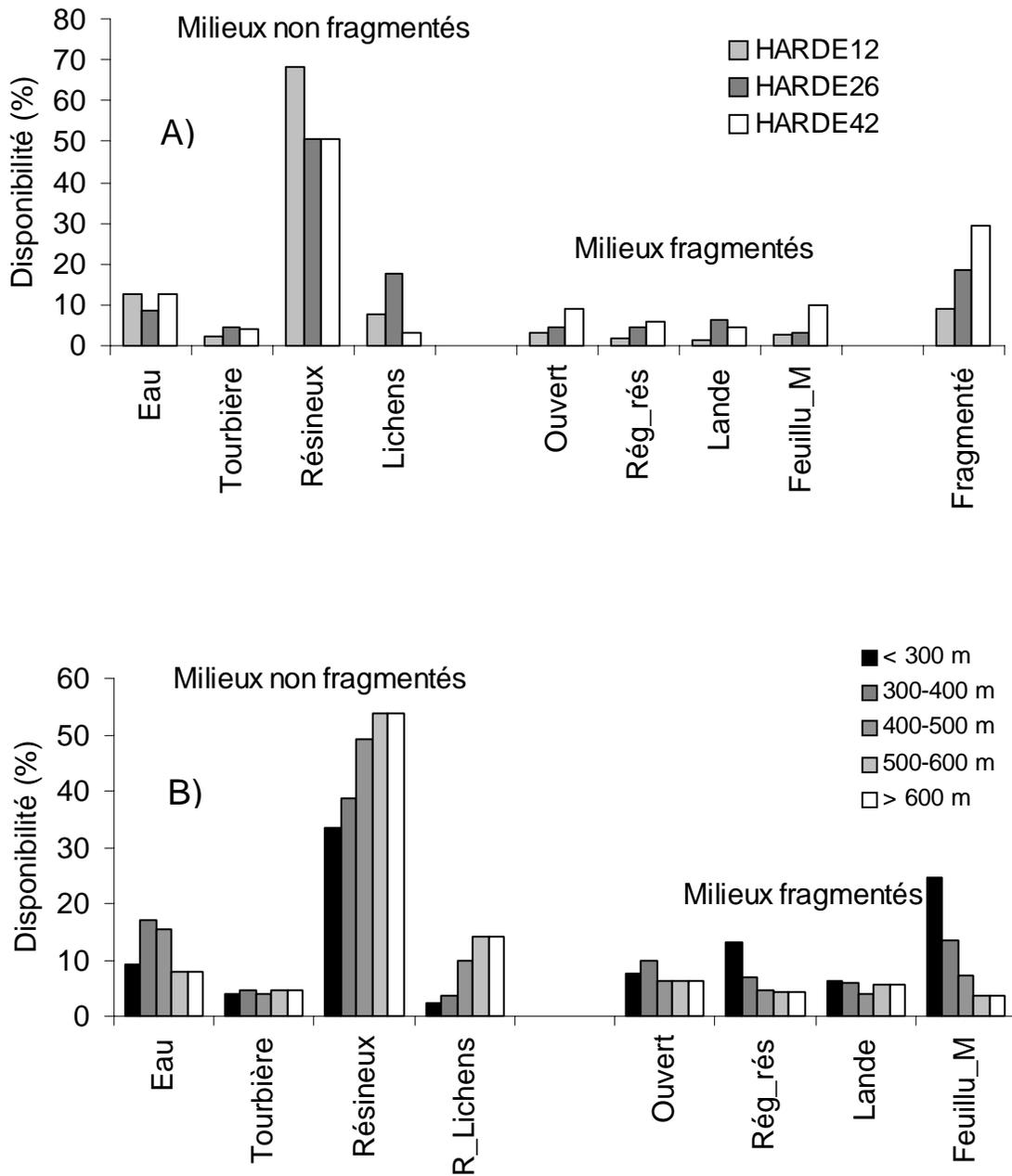


Figure 2. Habitats disponibles en 1997: A) dans l'aire fréquentée par les trois hardes de caribous; B) selon l'altitude dans l'ensemble du site d'étude. L'aire disponible correspond au polygone convexe 95 % délimité à partir de l'ensemble des localisations télémétriques des caribous d'une harde donnée. Rég_rés. = régénération résineuse; Feuillu_M = feuillu ou mélangé mûr ou en régénération.

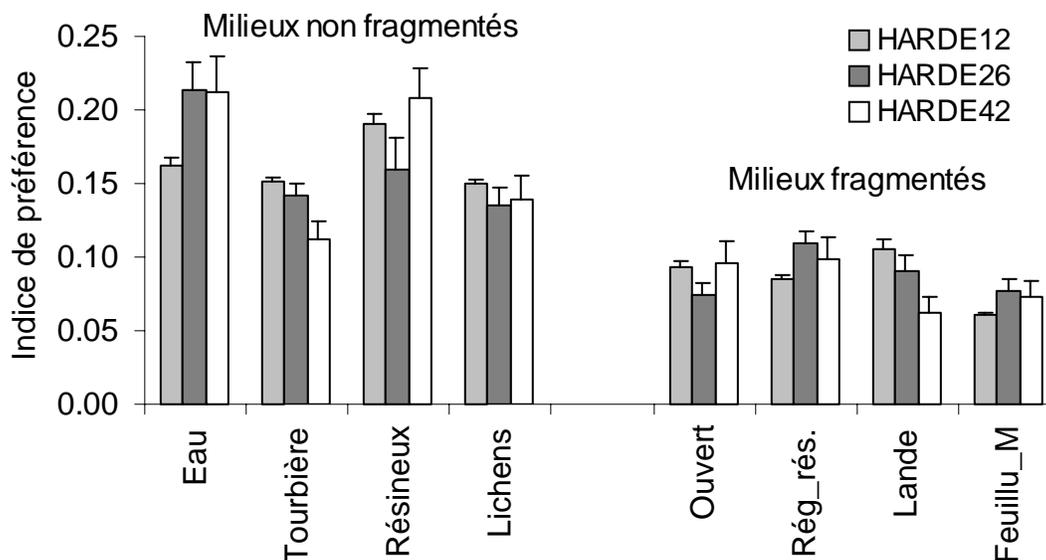


Figure 3. Préférences d'habitat à l'échelle du domaine vital annuel par rapport à l'habitat disponible chez les trois hardes de caribou forestier étudiées entre 1998 et 2001. Les indices ont été standardisés pour sommer à l'unité (indice standardisé de Manly *et al.* 1993). Lichens = résineux avec lichens; Rég_rés. = régénération résineuse; Feuillu_M = feuillu ou mélangé mûr ou en régénération.

La préférence des caribous différait selon qu'ils vivaient dans des milieux peu ou très fragmentés (figure 4). Les caribous du premier groupe préféraient nettement les milieux non fragmentés ($F_{[1,45]} = 110,66; P < 0,0001$). Les habitats préférés étaient les résineux sans lichen et les plans d'eau suivis des résineux avec lichens et des tourbières ($RS = EA > RL = TB > RR > OV = FM = LS$). Pour les caribous vivant dans des environnements très fragmentés, la préférence globale pour les milieux non fragmentés n'existait plus ($F_{[1,14]} = 0,86; P = 0,3691$) principalement à cause d'une diminution de la préférence pour les résineux sans lichen et les plans d'eau et d'une augmentation de la préférence pour les résineux en régénération et les landes sans lichen ($TB = RL > RS = RR > EA = OV = FM = LS$).

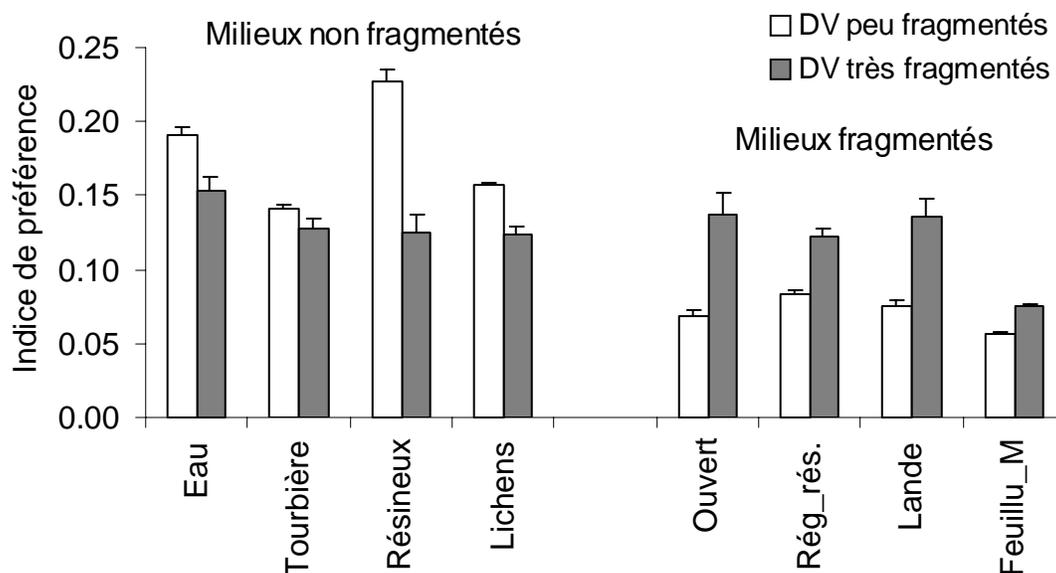


Figure 4. Préférences d'habitat à l'échelle du domaine vital annuel par rapport à l'habitat disponible chez les trois hardes de caribou forestier étudiées entre 1998 et 2001. Les caribous ont été classés en deux catégories selon qu'ils fréquentaient des milieux peu (< 20 % du domaine vital pluriannuel) ou très (≥ 20 %) fragmentés.

4.3 Sélection d'habitat à l'intérieur du domaine vital

L'analyse de variance a montré que la sélection à l'intérieur du domaine vital annuel dépendait des interactions entre la période et la harde ($F_{[28,596.34]} = 3,52$; $P < 0,0001$) et entre l'année et la harde ($F_{[14,330]} = 2,44$; $P = 0,0028$). Les autres interactions n'étaient pas significatives et l'importance des milieux fragmentés à l'intérieur du domaine vital n'influait pas les préférences d'habitat ($F_{[7,165]} = 1,77$; $P = 0,0959$). À cette échelle, l'analyse par contraste n'a pas révélé une préférence globale plus grande pour les milieux non fragmentés ni pour l'ensemble des caribous ($F_{[1,55]} = 0,20$; $P = 0,6604$), ni pour ceux fréquentant des milieux peu ($F_{[1,41]} = 0,00$; $P = 0,9928$) ou très ($F_{[1,11]} = 0,03$; $P = 0,8702$) fragmentés.

Durant la mise bas, les caribous de la HARDE12 recherchaient les résineux sans lichen, les tourbières puis les résineux avec lichens ($RS > TB > RL > FM > RR = LS = OV = EA$; figure 5). Pour la HARDE26, on notait une préférence très marquée, les résineux sans lichen y étant presque deux fois plus recherchés que les résineux avec lichens, les

tourbières et les peuplements en régénération résineuse qui suivaient en ordre de préférence (RS > RL > TB = RR > OV = FM = LS = EA). Les caribous de la HARDE42 préféraient les résineux sans lichen mais avaient une préférence similaire pour les résineux avec lichens et les tourbières (RS > TB = RL > RR > OV = FM = LS > EA).

Durant le rut, les caribous montraient une plus grande préférence pour les habitats offrant une faible canopée. Dans la HARDE12, les caribous montraient une sélection similaire pour les résineux avec lichens, les tourbières, les résineux en régénération et les résineux sans lichen (RL = TB = RR = RS > LS = FM > OV = EA). Dans la HARDE26, les préférences étaient similaires avec toutefois une prépondérance pour résineux avec lichens (RL > TB = RR = RS > LS > OV = FM = EA). Dans la HARDE42, ce sont les tourbières suivies des résineux avec et sans lichens qui étaient préférées durant le rut (TB > RL = RS > RR > FM = LS > OV = EA).

C'est durant l'hiver que la sélection était la moins prononcée. Les trois habitats préférés étaient toujours les résineux avec et sans lichens ainsi que les tourbières mais certains milieux perturbés étaient parfois recherchés. Les habitats préférés étaient les résineux avec ou sans lichens dans la HARDE12 (RS = RL > TB > RR = FM > OV > LS = EA), tourbières dans la HARDE26 (TB > RS = RL = RR = LS > FM > OV = EA) alors que la préférence allait aux résineux sans lichen de la HARDE42 (RS > TB = RL = RR = FM = LS > OV = EA).

Les différences annuelles étaient peu prononcées, les changements n'impliquant généralement qu'un ou deux habitats dont le rang changeait d'une unité (HARDE12 : 1998-1999 : TB = RS = RL > FM > RR > LS = OV = EA; 1999-2000 : RS > RL = TB > RR > FM > OV = LS = EA; HARDE26 : 1998-1999 : RS > RL > TB > RR > FM = LS > OV = EA; 1999-2000 : RL > RS = TB = RR > FM = LS = OV = EA; HARDE42 : 1998-1999 : RS = TB = RR > RL > LS > FM > OV = EA; 1999-2000 : RS = TB = RL > RR = LS = FM > OV = EA).

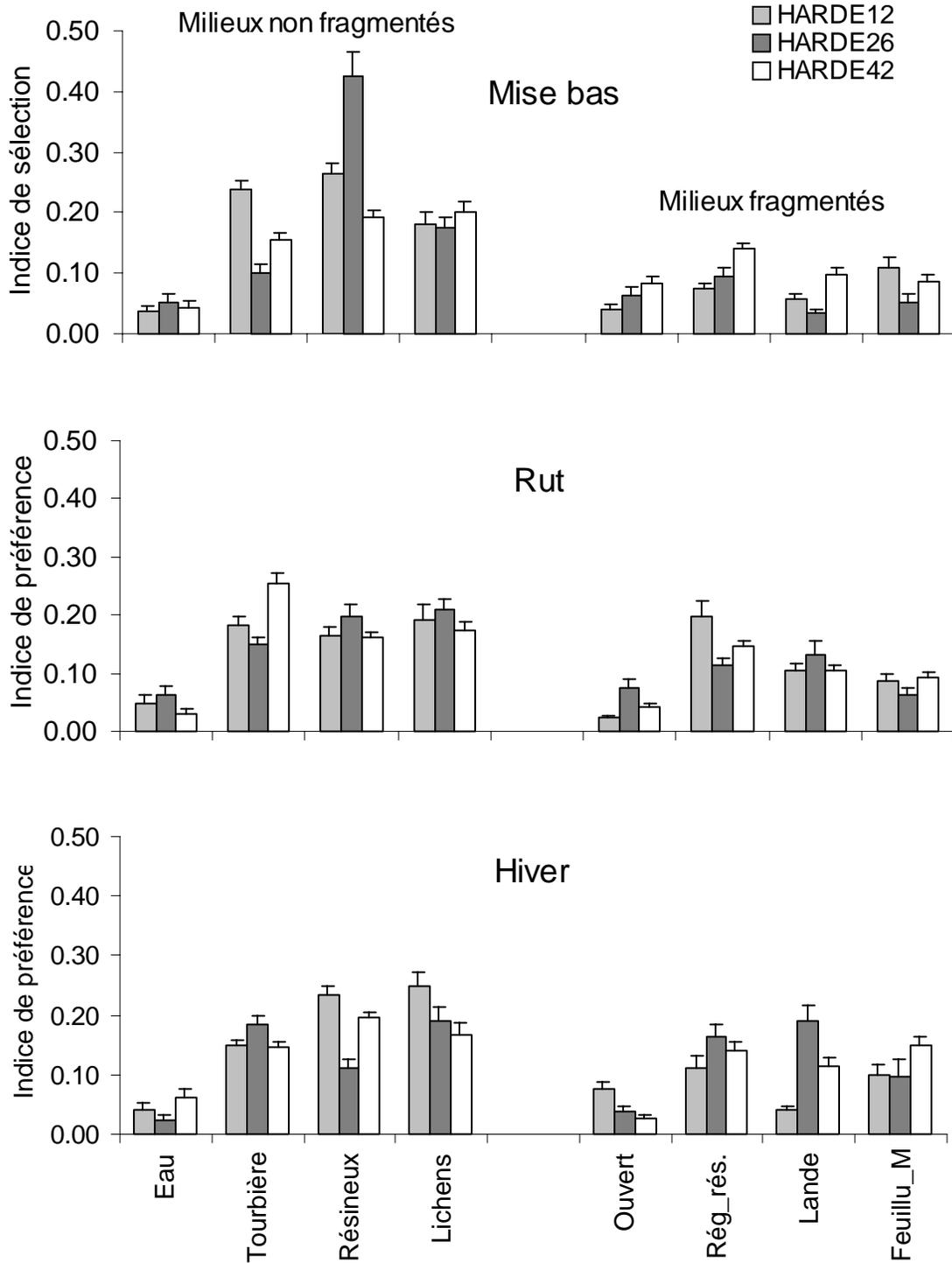


Figure 5. Préférences d'habitat à l'intérieur du domaine vital annuel durant la mise bas, le rut et l'hiver chez les trois hardes de caribou forestier étudiées entre 1998 et 2001. Les indices ont été standardisés pour sommer à l'unité (indice standardisé de Manly). Rég_rés. = régénération résineuse; Feuillu_M = feuillu ou mélangé mûr ou en régénération.

4.4 Utilisation de sites sûrs

Les caribous n'utilisaient pas le milieu de façon aléatoire. La distance moyenne d'un plan d'eau variait selon les hardes ($F_{[2,56]} = 7,05$; $P = 0,0019$), les caribous de la HARDE26 étant localisés à une plus grande distance d'un plan d'eau (501 ± 25 m; $P < 0,05$) que ceux des deux autres hardes (HARDE12 : 430 ± 24 m; HARDE42 : 362 ± 18 m). Par contre, la distance moyenne d'un plan d'eau ne changeait pas selon la période de l'année ni en fonction des autres variables explicatives étudiées ($P > 0,05$). La distance d'un plan d'eau ne différait pas entre les localisations de caribous et des localisations aléatoires, sauf pour la HARDE26 en hiver alors que les caribous se retrouvaient légèrement plus loin d'un plan d'eau ($+93 \pm 32$ m).

La distance d'une île dépendait de l'interaction entre la harde et la période de l'année ($F_{[4,181]} = 5,28$; $P = 0,0005$). Des différences entre les périodes n'étaient notées que pour les HARDE12 et HARDE26. Dans la HARDE12 les caribous étaient localisés plus près d'une île durant l'hiver (hiver : 979 ± 198 m) que durant la mise bas (1930 ± 288 m) ou le rut (1532 ± 169 m) alors que c'était l'inverse pour la HARDE26, (hiver : 1790 ± 144 m; mise bas : 1546 ± 164 ; rut : 14107 ± 187 m) et qu'aucune différence saisonnière n'était notée dans la HARDE42 (hiver : 1580 ± 160 m; mise bas : 1494 ± 146 ; rut : 1558 ± 146 m). Lorsqu'on comparait les localisations télémétriques à des localisations aléatoires, on notait une interaction entre la harde et la période ($F_{[4, 173]} = 2,79$; $P = 0,0278$) pour la distance par rapport à une île. La différence entre les localisations de caribous et des localisations aléatoires ne différait que pour la HARDE26 durant le rut (-314 ± 140 m) et pour la HARDE12 durant l'hiver (-724 ± 167 m). Dans ces deux cas les caribous étaient localisés plus près d'une île que ne l'étaient des localisations aléatoires.

L'altitude des sites de localisation variait selon la harde ($F_{[2,56]} = 5,26$; $P = 0,0081$), l'année ($F_{[1,73]} = 10,52$; $P = 0,0014$), la période de l'année ($F_{[2,73]} = 29,21$; $P < 0,0001$) et l'on notait une interaction entre la harde et la période ($F_{[4,73]} = 7,85$; $P < 0,0001$). Les caribous de la HARDE12 étaient localisés à une altitude légèrement plus basse (moyenne \pm erreur type : 502 ± 7 m) que ceux de la HARDE26 (565 ± 6 m) ou de la HARDE42

(512 ± 5 m). De même, les caribous fréquentaient des altitudes plus élevées en 1998-1999 (537 ± 5 m) que durant l'année suivante (516 ± 5 m). Dans les HARDE12 et HARDE26, les caribous étaient localisés à des altitudes plus élevées durant la mise bas que durant le rut ou l'hiver mais cette tendance n'existait pas dans la HARDE42 (tableau 2). Finalement, l'altitude des localisations différait de celle de sites aléatoires à l'intérieur du domaine vital pluriannuel. Les caribous des trois hardes utilisaient des sites plus élevés ($P < 0,01$) que l'altitude moyenne de leur domaine vital durant la mise bas (HARDE12 : +59 ± 9 m; HARDE26 : +39 ± 10 m; HARDE42 : +22 ± 8 m). La même situation existait durant le rut mais chez les HARDE12 (+23 ± 11, $P = 0,0338$) et HARDE42 (+24 ± 8, $P = 0,0040$) seulement. En hiver, on retrouvait les caribous de deux hardes à des altitudes plus basses que l'altitude moyenne de leur domaine vital (HARDE12 : -43 ± 11 m, $P < 0,0001$; HARDE26 : -19 ± 11 m, $P = 0,0560$).

Tableau 2. Altitude moyenne (± erreur type (nombre de caribous)) des caribous en fonction de la période de l'année dans les trois hardes étudiées.

Harde	Points aléatoires	Mise bas	Rut	Hiver
HARDE26	562 ± 1 (6526)	601 ^a ± 10 (26)	553 ^b ± 9 (30)	504 ^b ± 9 (25)
HARDE12	490 ± 2 (2599)	549 ^a ± 11 (28)	513 ^b ± 9 (23)	446 ^c ± 11 (24)
HARDE42	499 ± 2 (1094)	504 ^a ± 9 (34)	515 ^a ± 8 (35)	518 ^a ± 8 (31)

^{a,b,c} Différences entre les périodes : les moyennes portant une même lettre ne diffèrent pas significativement.

5. DISCUSSION

5.1 Chronoséquence après perturbation

Nous n'avons pas étudié en détail la chronoséquence après coupe dans notre site d'étude. Cependant, on notait une plus grande abondance des lichens dans les milieux en régénération que dans les milieux ouverts. Ceci suggère un rétablissement progressif à partir des lichens qui n'ont pas été détruits lors des coupes ou des feux. Dans le nord de l'Ontario, Webb (1998) avait noté la persistance de lichens terrestres à la suite de la coupe et du scarifiage (Webb 1998; de Bellefeuille 2001). Nous n'avons pas recensé les espèces présentes dans notre site d'étude, mais Webb (1998) avait noté que les espèces de fin de succession comme *Cladina stellaris* étaient remplacées en quelques années après coupe par des espèces de début de succession, telles que *C. mitis* et *C. rangiferina*.

Morneau et Payette (1989) ont décrit la chronoséquence après feu dans une pessière à lichens. La plupart des espèces recolonisent les brûlis en une quinzaine d'années mais leur importance relative évolue durant une centaine d'années, les changements les plus notables survenant durant les 65 premières années. Les arbustes qui dominaient le peuplement mature avant feu (*Betula glandulosa*, *Ledum groenlandicum*, *Vaccinium angustifolium*) développent de nouvelles repousses en quelques jours ou quelques semaines à partir des racines qui ont survécu. Au cours des premières années après feu, les plantes vasculaires qui peuvent se reproduire végétativement (ex. : *Polytrichum* spp., *Ceratodon* spp.) sont les seules à coloniser les brûlis et elles dominent le parterre forestier jusqu'à 25 ans après feu. Sur sites mésiques, les lichens s'établissent en 5 à 15 ans à partir des sites adjacents et couvrent le sol forestier après 30 à 40 ans. On note une succession des espèces de lichens. Les espèces incrustées (*Trapeliopsis granulosa*) se développent en quelques années et atteignent leur apogée en 14 ans pour faire place à plusieurs espèces des genres *Cladonia*, jusqu'à 25-40 ans après feu, puis *Cladina*, particulièrement *C. mitis* qui atteint son apogée environ 65 ans après feu. Celui-ci est graduellement remplacé par *C. stellaris* qui domine le parterre forestier (80 %) après 130 ans avec *C. mitis* et *C. rangiferina* comme espèces compagnes (5 %). L'épinette connaît une période de régénération active s'étendant sur 20-25 ans avec un maximum entre 5 et 14 ans après

feu. Les premiers arbres matures se développent en 40-65 ans, lesquels se reproduisent presque exclusivement par marcottage, le tapis de lichens empêchant les graines d'atteindre le sol. Dans les sites humides, les lichens peuvent être déplacés par les mousses suite à la fermeture du couvert forestier (Foster 1985), mais ce phénomène est considéré marginal dans la pessière à mousse (Morneau et Payette 1989; Gagnon *et al.* 1998).

Une chronoséquence semblable a été décrite pour les pinèdes à lichens de la Colombie-Britannique bien que la fermeture du couvert entraînait un remplacement graduel des lichens par les mousses après l'âge de 150 à 300 ans, suite à la fermeture graduelle du couvert forestier (Coxon et Marsh 2001; Sulyma et Coxon 2001). Les coupes d'hiver produisaient une chronoséquence semblable à celle qui prend place après feu mais elles accéléraient le développement et la persistance des lichens. Probablement en raison d'une plus grande perturbation des sols, la récolte d'été favorisait davantage le développement des plantes herbacées selon une chronoséquence différente de celle après feu.

Normalement, suite à un feu dans la pessière noire, la régénération résineuse s'établit en quelques années, sans succession si le réservoir de graines est adéquat (Morneau et Payette 1989; Gagnon *et al.* 1998). D'après nos observations, la chronoséquence après coupe dans notre site d'étude diffère de celle observée après feu puisque seulement le tiers des superficies coupées comportait une régénération dominée par les jeunes résineux (figure 2). Les autres superficies supportaient une régénération mélangée ou s'étaient transformées en landes sans lichen. De plus, les sites en régénération résineuse comportaient une importante strate arbustive feuillue (tableau 1), nettement plus favorable à l'orignal qu'au caribou. Cette situation paraît inquiétante en raison des risques accrus de prédation chez le caribou (Bergerud et Page 1987; Seip 1992; Racey *et al.* 1997; Courtois *et al.* 2002). De plus, les sites à lichens, importants pour l'alimentation du caribou, ne pourront se régénérer en moins de 40-60 ans, à moins que des coupes hivernales parcimonieuses ne soient pratiquées.

5.2 Qualité du milieu pour le caribou

Notre première hypothèse stipulait que les milieux fragmentés constituent des habitats peu propices au caribou parce qu'ils contiennent moins de nourriture pour cette espèce et une meilleure strate d'alimentation pour l'orignal. Cette hypothèse a été vérifiée. La biomasse des lichens terrestres et arboricoles (P1) était plus faible dans FR que dans NF. Pour les lichens terrestres, la différence était toutefois largement dépendante des valeurs trouvées dans les résineux avec lichens qui supportaient des biomasses 10 à 50 fois plus grandes que les autres milieux non fragmentés (tableau 1).

De plus, certains milieux fragmentés, comme les sites en régénération résineuse et les landes sans lichen, semblaient intéressants pour l'alimentation du caribou parce qu'ils comportaient des biomasses de lichens terrestres moyennement élevées. De même, les landes sont propices au développement des plantes herbacées recherchées par le caribou en hiver et au printemps (Saperstein 1996; Timmermann 1998). Notons que ces milieux avaient été classifiés sans lichen sur les images satellitales parce que le recouvrement de la strate lichénique était inférieur au seuil de détection du satellite (40-45 %).

Conformément à nos prédictions (P2), les milieux fragmentés comprenaient plus de brout feuillu que les milieux non fragmentés. La différence était surtout notable pour les sites en régénération qui supportaient entre 7 000 et 14 000 tiges/ha de brout. De tels milieux sont très attractifs pour l'orignal qui recherche activement les sites comportant plus de 10 000 tiges/ha (Courtois *et al.* 1998).

En nous basant sur les observations recueillies sur le terrain, nous pouvons faire une évaluation de la qualité des habitats en fonction de leur capacité à fournir la nourriture et la protection contre la prédation requise par le caribou forestier (tableau 3). Les meilleurs sites pour l'alimentation sont ceux qui fournissent des lichens terrestres (surtout) et arboricoles alors que les habitats aptes à réduire la prédation sont ceux qui offrent une bonne obstruction latérale et qui sont peu propices à l'orignal. Nos résultats suggèrent que les résineux avec lichens et les résineux sans lichen sont les habitats les plus intéressants pour l'alimentation du caribou. Ils présentent une biomasse de lichens

terrestres comparables à ceux présents dans le nord du Québec (316-1992 kg / ha; Crête *et al.* 1990) et sont les seuls à fournir des quantités appréciables de lichens arboricoles.

Tableau 3. Évaluation de la valeur des différentes classes d'habitat en terme de nourriture et de couvert pour le caribou et l'orignal et rôle attendu pour le caribou.

Habitat	Nourriture		Couvert		Rôle pour le caribou	
	Caribou	Orignal	Caribou	Orignal	Nourriture	Prédation
Milieus fragmentés						
Milieu ouvert (OV)	↓↓↓	↓↓	↓↓↓	↓↓↓	↓↓↓	↓↓↓ ^a
Lande sans lichen (LS)	↑	↓↓	↑	↑	↑	↑
Feuillu ou mélangé (FM)	↓	↑↑↑	↑↑	↑↑	↓	↓↓↓ ^b
Régénération résineuse (RR)	↑↑	↑↑	↑↑	↑↑	↑↑	↓ ^c
Milieus non fragmentés						
Eau (EA)	↓↓↓	↑	↓↓↓	↓↓↓	↓↓↓	↑↑↑ ^d
Tourbière (TB)	↑	↓↓	↓↓↓	↓↓↓	↑ ^e	↑↑↑ ^f
Résineux sans lichen (RS)	↑↑	↓	↑↑↑	↑↑↑	↑↑	↑↑↑
Résineux avec lichens (RL)	↑↑↑	↓↓	↑↑	↑↑	↑↑↑	↑

^a Peu de couvert latéral, utilisé par l'ours noir.

^b Milieux très attractif pour l'orignal, donc susceptibles d'attirer le loup.

^c Assez attractifs pour l'orignal.

^d Les plans d'eau facilitent la fuite et donnent accès à des îles.

^e Surtout comme nourriture printanière et estivale (graminées).

^f Sans attrait pour l'orignal.

L'autre classe d'habitat non fragmenté, les tourbières, offre des graminées qui peuvent être utilisées durant la période sans neige (Chubbs *et al.* 1993). Avant tout, ces milieux sont peu propices à l'orignal et, par conséquent, sont susceptibles de réduire les risques de prédation (Cumming 1992).

La qualité des milieux fragmentés est très variable. Les landes sans lichen semblent plus propices au caribou qu'à l'orignal, les lichens étant moyennement abondants et ces

habitats comportant peu de nourriture pour l'orignal. Les peuplements feuillus et mélangés semblent surtout propices à l'orignal en raison du brout abondant alors que les sites en régénération résineuse offrent un attrait non négligeable pour les deux cervidés, le brout et la biomasse de lichens terrestres étant moyennement abondants. Par contre, les milieux ouverts n'offrent aucun attrait particulier pour les deux cervidés. La strate rase y est dominée par les mousses, les débris ligneux et le sol nu; ils contiennent peu de brout et offrent peu de couvert.

Si les caribous recherchent avant tout la nourriture sans considération particulière pour la prédation, on notera une très grande préférence pour les résineux avec lichens. À l'opposé, on le retrouvera principalement à proximité des plans d'eau et dans les tourbières s'il cherche principalement à éviter la prédation (Bergerud *et al.* 1990). Finalement, on le retrouvera dans les résineux sans lichen et les sites en régénération résineuse s'il cherche un compromis entre la nourriture disponible et l'évitement des prédateurs (tableau 3).

5.3 Sélection à l'échelle du domaine vital

Notre deuxième hypothèse mentionnait que le caribou forestier n'établit pas son domaine vital en fonction de la nourriture disponible mais qu'il choisit plutôt des sites qui diminuent les risques de prédation. À l'échelle du domaine vital, la préférence pour les résineux avec lichens n'était pas très prononcée (P3). De même, les sites ouverts et particulièrement les peuplements feuillus et mélangés, très propices à l'orignal (Timmermann and McNicol 1988), étaient évités (P4) même si certains milieux fragmentés, comme les sites en régénération résineuse, comportaient des lichens terrestres. À l'échelle du domaine vital, les caribous ont recherché principalement les milieux comportant des plans d'eau (P5) et des résineux sans lichen (tableau 4). Les plans d'eau servent de voies d'échappement en cas de danger et ils donnent accès à des sites sûrs, des petites îles ou des presqu'îles (Bergerud *et al.* 1990). De leur côté, les résineux sans lichen offrent un couvert latéral important (65 %), ils ne sont pas favorables à l'orignal et, surtout, ils forment une matrice continue de grande superficie, qui favorise la dispersion des caribous, permettant ainsi l'évitement des prédateurs (Bergerud et Page

1987). Les tourbières étaient le troisième habitat préféré par les caribous dans deux des trois hardes. Ces milieux sont plus propices à l'évitement des prédateurs par isolement de l'original (Cumming *et al.* 1996), qu'à l'approvisionnement en nourriture. L'ensemble de ces observations suggère donc une prépondérance pour l'évitement des prédateurs à l'échelle du domaine vital.

5.4 Sélection à l'intérieur du domaine vital

Conformément à nos attentes, nous avons noté des changements dans la sélection d'habitat en fonction de la période de l'année (figure 5). Cependant, ce sont toujours les mêmes habitats, soit les résineux sans lichen, les résineux avec lichens et les tourbières, qui furent préférés. Seule leur importance relative changeait au cours de l'année. L'élément le plus marquant à l'intérieur du domaine vital était la très faible préférence pour les plans d'eau ce qui laisse entendre que l'évitement des prédateurs serait moins important qu'à l'échelle du domaine vital. Cette observation semble confirmée par le fait que les animaux ne recherchaient pas activement les abords des plans d'eau ni les îles. Par contre, les plans d'eau étaient utilisés à l'occasion en hiver, peut-être pour faciliter les déplacements, fuir les prédateurs ou se reposer (Darby et Duquette 1986).

Nous avons aussi noté une sélection plus marquée durant la mise bas, ce qui suggère des besoins plus importants à cette période de l'année. Les habitats préférés étaient les résineux sans lichen, particulièrement dans la HARDE26. De plus, durant cette période, les caribous se retrouvaient à des altitudes plus élevées que l'altitude moyenne de leur domaine vital et, chez deux des trois hardes, on les retrouvait à une altitude plus élevée que durant le rut ou l'hiver. Les résineux avec et sans lichens se retrouvent en plus grande abondance en altitude (figure 2) mais les changements d'altitude ne semblent pas reliés à la recherche de nourriture puisque les caribous préféraient davantage les résineux sans lichen à cette période de l'année. Il pourrait plutôt s'agir d'une stratégie d'évitement des prédateurs tel que noté chez le caribou montagnard (Bergerud *et al.* 1990; Seip 1992; Johnson 2000). En Colombie-Britannique, la prédation par le loup est plus importante

Tableau 4. Sélection exercée par le caribou forestier à l'échelle du domaine vital et sur une base saisonnière à l'intérieur du domaine vital en fonction du rôle que peuvent jouer les différentes classes d'habitat.

Habitat	Rôle pour le caribou	À l'échelle du domaine vital	À l'intérieur du domaine vital		
			Mise bas	Rut	Hiver
Milieus fragmentés					
Milieu ouvert (OV)	-	--	---	---	--
Lande sans lichen (LS)	C	--	--	-	-+
Feuillu ou mélangé (FM)	-	---	--	--	-+
Régénération résineuse (RR)	C	--	--	+	-+
Milieus non fragmentés					
Eau (EA)	P	+++	---	---	--
Tourbière (TB)	P	++	+	+++	++
Résineux sans lichen (RS)	P	+++	+++	+++	++
Résineux avec lichens (RL)	A	++	++	+++	+++

^a A = alimentation; C = compromis entre l'alimentation et l'évitement des prédateurs; P = évitement des prédateurs; - = aucune valeur.

dans les vallées qu'en altitude parce que l'orignal y est plus abondant (Seip 1992; Bergerud 1996). Dans notre cas, nous ne pouvons ignorer l'influence des changements d'altitude sur la prédation puisque l'importance des milieux feuillus et mélangés, très propices à l'orignal, diminuent en fonction de l'altitude (figure 2). La préférence pour les résineux sans lichen et les changements d'altitude suggèrent une prépondérance pour l'évitement des prédateurs durant la mise bas (P6).

Durant l'automne et l'hiver, les préférences étaient moins marquées. Les habitats préférés étaient toujours les résineux avec et sans lichens et les tourbières mais les sites en régénération résineuse et, dans la HARDE26, les landes gagnaient en importance. Ces observations ne contredisent pas nos prédictions à l'effet que les caribous recherchent des milieux ouverts à la recherche de partenaires sexuels durant l'automne (P7) alors que la recherche de nourriture serait prédominante à l'hiver (P8). Cependant, nous devons constater que les habitats choisis répondent également aux besoins d'alimentation et de protection contre les prédateurs. Ces observations laissent peut-être entrevoir, qu'à l'intérieur du domaine vital, les caribous doivent chercher un compromis entre l'évitement des prédateurs et la recherche de nourriture, peu importe la période de l'année.

5.5 Influence de la fragmentation sur les préférences d'habitats

Notre troisième hypothèse, qui mentionnait que la fragmentation réduit les stratégies d'évitement des prédateurs, semble confirmée également. L'analyse de variance multivariée a montré que l'importance des milieux fragmentés influençait la sélection d'habitat à l'échelle du domaine vital (P9). De plus, tel que prédit (P10), on a noté une diminution marquée de la préférence pour les principaux habitats susceptibles de réduire la prédation, notamment les plans d'eau et les résineux sans lichen, accompagné d'un accroissement de la préférence pour les milieux fragmentés (figure 5). En fait, dans des milieux très fragmentés, la sélection à l'échelle du domaine vital n'existait plus, tous les habitats ayant des préférences semblables. Cette observation suggère qu'en pareille circonstance, le caribou ne peut exprimer librement ses choix d'habitats. Ceci n'est

probablement pas sans conséquence sur sa survie puisque les milieux fragmentés sont plus propices à l'orignal (tableau 1) et plus susceptibles de supporter des orignaux et des loups (Cumming 1992).

L'analyse de variance n'a pas détecté d'influence des milieux fragmentés sur la sélection d'habitat à l'intérieur du domaine vital. Une fois établis dans un domaine vital donné, les caribous semblent exploiter les habitats qui correspondent le mieux à leurs besoins saisonniers. Pour y arriver en présence de milieux fragmentés, ils agrandissent la superficie de leur domaine vital et augmentent leurs déplacements (Courtois *et al.* 2002). Cependant, lorsque ceux-ci sont en trop grand nombre, les stratégies d'utilisation de l'espace semblent compromises et l'on note un accroissement du taux de mortalité lorsque le domaine vital est entouré de milieux fragmentés (Courtois *et al.* 2002).

Théoriquement, trois causes peuvent expliquer l'évitement des milieux fragmentés : le dérangement par les activités humaines (Bradshaw *et al.* 1995; Dyer *et al.* 2001), une diminution de la quantité de nourriture (Cichowski 1996) ou les risques de prédation (Cumming 1992). Nos résultats appuient davantage la dernière hypothèse. Les lichens arboricoles sont éliminés par la coupe ou le feu (Heard et Vagt 1998, présente étude), mais une partie des lichens terrestres (parfois la totalité dans le cas des coupes d'hiver; Coxon et Marsh 2002), qui constituent la base du régime alimentaire du caribou forestier (Cumming 1992), persistent dans les coupes (Webb 1998; Coxson et Marsh 2001; présente étude). On y retrouve des plantes herbacées et des graminées utilisables durant la période sans neige (Chubbs *et al.* 1993). Pourtant ces milieux sont peu recherchés par le caribou. Comme ils constituent des habitats propices pour l'orignal, il est probable que le caribou s'en éloigne pour s'isoler de cette espèce et du loup (Bergerud et Page 1987; Cumming *et al.* 1996; Racey *et al.* 1997).

5.6 Implication pour l'aménagement forestier

Notre travail a montré que les milieux fragmentés sont plus propices pour l'orignal que le caribou et que ce dernier les évite, très probablement pour s'isoler de l'orignal et du loup de manière à réduire les risques de prédation. De plus, la fragmentation réduit la capacité

du caribou à trouver des sites sûrs, particulièrement les grands blocs résineux qu'il utilise pour s'isoler des prédateurs. Le caribou sélectionne son habitat de façon hiérarchique (Bergerud *et al.* 1990; Bradshaw *et al.* 1995; Johnson 2000; Rettie et Messier 2000; Apps *et al.* 2001; Mosnier 2002) puisque nous avons noté une sélection différente à l'échelle du domaine vital annuel et à l'intérieur de celui-ci. La recherche de sites sûrs semble le facteur dominant à l'échelle du domaine vital. À l'intérieur de celui-ci, la sélection change sensiblement selon la période de l'année. Durant la mise bas, la sélection d'habitat semble orientée principalement vers l'évitement des prédateurs. Durant le rut et l'hiver, la recherche de partenaires sexuels et de sites d'alimentation ou encore un compromis entre ces besoins et l'évitement des prédateurs pourraient orienter la sélection d'habitat. Nos résultats suggèrent que la continuité des sites propices (espace, *sensu* Bergerud *et al.* 1984) est la variable environnementale majeure permettant au caribou de persister en présence de prédateurs. Un accroissement des mortalités a d'ailleurs été suspecté ou observé chez les caribous confinés à des sites de superficie relativement réduite ($< 50 \text{ km}^2$) (Seip 1991, Courtois *et al.* 2002). Cette variable devrait donc être considérée en priorité lors de l'élaboration de plans d'aménagement forestier.

Dans la partie sud de notre site d'étude, la forêt est exploitée depuis une quinzaine d'années. Dans la partie nord, l'exploitation a débuté en 1997 et le rythme s'est accru au fil des ans. En 2000, le taux annuel de prélèvement était de l'ordre de 2-3 % (annexe 2). À ce rythme, tous les résineux sans lichen auront été coupés en 30 à 50 ans. Cette situation engendrera deux problèmes majeurs. D'abord, même si la régénération résineuse semble bonne, les peuplements coupés seront trop jeunes pour constituer de bons habitats à caribou puisqu'il faut entre 40 et 80 ans pour reconstituer les lichens terrestres et arboricoles (Morneau et Payette 1989; Coxson et Marsh 2001). Deuxièmement, une partie des sites coupés supportent une vigoureuse régénération feuillue, très favorable à l'orignal et au loup.

Pour contrer ces deux problèmes, il y a nécessité d'élaborer des plans d'aménagement forestier qui mettraient en réserve des blocs de forêt de grande dimension. Ceux-ci permettraient au caribou de se disperser pour éviter les prédateurs tout en ayant accès aux

habitats recherchés sur une base saisonnière. Pour assurer la survie du caribou, ces blocs ne devraient pas être exploités avant que des sites alternatifs se soient régénérés et répondent adéquatement aux besoins du caribou. Pour diminuer les impacts sur l'industrie forestière, les coupes pourraient être concentrées dans les aires moins utilisées par le caribou afin de régénérer, à moyen terme, de nouveaux blocs d'habitats favorables à cette espèce (Racey *et al.* 1997). Les plans d'aménagement devraient comprendre des mesures qui permettraient de protéger les lichens terrestres et de limiter l'expansion des feuillus. Des coupes d'hiver se sont avérées efficaces pour protéger les lichens terrestres (Coxon et Marsh 2001) alors que des coupes partielles dans les peuplements mûrs permettent de maintenir une partie des lichens arboricoles et de limiter l'expansion des feuillus intolérants. Dans les parterres de coupe déjà réalisés, des éclaircies pré-commerciales permettraient de contrôler la régénération feuillue.

REMERCIEMENTS

Les auteurs sont redevables aux nombreux collaborateurs qui ont participé aux travaux de marquage, à la télémétrie et à l'inventaire des habitats. En particulier, nous désirons signaler l'importante contribution de Claude Bourgeois, Laurier Breton, Denis Guay, Bruno Rochette et Réjean Tremblay qui ont effectué la majeure partie des repérages télémétriques. Marc DeBlois a produit la carte des habitats et Marie-Josée Arseneau a identifié les lichens arboricoles. Gaétan Daigle nous a assisté pour les analyses statistiques. À ces personnes et à toutes les autres qui ont participé à différentes phases du projet, nous exprimons notre profonde gratitude. Les travaux ont été financés par la Société de la faune et des parcs du Québec, le ministère des Ressources naturelles du Québec, l'Association des manufacturiers de bois de sciage du Québec, la Fondation de la faune du Québec, Abitibi-Consolidated Inc. et Kruger (Scierie-Manic).

LISTE DES RÉFÉRENCES

- AEBISCHER, N.J., P.A. ROBERTSON et R.E. KENWARD. 1993. Compositional analysis of habitat use from animal radio-tracking data. *Ecology* 74: 1313-1325.
- APPS, C.D., B.N. McLELLAN, T.A. KINLEY et J.P. FLAA. 2001. Scale-dependent habitat selection by mountain caribou, Columbia Mountains, British Columbia. *J. Wildl. Manage.* 65: 65-77.
- BERGERUD, A.T. 1985. Antipredator strategies of caribou: dispersion along shorelines. *Can. J. Zool.* 63: 1324-1329.
- BERGERUD, A.T. 1996. Evolving perspectives on caribou population dynamics, have we got it right yet? *Rangifer, Spec. Issue* 9: 95-116.
- BERGERUD, A.T. et J.P. ELLIOT. 1986. Dynamics of caribou and wolves in Northern British Columbia. *Can. J. Zool.* 64: 1515-1529.
- BERGERUD, A.T., R. FERGUSON et H.E. BUTLER. 1990. Spring migration and dispersion of woodland caribou at calving. *Anim. Behav.* 39: 360-369.
- BERGERUD, A.T., R.D. JAMINCHUK et D.R. CARRUTHERS. 1984. The buffalo of the North: woodland caribou at calving. *Anim. Behav.* 39: 360-368.
- BERGERUD, A.T. et R.E. PAGE. 1987. Displacement and dispersion of parturient caribou at calving as antipredator tactics. *Can. J. Zool.* 62: 1566-1575.
- BRADSHAW, C.J.A., D.M. HEBERT, A.B. RIPPIN et S. BOUTIN. 1995. Winter peatland habitat selection by woodland caribou in northeastern Alberta. *Can. J. Zool.* 73: 1567-1574.
- CHUBBS, T.E., L.B. KEITH, S.P. MAHINEY et M.J. McGRATH. 1993. Response of woodland caribou (*Rangifer tarandus*) to clear-cutting in east-central Newfoundland. *Can. J. Zool.* 71: 487-493.
- CICHOWSKI, D. 1996. Managing woodland caribou in West-Central British Columbia. *Rangifer Spec. Issue* 9: 119-126.
- COURTOIS, R., J.-P. OUELLET, L. BRETON, A. GINGRAS et C. DUSSAULT. 2002. Effet de la fragmentation du milieu sur l'utilisation de l'espace et la dynamique de population chez le caribou forestier. *Société de la faune et des parcs du Québec*, Québec. 44 p.
- COURTOIS, R., J.-P. OUELLET et B. GAGNÉ. 1998. Characteristics of cutovers used by moose (*Alces alces*) in early winter. *Alces* 34: 201-211.

- COXON, D.S. et J. MARSH. 2001. Lichen chronosequences (postfire and postharvest) in logpole pine (*Pinus contorta*) forests of northern interior British Columbia. *Can. J. Bot.* 79: 1449-1464.
- CRÊTE, M. et R. COURTOIS. 1997. Limiting factors might obscure population regulation of moose (*Cervidae: Alces alces*) in unproductive forests. *J. Zool.* 242: 765-781.
- CRÊTE, M., C. MORNEAU et R. NAULT. 1990. Biomasse et espèces de lichens terrestres pour le caribou dans le nord du Québec. *Can. J. Bot.* 68: 2047-2053.
- CUMMING, H.G. 1992. Woodland caribou: facts for forest managers. *For. Chronicle* 68: 481-491.
- CUMMING, H.G. et D.B. BEANGE. 1987. Dispersion and movements of woodland caribou near Lake Nipigon, Ontario. *J. Wildl. Manage.* 51: 69-79.
- CUMMING, H.G., D.B. BEANGE et G. LAVOIE. 1996. Habitat partitioning between woodland caribou and moose in Ontario: the potential role of shared predation risk. *Rangifer, Spec. Issue* 9: 81-94.
- CUMMING, H.G. et B.T. HYER. 1998. Experimental log hauling through a traditional caribou wintering area. *Rangifer, spec. Issue* 10: 241-258.
- DARBY, R. et L.S. DUQUETTE. 1986. Woodland caribou and forestry in northern Ontario, Canada. *Rangifer, Spec. Issue* 1: 87-93.
- de BELLEFEUILLE, S. 2001. Le caribou forestier et la sylviculture. *Revue de littérature et synthèse de la recherche et de l'aménagement en cours au Québec*. Ministère des ressources naturelles, Québec. 91 p.
- DYER, S.J., J.P. O'NEILL, S.M. WASEL et S. BOUTIN. 2001. Avoidance of industrial development by woodland caribou. *J. Wildl. Manage.* 65: 531-542.
- EDDY, W.F. 1977. A new convex Hull algorithm for planar sets. *ACM Trans. Math. Software* 3: 398-403.
- FOSTER, D.R. 1985. Vegetation development following forests of south-eastern Labrador, Canada. *J. Ecol.* 73: 517-534.
- GAGNON, R., J. POTVIN et É. GAGNÉ. 1998. Les bases écologiques de fonctionnement des forêts commerciales d'épinette noire du Saguenay-Lac-Saint-Jean - Chibougamau-Chapais (Québec): vers un aménagement forestier durable. Université du Québec à Chicoutimi, Consortium de recherche sur la forêt boréale commerciale. 27 p.

- GINGRAS, A. et B. MALOUIN. 1993. Inventaire aérien du caribou dans la zone de chasse 19 sud (partie ouest) en mars 1991. Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche du Québec, Québec. 26 p.
- GIRARD, I., J.-P. OUELLET, R. COURTOIS, C. DUSSAULT et L. BRETON. 2002. Effects of sampling effort based on GPS telemetry on home range size estimations. *J. Wildl. Manage.* 66: 1290-1300.
- HEARD, D.C. et K.L. VAGT. 1998. Caribou in British Columbia: a 1996 status report. *Rangifer Spec. Issue* 10: 117-123.
- HOOGE, P.N. et B. EICHENLAUB. 1977. Animal movement extension to Arc View. Version 1.1. Alaska Biological Science Center, U.S. Geological Survey, Ak, USA.
- JOHNSON, C.J. 2000. A multi-scale behavioural approach to understand the movements of woodland caribou. PhD Thesis, University of Northern British Columbia. 210 p.
- MANLY, B.F.J., L.L. McDONALD et D.L. THOMAS. 1993. Resource selection by animals. Statistical design and data analysis for field studies. Chapman & Hall, London, UK.
- MORNEAU, C. et S. PAYETTE. 1989. Postfire lichen-spruce woodland recovery at the limit of the boreal forest northern Quebec. *Can. J. Bot.* 67: 2770-2782.
- MOSNIER, A. 2002. Utilisation de l'habitat à différentes échelles par la métapopulation de caribous menacés de la Gaspésie. Mémoire de Maîtrise, Université du Québec à Rimouski.
- MUNRO, D., L. GIGNAC, G. LAMONTAGNE et D. JEAN. 2001. Gros gibier au Québec en 1999 (Exploitation par la chasse et mortalité par des causes diverses). Société de la faune et des parcs du Québec, Direction du développement de la faune, Québec. 64 p.
- NUDDS, T.D. 1977. Quantifying the vegetation structure of wildlife cover. *Wildl. Soc. Bull.* 5: 113-117.
- OKSANEN, L. 1992. Evolution of exploitation ecosystems. I. predation, foraging ecology and population dynamics in herbivores. *Evol. Ecol.* 6: 15-33.
- PARÉ, M. et J. HUOT. 1985. Inventaire du caribou de la partie centrale de la péninsule Québec-Labrador de 1981 à 1984. Université Laval. Québec. 61 p.
- POTVIN, F. 1998. La martre d'Amérique (*Martes americana*) et la coupe à blanc en forêt boréale: une approche télémétrique et géomatique. Thèse de Ph. D., Université Laval. Québec. 245 p.

- POTVIN, F. et L. BRETON. 1988. Use of net gun for capturing white-tailed deer, *Odocoileus virginianus*, on Anticosti Island, Québec. *Can. Field-Nat.* 102: 697-700.
- RACEY, G., A. HARRIS, T. AMSTRONG, L. GERRISH, R. Schott, J. McNICOL et R. GOLLAT. 1997. Landscape planning for the conservation of forest dwelling woodland caribou. Ontario Ministry of Natural Resources, northwestern region. 53 p.
- RETTIE, W.J. et F. MESSIER. 1998. Dynamics of Woodland caribou populations at the southern limit of their range in Saskatchewan. *Can. J. Zool.* 76: 251-259.
- RETTIE, W.J. et F. MESSIER. 2000. Hierarchical habitat selection by woodland caribou: its relationship to limiting factors. *Ecography* 23: 466-478.
- RETTIE, W.J. et P.D. McLOUGHLIN. 1999. Overcoming radiotelemetry bias in habitat-selection studies. *Can. J. Zool.* 77: 1175-1184.
- SAMSON, C. et J. HUOT. 1998. Movements of female black bears in relation to landscape vegetation type in southern Québec. *J. Wildl. Manage.* 62: 718-727.
- SAPERSTEIN, L. 1996. Winter forage selection by barren-ground caribou: effects of fire and snow. *Rangifer Spec. Issue* 9: 237-238.
- SAS INSTITUTE Inc. 1989. SAS/STAT user's guide. SAS Institute Inc., Cary, N.C.
- SCHAEFER, J.A. 1996. Canopy, snow, and lichens on woodland caribou range in southeastern. *Rangifer, Spec. Issue* 9: 239-244.
- SEBBANE, A., R. COURTOIS, S. St-ONGE, L. BRETON et P.-É. LAFLEUR. 2002. Utilisation de l'espace et caractéristiques de l'habitat du caribou forestier de Charlevoix, entre l'automne 1998 et l'hiver 2001. *Société de la faune et des parcs du Québec*. Québec. 59 p.
- SEIP, D.R. 1991. Predation and caribou populations. *rangifer, spec. issue* 7: 46-52.
- SEIP, D.R. 1992. Factors limiting woodland caribou populations and their interrelationships with wolves and moose in southeastern British Columbia. *Can. J. Zool.* 70: 1494-1503.
- SIROIS, L. 1997. Distribution and dynamics of Balsam fir (*Abies balsamea* [L.] Mill.) at its northern limit in the James Bay area. *Ecoscience* 4: 340-352.
- SMITH, K.G., E.J. FICHT, D. HOBSON, D., T.C. SORENSON et D. HERVIEUX. 2000. Winter distribution of woodland caribou in relation to clear-cut logging in west-central Alberta. *Can. J. Zool.* 78: 1433-1440.

- STUART-SMITH, A.K., J.A. COREY, S. BOUTIN, D.H. HEBERT et A.B. RIPPIN. 1997. Woodland caribou relative to landscape patterns in northeastern Alberta. *J. Wildl. Manage.* 61: 622-633.
- SULYMA, R., et D.S. COXON. 1991. Microsite displacement of terrestrial lichens by feather moss mats in late seral pine-lichen woodlands of northcentral British Columbia. *Bryologist* 104: 505-516.
- TIMMERMANN, H.R. 1998. Use of mixedwood sites and forest cover by woodland caribou. Ontario Ministry of Natural Resources, Thunder Bay, Ontario. 15 p.
- TIMMERMANN, H.R. et J.G. McNicol. 1988. Moose habitat needs. *For. Chron.* 64: 238-245.
- WEBB, E.T. 1998. Survival, persistence and regeneration of the reindeer lichens, *Cladina stellaris*, *C. rangiferina*, and *C. mitis* following clearcut logging and forest fire in northwestern Ontario. *Rangifer spec. Issue* 10: 41-47.
- WHITE, G.C. et R.A. GARROTT R.A. 1990. Analysis of wildlife radio-tracking data. Colorado state University. Department of Fishery and Wildlife Biology. 383 p.

ANNEXES

ANNEXE 1

Caractéristiques retenues pour la classification des habitats à partir des images Landsat.

Habitat (code ^a alphanumérique)	Code ^a numérique	Stade de développement des arbres	Hauteur	Couvert vertical des arbres	Lichens
Eau (EA)	1	N/A			
Nuage (NU)	12	N/A			
Milieu ouvert non régénéré (OV)	2	Sol nu ou couvert de graminées Présence de débris et de mousses Parfois un peu de régénération	-	Très ouvert ($\leq 10\%$)	Rares
Brûlis récent (BR)	3	Arbres debout Milieu pas ou peu régénéré		Très ouvert ($\leq 10\%$)	-
Tourbière (TB)	4	Pas de grands arbres Parfois quelques épinettes rabougries Parfois graminées ou linaigrettes	≤ 3 m (si présents)	Très ouvert ($\leq 10\%$)	-
Régénération feuillue ou mélangée (RF)	5	Gaulis (diamètre < 9 cm) de 2-6 m de hauteur Feuillus généralement dominants	2-6 m	Très ouvert ($\leq 10\%$)	-
Milieu ouvert régénéré ou chablis (OR)	6	Quelques arbres matures parfois présents Petits arbres et arbustes $< 1-1,5$ m Encore présence de sol nu et/ou graminées	1-1,5 m	Très ouvert ($\leq 10\%$)	Rares
Régénération résineuse (RR)	7	Gaulis de 2-6 m de hauteur Diamètre < 9 cm	2-6 m	Ouvert ($\leq 10\%$)	Rares
Résineux mûr dense sans lichen (RS)	8	Grands arbres résineux Diamètre ≥ 9 cm, souvent $\geq 11-12$ cm	≥ 7 m	Assez fermé (60-100 %)	-
Résineux jeune ou ouvert sans lichen (RO)	9	Arbres de taille moyenne (diamètre 6-12 cm) Peu denses Sol couvert de mousses, parfois avec éricacées	6-10 m	Assez ouvert (40-60 %)	Pas ou peu
Lande / lande boisée avec lichens	10	Pas ou peu d'arbres Généralement peu d'éricacées	-	Très ouvert (10-30 %)	Oui ($\geq 40\%$)
Lande / lande boisée sans lichen (LS)	11	Pas ou peu d'arbres (diamètre 6-12 cm) Sol couvert de mousses, parfois avec éricacées	6-7 m (si présents)	Très ouvert (10-30 %)	Pas ou peu ($\geq 40\%$)
Résineux ouvert avec lichens (RL)	13	Quelques arbres résineux, généralement assez petits Diamètre 9-12 cm, souvent avec éricacées	6-7 m	Assez ouvert (40-60 %)	Oui ($\geq 40\%$)
Feuillu ou mélangé mûr (FM)	14	Grands arbres feuillus et résineux Diamètre ≥ 9 cm	≥ 7 m	Assez fermé (40-100 %)	-
Urbain (UR)	15	-	-	-	-

^a Codes retenus pour les cartes numérisées, lesquelles comprenaient 15 classes.

Annexe 2. Superficie (ha) occupée par les trois types de peuplements résineux au début de l'étude dans chacune des trois hardes et pourcentage de la superficie exploitée annuellement entre 1998 et 2000.

	Superficie (ha)		Pourcentage coupé		
	Disponible	Coupée	1998	1999	2000
	1997	1997-2000			
HARDE12					
Résineux fermés sans lichen ^a	630 419	34 642	0,75	1,51	3,23
Résineux ouverts sans lichen	101 445	3 439	0,30	0,63	2,46
Résineux ouverts avec lichens	82 718	- ^b	-	-	-
HARDE26					
Résineux fermés sans lichen	915 373	35 736	0,75	1,10	2,05
Résineux ouverts sans lichen	343 469	5 895	0,43	0,50	0,78
Résineux ouverts avec lichens	435 468	-	-	-	-
HARDE42					
Résineux fermés sans lichen	483 268	22 998	0,99	1,60	2,16
Résineux ouverts sans lichen	187 997	4 431	0,63	0,67	1,05
Résineux ouverts avec lichens	41 499	-	-	-	-

^a Les résineux fermés sans lichen étaient plus fortement exploités (0,75-3,23 % par année) que les résineux ouverts sans lichen (0,30-2,46 % par an).

^b Aucun résineux avec lichens ne semble avoir été coupé. La réglementation interdit d'exploiter les pessières à épinettes noires et à cladonie, c'est-à-dire les peuplements d'épinettes noires de densité < 40 % où les lichens recouvrent > 40 % du sol. Les sites où les lichens couvraient < 45 % du sol étaient classés « sans lichen » parce que ce seuil est nécessaire pour la détection sur les images satellitales. Les pinèdes à lichens, non protégées par la réglementation, étaient surtout présentes dans la partie nord-ouest du site d'étude où la coupe était absente.