

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

**MÉMOIRE
PRÉSENTÉ À
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À CHICOUTIMI
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN RESSOURCES RENOUVELABLES**

**PAR
JOSÉE POTVIN
B.Sc. Biologie**

**IMPORTANCE DE LA PRÉDATION DES CÔNES DE L'ÉPINETTE NOIRE
(*Picea mariana*) PAR L'ÉCUREUIL ROUX (*Tamiasciurus hudsonicus*)**

Septembre 1994



Mise en garde/Advice

Afin de rendre accessible au plus grand nombre le résultat des travaux de recherche menés par ses étudiants gradués et dans l'esprit des règles qui régissent le dépôt et la diffusion des mémoires et thèses produits dans cette Institution, **l'Université du Québec à Chicoutimi (UQAC)** est fière de rendre accessible une version complète et gratuite de cette œuvre.

Motivated by a desire to make the results of its graduate students' research accessible to all, and in accordance with the rules governing the acceptance and diffusion of dissertations and theses in this Institution, the **Université du Québec à Chicoutimi (UQAC)** is proud to make a complete version of this work available at no cost to the reader.

L'auteur conserve néanmoins la propriété du droit d'auteur qui protège ce mémoire ou cette thèse. Ni le mémoire ou la thèse ni des extraits substantiels de ceux-ci ne peuvent être imprimés ou autrement reproduits sans son autorisation.

The author retains ownership of the copyright of this dissertation or thesis. Neither the dissertation or thesis, nor substantial extracts from it, may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

RÉSUMÉ

L'écureuil roux (*Tamiasciurus hudsonicus* Erxleben) est considéré comme le principal prédateur des cônes de conifères en Amérique du Nord. Les graines d'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) sont une source de nourriture importante pour ce petit mammifère dans la forêt boréale. Une prédation importante des cônes par l'écureuil diminue le potentiel de régénération de ce conifère advenant un incendie puisque l'épinette noire se régénère après feu uniquement à partir de graines. L'objectif principal de cette étude était de déterminer l'importance de la prédation récente et passée des cônes par l'écureuil roux. Le site étudié était situé dans la zone boréale à 55 km au nord de Chicoutimi. La végétation arborescente de ce site était composée à 95 % d'épinettes noires âgées d'une centaine d'années. La population d'écureuils roux du site a été évaluée par une méthode de capture-marquage-recapture, soit celle de Schumacher-Eschmeyer. Pour déterminer l'importance de la prédation récente, nous avons procédé en deux étapes: a) nous avons tout d'abord évalué la proportion de cônes prélevés par les écureuils durant l'été 1992 en effectuant un décompte du nombre de cônes portés par 14 épinettes au début juillet puis à la fin octobre et b) nous avons ensuite déterminé l'année de mortalité des branches coupées récemment sur les cimes en massue. La cime de certaines épinettes noires présente une forme en massue tout à fait caractéristique et unique à ce conifère. La forme particulière de la cime de l'épinette noire a fait l'objet d'une description détaillée pour déterminer, entre autres, la cause de ce phénomène. Pour évaluer l'importance passée de la prédation, nous avons développé une nouvelle méthode basée sur la dendrochronologie permettant de localiser des branches mortes incluses dans la structure de l'arbre, de déterminer leur âge et d'en arriver ainsi à situer les périodes pendant lesquelles les épinettes noires présentaient une forme en massue. La densité d'écureuils obtenue (2,9/ha) est comparable avec les densités que l'on retrouve habituellement dans les habitats conifériens. L'examen détaillé des cimes a permis de confirmer que la cime en massue est bien causée par l'élagage des rameaux portant des cônes par l'écureuil roux. Les résultats indiquent que près de 10 % des cônes ont été prélevés par les écureuils durant l'été 92. Cette faible prédation n'a pas eu un impact important sur la réserve de cônes des épinettes du peuplement étudié, réserve qui aurait été plus que suffisante pour assurer la régénération du peuplement en cas de feu. La datation de la mortalité des branches coupées des cimes en massue a permis de constater que 39 % des branches sont mortes en 1990 et que la mise à nu du tronc s'effectuait sur une période de plusieurs années et n'était pas le résultat d'une seule année de prédation intensive. Cette étude a également permis de développer une méthode tout à fait originale qui permet de connaître l'historique de la prédation subie par une épinette noire. Les épinettes étudiées présentaient d'anciennes zones dénudées indicatrices de plusieurs périodes de prédation au cours des 60 dernières années.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier très sincèrement mon directeur de recherche, le Dr. Réjean Gagnon, pour tout le soutien logistique et financier qu'il m'a offert au cours de ce projet ainsi que pour ses précieux conseils et sa grande disponibilité. Je remercie également mon co-directeur, le Dr. Jean Ferron, pour ses nombreux conseils qui m'ont été d'une grande aide ainsi que pour sa contribution aux aspects logistiques.

Je tiens également à remercier tout ceux qui ont participé de près ou de loin à ce projet, en particulier M. Germain Savard ing. for., M. Jasmin Villeneuve biol. M.Sc., Mme Sonia Lemieux tech. milieu nat., Mme Hélène St-Pierre biol. M.Sc., M. Alain Brassard biol., M. Steven Bouchard biol., M. Jacques Ibarzabal biol. M. Sc. et M. Jacques Allaire agr. qui m'ont été d'une aide inestimable lors des relevés sur le terrain ou de la préparation des échantillons. Je remercie particulièrement M. Jacques Ibarzabal d'avoir pris les photos nécessaires aux figures 4, 5, 14, 15 et 16.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ.....	ii
REMERCIEMENTS.....	iii
TABLE DES MATIÈRES.....	iv
LISTE DES TABLEAUX.....	vii
LISTE DES FIGURES.....	viii
CHAPITRE I. INTRODUCTION.....	1
CHAPITRE II. REVUE DE LA LITTÉRATURE.....	4
2.1 L'écureuil roux.....	5
2.1.1 Récolte des cônes.....	9
2.1.2 Relation entre la densité d'écureuils et la disponibilité des cônes.....	11
2.2 Forme de la cime de l'épinette noire.....	13
2.3 Importance et impact de la prédation des cônes de conifères.....	17
CHAPITRE III. RÉGION ÉTUDIÉE.....	20
CHAPITRE IV. MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	25
4.1 Évaluation de la population d'écureuils roux.....	26
4.1.1 Susceptibilité à la capture.....	29
4.2 Évaluation de la prédation récente des cônes.....	30
4.2.1 Dénombrement des cônes.....	30
4.2.2 Détermination de l'année de mortalité des branches coupées récemment.....	31
4.3 Évaluation de la prédation passée des cônes: mise au point d'une méthode originale.....	33
4.4 Traitements statistiques utilisés.....	38
4.4.1 Rapport des sexes et masse corporelle des écureuils.....	38
4.4.2 Évaluation de la prédation récente et de la prédation passée des cônes.....	38
CHAPITRE V. RÉSULTATS.....	39
5.1 Évaluation de la population d'écureuils roux.....	40
5.1.1 Taille de la population et densité.....	40
5.1.2 Rapport des sexes.....	40

5.1.3	Masse corporelle	40
5.2	Description de la cime de l'épinette noire	41
5.2.1	Types de branches	45
5.3	Évaluation de la prédation récente des cônes	48
5.3.1	Récolte des cônes par l'écureuil roux durant l'été 1992.....	48
5.3.2	Mortalité récente des branches.....	51
5.4	Évaluation de la prédation passée des cônes.....	56
5.4.1	Étude des troncs.....	56
5.4.2	Description des anciennes zones de prédation.....	56
5.4.2.1	Description des branches incluses.....	57
5.4.3	Chronologie de la prédation passée.....	57
CHAPITRE VI. DISCUSSION		63
6.1	Caractéristiques de la population d'écureuils roux du peuplement étudié.....	64
6.1.1	Densité de l'écureuil roux et rapport des sexes.....	64
6.1.2	Masse corporelle	68
6.1.3	Grand polatouche	68
6.2	Apparence de la cime de l'épinette noire	68
6.2.1	Élagage des rameaux: indices confirmant le rôle de l'écureuil roux.....	69
6.2.2	Autres explications possibles de la forme en massue de l'épinette noire et rôle potentiel des cimes en massue	70
6.2.3	Description qualitative et quantitative de la cime en massue	71
6.3	Évaluation de la prédation récente des cônes	72
6.3.1	Récolte des cônes par l'écureuil roux durant l'été 1992.....	72
6.3.1.1	Acquisition des données.....	72
6.3.1.2	Prédation des cônes.....	73
1)	Période de récolte des cônes et caches de cônes dans les peuplements d'épinette noire	73
2)	Autres explications possibles des pertes de cônes constatées	75
a)	Becs-croisés (<i>Loxia</i> sp.).....	75
b)	Grand polatouche.....	75
c)	Abscission naturelle des cônes.....	77
3)	Comparaison des résultats obtenus avec ceux d'autres études.....	77
a)	Diversité du peuplement en espèces conifériennes	78

4) Variation de la prédation d'une épinette à l'autre.....	79
5) Comparaison de la prédation entre les anciens cônes et les cônes de l'année.....	80
6) Relation entre la densité d'écureuils et la quantité de cônes prélevés	81
7) Impact de la récolte des cônes sur la réserve de cônes des épinettes du peuplement étudié	82
6.3.2 Mortalité récente des branches.....	83
6.3.2.1 Méthodologie.....	83
6.3.2.2 Mortalité des branches.....	85
1) Année semencière.....	85
2) Pénurie de cônes des autres espèces de conifères du peuplement.....	86
3) Augmentation de la population d'écureuils roux	86
a) Conditions climatiques.....	86
b) Prédateurs de l'écureuil roux.....	87
6.3.2.3 Évolution des zones dénudées.....	87
6.3.2.4 Effet de la coupe sur la croissance de la branche	88
6.4 Prédation passée des cônes.....	88
6.4.1 Méthode de localisation des anciennes zones dénudées	88
6.4.1.1 Étude des troncs.....	90
6.4.1.2 Erreurs et limites de la méthode	90
6.4.2 Anciennes zones de prédation	91
6.4.3 Chronologie de la prédation passée.....	92
CHAPITRE VII. CONCLUSION.....	94
CHAPITRE VIII. RÉFÉRENCES	97

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Abondance et distribution de tailles de tous les arbres du peuplement et particulièrement pour l'épinette noire et le pin gris (n=9 parcelles).....	24
Tableau 2. Masse corporelle des écureuils roux capturés dans le peuplement d'épinette noire de la ZEC Onatchiway	41
Tableau 3. Principales variables descriptives de la cime en massue de l'épinette noire	48
Tableau 4. Inventaire des cônes portés par les 14 épinettes noires en juillet et en octobre 1992 ainsi que la proportion de cônes prélevés par l'écureuil roux pour chaque arbre .	49
Tableau 5. Description des anciennes zones de prédation (n=16 zones).....	56
Tableau 6. Densités d'écureuils roux observées dans des forêts conifériennes dans le nord et l'est de l'Amérique du Nord	65

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Aire de répartition des écureuils du genre <i>Tamiasciurus</i> (tiré de Smith 1970).....	6
Figure 2. Entrée d'un terrier d'écureuil entourée d'un amoncellement d'écaillés et de restes de cônes d'épinette noire	10
Figure 3. Rameaux d'épinette noire coupés par l'écureuil roux retrouvés au sol à l'automne 1992. Chaque rameau porte plusieurs cônes de l'année reconnaissables à leur couleur violacée	14
Figure 4. Vue rapprochée de la cime en massue d'une épinette noire	15
Figure 5. Apparence caractéristique d'un peuplement d'épinettes noires dont les arbres présentent une cime en massue (flèches)	16
Figure 6. Localisation de la région étudiée	22
Figure 7. Structure d'âge du peuplement d'épinette noire, ZEC Onatchiway, Saguenay (n= 15 épinettes noires).....	23
Figure 8. Schéma de la grille de piégeage de 9 hectares	27
Figure 9. Exemple de datation de l'année de mortalité d'une branche.....	32
Figure 10. Schéma explicatif de la méthode d'évaluation de la prédation passée	34
Figure 11. Exemple de branches qui ne se rendent pas à l'écorce.....	35
Figure 12. Exemple d'une ancienne zone de prédation (à 11 mètres). Les branches incluses sont entourées d'un trait de couleur. Chaque couleur est associée à une direction cardinale correspondant à un côté de la tige	35
Figure 13. Exemple de datation de l'année de mortalité d'une branche localisée dans une ancienne zone de prédation.....	37
Figure 14. Apparence générale de la cime en massue	42
Figure 15. Épinette noire dont les deux cimes présentent des traces de prédation	43
Figure 16. Cime numéro 9 présentant une zone de prédation plus ancienne indiquée par la flèche.....	44
Figure 17. Exemple de branches mortes avec des capuchons de résine évidents (flèche)	46
Figure 18. Branche visiblement coupée mais toujours vivante.....	46
Figure 19. Exemple de branches dont les extrémités sont coupées en biseau (flèches).....	47

Figure 20. Nombre total de cônes portés pour chaque épinette noire au début juillet et à la fin octobre 1992 ainsi que la proportion de cônes récoltés par l'écureuil roux durant l'été pour chaque arbre (chiffre au-dessus des colonnes) (n=14 arbres).....	50
Figure 21. Nombre d'anciens cônes portés pour chaque épinette noire au début juillet et à la fin octobre 1992 ainsi que la proportion de cônes récoltés par l'écureuil roux durant l'été pour chaque arbre (chiffre au-dessus des colonnes) (n=14 arbres).....	52
Figure 22. Nombre de cônes de l'année portés pour chaque épinette noire au début juillet et à la fin octobre 1992 ainsi que la proportion de cônes récoltés par l'écureuil roux durant l'été pour chaque arbre (chiffre au-dessus des colonnes) (n=14 arbres).....	52
Figure 23. Distribution de fréquence de la mortalité récente des branches de 1981 à 1992 pour 13 zones dénudées (n=246 branches).....	53
Figure 24. Proportion de branches mortes de 1981 à 1992 pour chacune des cimes d'épinette noire (n=12 cimes)	55
Figure 25. Apparence d'une branche morte et incluse	58
Figure 26. Branche incluse coupée en biseau	58
Figure 27. Nombre de branches mortes par année de 1928 à 1980 (n=88 branches)	59
Figure 28. Nombre de branches incluses par année pour chaque épinette noire présentant d'anciennes zones de prédation.....	60
Figure 29. Nombre de branches mortes par année de 1928 à 1992 (n=334 branches) Ordonnée: échelle logarithmique, Log (nombre de branches + 1).....	62

CHAPITRE I

INTRODUCTION

L'écureuil roux (*Tamiasciurus hudsonicus* Erxleben) est, parmi les vertébrés, le principal prédateur des cônes de conifères (Smith 1970, 1981; Benkman *et al.* 1984; Sherry 1985; Halvorson 1986). Il peut réduire substantiellement la disponibilité des cônes matures d'au moins 15 espèces de conifères en Amérique du nord (Hurly *et al.* 1987) incluant les genres *Abies*, *Picea*, *Pinus*, *Thuja*, *Larix* et *Pseudotsuga* (C. C. Smith 1968; Finley 1969). L'écureuil roux est considéré comme le principal prédateur des cônes en raison de son efficacité à récolter une grande quantité de graines en coupant les cônes ou les rameaux portant les cônes (Halvorson 1986). Les écureuils ont souvent été accusés de nuire à la régénération naturelle des forêts en consommant de grandes quantités de graines. Ce petit mammifère est un consommateur spécialisé des graines de conifères qui constituent sa principale source de nourriture (C. C. Smith 1968; Rusch et Reeder 1978; Ferron *et al.* 1986; Sullivan 1992). Dans la forêt boréale, où l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) domine, son régime alimentaire est composé principalement de graines de cette espèce (West 1989) et de champignons selon la disponibilité saisonnière (Ferron *et al.* 1986). Bien que l'écureuil roux soit reconnu comme un prédateur extrêmement important des cônes, les connaissances sur l'importance et l'impact de la prédation des cônes de l'épinette noire par l'écureuil roux sont très peu nombreuses (Prévost 1986; West 1986, 1989).

On sait que les cônes semi-sérotineux de l'épinette noire jouent un rôle particulièrement important au niveau de la régénération de ce conifère. En effet, ils protègent les graines de la chaleur du feu et comme ils ne s'ouvrent que partiellement à maturité, ils permettent de maintenir une réserve de graines viables dans l'arbre pendant plusieurs années (LeBarron 1939; Wilton 1963; Frank et Safford 1970; Zasada *et al.* 1979; Thomas et Wein 1985). L'épinette noire se régénère après feu uniquement grâce à sa réserve de graines (LeBarron 1939; Vincent 1965; Heinselman 1981; Viereck 1983). Il n'y a pas de réserve de graines d'épinette noire dans le sol (Thomas et Wein 1985; Gagnon et Morin 1992). Elles proviennent des arbres qui étaient vivants au moment du feu. La prédation des cônes par l'écureuil réduit donc la réserve de graines de l'arbre et diminue ainsi son potentiel de régénération advenant un feu. S'il y a absence de graines viables dans les arbres au moment du feu, par exemple dans le cas de deux feux consécutifs, de jeunes arbres qui ne portent pas encore de cônes, de graines parasitées ou éventuellement si la réserve de cônes est sérieusement amoindrie par les écureuils, il n'y aura pas de régénération après feu ou elle sera très faible. Une faible production de cônes associée avec une forte prédation crée une situation critique advenant un feu. L'épinette noire est l'assise de notre industrie forestière.

Il est donc particulièrement essentiel d'améliorer nos connaissances des facteurs qui peuvent compromettre sa régénération naturelle après feu.

Une étude a déjà montré que l'écureuil roux pouvait récolter une grande proportion des cônes d'épinette noire produits lors des faibles années semencières (West 1989). Ce même auteur (1986) mentionnait que des pertes substantielles étaient possibles dans les peuplements susceptibles au froid et à l'attaque par les insectes et les écureuils à Terre-Neuve. Il soulignait également, qu'étant donné le grand nombre de cônes récoltés, les responsables du reboisement devraient reconnaître l'écureuil roux comme une menace potentiellement importante à Terre-Neuve.

L'hypothèse qui sous-tend cette étude est la suivante: la prédation des cônes par l'écureuil roux peut affecter la réserve de cônes de l'épinette noire. L'objectif principal était de déterminer l'importance de la prédation récente et passée des cônes de l'épinette noire. Pour ce faire, des techniques de dendrochronologie ont été utilisées. De plus, nous avons comme objectif de développer une méthode permettant de déterminer l'importance passée de la prédation par le biais de la localisation et de la détermination de l'âge de branches mortes d'une épinette et d'en arriver ainsi à décrire l'historique de la prédation subie par cet arbre. Nous voulions également caractériser et décrire la forme particulière de la cime que l'on retrouve chez certaines épinettes noires. En effet, la cime de ces épinettes présente une forme en massue tout à fait caractéristique et unique à ce conifère. Plusieurs expressions sont utilisées pour qualifier cette cime mais comme l'expression «cime en massue» est la plus courante et qu'elle décrit bien l'allure de la cime, elle sera utilisée tout au long du présent travail. En général, les auteurs qui ont décrit la forme de la cime de l'épinette noire attribuent ce phénomène à l'écureuil roux mais sans pour autant l'avoir constaté directement. Ils s'entendent pour dire que cette forme est causée par la coupe des rameaux portant des cônes. Nous voulions donc confirmer au cours de cette étude, par l'analyse détaillée de cimes d'épinette noire, que la forme en massue est bien causée par l'écureuil roux.

CHAPITRE II

REVUE DE LA LITTÉRATURE

2.1 L'écureuil roux

L'écureuil roux (*Tamiasciurus hudsonicus*) fait partie de la famille des Sciuridés. On retrouve, entre autres, dans cette famille de rongeurs très diversifiée, les tamias, les marmottes et les écureuils volants.

Les écureuils les plus communs des forêts québécoises sont l'écureuil roux et le grand polatouche (*Glaucomys sabrinus* Shaw), communément appelé écureuil volant. Ces écureuils abondent dans les forêts de conifères et les forêts mixtes depuis le sud du Québec jusqu'à la limite nord de la forêt boréale (Prescott et Richard 1980). L'écureuil volant est sympatrique avec l'écureuil roux dans les forêts mixtes et la forêt boréale de l'Amérique du Nord (Ferron 1991).

Les écureuils du genre *Tamiasciurus* sont distribués à travers la plus grande partie des forêts conifériennes boréales et tempérées de l'Amérique du Nord (Smith 1981; Sullivan et Sullivan 1982; Sullivan 1990; Vander Wall 1990) (figure 1). L'écureuil roux occupe la presque totalité de ce territoire, du Québec jusqu'en Alaska en suivant la limite nord des forêts. On le retrouve même en Virginie, en Arizona et au Nouveau-Mexique. L'écureuil de Douglas (*Tamiasciurus douglasii*) se retrouve, quant à lui, du sud de la Colombie-Britannique jusqu'au nord de la Californie. L'écureuil roux est une espèce strictement nord-américaine. Il s'adapte facilement à des habitats variés (MacClintock 1970; Banfield 1974; Wood 1980) mais c'est un hôte typique des grandes étendues de résineux, habitat qu'il préfère en premier lieu (Wood 1980). Ce petit mammifère est diurne (Layne 1954; Wood 1980; Ferron 1976) et demeure actif toute l'année (Layne 1954; Banfield 1974; Prescott et Richard 1980; Heaney 1984; Ferron 1976).

L'écureuil roux est territorial et il défend un territoire individuel dans les habitats conifériens durant toute l'année (C. C. Smith 1968, 1981; Kemp et Keith 1970; Rusch et Reeder 1978). Chaque territoire est défendu par un seul individu, d'un sexe ou l'autre, et non en couple (C. C. Smith 1968). Chez les populations d'écureuils nordiques, le domaine vital est synonyme de territoire (C. C. Smith 1968; M. C. Smith 1968; Kemp et Keith 1970). En défendant son territoire, l'animal protège sa source de nourriture. Les intrus qui pénètrent dans son territoire font en général l'objet de menaces vocales et peuvent être pris en chasse (Wood 1980). La taille du territoire est inversement reliée à l'abondance de la nourriture

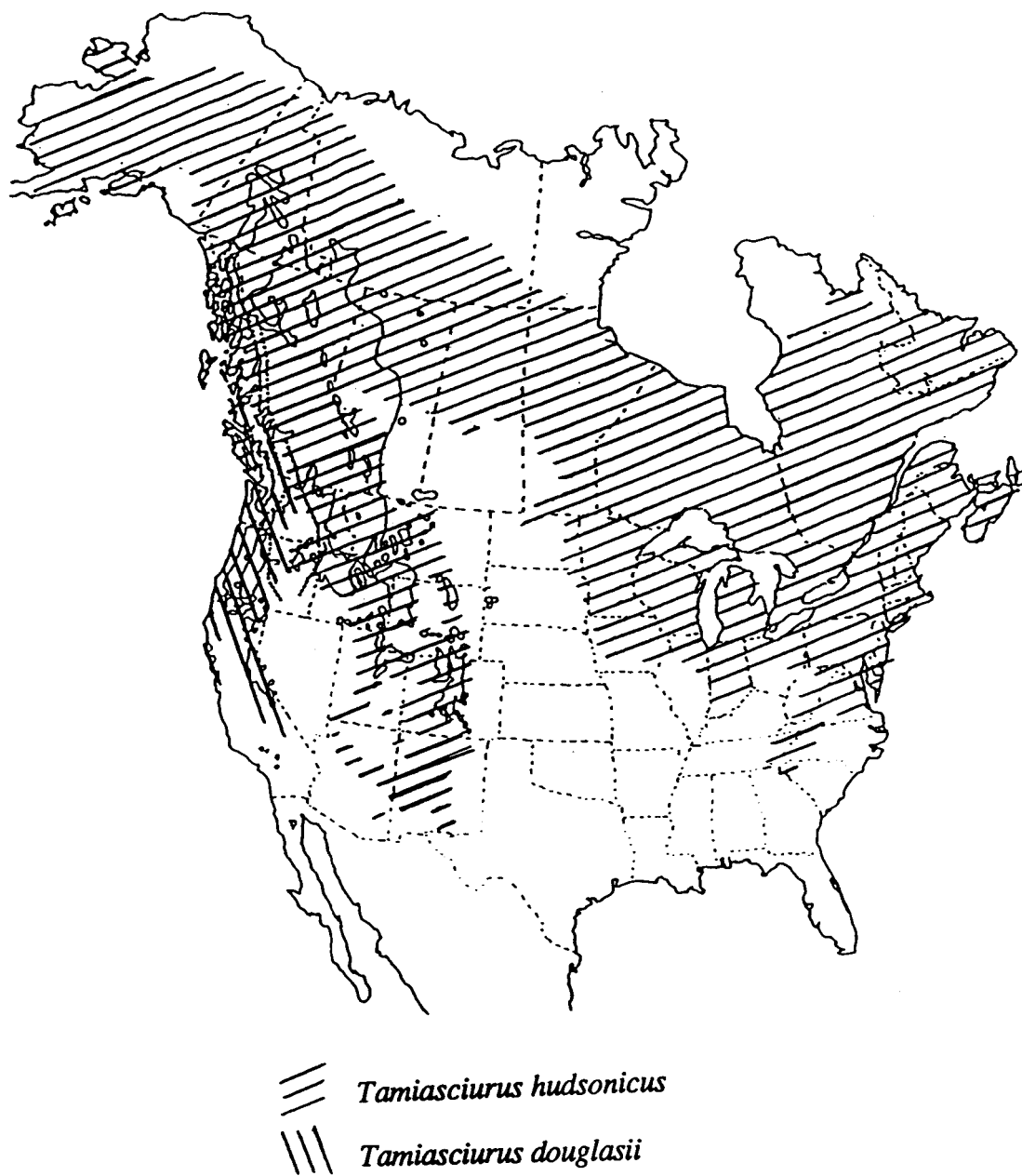


Figure 1. Aire de répartition des écureuils du genre *Tamiasciurus* (tiré de Smith 1970)

disponible (C. C. Smith 1968). Cependant la qualité de la nourriture et de l'habitat immédiat peuvent aussi influencer la détermination de la valeur d'un territoire (C. C. Smith 1968). Le territoire moyen occupé par un individu est de 0,75 hectare (Wood 1980). Cependant, la taille peut varier grandement. Rusch et Reeder (1978) rapportent un territoire de taille moyenne de 0,35 ha dans un peuplement mixte d'épinette blanche (*Picea glauca*) et noire. La densité des populations varie en fonction de la latitude et de l'habitat (Wood 1980).

L'activité journalière de l'écureuil roux tend à demeurer bimodale toute l'année. Une première pointe d'activité se situe toujours durant les premières heures de clarté diurne. La deuxième pointe d'activité a lieu tard dans l'après-midi en été tandis qu'elle se déplace vers midi en hiver (Ferron 1976). Le cycle d'activité semble donc modifié de façon à profiter d'une période relativement plus chaude de la journée en hiver et de moments relativement plus frais en été (Ferron 1976).

L'écureuil roux s'abrite très diversement selon le milieu (Banfield 1974) mais en général il se construit un nid de feuilles et de brindilles parmi les branches d'un arbre (Wood 1980). Dans le sud, il se réfugie dans ce genre d'abri pendant l'hiver tandis qu'au nord de son aire de répartition, la plupart des nids sont souterrains (Banfield 1974; Prescott et Richard 1980; Prescott et Richard 1982).

En ce qui à trait à la reproduction, l'accouplement a lieu habituellement en avril (Ferron 1976). La femelle n'est réceptive aux avances du mâle qu'une seule journée (C. C. Smith 1968; Lair 1985a). La femelle met bas vers la mi-mai (Ferron 1976) après une gestation de 33 ± 2 jours (Lair 1985a). Lorsque les conditions sont favorables et, de façon systématique au sud de son aire de dispersion géographique, les femelles peuvent avoir deux portées par année, habituellement en mai et en août (Prescott et Richard 1980). Une portée moyenne compte quatre petits (Rusch et Reeder 1978). Les jeunes sont sevrés vers l'âge de sept ou huit semaines (Layne 1954) mais restent avec leur mère jusqu'à la fin de l'été (Wood 1980). À l'automne, un grand nombre de jeunes se dispersent à la recherche de leur propre territoire (Layne 1954; Rusch et Reeder 1978, Wood 1980; Gurnell 1983; Sullivan 1987).

Le régime alimentaire de l'écureuil roux varie selon l'habitat qu'il fréquente. Cette espèce est d'ailleurs décrite comme étant plutôt opportuniste, prenant avantage de la disponibilité toujours changeante de la nourriture au cours du printemps et de l'été (Ferron *et*

al. 1986). Les écureuils sont des granivores-herbivores (Gurnell 1987). En général, ils comptent seulement sur quelques types importants de nourriture, lesquels, à l'exception des champignons, sont étroitement liés aux produits des arbres dans le milieu dans lequel ils vivent (Gurnell 1987).

L'écureuil roux a un régime alimentaire à dominance de graines (Wood 1980; Ferron 1991). Les graines de conifères constituent sa principale source de nourriture (Layne 1954; C. C. Smith 1968; M. C. Smith 1968; Rusch et Reeder 1978; Sullivan 1992). Il ne consomme que l'endosperme et l'embryon de la graine (C. C. Smith 1968). La digestibilité de ces graines est très élevée (88 à 96 %) (Gurnell 1987), ce qui lui permet de retirer le maximum de nutriments de cette nourriture riche en énergie. En effet, les graines de conifères ont une valeur énergétique supérieure à celle de la plupart des angiospermes (Halvorson 1986). Cette qualité nutritive supérieure est due à leur contenu élevé en lipides. L'écureuil roux consomme également des champignons en quantité plus ou moins importante selon leur disponibilité. Les champignons sont consommés frais l'été mais ils ne sont disponibles que durant une courte période de temps. De la mi-juillet à la fin août, les baies et, dans une moindre mesure, les champignons deviennent une part importante de la diète (Ferron *et al.* 1986). Les écureuils récoltent également des champignons qu'ils suspendent dans les branches des arbres pour les faire sécher. Ils les entreposent ensuite en prévision de l'hiver (MacClintock 1970; Banfield 1974; Ferron 1974; Prescott et Richard 1980, 1982; Smith 1981).

Les graines occupent une place importante dans la diète de l'écureuil roux mais celui-ci consomme également d'autres parties des conifères telles que les bourgeons, le pollen, les pousses annuelles et parfois la résine (Ferron *et al.* 1986). Il se nourrit également d'une grande variété d'aliments d'origine végétale: noisettes, glands, bourgeons, fleurs, graines d'angiospermes, fruits, cambium et sève. Les bourgeons constituent une source de nourriture importante au printemps lorsque les graines sont rares ou même durant l'automne et l'hiver si la production de graines est mauvaise (Rusch et Reeder 1978; Gurnell 1987). L'écureuil ajoute aussi parfois à son menu des oeufs d'oiseaux, des oisillons ainsi que des larves d'insectes (Banfield 1974; Wood 1980).

2.1.1 Récolte des cônes

Durant tout l'été les écureuils dépouillent les cônes de leurs graines pour les consommer immédiatement. Dans un site, la présence d'écureuils est souvent mise en évidence par les cris qu'ils émettent ainsi que par les amoncellements évidents d'écailles et de restes de cônes d'épinette noire que l'on retrouve à l'entrée des terriers à la base des arbres (figure 2). À l'automne, et jusqu'à ce que la neige s'installe définitivement, la récolte des cônes se fait plus intensive en prévision de l'hiver (Gurnell 1987). Cette période coïncide avec le moment où les cônes approchent de la maturité (Vander Wall 1990). Les écureuils grimpent au sommet des sapins, des pins et des épinettes et passent des heures à couper une grande quantité de cônes qu'ils laissent ensuite tomber au pied des arbres (Hatt 1929; Shaw 1936; Layne 1954; Shellhammer 1966; C. C. Smith 1968, 1981; Prescott et Richard 1980; Gurnell 1984, 1987; Vander Wall 1990). L'écureuil redescend ensuite au sol et transporte les cônes dans des caches (Smith et Reichman 1984). Les écureuils enfouissent les cônes dans le sol humide pour empêcher qu'ils ne s'ouvrent et ne laissent échapper leurs graines (Shaw 1936; Banfield 1974; Smith et Reichman 1984). Un grand nombre de cônes sont ainsi enfouis en petits groupes dans l'humus humide, sous des troncs tombés, des souches, des pierres ou des buissons, dans des piles d'écailles ou des arbres creux de façon à ce qu'ils puissent être retrouvés rapidement sous la neige (MacClintock 1970; Prescott et Richard 1980). Les écureuils s'assurent ainsi d'une réserve de nourriture importante qui leur permettra de survivre aux longs hivers boréaux (Halvorson 1986; Gurnell 1987).

Les patrons d'accumulation de nourriture sont typiquement classifiés en deux catégories distinctes. Certaines espèces éparpillent leur nourriture en plaçant un item ou quelques items dans chaque site d'entreposage dispersant ainsi des centaines ou des milliers de caches à travers leur domaine vital (Hurly et Robertson 1987, 1990). D'autres espèces confectionnent ce qu'on appelle des garde-manger. Dans ce cas, tous les aliments peuvent être accumulés au même endroit dans un seul garde-manger ou répartis dans quelques-uns (Ferron 1974; Hurly et Robertson 1990). L'écureuil roux met la plus grande partie de ses aliments en réserve dans quelques grandes caches, distinctes du nid, tandis que l'autre partie est distribuée dans des caches isolées pour chaque objet (Ferron 1974). L'accumulation de la nourriture dans quelques grandes caches pourrait être le résultat d'une adaptation aux longs hivers de nos régions. Il est beaucoup plus facile pour un animal de retrouver quelques caches que plusieurs centaines (Ferron 1974).



Figure 2. Entrée d'un terrier d'écureuil entourée d'un amoncellement d'écaillés et de restes de cônes

L'écureuil cache très souvent les cônes non ouverts dans un garde-manger particulier que l'on appelle le site à débris. Les débris de cônes s'accumulent en dessous des sites de nutrition favorisés formant une large pile de détritiques organiques que l'on appelle communément le site à débris «midden». Lorsque ces sites augmentent en taille, ils sont utilisés comme site d'accumulation des cônes (Hurly et Robertson 1990). Les cônes s'accumulant sur plusieurs générations d'écureuils (Hatt 1943; Finley 1969), les gros sites à débris peuvent contenir des milliers de cônes fraîchement amassés chaque année (Yeager 1937; Brink et Dean 1966; M. C. Smith 1968; Finley 1969). Les sites à débris bien établis ont des formes irrégulières de sept à dix mètres de diamètre et de 40 cm ou plus d'épaisseur (Hatt 1943; Finley 1969; Hutchins et Lanner 1982; Gurnell 1984). Il est peu commun de retrouver des sites à débris de telles dimensions au Québec (J. Ferron, communication personnelle).

Les sites à débris sont habituellement localisés sous un ou plusieurs gros conifères qui ombragent le site (Vander Wall 1990). L'entreposage des cônes requiert des sites frais et humides donc ombragés (Finley 1969). De telles conditions sont faciles à trouver presque partout dans la forêt boréale (Finley 1969). L'écureuil peut enfouir les cônes fraîchement amassés dans les débris ou les empiler autour de la base des arbres (Yeager 1937; Finley 1969; Hurly et Robertson 1987). Les sites à débris fournissent un environnement froid et humide idéal pour les cônes qui peuvent rester fermés presque indéfiniment (Gurnell 1987). Les caches peuvent être très grandes et contenir assez de nourriture pour un ou deux hivers (M. C. Smith 1968). En coupant les cônes entiers avant qu'ils ne dispersent leurs graines et en les entreposant dans des endroits humides de telle façon que les graines restent dans les cônes, l'écureuil s'assure d'une réserve de nourriture hivernale qu'il peut utiliser et défendre avec un maximum d'efficacité (C. C. Smith 1968).

L'écureuil roux dépend entièrement de ses caches de nourriture pour survivre en hiver (Kemp et Keith 1970; Rothwell 1977; Prescott et Richard 1980; Boutin et Larsen 1993). Sans les cônes amassés, il est douteux que l'écureuil roux puisse survivre à l'hiver dans la plus grande partie de son aire de répartition (Vander Wall 1990).

2.1.2 Relation entre la densité d'écureuils et la disponibilité des cônes

Une des caractéristiques des conifères est la fluctuation annuelle dans la production de cônes (Smith 1970; Janzen 1971; Rusch et Reeder 1978). Les fluctuations annuelles de la

population de l'écureuil roux sont reliées à la disponibilité des graines de conifères et cette relation est considérée comme forte (M. C. Smith 1968; C. C. Smith 1968, 1970; Kemp et Keith 1970; Wood 1980; Sullivan et Sullivan 1982; Gurnell 1983, 1987; Halvorson 1984; Heaney 1984; Sullivan 1987, 1990, 1992; Boutin 1990; Ferron 1991; Klenner et Krebs 1991). La population d'écureuils roux et son cycle reproductif sont étroitement liés à l'abondance des graines (Gurnell 1983,1987).

Une étude à long terme menée par Halvorson (1984) au Montana de 1967 à 1972, a clairement montré la corrélation entre les fluctuations de population de l'écureuil roux et la production de cônes du pin ponderosa (*Pinus ponderosa*) et du sapin de Douglas (*Pseudotsuga menziesii*). La relation était évidente entre la production de cônes et l'augmentation de la densité d'écureuils. Des évidences expérimentales ont également montré que l'ajout de nourriture augmentait la taille de la population de l'écureuil roux (Sullivan 1990; Klenner et Krebs 1991) et de l'écureuil de Douglas (Sullivan et Sullivan 1982). La réponse des écureuils roux à l'ajout de nourriture indique clairement que ces Sciuridés sont ultimement limités par la disponibilité de la nourriture. Cependant, plusieurs facteurs écologiques peuvent agir et réduire l'importance proximale de la disponibilité de la nourriture (Boutin 1990). La mauvaise température, les maladies et la prédation peuvent limiter la densité de la population sous le niveau établi par la nourriture (Klenner et Krebs 1991). Mentionnons également les réserves de nourriture. Le stockage de beaucoup de nourriture peut masquer une relation directe entre la taille de la production de cônes et le nombre d'écureuils subséquents. L'accumulation de nourriture à l'avantage d'étendre la période pendant laquelle la nourriture est disponible à l'animal (Gurnell 1983). La température est un autre facteur environnemental qui peut masquer une relation directe entre la production de graines et le nombre d'écureuils (Gurnell 1983).

Cette relation entre les fluctuations de population de l'écureuil roux et la fluctuation annuelle de la production de cônes se conçoit facilement pour une espèce de conifère qui présente de telles fluctuations importantes, par exemple l'épinette blanche. Mais qu'en est-il dans le cas d'une espèce telle que l'épinette noire où les fluctuations dans la production de cônes sont beaucoup moins importantes que chez l'épinette blanche (Brink et Dean 1966)? L'épinette noire, en raison de ses cônes semi-sérotineux qui demeurent sur l'arbre, porte toujours une quantité de cônes relativement constante d'une année à l'autre.

La majorité des études ont porté sur le pin tordu (*Pinus contorta*) mais les mêmes considérations peuvent s'appliquer à l'épinette noire. Les cônes sérotineux du pin tordu fournissent une réserve de nourriture stable et toujours disponible (Finley 1969; Smith 1970; Gurnell 1984; Halvorson 1986). Il ressort de ces études que la sérotinité a comme conséquence principale de rendre les populations d'écureuils plus stables puisqu'il y a moins de variation dans la disponibilité de la nourriture (Smith 1970; Sullivan 1987).

2.2 Forme de la cime de l'épinette noire

L'épinette noire a généralement une cime étroite à branches tombantes mais avec un léger redressement à l'extrémité. Les arbres matures ont une cime plus irrégulière qui a souvent une apparence touffue (Vincent 1965). Cette forme typique est causée par la présence d'un segment du tronc dénué de branches et situé près du sommet de la cime. La forme particulière du sommet de la cime de certaines épinettes noires est unique parmi les conifères.

Les différents auteurs utilisent plusieurs expressions pour qualifier la cime caractéristique de l'épinette noire telles que cime touffue «tufted crown» (LeBarron 1948; Lutz 1958; Viereck et Johnston 1990) ou en pompon «tasseled crown» (Lutz 1958) mais le terme le plus utilisé est celui de cime en forme de massue ou cime en massue «club-top» (Johnson 1956; Wong *et al.* 1959; Vincent 1965; Hosie 1979; Halvorson 1986; Prévost 1986).

Lorsqu'il se nourrit, l'écureuil coupe les cônes de l'épinette noire individuellement mais surtout les rameaux qui portent des grappes de cônes ce qui améliore grandement l'efficacité de la récolte. À l'automne, le sol sous les arbres est littéralement jonché de rameaux coupés (figure 3). Cet élagage se fait à l'extrémité de la cime où sont concentrés les cônes. Cette activité a pour effet de dénuder une partie de la tige au sommet de l'arbre. La cime acquiert ainsi une forme en massue caractéristique (figure 4). La cime présente une forme particulière suffisamment typique pour permettre l'identification certaine d'une épinette noire même à distance (figure 5). Les premières observations de ce phénomène remontent à 1925 en Alaska (Lutz 1958).



Figure 3. Rameaux d'épinette noire coupés par l'écureuil roux retrouvés au sol à l'automne 1992. Chaque rameau porte plusieurs cônes de l'année reconnaissables à leur couleur violacée.



Figure 4. Vue rapprochée de la cime en massue d'une épinette noire



Figure 5. Apparence caractéristique d'un peuplement d'épinettes noires dont les arbres présentent une cime en massue (flèches)

2.3 Importance et impact de la prédation des cônes de conifères

La plupart des études effectuées pour évaluer l'importance de la prédation des cônes par les écureuils ont été réalisées dans l'ouest de l'Amérique du Nord. Au Montana, l'écureuil de Douglas était responsable de la perte de 60 à 89 % des cônes du pin ponderosa lors d'une faible année semencière (Squillace 1953). Également au Montana, Shearer et Schmidt (1971) ont montré que les pertes de cônes du pin ponderosa étaient dues principalement aux facteurs causant l'avortement et aux écureuils qui récoltaient les cônes durant la période de développement dans une proportion de 14 %. Seulement 6 % des cônes avaient atteint la maturité et dispersé leurs graines. Le pin ponderosa a également fait l'objet d'une étude au Colorado (Snyder 1993) où cette espèce subit la prédation de l'écureuil d'Abert (*Sciurus aberti*). L'auteur a constaté que les arbres cibles, c'est-à-dire qui présentaient des traces évidentes d'herbivorie, avaient perdu une plus grande proportion de cônes (41,9-56,1 %) que les arbres non-cibles (6,3-33,7 %). De plus, les arbres cibles présentaient une réduction du succès reproducteur ainsi qu'une réduction importante de la croissance radiale.

Tevis (1953) a déterminé, en Californie, que 54 % des cônes du pin sucré (*Pinus lambertiana*) avaient été coupés par les écureuils de Douglas. Benkman *et al.* (1984) ont évalué en, Arizona, que l'écureuil roux avait récolté plus de 80 % des cônes du pin flexible (*Pinus flexilis*) et du pin blanc du sud-ouest (*Pinus strobiformis*). Dans les secteurs où l'écureuil roux était absent, plus de 70 % des cônes s'étaient ouverts dans les arbres. Dans une étude effectuée sur le pin gris (*Pinus banksiana*) au Wisconsin (Rauf *et al.* 1985), la prédation des cônes atteignait 30 % à l'automne 1981 et 10 % pour les conelets. Dans un autre cas, en Ontario, 31 % de la mortalité des cônes de pin gris était due à l'écureuil roux (de Groot 1986). L'écureuil était le facteur de mortalité le plus fréquent. Une étude effectuée en Écosse (Moller 1986) a montré que l'écureuil roux européen (*Sciurus vulgaris*) avait récolté plus du tiers des cônes du pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) avant qu'ils ne s'ouvrent.

Seulement trois études ont tenté d'évaluer l'importance de la prédation des cônes d'épinette noire dans l'est du Canada (Prévost 1986; West 1986, 1989). Ces auteurs ont démontré une relation inverse entre l'intensité de la prédation et la quantité de cônes produits. West (1989) a observé que la proportion de cônes prélevés par les écureuils pouvait atteindre 96 % les années marquées par une faible production de cônes. Durant les années de

production abondante, la prédation était très faible (West 1989), voire même inexistante (Prévost 1986). Viereck et Johnston (1990) déclaraient également que les écureuils pouvaient consommer une proportion élevée de la réserve de graines de l'épinette noire dans certains secteurs durant les faibles années semencières.

Les différentes études effectuées sur l'épinette noire aussi bien que sur les autres conifères démontrent que l'écureuil roux peut récolter une grande proportion des cônes produits les années de faible production. Les écureuils ont souvent été accusés de nuire à la régénération naturelle des forêts en consommant de grandes quantités de graines. Quel est l'impact de cette récolte importante des cônes sur la régénération des peuplements conifériens? Pour certains (Squillace 1953; Hurly *et al.* 1987), ces pertes de cônes et de graines dues aux écureuils peuvent avoir comme conséquence, dans le cas d'une intense prédation, de retarder le processus naturel de régénération de la forêt. Cette récolte des cônes de conifères peut même être désavantageuse pour l'industrie forestière (Hurly *et al.* 1987). Wagg (1964) mentionnait que cette activité pouvait sérieusement réduire la quantité de graines disponibles pour la régénération particulièrement au cours des faibles années semencières. Déjà en 1969, Finley déclarait que, dans le passé, cela n'avait probablement pas été un problème dans les forêts naturelles mais la demande constante en bois de coupe requerrait maintenant une régénération rapide.

Il est très probable que toutes les graines soient éventuellement consommées certaines années, mais il est plutôt improbable que cela ait lieu les années où les arbres produisent de grandes quantités de graines (Gurnell 1987). Les écureuils à eux seuls ne peuvent consommer toutes les graines disponibles. Les forêts avec des populations d'écureuils se régénèrent avec succès et une abondante quantité de cônes est souvent laissée dans les arbres et ceux-ci peuvent s'ouvrir et laisser échapper leurs graines, même dans les secteurs où les écureuils récoltent les cônes activement (Finley 1969). Hatt (1929) mentionnait que dans les peuplements d'épinette examinés, malgré des populations d'écureuils abondantes, la régénération n'était pas affectée et les semis étaient abondants.

Il reste néanmoins qu'une population élevée d'écureuils peut être capable de récolter pratiquement la production entière de cônes même les bonnes années semencières dans des situations particulières, par exemple lorsqu'une espèce est la seule à porter des cônes alors

que les autres sont en pénurie (Tevis 1953) et lors d'une faible ou d'une moyenne année semencière (C. C. Smith 1968; Finley 1969).

Bien que les écureuils roux ne soient pas une menace à long terme pour la régénération naturelle des forêts, ils peuvent récolter assez de cônes pour retarder une régénération adéquate dans les peuplements brûlés ou coupés (Finley 1969). Néanmoins, une bonne population d'écureuils est un atout inestimable lorsque l'on doit récolter des graines pour le reboisement. En effet, l'habitude de l'écureuil roux d'accumuler des cônes est exploitée depuis longtemps par les forestiers comme source de graines de conifères pour le reboisement. Cette source de graines est facilement accessible et les graines récoltées sont d'une grande viabilité, matures et habituellement sans dommage causé par les insectes (Wagg 1964; Finley 1969; Gurnell 1987; Hurly *et al.* 1987). Cependant, l'importance des écureuils en tant que fournisseurs de graines pour le reboisement doit être évaluée en tenant compte des dommages qu'ils font en coupant des cônes qui autrement disperseraient leurs graines et contribueraient à la régénération du peuplement forestier. Une grande proportion de la quantité de graines produites est normalement consommée par les oiseaux et les mammifères sans empêcher, sous des conditions naturelles, le succès de la régénération de la forêt. Mais, sous l'impact des coupes et de la demande pour une régénération rapide de la forêt, le problème de la perte des graines devient plus aigu (Finley 1969).

Nous savons également que l'écureuil roux peut réduire la production future de cônes de certaines espèces, telles que le pin ponderosa (Squillace 1953; Adams 1955; Shearer et Schmidt 1971; Halvorson 1986) et l'épinette noire (Prévost 1986), en coupant les rameaux qui portent des bourgeons de cônes. En effet, lorsqu'il se nourrit, l'écureuil ne se contente pas de couper les cônes mais il sectionne également les rameaux terminaux. Cette activité résulte non seulement dans la perte immédiate des cônes mais aussi à des pertes pour l'année suivante puisque ces rameaux portent très souvent des bourgeons de cônes qui se seraient développés l'été suivant. La production de cônes pour la prochaine saison est donc réduite. Également, très souvent, les écureuils délaissent les cônes endommagés par les insectes (Finley 1969; Smith 1981; Prévost 1986). Donc, en plus de récolter les cônes sains en grande quantité, ils laissent dans les arbres des cônes de moins bonne qualité qui risquent de contenir des graines endommagées.

CHAPITRE III

RÉGION ÉTUDIÉE

Le site choisi pour cette étude se situe dans la zone boréale, à 55 kilomètres au nord de Chicoutimi, sur le territoire de la ZEC Onatchiway, à 48° 55' de latitude et à 71° 01' de longitude (figure 6). Le peuplement étudié est situé dans la région forestière B.1a (Rowe 1972). Ce secteur fait partie de la région écologique des basses Laurentides de la rivière Métabetchouane dans le domaine de la sapinière à bouleau blanc (Thibault et Hotte 1985). Le peuplement étudié couvre une superficie de 16,6 hectares et est bordé à l'ouest par le lac Onatchiway et au nord-ouest par la rivière des Huit-Chutes. C'est un peuplement équienné d'épinettes noires matures âgées d'une centaine d'années (figure 7). La structure d'âge de ce peuplement a été établie en prélevant une section à la base de 15 épinettes noires au niveau du sol. Ce peuplement origine d'un feu qui a eu lieu aux environs de 1890. Aucune cicatrice de feu n'a été trouvée dans ce site mais la détermination de l'âge de quelques pins gris a permis de déterminer avec plus d'exactitude la date du feu, le pin gris s'installant rapidement après feu (St-Pierre *et al.* 1992). Ce site a été choisi en fonction des deux critères suivants: 1) le peuplement devait être pur et 2) être âgé d'une centaine d'années pour permettre de remonter dans le passé sur au moins 60 ans.

Le climat de ce secteur est un climat subpolaire subhumide continental (Proulx *et al.* 1987). L'altitude est d'environ 310 m. La température moyenne annuelle est de 1 °C (Anonyme 1982). Les précipitations totales atteignent en moyenne 1129,5 mm par année et sont bien réparties au cours de l'année avec un maximum pendant la période estivale (Anonyme 1982). La période de végétation s'étend de la mi-juin à la fin août.

Ce site est caractérisé par une pente très faible et un drainage modéré. Le sol est formé d'un podzol humo-ferrique avec un dépôt de type fluvio-glaciaire. On retrouve un horizon induré dans l'horizon B. La flore de cette région fait partie de l'immense contrée du Bouclier précambrien et est conditionnée par la nature acide des roches affleurantes et le climat relativement froid. Il en résulte une flore plutôt pauvre quant au nombre d'espèces mais riche en plantes lacustres et en oxylo-xérophytes: Composées, Ericacées, Graminées, Cypéracées, Gymnospermes (Victorin 1964). La végétation arborescente de ce site est composée à 95 % d'épinette noire et d'un peu de pin gris. La densité totale d'épinette noire s'élève à 2930,8 tiges/ha pour une surface terrière moyenne de 28,9m² (tableau 1). La densité de tiges marchandes est, quant à elle, de 1552 tiges/ha.

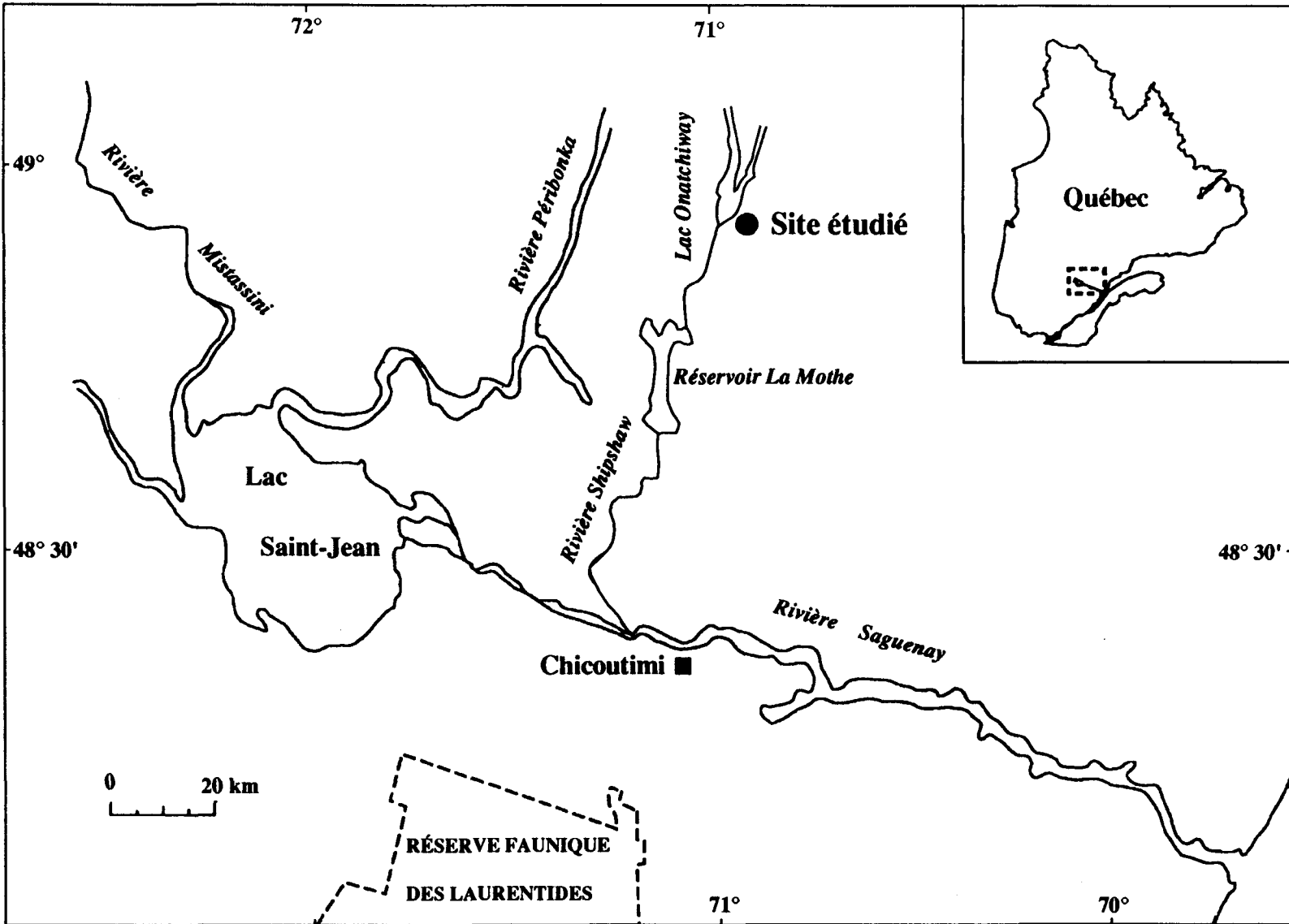


Figure 6. Localisation de la région étudiée

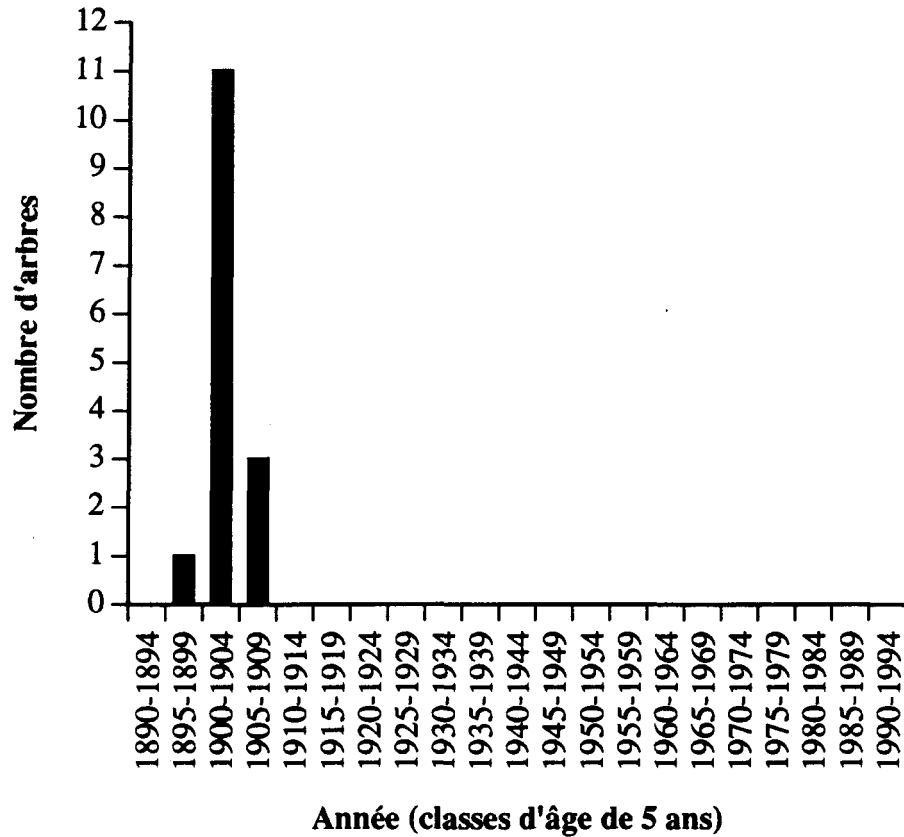


Figure 7. Structure d'âge du peuplement d'épinette noire, ZEC Onatchiway, Saguenay (n= 15 épinettes noires)

Tableau 1. Abondance et distribution de tailles de tous les arbres du peuplement et particulièrement pour l'épinette noire et le pin gris (n=9 parcelles)

Espèces	Classes (DHP)	DHP(cm)	Nombre de tiges	Nombre de tiges/ha	Surface terrière (mètre ² /ha)
Peuplement	[1-5[3,5	2	457,3	0,4
	[5-10[7,5	18,5	921,3	4,1
	[10-15[12,5	65,5	1174,2	14,4
	[15-20[17,5	52	475,6	11,4
	[20-25[22,5	8,5	47	1,9
	[25-30[27,5	2	74	0,4
	[30-35[30,5	1	2,6	0,2
Total		Moyenne (s) 11 (5,3)	149,5	3152	32,8
Épinette noire	[1-5[3,5	2	457,5	0,4
	[5-10[7,5	18,5	921,3	4,1
	[10-15[12,5	63,5	1138,4	14
	[15-20[17,5	42,5	388,7	9,4
	[20-25[22,5	4,5	24,9	1
	Total		Moyenne (s) 10,3 (4,4)	131	2930,8 95 %
Pin gris	[10-15[12,5	2	35,8	0,4
	[15-20[17,5	10	91,5	2,2
	[20-25[22,5	3	16,6	0,7
	[25-30[27,5	2	7,4	0,4
Total		Moyenne (s) 17,3 (4,0)	17	151,3 5 %	3,7

L'évaluation de la densité et de la surface terrière s'est faite à partir de neuf parcelles choisies de façon systématique dans le peuplement. L'appartenance de chaque arbre à la parcelle était déterminée à l'aide d'un prisme de facteur deux (Husch *et al.* 1982). La flore muscinale, herbacée et arbustive est, quant à elle, composée surtout de *Pleurozium schreberi* (BSG.) Mitt., *Sphagnum* sp., *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not., *Picea mariana*, *Vaccinium angustifolium* Ait., *Kalmia angustifolia* L., *Cornus canadensis* L., des marcottes de *Picea mariana* et *Kalmia angustifolia* L. La végétation arbustive, herbacée et muscinale a été inventoriée dans 21 parcelles de 4 m² distribuées de façon systématique dans le peuplement. Le pourcentage de recouvrement de chaque espèce était noté. Un chablis important couvre une superficie de 150 m de longueur par 50 m de largeur à l'extrémité est du peuplement.

CHAPITRE IV

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Dans l'ensemble, l'étude peut être divisée en trois grandes étapes: 1- l'évaluation de la population d'écureuils roux dans le peuplement choisi; 2- l'évaluation de la prédation récente des cônes et, 3- l'évaluation de la prédation passée.

4.1 Évaluation de la population d'écureuils roux

Les populations d'écureuils roux et du grand polatouche ont été évaluées dans le peuplement d'épinette noire du 20 au 31 mai 1992, soit avant la période de mise bas des femelles. L'accent a surtout été mis sur la capture de l'écureuil roux. Dans le cas de l'écureuil volant, nous étions seulement intéressés à savoir si cette espèce était présente dans le peuplement. L'estimation de la population s'est faite par une méthode de capture-marquage-recapture à l'aide d'une grille de piégeage de 9 hectares comportant 49 pièges Tomahawk (40x13x14 cm, Tomahawk Live Trap Co., Tomahawk, Wisconsin, É.-U.) espacés de 50 m (figure 8). Les pièges étaient vérifiés deux fois par jour, soit à 9 heures et à 17 heures. Ces deux périodes correspondent aux pics d'activité journaliers de l'écureuil roux (Ferron 1976). Les pièges étaient appâtés avec du beurre d'arachide ainsi que des morceaux de pomme pour éviter la mortalité due à la déshydratation (J. Ferron, communication personnelle). Les écureuils capturés étaient pesés au moyen d'une balance Pesola (500 g) graduée à des intervalles de 2 g, sexés et étiquetés à l'aide de bagues métalliques numérotées (style Monel No. 1, National Band & Tag Co., Newport, Kentucky, É.-U.) fixées à chaque oreille de l'animal. Les écureuils dont la masse corporelle était supérieure à 150 g étaient considérés comme des adultes et ceux dont la masse était inférieure à 150 g comme des juvéniles (Dolbeer 1973; Sullivan et Sullivan 1982; Sullivan et Moses 1986). Le point de capture était également noté. Le sexe était facilement déterminé par l'examen visuel de la région génitale. Les écureuils n'ont pas semblé affectés par la présence des bagues métalliques et étaient relâchés rapidement pour éviter les chocs dus à la capture.

La méthode de Schumacher-Eschmeyer, qui s'applique dans le cas des populations fermées, c'est-à-dire où la mortalité, l'émigration et le recrutement (naissance et immigration) sont nuls, a été utilisée pour estimer la population d'écureuils roux parce que le dénombrement a été fait sur une courte période et qu'à ce moment de l'année les jeunes ne sont pas encore actifs.

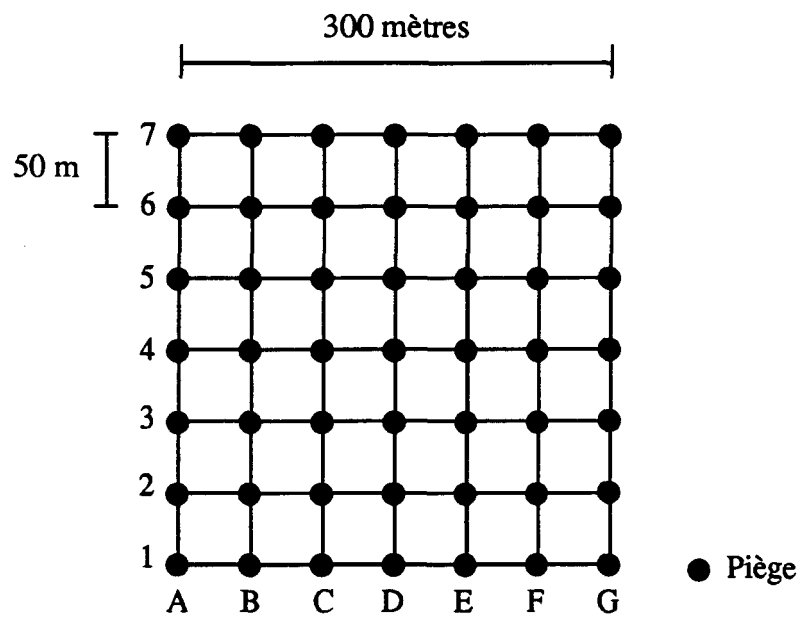


Figure 8. Schéma de la grille de piégeage de 9 hectares

Formule de Schumacher et Eschmeyer (Barbault 1981):

$$N = \frac{\sum C_t * M_t^2}{\sum M_t * R_t}$$

N: Nombre estimé d'écureuils dans la population

M_t: Nombre d'individus marqués avant l'occasion «t»

C_t: Nombre d'individus dans l'échantillon «t»

R_t: Nombre d'individus marqués présents dans l'échantillon «t»

L'écart type relatif à l'estimation de N est obtenu indirectement à partir du calcul de l'écart type (σ) de 1/N.

$$\text{Variance (S}^2\text{)} = \frac{\sum (R_t^2 / C_t) - (\sum R_t * M_t)^2 / \sum (C_t * M_t^2)}{n-1}$$

$$\sigma = \sqrt{S^2}$$

où «n» est le nombre d'opérations de recapture.

Les limites de l'intervalle de confiance de l'estimation de N sont données par l'inverse des valeurs trouvées comme limites de 1/N, lesquelles sont obtenues par le produit de σ et de la valeur de «t» établie pour n-1 degrés de liberté et à un seuil de signification de 5 %.

$$1/N \pm t * \sigma / \sqrt{\sum M_t^2 * C_t}$$

Il est à noter que, dans les résultats, l'écart type sera représenté par le symbole «s» et non « σ » puisque, dans le cas des échantillons, l'écart type est symbolisé par la lettre «s» (Scherrer 1984).

4.1.1 Susceptibilité à la capture

Les techniques de marquage et de recapture produisent des résultats plus exacts lorsqu'une fraction élevée de la population est capturée (Krebs et Boonstra 1984). Trois indices relevés dans la littérature permettent de mesurer la susceptibilité à la capture: l'indice de Jolly, l'indice minimum et l'indice maximum. Dans cette étude nous avons utilisé l'indice minimum ainsi que l'indice maximum. L'indice minimum est très similaire à l'indice de Jolly et parce qu'il est habituellement plus faible que l'indice de Jolly, qui entraîne une surestimation, il est souvent plus près de la véritable susceptibilité à la capture. Dans les cas où la taille de la population est petite, l'indice minimum est recommandé (Krebs et Boonstra 1984). L'indice maximum est connu pour être la limite supérieure de la susceptibilité à la capture. Il est biaisé parce qu'il inclut les individus capturés une seule fois et jamais recapturés par la suite (Krebs et Boonstra 1984).

Calcul de l'indice minimum (Krebs et Boonstra 1984):

$$\left(\frac{\sum_{i=1}^N \left(\frac{\text{Nombre actuel de captures pour un individu} - 2}{\text{Nombre de captures possibles pour cet individu} - 2} \right)}{N} \right) 100$$

où N est égal au nombre d'individus capturés plus de deux fois.

Calcul de l'indice maximum (Krebs et Boonstra 1984):

$$\sum_{i=1}^n \left(\frac{\text{Nombre d'individus capturés dans l'échantillon } i}{\text{Nombre d'individus connus vivants dans l'échantillon } i} \right) 100$$

où «n» est égal au nombre d'individus différents capturés.

Dans le calcul de l'indice minimum, la première et la dernière période de capture sont exclues ainsi que les individus capturés une seule fois et ceux capturés seulement 2 fois de suite.

4.2 Évaluation de la prédation récente des cônes

Pour évaluer l'importance de la prédation récente des cônes, nous avons procédé en deux parties:

1) nous avons tout d'abord évalué la proportion de cônes prélevés par les écureuils durant l'été 1992 et,

2) nous avons ensuite déterminé l'année de mortalité des branches coupées récemment sur les cimes en massue de l'épinette noire.

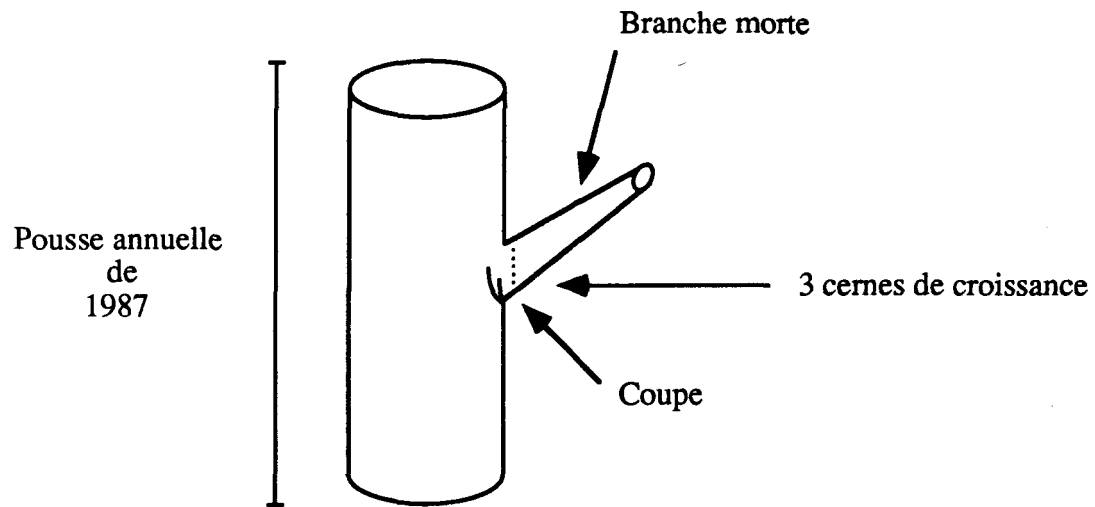
4.2.1 Dénombrement des cônes

Pour réaliser le dénombrement des cônes, 14 arbres ont été choisis de façon systématique à l'intérieur d'un secteur de trois hectares, à 50 mètres de la route, au centre de la grille de neuf hectares préalablement déterminée. Les arbres ont été choisis au centre de la grille de façon à diminuer l'effet de la prédation effectuée en bordure par des écureuils provenant de l'extérieur du peuplement choisi. Le choix des arbres s'est fait à partir des points déjà déterminés à chaque 50 mètres à l'intérieur de la grille de 9 hectares. Nous avons choisi l'arbre le plus près de ce point dont la cime pouvait être atteinte avec une échelle. L'accès à la cime se faisait à l'aide d'une échelle de 13,4 m (44 pieds). La hauteur limitée de cette échelle nous donnait accès à des arbres d'une hauteur maximale de 12,5 m. Les arbres utilisés étaient relativement semblables au niveau de la hauteur, 11,8 m ($s=0,67$), et du DHP, 13,66 cm ($s=1,7$). Les cônes portés par chaque arbre ont été comptés une première fois du 3 au 12 juillet puis du 26 au 30 octobre 1992. Les cônes manquants après le second décompte étaient considérés comme ayant été récoltés par les écureuils. Les anciens cônes et les cônes de l'année étaient comptés séparément. Pour éviter de recompter les mêmes cônes, ceux-ci étaient enduits d'un colorant alimentaire vert après avoir été comptés.

4.2.2 Détermination de l'année de mortalité des branches coupées récemment

Pour dater la prédation récente, nous avons coupé au hasard, le 12 novembre 1992, 12 arbres qui présentaient une cime en massue évidente et ce, à l'intérieur de la grille de 9 hectares. Les épinettes avaient une hauteur moyenne de 13,3 m ($s= 1,1$). Plusieurs mesures ont été prises sur ces cimes telles que la longueur de l'espace dénudé, le nombre de branches coupées et la longueur et le diamètre de ces branches. La longueur de la zone dénudée était déterminée de façon à couvrir le plus possible la zone dénuée de branches. On mesurait seulement la longueur des branches coupées à l'intérieur de la zone dénudée. Les branches étaient séparées en trois types: les branches vivantes qui ne présentaient aucune trace de prédation, les branches visiblement coupées mais encore vivantes (présence d'aiguilles et de rameaux secondaires) et les branches mortes (sans aiguille et très souvent recouvertes de résine). Chaque type de branche était identifié par une couleur différente à la base de la branche. Dans un premier temps, la section dénudée de la cime était coupée en petites sections d'un an en se fiant aux cicatrices laissées par les écailles du bourgeon terminal. La base de chaque section était sablée pour en déterminer l'âge en comptant les anneaux de croissance.

Pour éviter les erreurs dans la datation, nous avons tout d'abord vérifié, à l'aide des branches vivantes, si les branches avaient bien une année de moins que la tige sur laquelle elles étaient portées comme c'est le cas chez les feuillus (Little 1970; Camefort 1977). C'est effectivement ce que nous avons trouvé. L'âge des branches coupées mais encore vivantes a ensuite été déterminé ainsi que la date de mortalité des branches mortes. Cette dernière date était déterminée de la façon suivante. La branche était coupée près de la tige à l'aide d'un scalpel et le nombre de cernes de croissance était compté sous un binoculaire à grossissement élevé. L'application de craie sur la branche rendait les cernes plus visibles et faciles à compter. L'exemple de la figure 9 démontre la façon dont se faisait la datation. La section de la cime représente la pousse annuelle de 1987. La branche a été mise en place un an plus tard (selon l'évidence que les branches ont un an de moins que la tige) soit en 1988. Dans ce cas-ci, la branche a trois cernes de croissance, celui de 1988, 1989 et 1990. Donc cette branche est morte à la fin de 1990.



Mise en place de la branche: 1988

Mort de la branche: 1990

Figure 9. Exemple de datation de l'année de mortalité d'une branche

4.3 Évaluation de la prédation passée des cônes: mise au point d'une méthode originale

Un pré-échantillonnage a été fait pour mettre au point la méthode avant l'échantillonnage définitif. Les mêmes 12 arbres utilisés précédemment pour dater la prédation récente ont servi pour cette étape. Les arbres ont été coupés en section d'un mètre à partir du cinquième mètre en laissant la cime en massue intacte. Le but premier était de retrouver d'anciennes zones dénudées (figure 10a). Cette méthode repose sur le fait que le rameau coupé près du tronc meurt et est ensuite englobé dans le tronc lors de la croissance radiale ultérieure de l'arbre. Il était donc logique de penser pouvoir retrouver ces branches incluses.

Avant de procéder à la coupe des sections du tronc, nous avons vérifié si des endroits dépourvus de branches à la surface de l'arbre pouvaient s'avérer des indices de la présence d'une ancienne zone dénudée. Lorsqu'un tel espace était trouvé, ses limites étaient indiquées par des marques de crayon sur le tronc.

Nous avons obtenu un total de 90 sections d'un mètre (figure 10b). Chaque section a été coupée longitudinalement en planche d'un centimètre selon un patron de sciage en spirale dans le sens horaire à l'aide d'une scie à ruban (figure 10c). De cette façon, il était possible de suivre l'évolution de chaque branche de la moelle jusqu'à l'écorce et ce, dans toutes les directions. Chaque planche était numérotée (hauteur et numéro de la planche ex.: 8 m #4) et on attribuait à chaque côté de la section de tige une direction cardinale associée à une couleur particulière (figure 10c). Le dessus de la section, c'est-à-dire les chiffres impairs (1,5...), représentait le nord, les chiffres pairs (2,6...), l'est, le dessous (3,7,11...), le sud et la dernière partie, l'ouest (4,8...).

Les sections du tronc ont ensuite été examinées attentivement pour retrouver les branches incluses. Lorsque plusieurs branches s'interrompaient au même endroit et sur une courte distance, nous étions en présence d'une ancienne zone dénudée indicatrice de la prédation (figure 10d). La figure 11 présente un exemple de branches qui ne se rendent pas à l'écorce et la figure 12, un exemple de l'apparence réelle d'une ancienne zone de prédation. Pour être retenu comme une ancienne zone de prédation, le secteur devait présenter 15 branches et plus. Ce nombre a été déterminé à partir du nombre de branches mortes

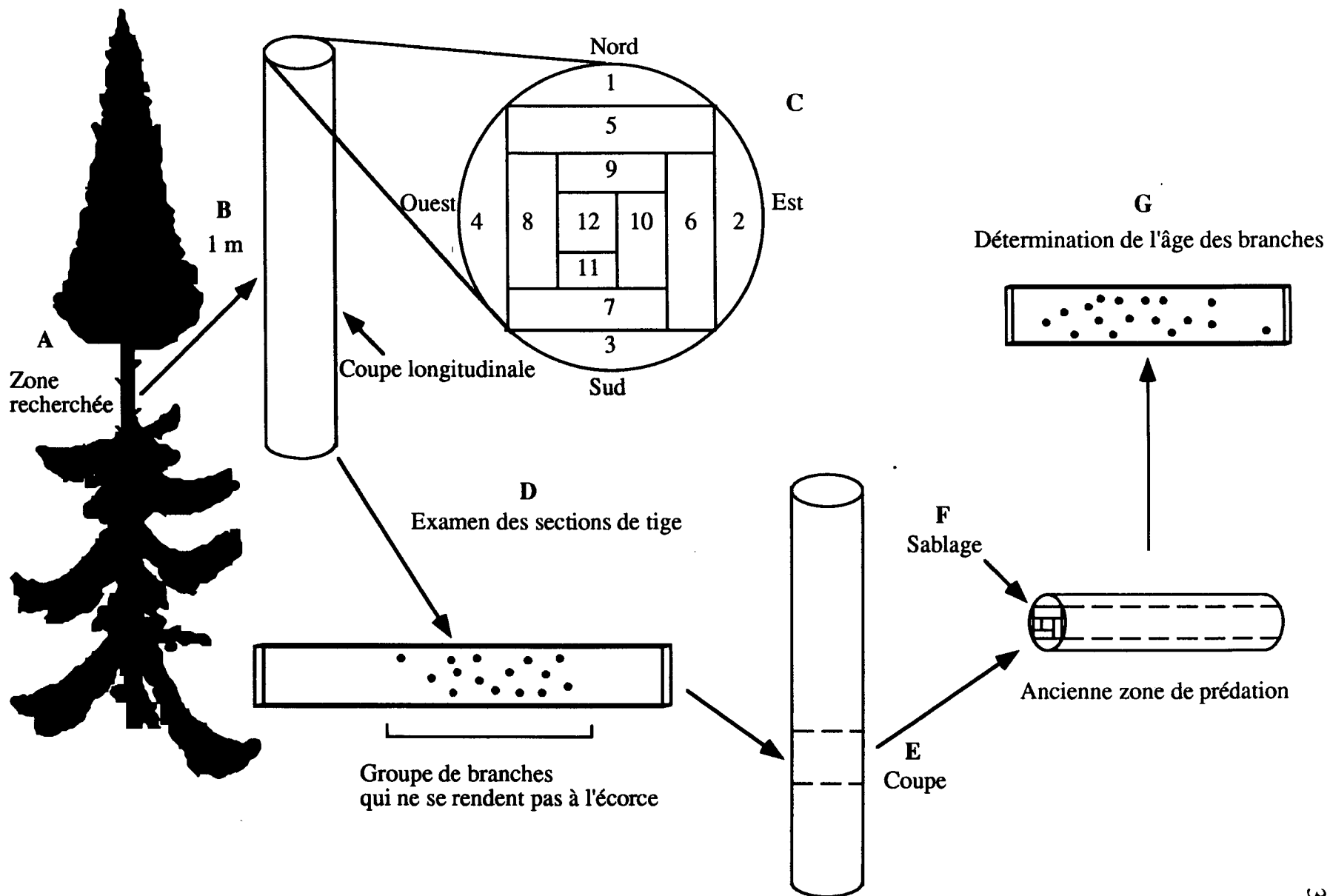


Figure 10. Schéma explicatif de la méthode d'évaluation de la prédation passée



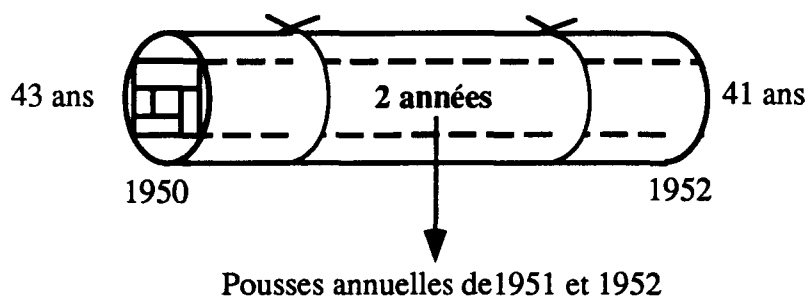
Figure 11. Exemple de branches qui ne se rendent pas à l'écorce. Un miroir est disposé à l'arrière. On peut voir, dans le reflet, que les deux branches ne réapparaissent pas 1 cm plus loin de l'autre côté de la planche.



Figure 12. Exemple d'une ancienne zone de prédation (à 11 mètres). Les branches incluses sont entourées d'un trait de couleur. Chaque couleur est associée à une direction cardinale correspondant à un côté de la tige.

observées sur les cimes en massue. Les variables suivantes étaient notées: la direction, c'est-à-dire si cette zone occupait le tour de l'arbre (N-E-S-O), ou seulement la moitié ou le trois quart, la longueur de la zone, le nombre de branches et la hauteur de la zone. Une fois la zone localisée, la section du tronc était entourée d'un fil métallique pour maintenir toutes les planches ensemble. Cette zone était ensuite isolée en coupant le tronc de chaque côté (figure 10e) et chaque extrémité était sablée pour en déterminer l'âge en comptant le nombre d'anneaux de croissance (figure 10f). De cette façon, on obtenait l'année ou les quelques années de croissance comprises dans cette section. Ensuite, lorsque cela était possible, l'âge des branches était déterminé dans cette zone ainsi que leur année de mortalité (figure 10g). Parfois, les branches étaient tellement abîmées ou remplies de résine qu'il était impossible de distinguer les cernes de croissance. Dans certains cas, l'ajout d'éthanol 90 % sur les branches dissolvait suffisamment la résine pour permettre de distinguer les anneaux de croissance.

L'exemple de la figure 13 démontre le raisonnement suivi pour déterminer l'année de mortalité d'une branche localisée dans une ancienne zone de prédation. Dans cet exemple, après le sablage de chaque extrémité de la section, nous avons d'un côté 43 cernes et de l'autre 41. Cette petite section représente donc la pousse annuelle de deux années de croissance. Ces deux années sont déterminées de la façon suivante. On soustrait à l'année de coupe, soit 1992, le nombre de cernes comptés et on ajoute une année. On obtient ainsi les années 1950 et 1952. Cette section représente donc les pousses annuelles de 1951 et 1952 puisque le cerne de 1950 est présent. Supposons ensuite qu'une branche de trois ans ait été trouvée dans cette section. Il y a deux possibilités: cette branche a été mise en place soit en 1952 (selon l'évidence que les branches ont un an de moins que la tige) ou bien en 1953. Il n'était pas possible de déterminer avec exactitude l'année de mise en place de la branche sauf dans les cas où la section de tige ne représentait qu'une seule année de croissance. Dans cet exemple, il y a deux années de mortalité possibles: 1954 ou 1955. Dans des cas comme celui-ci nous avons toujours choisi arbitrairement la première année, soit 1954. Lorsque trois ou cinq années de mortalité étaient possibles, celle du centre était choisie. Nous n'avons pas rencontré de cas où quatre années étaient possibles.



-Mise en place de la branche de 3 ans: 1952 ou 1953

-Années de mortalité possibles: 1954 ou 1955

Figure 13. Exemple de datation de l'année de mortalité d'une branche localisée dans une ancienne zone de prédation

4.4 Traitements statistiques utilisés

4.4.1 Rapport des sexes et masse corporelle des écureuils

Le rapport des sexes obtenu chez l'écureuil roux a été comparé au rapport théorique (1:1) à l'aide d'un test Chi carré au seuil de signification de 5 %. Les masses corporelles moyennes des mâles et des femelles ont été comparées à l'aide d'un test «t» de Student au même seuil de signification.

4.4.2 Évaluation de la prédation récente et de la prédation passée des cônes

Les résultats concernant la prédation récente et passée sont présentés sous formes graphiques montrant le nombre de branches mortes cumulé en fonction du temps (année). Dans le cas des données concernant la prédation récente et le dénombrement des cônes, les conditions de normalité n'étant manifestement pas respectées et les échantillons étant de petites tailles, l'utilisation des tests non paramétriques a été rendue nécessaire. Ces tests s'avèrent les tests d'hypothèse par excellence des petits échantillons aux distributions douteuses (Scherrer 1984).

En ce qui à trait au dénombrement des cônes, les quantités de cônes prélevés parmi les cônes de l'année et les anciens cônes ont été comparées à l'aide d'un test de Wilcoxon pour échantillons appariés. Ce test non paramétrique est analogue au test de «t» pour échantillons appariés (Zar 1984). Dans le cas de la mortalité récente des branches, les 12 années (1981 à 1992) ont été comparées entre elles quant au nombre de branches coupées. Comme les conditions de normalité n'étaient pas respectées et que la comparaison portait sur plus de deux échantillons, nous avons appliqué un test non paramétrique de Kruskal-Wallis (Scherrer 1984). Ce test permet de déterminer si les sommes des rangs des échantillons se révèlent trop disparates pour que l'hypothèse nulle d'unicité de la population d'origine des échantillons soit retenue. Ce test permet de déterminer si le groupe d'échantillons constitue un groupe homogène ou hétérogène. Si l'hétérogénéité est retenue, il faut appliquer un test non paramétrique de comparaisons multiples. Ce test permet de savoir quels échantillons sont responsables de cette hétérogénéité et plus précisément quels groupes d'échantillons se révèlent significativement différents des autres et causent l'hétérogénéité.

CHAPITRE V

RÉSULTATS

5.1 Évaluation de la population d'écureuils roux

5.1.1 Taille de la population et densité

Un total de 29 écureuils roux adultes (masse corporelle supérieure à 150 g) ont été capturés à 111 reprises réparties sur 22 périodes de capture pour une moyenne de 3,8 captures par individu. La taille de la population estimée était de 26,5 ($s=0,4$) individus pour un intervalle de confiance compris entre 23,7 et 29,9 individus. La densité estimée était de 2,9 écureuils/ha pour un intervalle de confiance compris entre 2,6 et 3,3 écureuils/ha avec une marge d'erreur de 12 %. La proportion d'écureuils présents dans le secteur étudié qui ont été capturés durant la session de capture serait égale à 25,7 % selon l'indice minimum de susceptibilité à la capture. L'indice maximum nous donne la limite supérieure de la susceptibilité à la capture, soit 40,2 %. Ces résultats permettent de corriger la population et la densité calculées. On obtient donc un intervalle de confiance corrigé pour la population de 65,9 à 103,1 individus et pour la densité de 7,3 à 11,5 écureuils/ha. En ce qui concerne le grand polatouche, un seul individu, une femelle, a été capturé. Ceci nous indique que cette espèce était effectivement présente dans le site étudié mais vraisemblablement peu abondante. En effet, puisque les pièges étaient ouverts toutes les nuits, les captures auraient dû être plus nombreuses.

5.1.2 Rapport des sexes

Un total de 20 mâles et 9 femelles écureuils roux ont été capturés pour un rapport de (2:0,9). Ce rapport des sexes observé est significativement différent du rapport théorique (1:1), ($X^2= 4,17$, $p= 0,041$, à un seuil de signification de 5 %). Nous avons capturé significativement plus de mâles.

5.1.3 Masse corporelle

Nous avons comparé la masse corporelle entre mâle et femelle (tableau 2) et constaté qu'il n'y avait pas de différence significative entre les masses moyennes des mâles et des femelles ($t = 0,22$, $p= 0,83$, à un seuil de signification de 5 %). La moitié des mâles se sont échappés avant d'avoir pu être pesés.

Tableau 2. Masse corporelle des écureuils roux capturés dans le peuplement d'épinette noire de la ZEC Onatchiway

	Nombre d'individus	Masse moyenne (g)	Écart type
Mâles	10	189,5	17,5
Femelles	9	187,2	26,9

5.2 Description de la cime de l'épinette noire

Les 12 cimes étudiées avaient des formes variables mais conservaient toujours le même patron de base soit une portion de tige plus ou moins longue dénuée de branches immédiatement suivie d'une zone très branchue où se retrouvaient la grande majorité des cônes (figure 14). Parfois, la tige n'était dénudée que d'un seul côté, ce qui rendait la trouée moins apparente. Lorsqu'un arbre présentait deux de ces espaces sans branche, la cime prenait un aspect étagé. Très souvent, lorsqu'un arbre avait deux cimes, les deux cimes présentaient des traces de prédation (figure 15). Ce n'était pas tous les arbres qui présentaient une cime en massue. Dans le site étudié, les arbres avaient souvent cette apparence, mais la proportion d'épinettes présentant une cime en massue n'a pas été évaluée.

Certaines cimes présentaient une deuxième zone de prédation d'apparence plus ancienne sous la zone élaguée plus récente. Mais dans ces cas-là, il était plus difficile de déterminer avec certitude l'origine de cette trouée. La cime #9 (figure 16) constituait un exemple intéressant de cette situation. Sous la zone dénudée principale, une trouée était évidente dans la ramification. Dans cette zone, les branches se cassaient facilement. Il était plus difficile, puisqu'elles étaient mortes depuis plus longtemps, de savoir si ces branches avaient été coupées ou si elles étaient mortes naturellement. Pour certaines branches, on voyait encore qu'elles avaient été coupées (présence de résine) mais d'autres étaient séchées, noirâtres et recouvertes de lichen. Cette zone semblait être le résultat d'une ancienne prédation. Le nombre de branches coupées, l'allure des branches (branches courtes, présence de résine) et la trouée évidente dans la ramification le laissaient croire.



Figure 14. Apparence générale de la cime en massue



Figure 15. Épinette noire dont les deux cimes présentent des traces de prédation



Figure 16. Cime # 9 présentant une zone de prédation plus ancienne indiquée par la flèche

5.2.1 Types de branches

On retrouvait deux types de branches dans les zones dénudées: 1) les branches mortes et 2) les branches qui avaient été visiblement coupées mais qui étaient encore vivantes.

1- Les branches mortes (figure 17) étaient habituellement très courtes (≤ 1 cm) et sectionnées très près du tronc. Parfois, elles pouvaient avoir quelques centimètres. Elles n'avaient plus d'aiguilles et ne présentaient aucun rameau secondaire. L'extrémité des branches coupées était recouverte d'un capuchon de résine blanchâtre. Dans les secteurs où plusieurs branches étaient coupées, le tronc était souvent recouvert de résine également. Il n'était pas rare que toutes les branches d'un même verticille aient été coupées.

2- Les branches coupées mais toujours vivantes avaient encore des aiguilles et parfois il y avait déjà plusieurs petits rameaux qui se développaient autour de l'extrémité de la branche (figure 18). Très souvent, sous la limite de la zone dénudée elle-même, il y avait des branches qui avaient été visiblement coupées (présence d'un capuchon de résine). Mais comme ces branches avaient été coupées loin du tronc, des rameaux secondaires avaient pris la relève de sorte qu'il n'y avait pas de trouée visible.

En dissolvant le capuchon de résine qui recouvrait l'extrémité des branches coupées, nous avons observé que ces branches étaient coupées en biseau (figure 19). La presque totalité des branches coupées présentaient cette caractéristique. La coupe était nette et sans éclisse. Sur certaines branches, visiblement coupées durant l'été 1992 et avant que la résine n'ait envahi la blessure, on pouvait voir clairement les marques de dents parallèles caractéristiques d'un rameau coupé par un écureuil.

Les zones dénudées avaient une longueur moyenne de 51,1 cm (tableau 3). Le nombre moyen de branches coupées par zone (branches mortes et branches coupées mais vivantes) était de 45,1 et ces branches mesuraient en moyenne 3,26 cm et avaient un diamètre moyen avec écorce de 4,7 mm (tableau 3). Si on considère seulement les branches mortes, on retrouvait en moyenne 21,9 branches par cime en massue. Le tronc avait un diamètre moyen au centre de la zone dénudée de 2,5 cm ($s= 0,3$). Dans le cas du diamètre des branches coupées, le nombre de branches (544) est inférieure au nombre total de branches coupées (586) parce que le diamètre des 42 branches illisibles n'a pas été mesuré.



Figure 17. Exemple de branches mortes avec des capuchons de résine évidents (flèche)



Figure 18. Branche visiblement coupée mais toujours vivante

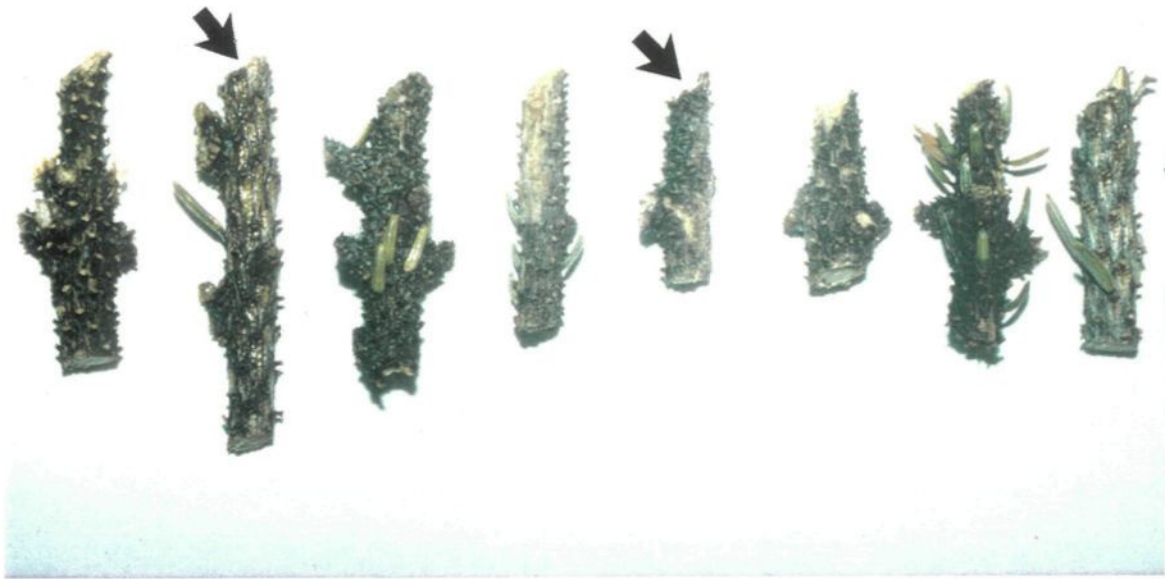


Figure 19. Exemple de branches dont les extrémités sont coupées en biseau (flèches)

Tableau 3. Principales variables descriptives de la cime en massue de l'épinette noire

	n	Moyenne	Erreur type
Longueur (cm)			
-zone dénudée	13	51,1	4,2
-branches coupées*	586	3,26	0,13
Diamètre (mm) des branches coupées	544	4,7	0,08
Nombre de branches coupées par zone*	586	45,1	0,5
Nombre de branches mortes par zone	284	21,9	0,6

* Le nombre de branches coupées comprend les branches mortes et les branches coupées mais toujours vivantes

5.3 Évaluation de la prédation récente des cônes

5.3.1 Récolte des cônes par l'écureuil roux durant l'été 1992

Le nombre total de cônes portés par les épinettes en juillet variait beaucoup d'un arbre à l'autre (tableau 4), de 37 pour l'épinette #2 à 783 pour l'épinette #8, pour une moyenne de 283,6 cônes ($s=235$) par arbre. Les épinettes avaient, en moyenne, plus de cônes de l'année (174,8, erreur type= 2,7) que d'anciens cônes (108,8, erreur type= 3). Les épinettes #1 et 5 présentaient une cime en massue.

La proportion de cônes prélevés par les écureuils durant l'été 1992 variait de 0 % à près de 46,7 % par arbre (figure 20). L'arbre #11 n'a subi aucune perte. Il y avait en moyenne 28,1 cônes (erreur type= 1,4) prélevés par arbre. À la fin octobre 1992, les 14 épinettes noires avaient subi une perte de 9,9 % (tableau 4), ce qui représente 393 cônes. En considérant le nombre moyen de graines par cône, soit 47, obtenu par Mercier *et al.* (1994), les 393 cônes équivalent à une perte de 18 471 graines. Les cônes de l'année ont subi une perte plus importante (9,2 %) que les anciens cônes (8,6 %) (tableau 4). La prédation n'est

pas significativement plus élevée parmi les cônes de 1992 que parmi les anciens cônes (test de Wilcoxon pour échantillons appariés, $p=0,70$, à un seuil de signification de 5 %). L'écureuil ne semblait pas montrer une préférence pour les cônes de l'année.

Tableau 4. Inventaire des cônes portés par les 14 épinettes noires en juillet et en octobre 1992 ainsi que la proportion de cônes prélevés par l'écureuil roux pour chaque arbre

Numéro de l'arbre	Cônes								
	de l'année			Anciens			Total		
	Juillet	Octobre	% de cônes prélevés	Juillet	Octobre	% de cônes prélevés	Juillet	Octobre	% de cônes prélevés
1	95	78	17,9	35	35	0	130	113	13,1
2	10	2	80	27	27	0	37	29	21,6
3	302	295	2,3	242	194	19,8	544	489	10,1
4	53	38	28,3	0	0	0	53	38	28,0
5	92	80	13,0	53	32	39,6	145	112	22,8
6	77	77	0	9	8	11,1	86	85	1,2
7	97	32	67,0	55	49	10,9	152	81	46,7
8	501	468	6,6	282	282	0	783	750	4,2
9	142	139	2,1	28	28	0	170	167	1,8
10	213	200	6,1	54	52	3,7	267	252	5,6
11	267	267	0	200	200	0	467	467	0
12	202	197	2,5	6	6	0	208	203	2,4
13	92	88	4,3	186	127	31,7	278	215	22,7
14	304	304	0	347	273	21,3	651	577	11,4
Total	2447	2265	9,2 (182)*	1524	1313	8,6 (211)*	3971	3578	9,9 (393)*

*Les nombres entre parenthèses indiquent le nombre de cônes prélevés

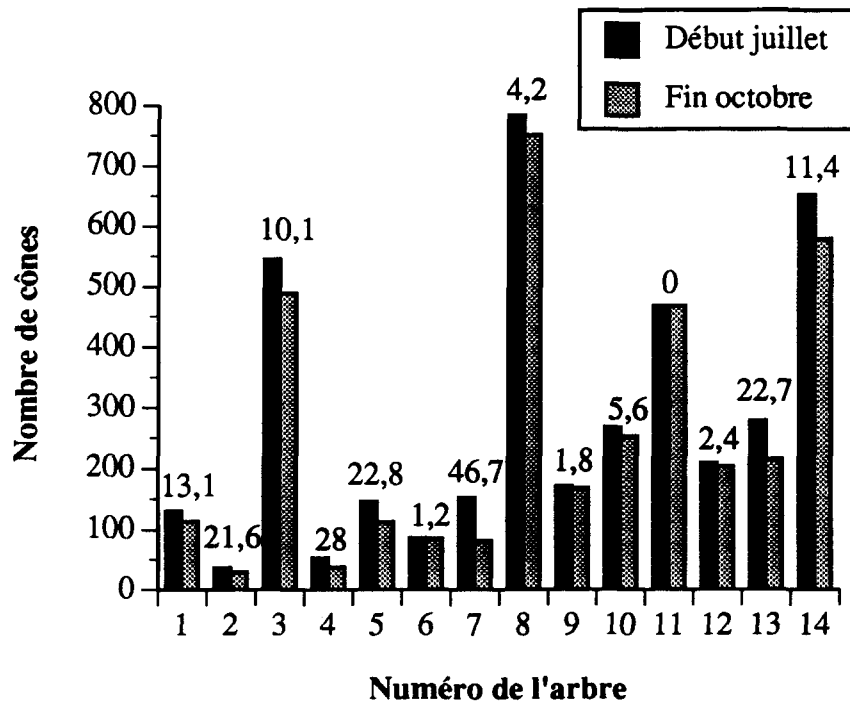


Figure 20. Nombre total de cônes portés pour chaque épinette noire au début juillet et à la fin octobre 1992 ainsi que la proportion de cônes récoltés par l'écureuil roux durant l'été pour chaque arbre (chiffre au-dessus des colonnes) (n=14 arbres)

La figure 21 montre que la moitié des épinettes n'ont subi aucune perte parmi leurs anciens cônes. Les écureuils ont prélevé en moyenne 15,1 anciens cônes (erreur type= 1,8) par arbre. En ce qui a trait aux cônes de l'année, la prédation variait de 0 à 80 % (figure 22). Trois épinettes n'ont subi aucune perte et les écureuils ont prélevé en moyenne 13 cônes de l'année (erreur type= 1,3) par arbre.

À la question à savoir si la quantité de cônes prélevés était influencée par la quantité de cônes initialement présente en juillet, nous avons constaté que la corrélation était très faible entre le nombre de cônes prélevés et le nombre de cônes en juillet ($r^2= 0,175$). Si on sépare les arbres en deux classes, les arbres ayant 250 cônes et plus en juillet et ceux en ayant 250 et moins, et qu'on compare ces deux classes du point de vue du nombre de cônes prélevés, on observe que la quantité de cônes prélevés semble plus élevée pour la première classe (40 cônes en moyenne) que pour la deuxième classe (19,1 cônes en moyenne). Mais cette différence n'était pas significative à un seuil de signification de 5 % (test de Wilcoxon-Mann-Whitney, $p=0,245$).

5.3.2 Mortalité récente des branches

Un total de 1163 branches ont fait l'objet d'une datation dans les 13 zones dénudées. Les branches vivantes représentaient 49,6 % des branches, les branches mortes, 26 %, et les branches coupées mais encore vivantes, 24,4 %.

La vérification de l'âge des branches vivantes et la comparaison de cet âge avec celui de la tige a permis de mettre en évidence le fait que les branches ont bien une année de moins que la tige sur laquelle elles sont portées. La totalité des branches vivantes observées, soit 577 branches, avaient une année de moins que la tige sur laquelle elles étaient portées.

La figure 23 présente la distribution de fréquence de la mortalité récente des branches de 1981 à 1992. On observe que 1990 se démarque nettement. En effet, 39 % des branches sont mortes en 1990. Ces douze années sont différentes les unes des autres et la probabilité est très faible que cela soit dû aux fluctuations de l'échantillonnage (test de Kruskal-Wallis, $p=0,0001$). Le test non paramétrique de comparaisons multiples révèle que l'année 1990 est significativement différente de toutes les autres. Il y a significativement une plus grande proportion de branches qui sont mortes cette année là.

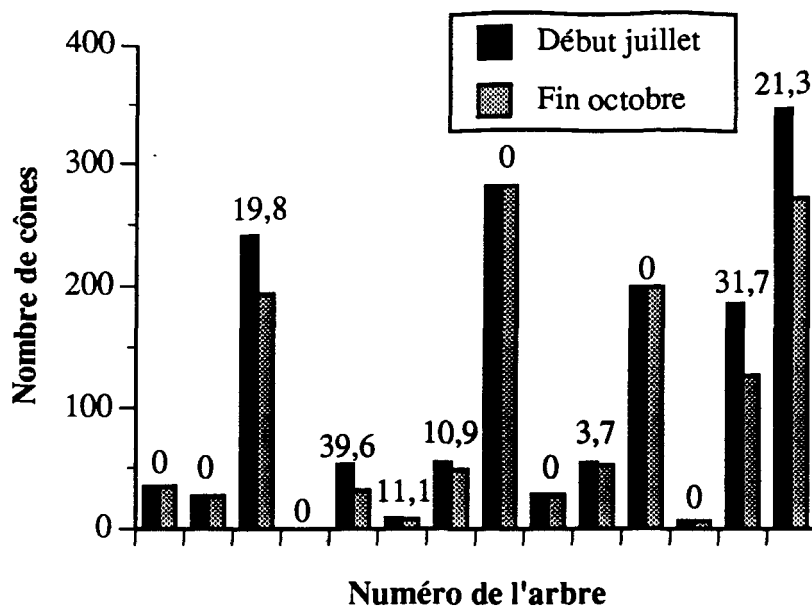


Figure 21. Nombre d'anciens cônes portés pour chaque épinette noire au début juillet et à la fin octobre 1992 ainsi que la proportion de cônes récoltés par l'écureuil roux durant l'été pour chaque arbre (chiffre au-dessus des colonnes) (n=14 arbres)

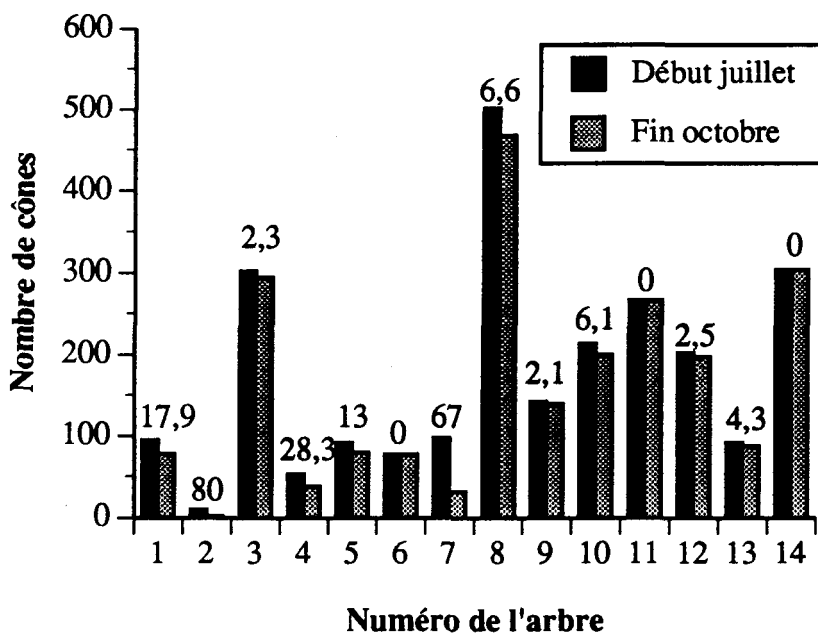


Figure 22. Nombre de cônes de l'année portés pour chaque épinette noire au début juillet et à la fin octobre 1992 ainsi que la proportion de cônes récoltés par l'écureuil roux durant l'été pour chaque arbre (chiffre au-dessus des colonnes) (n=14 arbres)

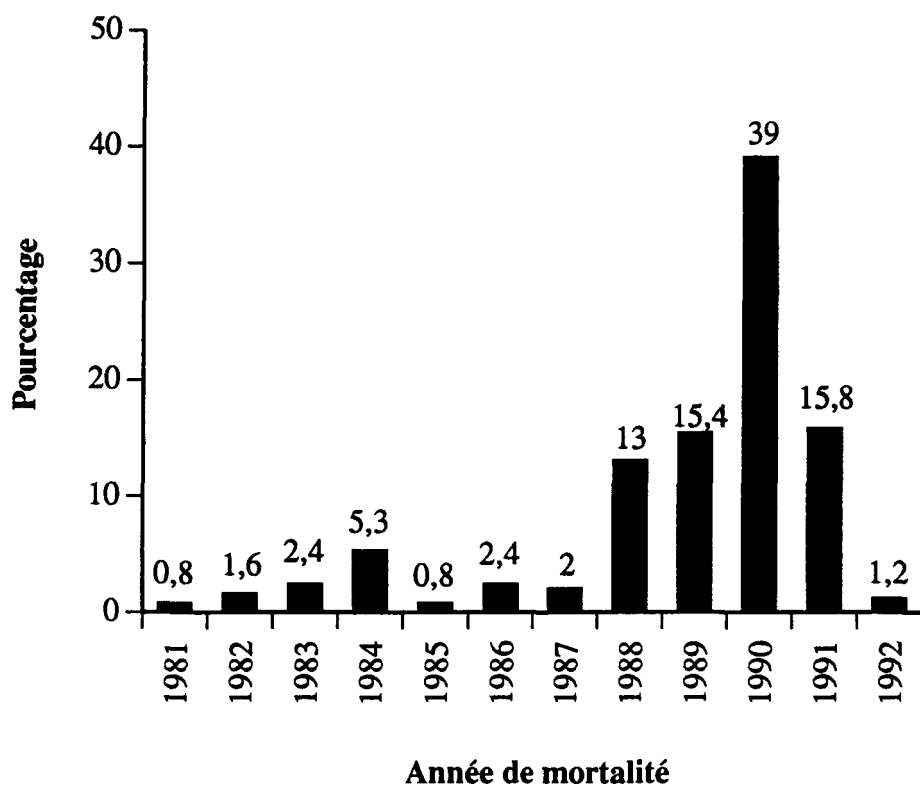


Figure 23. Distribution de fréquence de la mortalité récente des branches de 1981 à 1992 pour 13 zones dénudées (n=246 branches)

Les données de 1981 à 1985 étaient attribuables à l'unique zone dénudée plus ancienne trouvée sous la cime en massue de l'arbre #9. Cela suggère qu'il y a peut-être eu une autre période de prédation au début des années 1980.

Si on tient compte seulement des données concernant les 12 véritables zones dénudées et non pas de l'ancienne trouée, dont nous avons seulement un exemplaire, on remarque également que la prédation s'étend sur une période de sept années, de 1986 à 1992, mais que la mortalité a surtout eu lieu de 1988 à 1991. La mise à nu du tronc s'est donc effectuée sur une période de plusieurs années et n'est pas le résultat d'une seule année de prédation. On remarque également que très peu de branches sont mortes en 1992 ce qui correspond à la faible prédation obtenue pour l'été 1992.

La figure 24 présente les données de mortalité pour chacune des cimes. On constate que la moitié des cimes, soit les cimes #1, 2, 3, 5, 6 et 12, ont une plus forte mortalité de leurs branches en 1990: 75 % dans le cas de la cime #1, 67,6 % pour la cime #2, 57,1 % pour la cime #3, 91,7 % pour la cime #5, 76,5 % pour la cime #6 et 71,4 % pour la cime #12. Les cimes #9 et 10 ont une mortalité plus forte de leurs branches en 1989, soit 37,5 % et 35,5 % respectivement. Les branches des cimes #8 (44,4 %) et #11 (60 %) sont mortes surtout en 1991 et celles de la cime #7 (45 %) en 1988. Quant à la cime #4, on ne peut tirer aucune conclusion puisqu'on retrouve la même proportion de branches mortes pour chacune des années de mortalité, 1989, 1990 et 1991. Dans le cas de la deuxième zone (9B) trouvée sous la trouée principale de la cime #9, les branches sont mortes à 42 % en 1984.

Nous avons également constaté que la coupe d'une branche avait un effet sur la croissance de celle-ci. En effet, les branches qui avaient survécu à la coupe et poursuivi leur croissance grâce aux rameaux secondaires, présentaient des cernes manquants. Des 298 branches datées de ce type, 28,9 % des branches n'avaient aucun cerne manquant, 63,4 % des branches présentaient de 1 à 3 cernes manquants et seulement 7,4 % avaient de 4 à 9 cernes manquants. Ce résultat est d'autant plus significatif que nous n'avons pas observé une telle situation dans le cas des branches vivantes. Chez les branches vivantes, les cernes de croissance étaient toujours tous présents.

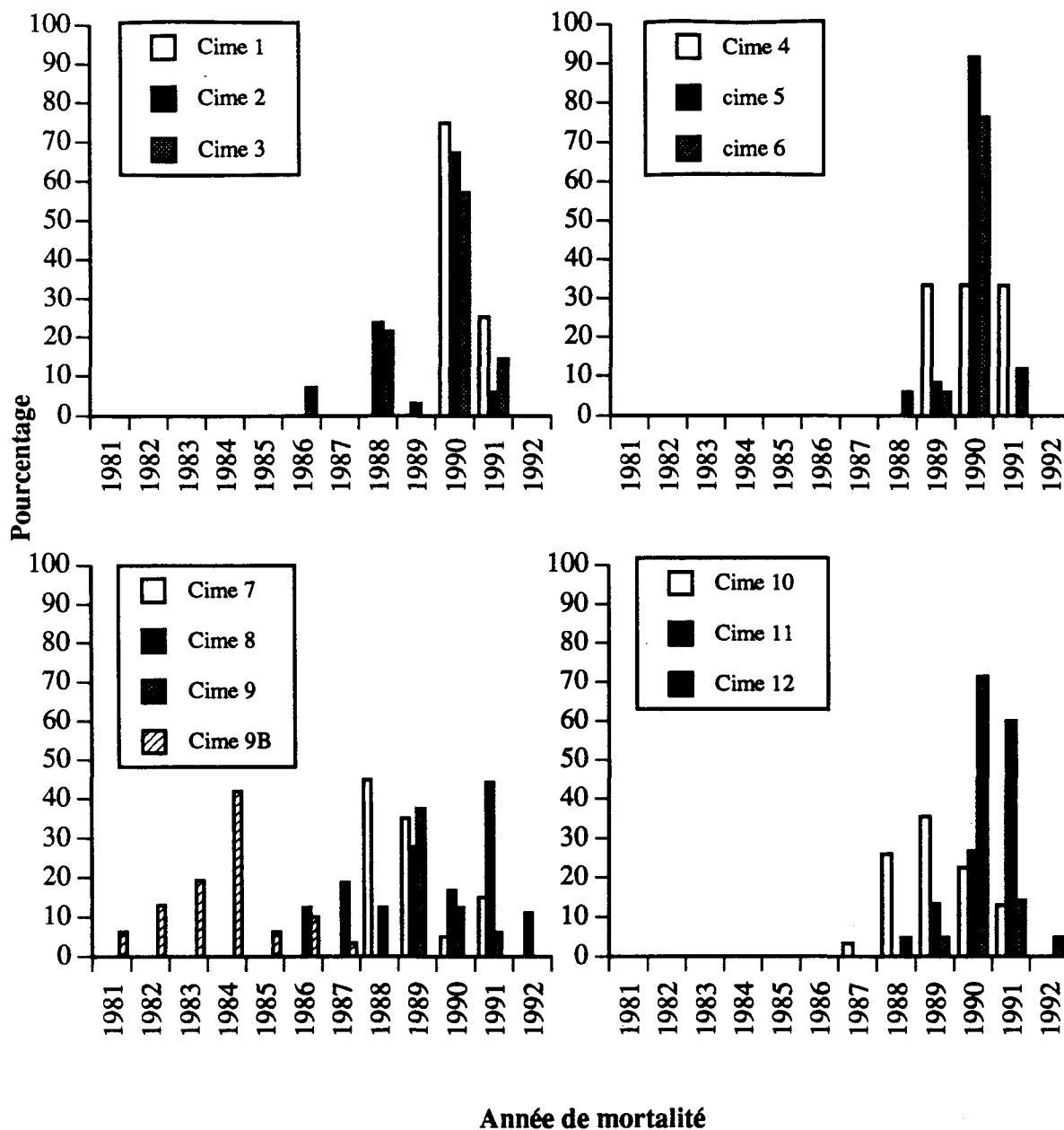


Figure 24. Proportion de branches mortes de 1981 à 1992 pour chacune des cimes d'épinette noire (n=12 cimes)

5.4 Évaluation de la prédation passée des cônes

5.4.1 Étude des troncs

L'examen des troncs avant la coupe dans le but de vérifier s'il était possible de localiser les anciennes zones de prédation par la présence de secteurs sans branche sur le tronc n'a pas été concluant. En effet, très peu de branches incluses ont été localisées dans ces secteurs. L'absence de branches à la surface des tiges dans ces secteurs particuliers était tout simplement due au fait qu'il n'y avait pas de branches à l'intérieur que ce soit des branches vivantes ou mortes. Donc la présence d'un secteur sans branche sur le tronc n'est pas nécessairement l'indice d'une ancienne zone de prédation. On ne peut pas se fier à cette caractéristique pour localiser les anciennes zones de prédation.

5.4.2 Description des anciennes zones de prédation

Nous avons trouvé 16 anciennes zones de prédation réparties sur cinq épinettes parmi les 12 échantillonnées. Les sept autres épinettes présentaient des branches incluses mais trop dispersées ou trop peu nombreuses dans un même secteur pour qualifier ce secteur d'ancienne zone de prédation. Les zones trouvées (tableau 5) comptaient en moyenne 23 branches et mesuraient en moyenne 27 cm. Ces zones étaient situées à une hauteur relativement élevée, soit à 8,6 m en moyenne. Dans la moitié des cas, les anciennes zones occupaient toute la circonférence de l'arbre, c'est-à-dire les quatre directions cardinales. Quatre zones occupaient les trois quarts de l'arbre et les quatre dernières zones, la moitié de l'arbre. Les arbres #2, 4 et 7 présentaient quatre anciennes zones dénudées et les arbres #12 et 6, deux zones.

Tableau 5. Description des anciennes zones de prédation (n=16 zones)

	n	Moyenne	Erreur type
Longueur des zones (cm)	16	27,0	2,3
Nombre de branches par zone	368	23,0	0,4
Hauteur des zones (m)	16	8,6	0,45

5.4.2.1 Description des branches incluses

Plusieurs facteurs entraient en ligne de compte dans l'identification d'une branche morte et incluse. Tout d'abord, cette branche ne devait pas se rendre à l'écorce. Ensuite, les branches incluses avaient une apparence particulière qui permettait de les différencier des branches vivantes. Les branches mortes étaient le plus souvent noirâtres et remplies de résine, les cernes étaient plus difficiles à voir et, en général, ces branches étaient petites (figure 25). Parfois, elles avaient une forme particulière. La branche était déformée par la présence d'une poche de résine qui s'étendait d'un côté de la branche. À une seule occasion, le hasard de la coupe a fait que nous avons obtenu un exemplaire d'une branche incluse coupée longitudinalement. Dans ce cas, on pouvait voir clairement la coupe en biseau caractéristique (figure 26).

5.4.3 Chronologie de la prédation passée

Un total de 368 branches ont été localisées dans les anciennes zones de prédation. Sur ce nombre, seulement 88 ont pu être datées, soit 24 %. La figure 27 montre le nombre de branches mortes de 1928 à 1980. On remarque que le patron de distribution des branches ressemble étrangement à celui trouvé pour la prédation récente, c'est-à-dire que la mortalité semble se faire pendant des périodes particulières, de 1932 à 1938 (7 ans), de 1941 à 1948 (8 ans), de 1952 à 1959 (8 ans) et de 1962 à 1971 (10 ans). Il y a des fluctuations dans la prédation.

La figure 28 présente les mêmes données que la figure précédente mais cette fois-ci les anciennes zones de prédation sont indiquées pour chacune des épinettes ce qui permet de les comparer entre elles. On remarque que certaines périodes ne sont dues qu'à une seule zone de prédation retrouvée sur un seul arbre. Par exemple, la période de 1932 à 1938 n'est due qu'à l'épinette #7. Il faut donc interpréter la figure 27 avec attention et ne pas conclure à la présence d'une période de prédation à un moment précis chez toutes les épinettes alors que ce n'est pas le cas. Cependant, certaines épinettes présentaient une zone dénudée à peu près au même moment. C'est le cas des arbres #2, 4 et 12 de 1967 à 1969 (figure 28). On peut faire la même remarque pour les épinettes #2, 4, 6 et 7 de 1955 à 1959 (figure 28). Donc, ces arbres ont vraisemblablement présenté une cime en massue pendant à peu près la même période. Certaines périodes de prédation ont donc été enregistrées par plus d'une épinette ce

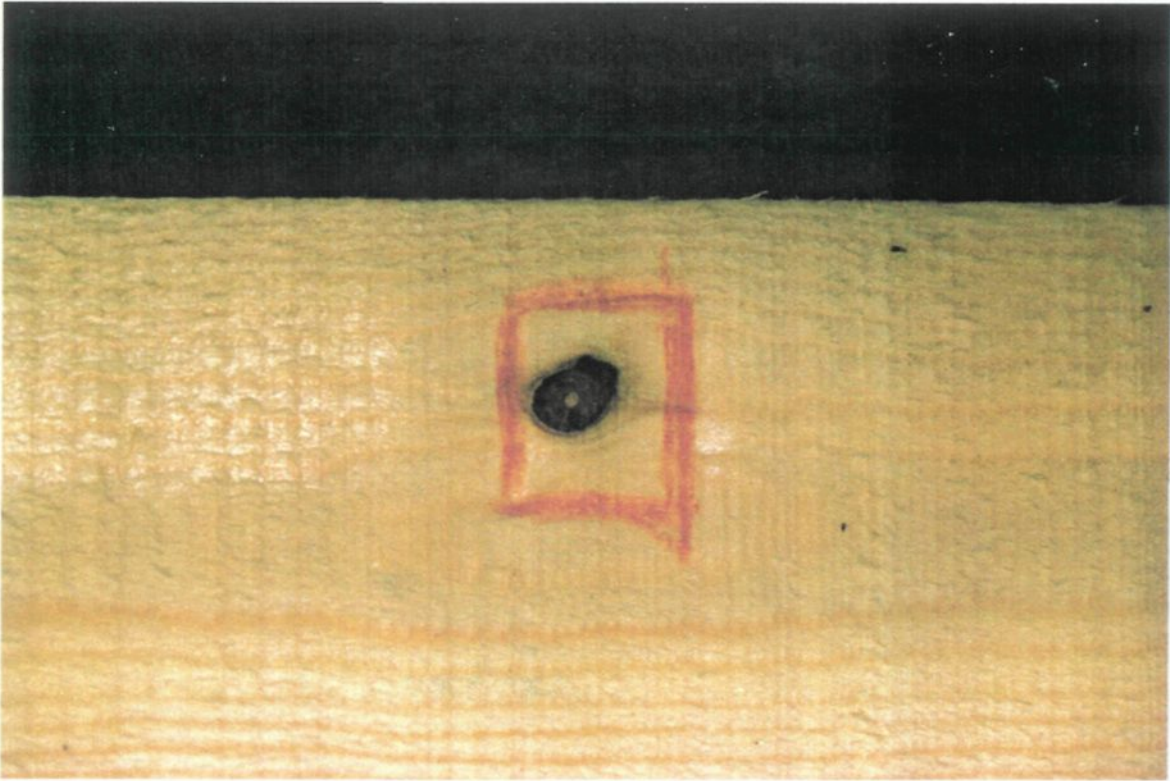


Figure 25. Apparence d'une branche morte et incluse



Figure 26. Branche incluse coupée en biseau

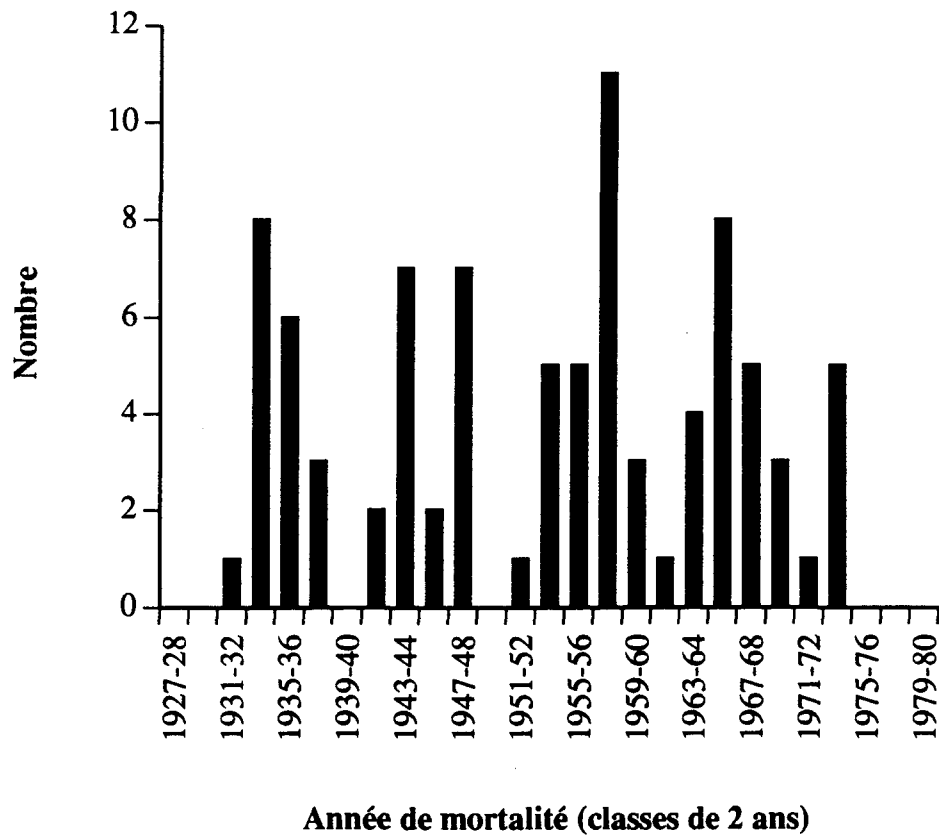


Figure 27. Nombre de branches mortes par année de 1928 à 1980 (n=88 branches)

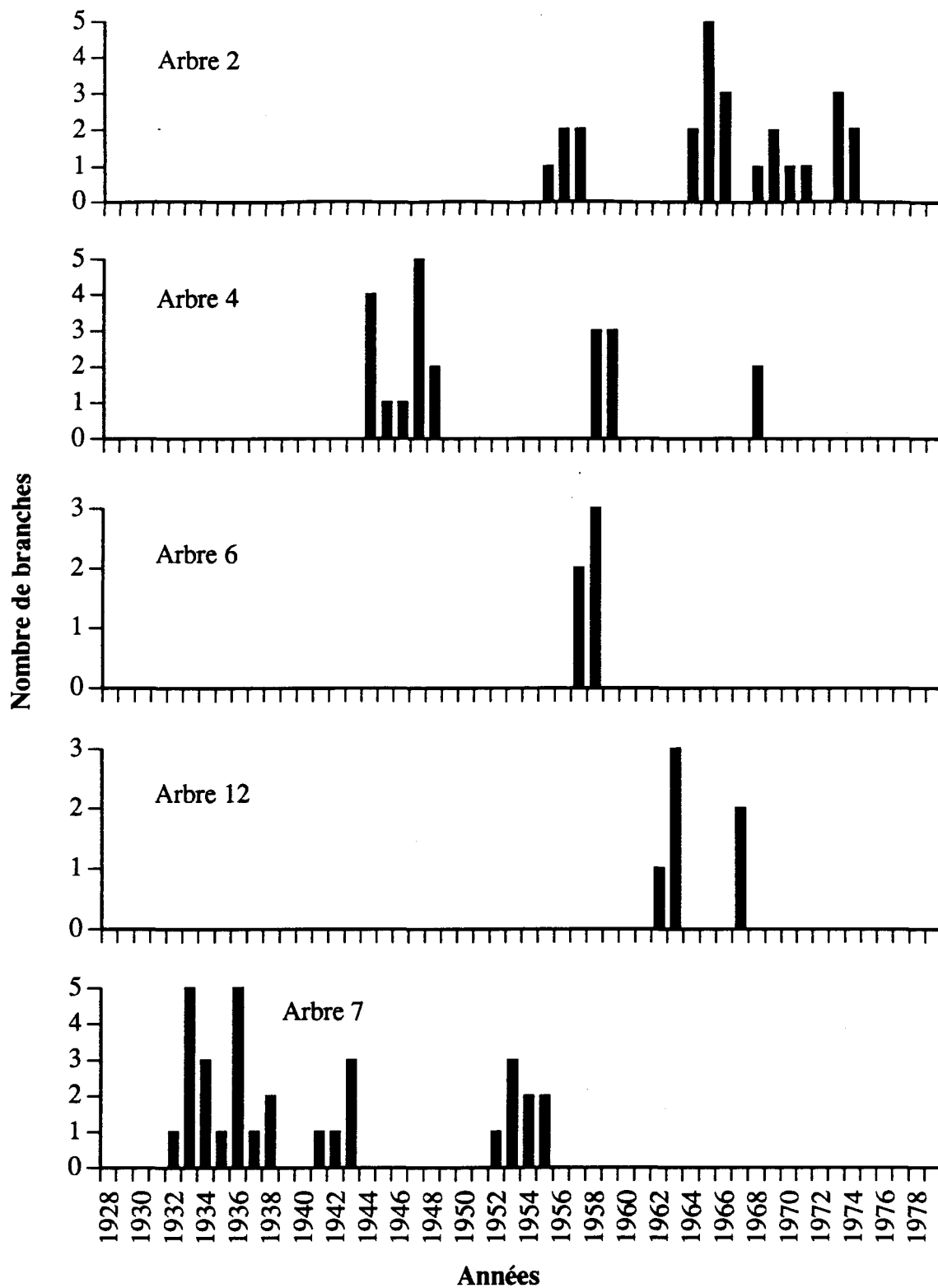


Figure 28. Nombre de branches incluses par année pour chaque épinette noire présentant d'anciennes zones de prédation

qui fournit un argument supplémentaire en faveur de l'existence de ces périodes.

La figure 29 présente les données combinées de la prédation récente et passée. On observe une période sans mortalité de 1974 à 1979 (6 ans). Il y a un intervalle de 7 à 11 années entre les pics de mortalité en ne tenant compte que des périodes de prédation passée de 1928 à 1980.

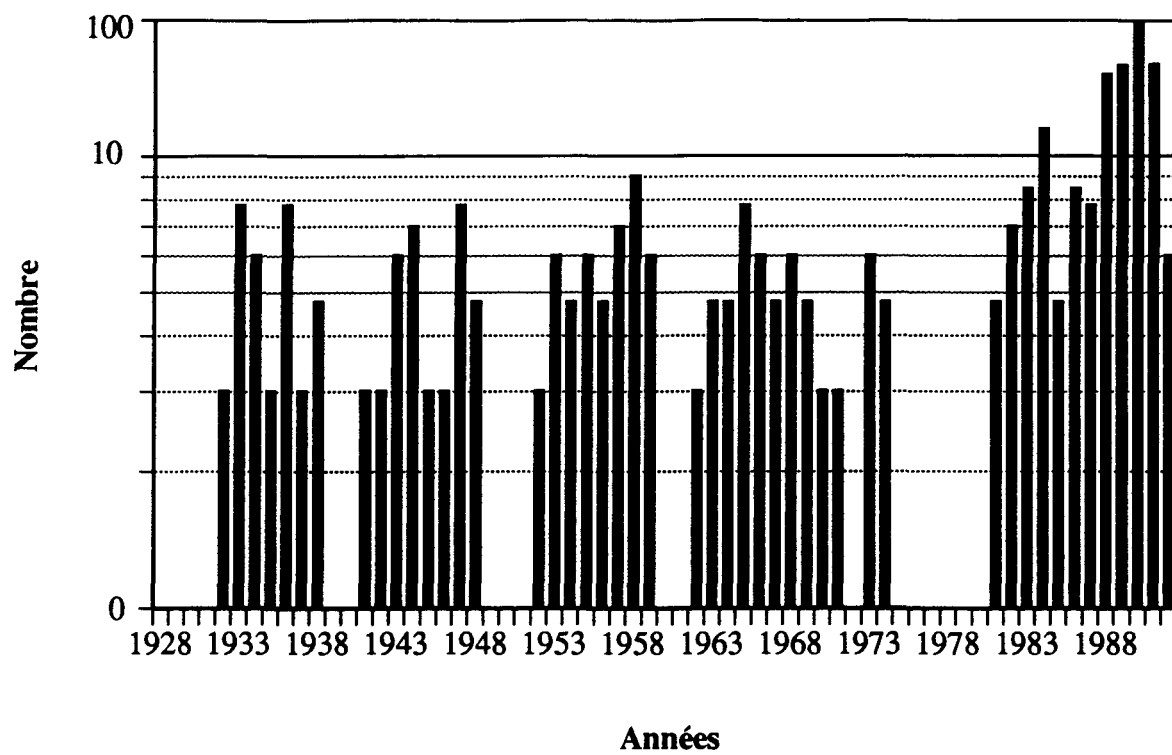


Figure 29. Nombre de branches mortes par année de 1928 à 1992 (n=334 branches)
 Ordonnée: échelle logarithmique, $\text{Log}(\text{nombre de branches} + 1)$

CHAPITRE VI

DISCUSSION

6.1 Caractéristiques de la population d'écureuils roux du peuplement étudié

6.1.1 Densité de l'écureuil roux et rapport des sexes

À des fins de comparaison avec les densités obtenues dans d'autres études, la densité non corrigée de 2,9 écureuils/ha sera utilisée puisque qu'aucun des auteurs consultés n'a tenu compte de la susceptibilité à la capture. La densité d'écureuils observée dans cette étude se compare favorablement avec celles observées dans d'autres études effectuées dans des forêts conifériennes situées à peu près à la même latitude ou plus au nord, dans des conditions se rapprochant le plus possible de celles de notre étude (tableau 6).

La densité obtenue se situe dans la moyenne de celles observées. Elle est légèrement supérieure à celles observées ailleurs en général sauf dans les peuplements d'épinette rouge (*Picea rubens*) (Hatt 1929), blanche (Boutin et Schweiger 1988) et noire (West 1989). L'étude de West (1989) est la seule à avoir été effectuée dans des sites constitués principalement d'épinettes noires. La densité obtenue (2-6 écureuils/ha) semble élevée par rapport à celle que nous avons obtenue mais l'auteur mentionne qu'elle est probablement légèrement surestimée puisque l'estimation de la population s'est faite à l'automne (septembre), un moment où les populations sont habituellement instables. À ce moment, les jeunes se dispersent et ainsi l'hypothèse que les écureuils étaient capturés avec une fréquence égale et qu'il n'y avait pas de pertes dues à la mort ou à la migration n'était probablement pas rencontrée.

Pour estimer la population d'écureuils roux nous avons utilisé la méthode de Schumacher-Eschmeyer. Cette méthode suppose au départ que la mortalité, l'émigration et le recrutement (naissance et immigration) sont nuls durant la période de capture. Au cours de la session de capture, aucun des écureuils capturés n'a péri et l'évaluation s'est tenue au printemps et avant la mise bas des femelles de façon à s'assurer que la population demeure la plus constante possible durant cette période. Rusch et Reeder (1978) soulignaient que c'est au printemps que la population est la plus stable. Un total de neuf écureuils capturés une première fois n'ont pas été recapturés ce qui indique que ces écureuils étaient probablement des intrus provenant de l'extérieur du site.

Nous avons obtenu une valeur minimale de susceptibilité à la capture de 25,7 % et un

Tableau 6. Densités d'écureuils roux observées dans des forêts conifériennes dans le nord et l'est de l'Amérique du Nord

Densité (nombre/ha) (méthode de calcul)	Habitat	Lieu	Source
2,5 (*)	Épinettes sp.	Nouveau Brunswick	Klugh 1927
4,5 (*)	Épinette rouge mature	New York	Hatt 1929
0,48-2 (*)	Forêt mixte pin blanc et pruche	New York	Hatt 1929
1,8 (*)	Pin blanc	New York	Layne 1954
3,45 (*)	Forêt décidue mixte avec pin blanc et pruche	New York	Layne 1954
1,6 (*)	Forêt décidue avec sapin baumier et épinette rouge	Québec	Lair 1985b
2,3-3,5 (*)	Épinette blanche	Yukon	Boutin et Schweiger 1988
2-6 (Shumacher- Eschmeyer)	Épinette noire	Terre-Neuve	West 1989
1,9 (site 1) 2,4 (site 2) (*)	Épinette blanche	Yukon	Price, Boutin et Ydenberg 1990
1,9-2,5 (*)	Épinette blanche	Yukon	Price et Boutin 1993

* La méthode de calcul utilisée pour estimer la population n'est pas mentionnée dans l'article

maximum de 40,2 %. Ce qui veut dire qu'au minimum 25,7 % des écureuils dans la population étudiée ont été capturés lors de la session de capture et que cette proportion a pu

aller jusqu'à 40,2 %. Ce résultat peut sembler faible lorsque l'on sait que pour plusieurs petits mammifères la susceptibilité à la capture excède 50 % (Krebs et Boonstra 1984). Sullivan et Sullivan (1982) qualifiaient de faible un résultat de 40 % chez l'écureuil de Douglas. La susceptibilité à la capture est variable. Elle varie en fonction de la saison et de la densité (Krebs et Boonstra 1984). Dans une étude sur 4 espèces de *Microtus*, ces deux auteurs ont constaté que la susceptibilité à la capture était toujours moindre à l'été. La nourriture est plus abondante durant cette saison et les petits mammifères peuvent ne pas entrer aussi fréquemment dans les pièges pour se nourrir des appâts. La susceptibilité à la capture tend également à diminuer avec l'augmentation de la densité s'il y a compétition pour les pièges. La première explication peut être valable dans notre cas. À la fin mai la disponibilité de la nourriture naturelle est plus grande (bourgeons, cônes etc.), et les écureuils peuvent être moins attirés par les appâts. De plus, les femelles sont confinées au nid.

La susceptibilité à la capture est influencée également par des causes reliées directement aux pièges. Si des pièges n'étaient pas disponibles pour des captures, la population réelle d'écureuils roux peut être supérieure à l'estimation calculée puisque plusieurs captures n'ont pas pu éventuellement avoir lieu. La non-disponibilité des pièges a pu être causée par une défectuosité du piège, par exemple, un piège qui ne se refermait pas quand l'animal y pénétrait. Également, si le piège était fermé et vide ou mis hors d'usage par un animal plus gros, cela diminuait du même coup le nombre de captures éventuelles. Il en est de même dans le cas où il n'y avait plus d'appât dans le piège, l'animal n'étant pas tenté d'y entrer. Les pièges pouvaient aussi être rendus non disponibles par la capture d'un animal autre que celui désiré par exemple, dans notre cas, de lièvres (*Lepus americanus*), de tamias (*Tamias striatus*) ou même d'un bruant à gorge blanche (*Zonotrichia albicollis*). Les écureuils qui auraient pu éventuellement être capturés ne le pouvaient pas puisque le piège était déjà occupé par une autre espèce. Au total, 9,5 % des pièges étaient non disponibles pour la capture en raison de tous ces facteurs. Comme ce pourcentage est inférieur à 20 %, on considère que l'effet est négligeable (Caughley 1977).

Au moment de l'inventaire, deux fois plus de mâles que de femelles ont été capturés (20 mâles vs 9 femelles). Cette rareté des femelles dans la population nous laisse supposer que la densité obtenue est probablement sous-estimée. Ceci peut s'expliquer par le fait que l'estimation de la population s'est déroulée pendant la saison de reproduction. Il est possible que certaines femelles aient déjà mis bas. Dans le sud-est de son aire de dispersion, la

femelle adulte a généralement deux portées par année et deux portées sont le plus souvent rapportées pour les secteurs de forêts mixtes ou décidues [Hamilton 1939 (New York); Layne 1954 (New York); Banfield 1974; Lair 1985b (Québec)]. Par contre, dans les régions nordiques et dans l'ouest de l'Amérique du Nord, la femelle ne produit qu'une seule portée par année [Hatt 1943 (Colorado); Wagg 1964 (Alberta); C. C. Smith 1968, 1981 (Colombie Britannique); Kemp et Keith 1970 (Alberta); Dolbeer 1973 (Colorado); Ferron et Prescott 1977 (Québec); Rusch et Reeder 1978 (Alberta); Boutin et Larsen 1993 (Yukon)]. La courte durée de la saison de croissance limite probablement la production à une seule portée (Dolbeer 1973; Ferron et Prescott 1977; Rusch et Reeder 1978; Wood 1980; Smith 1981). Comme le site étudié était relativement au nord, il est probable que, dans cette région, les femelles n'aient qu'une seule portée par année. Dans ce cas, l'accouplement peut avoir lieu entre la fin février et le début d'avril (Banfield 1974; Wood 1980) et la femelle met bas vers le mois de mai après une gestation de 33 ± 2 jours (Lair 1985a). Donc, il est très probable qu'un certain nombre de femelles aient déjà mis bas lors de l'estimation de la densité. Après la naissance, les femelles restent au nid pour s'occuper des jeunes et s'éloignent peu (Prescott et Richard 1980). Elles sont ainsi beaucoup moins susceptibles d'être capturées. En conséquence, il est possible que la densité obtenue soit sous-estimée due au confinement au nid d'un certain nombre de femelles adultes.

Cette situation pourrait également expliquer pourquoi nos résultats montrent une prépondérance des mâles (2:0,9) sur les femelles au moment de l'évaluation. Chez l'écureuil roux, le rapport des sexes des juvéniles et des adultes fluctue considérablement et souvent sans patron particulier (Layne 1954; Rusch et Reeder 1978; Gurnell 1987). Kemp et Keith (1970) ont observé, dans une forêt coniférienne mixte [épinette noire, blanche et sapin baumier (*Abies balsamea*)] de l'Alberta, une prépondérance des mâles durant la saison de reproduction. Cette plus grande proportion de mâles est due à des différences comportementales associées à cette période. Alors que les femelles sont plutôt sédentaires durant cette période, les mâles se déplacent beaucoup à la recherche des femelles (Davis et Sealander 1971; Fancy 1981; Gurnell 1987). En conséquence, ils ont plus de chances d'être capturés puisqu'ils rencontrent les pièges plus fréquemment. Cela pourrait expliquer le plus grand nombre de mâles capturés que de femelles.

6.1.2 Masse corporelle

Nos résultats montrent qu'il n'y a pas de différence significative entre les masses moyennes des mâles et des femelles (tableau 2). Ces résultats se rapprochent de ceux obtenus par Layne (1954) au mois de mai dans l'état de New York. Les mâles avaient une masse moyenne de 201,07 g (189,7-246,7) et les femelles de 194,41 g (171,4-242,8). La masse moyenne ramenée pour toute l'année équivalait à $193,7 \pm 1,3$ g pour les mâles et à $188,80 \pm 1,94$ g pour les femelles. Les mâles sont, en moyenne, légèrement plus lourds que les femelles non gravides (Layne 1954; Banfield 1974; Prescott et Richard 1982; Boutin et Larsen 1993). L'absence de dimorphisme pondéral entre les sexes dans la présente étude pourrait s'expliquer par le fait que plusieurs des femelles étaient gravides. Le poids des femelles tend ainsi à se rapprocher de celui des mâles. Layne (1954) soulignait également que la masse corporelle variait selon les habitats et probablement selon les saisons chez les deux sexes.

6.1.3 Grand polatouche

En ce qui à trait à la population du grand polatouche, nous pouvons seulement conclure à la présence de cette espèce dans le site étudié mais probablement en nombre relativement faible. La présence du grand polatouche n'est pas étonnante puisque l'écureuil roux et le grand polatouche sont sympatriques sur la plus grande partie de leur aire de répartition (Ferron 1983).

6.2 Apparence de la cime de l'épinette noire

Après l'examen détaillé des douze cimes d'épinette noire échantillonnées, nous pouvons conclure que la section de la tige dénuée de branches qui cause l'apparence caractéristique de la cime de certaines épinettes noires est bien causée par la coupe des rameaux portant des cônes par l'écureuil roux. La perte de ces branches entraîne une modification de l'architecture de l'arbre. Ce fait est généralement accepté par plusieurs auteurs (Millar 1936; Johnson 1956; Vincent 1965; Frisque 1977; Hosie 1979; Prévost 1986; Viereck et Johnston 1990). Lutz (1958) et LeBarron (1948) sont les seuls auteurs à avoir examiné de près des cimes d'épinette noire pour en venir à cette conclusion. Quant à Wong *et*

al. (1959), dans une étude sur les insectes de la cime de l'épinette noire, ils ne faisaient pas mention que l'écureuil roux puisse être responsable des cimes en massue qu'ils observaient.

6.2.1 Élagage des rameaux: indices confirmant le rôle de l'écureuil roux

Plusieurs facteurs entrent en ligne de compte quant à l'identification de l'écureuil roux comme étant à l'origine de la forme typique de la cime de certaines épinettes noires. La hauteur à laquelle a lieu la coupe des rameaux, on parle ici d'arbres matures de 13 à 14 mètres, élimine rapidement les Cervidés ainsi que le lièvre, laissant peu de doutes sur l'identité du responsable. Plusieurs indices nous le confirment. Tout d'abord, le fait que la branche soit coupée en biseau (figure 19) est un indice important. La coupe en biseau est caractéristique des rongeurs et est une conséquence de leur dentition particulière. Rowe (1952) a également constaté que les branches étaient coupées «avec un angle oblique» chez l'épinette blanche et Fisch et Dimock (1978) ont observé la même chose chez le sapin de Douglas. De plus, la coupe est nette, sans éclisse, contrairement à une branche cassée. Rauf *et al.* (1985) et Rowe (1952) parlaient d'une coupe aussi franche que si elle avait été faite à l'aide d'un couteau. Il est difficile de croire que le vent ou la neige ait pu causer une trouée à un endroit aussi délimité et précis sur l'arbre et sur plusieurs épinettes au même endroit. Les dommages causés par la neige et la glace sont relativement mineurs chez l'épinette noire (Millar 1936; Arnup *et al.* 1988) et les branches sont rarement brisées (Millar 1936). L'élagage naturel est faible chez l'épinette noire (Arnup *et al.* 1988). Il serait d'ailleurs étonnant qu'un grand nombre de branches meurent de façon naturelle à un endroit aussi précis et sans autres dommages tout autour.

Nous avons également constaté que certains rameaux montraient clairement les marques de dents parallèles caractéristiques d'un rameau coupé par un écureuil. La même caractéristique a été observée par Halvorson (1986) et Snyder (1992) chez le pin ponderosa, par Fisch et Dimock (1978) chez le sapin de Douglas sur des blessures récentes et par Lutz (1958), en Alaska, sur des rameaux coupés à l'intérieur de la zone dénudée de plusieurs cimes en massue d'épinette noire. Avec toutes ces évidences, il y a très peu de chances de se tromper en affirmant que la cime en massue de l'épinette noire est bien causée par l'élagage des rameaux portant des cônes par l'écureuil roux.

6.2.2 Autres explications possibles de la forme en massue de l'épinette noire et rôle potentiel des cimes en massue

Certains auteurs mentionnent que d'autres facteurs, combinés à l'action prédatrice de l'écureuil, pourraient contribuer à la formation de la cime en massue de l'épinette noire. Pour Hosie (1979), la coupe des cônes par les écureuils combinée à une croissance très lente des branches donne à l'extrémité de la cime sa forme caractéristique. Frisque (1977) mentionnait que cet aspect typique semblait être dû à l'action conjuguée des écureuils qui coupent les branches fortement chargées de cônes et à la réduction de croissance terminale associée à ces mêmes années de forte production semencière. La croissance lente des branches ou une certaine réduction de croissance semblerait donc avoir un impact potentiel.

Wong *et al.* (1959) avançaient l'hypothèse que la qualité du site pouvait avoir une certaine influence. Ils déclaraient que la forme en massue de l'épinette noire était apparemment due à la vigueur de l'arbre, laquelle était probablement corrélée avec le site et la maturité de l'arbre. Ils ont observé, en Saskatchewan et au Manitoba, que les épinettes noires avec une cime en massue se retrouvaient plus fréquemment dans les sites marécageux (78 % des arbres) que sur les pentes et les versants (34 %) et moins fréquemment au sommet des montagnes (14 %). Dans notre cas, cette forme était relativement fréquente mais le site n'était absolument pas marécageux. Ces auteurs ont également montré que la cime en massue tendait à supporter un plus grand nombre d'insectes. Le pourcentage de défoliation et les dommages aux cônes étaient plus élevés dans ce type de cime. La préférence des insectes était apparemment causée par la densité du feuillage, des cônes et des branches. Cette condition se retrouvait principalement chez les épinettes présentant une cime en massue. Sachant cela, on peut se demander si les insectes pourraient avoir une quelconque influence sur la forme de la cime. Wong *et al.* (1959) mentionnaient qu'il n'y avait pas d'indication que les activités de nutrition des insectes causaient la forme en massue de la cime.

La tordeuse de l'épinette (*Zeiraphera canadensis* Mut. et Free.) est connue pour donner une forme globulaire aux cimes des conifères en se nourrissant du feuillage annuel en croissance de son hôte (Gagnon *et al.* 1993). Lorsque les populations sont suffisamment abondantes, les flèches terminales des arbres sont endommagées ou détruites ce qui favorise le développement de pousses latérales et de bourgeons adventifs. Suite à des attaques répétées, les arbres présentent de multiples flèches terminales (Paradis 1992; Gagnon *et al.*

1993) d'où une apparence globulaire de la cime. Il est possible que *Z. canadensis* contribue à donner une forme globulaire à l'extrémité de la cime de l'épinette noire mais il est évident que cet insecte n'est pas responsable de la portion de tige dénuée de branches qui caractérise la cime en massue.

Certains auteurs mentionnent que la cime en massue aurait un rôle important à jouer dans la protection des cônes contre le feu. Il semblerait que l'activité de coupe des rameaux, dont les résultats peuvent être à première vue dommageables, aurait un effet indirect favorable. La portion dénudée du tronc, sous les branches portant les cônes, agirait comme un frein contre le feu et préviendrait la destruction des cônes (Millar 1936; Lutz 1958; Halvorson 1986). Les cônes se retrouvant isolés en groupe à l'extrémité de l'arbre seraient relativement à l'abri durant les feux (Millar 1936). On peut penser que si cette caractéristique est importante pour la survie des cônes au feu, toutes les épinettes noires devraient présenter cette forme, ce qui n'était pas le cas dans le site étudié et ce qui n'est pas le cas en général. De plus, il est douteux qu'un espace de 51,1 cm en moyenne puisse freiner les flammes d'un feu de cime intense, flammes qui ont souvent plusieurs mètres de haut.

En ce qui concerne la fréquence de la cime en massue, un grand nombre d'épinettes noires montrent ce phénomène selon Millar (1936). Cette forme est même qualifiée de commune (Lutz 1958; Wong *et al.* 1959; Vincent 1965). La proportion d'arbres présentant une cime en massue semblait variable d'un site à l'autre.

6.2.3 Description qualitative et quantitative de la cime en massue

La description que nous avons faite de la cime en massue correspond à celle trouvée dans la littérature. Lutz (1958) a également observé l'aspect étagé de la cime lorsque deux sections dénudées étaient présentes. Il mentionnait même le fait que les branches étaient coupées près de la tige principale. Quant aux arbres dont les deux cimes présentent des espaces dénués de branches, aucun auteur n'en fait part. Cette caractéristique était pourtant très fréquente dans le site étudié.

Les données quantitatives qui décrivent la cime en massue sont pratiquement inexistantes dans la littérature. Nous avons observé que les zones dénudées avaient une longueur moyenne (\pm erreur-type) de $51,1 \pm 4,2$ cm. Lutz (1958) mentionnait une longueur

de un à deux pieds, soit de 30 à 60 cm et Millar (1936), une longueur de deux pieds (60 cm). La longueur que nous avons obtenue est très près des estimations de Lutz (1958) et Millar (1936), car il s'agit bien ici d'estimations, ces auteurs n'ayant pas fait de véritables mesures.

6.3 Évaluation de la prédation récente des cônes

6.3.1 Récolte des cônes par l'écureuil roux durant l'été 1992

6.3.1.1 Acquisition des données

Nos résultats montrent qu'à la fin octobre 1992, les 14 épinettes noires avaient subi une perte de 9,9 % (tableau 5). Ce pourcentage bien que relativement précis peut cependant avoir été biaisé en raison de la méthodologie expérimentale.

Tout d'abord, nous étions limités dans le choix des arbres par la hauteur limitée de l'échelle utilisée. Malgré cela, les épinettes échantillonnées étaient représentatives et se situaient dans les classes des codominants et des dominants. Notre échantillon était relativement petit (14 arbres) mais dans d'autres études du même type les échantillons allaient de 8 à 20 arbres : Squillace 1953 (8 arbres); Tevis 1953 (20 arbres); Shearer et Schmidt 1971 (8 arbres); Rauf *et al.* 1985 (20 arbres); de Groot 1986 (10-15 arbres); Prévost 1986 (10 arbres); West 1986 (15 arbres); West 1989 (10 arbres).

Il est très probable que des erreurs se soient produites dans le dénombrement des cônes lui-même. Les conditions étaient parfois difficiles: échelle mal placée ou trop courte dans deux cas, froid et neige en octobre. Également, en octobre, les cônes de l'année étaient parfois plus difficiles à différencier des anciens cônes. Les jeunes cônes commençaient à perdre leur coloration violacée et ressemblaient beaucoup aux anciens cônes ce qui a pu induire des erreurs.

Malgré cela, nous estimons que nos données sont fiables. La taille de notre échantillon se compare avantageusement avec celle d'autres études. Contrairement à certains auteurs qui effectuaient le dénombrement à l'aide de jumelles, nous avons pu faire un recensement beaucoup plus précis des cônes portés par les épinettes en les comptant directement sur les cimes. De plus, la période de quatre mois de l'échantillonnage, du début

juillet à la fin octobre, couvrait la plus grande partie de la période pendant laquelle les écureuils récoltent les cônes qui seront ensuite cachés en prévision de l'hiver. En effet, l'écureuil commence à récolter les cônes à la fin de l'été (Kemp et Keith 1970; Prescott et Richard 1980, 1982; Sullivan 1992). L'arrivée de l'automne est accompagnée d'une augmentation marquée de l'activité des écureuils dans la récolte et l'entreposage de la nourriture (Hatt 1929; Layne 1954; MacClintock 1970). À l'automne, la cueillette des cônes occupe une grande partie du temps des écureuils (Banfield 1974). West (1989) mentionnait que, dans les peuplements d'épinette noire, la récolte se faisait de la fin août au début octobre et surtout en août et en septembre, au moment où les cônes approchaient de la maturité (West 1986). Prévost (1986) soulignait qu'en Ontario les dommages causés par les écureuils sur les épinettes noires avaient lieu en septembre. Gurnell (1987) a noté que les écureuils arrêtaient de cacher des cônes rapidement après que la première neige se soit installée définitivement sur le sol. Lors du dernier dénombrement des cônes, à la fin octobre, le sol était déjà recouvert d'une quinzaine de centimètres de neige. Il est probable que cette neige soit restée étant donné le temps froid qui régnait. La période la plus intensive de récolte des cônes a donc été couverte par l'intervalle choisi.

6.3.1.2 Prédation des cônes

1) Période de récolte des cônes et caches de cônes dans les peuplements d'épinette noire

Avant de s'attaquer directement aux résultats, il serait bon d'éclaircir certains points. Tout d'abord, l'écureuil entrepose-t-il vraiment des cônes dans les peuplements d'épinette noire? Y'a-t-il, comme dans les autres peuplements conifériens, une période de récolte des cônes intensive en sachant que les cônes semi-sérotineux de l'épinette noire restent sur l'arbre pendant l'hiver? Les cônes étant disponibles pour les écureuils pendant cette saison, ceux-ci n'auraient alors pas besoin de faire des caches, mais il semble que ce n'est pas le cas. Il semble y avoir une période de récolte intensive des cônes. En effet, pendant l'été et à la fin octobre sur le sol recouvert de neige, il y avait très peu de rameaux au sol contrairement à ce que nous avons observé lors d'une visite précédente sur le site le 24 septembre 1992. À ce moment, le sol sous les épinettes était jonché de rameaux coupés (figure 5).

Lutz (1958) mentionnait, en Alaska, la présence de rameaux d'épinette noire portant des cônes cachés dans des cavités sous des troncs ou des souches et M. C. Smith (1968) a noté la présence de sites à débris dans les peuplements d'épinette noire également en Alaska. Sur le site étudié, nous n'avons pas trouvé de véritables sites à débris couvrant de grandes surfaces tels que ceux communément décrits dans les peuplements de conifères. La majorité des épinettes avaient à leur base l'entrée d'un terrier autour de laquelle on retrouvait des écailles et des débris de cônes (figure 4). Aucune cache n'était visible à la surface. Les caches semblaient plutôt souterraines. Nous avons déterré une cache souterraine qui contenait beaucoup d'écailles et quelques cônes dont certains venaient tout juste d'être coupés. Donc, malgré la présence des cônes durant l'hiver, les écureuils confectionnent des caches dans les peuplements d'épinette noire. Il ne serait d'ailleurs pas avantageux pour eux, du point de vue énergétique, de sortir l'hiver pour récolter les cônes. Il est coûteux énergiquement d'éparpiller et de récupérer les cônes dans la neige (Gurnell 1987).

En examinant le cycle d'activité annuel de l'écureuil roux, on constate que celui-ci a tendance à réduire ses activités extérieures l'hiver. En effet, l'écureuil roux s'affaire durant les heures les plus confortables de la journée, selon la saison, soit tôt le matin et tard l'après-midi, en été et au milieu de la journée en hiver (Ferron 1976; Wood 1980) de façon à profiter de la période la plus chaude de la journée. L'activité est réduite durant les mois les plus froids, de décembre à février (Ferron 1976). L'écureuil roux peut supporter des froids très vifs mais en général il ne s'attarde pas longtemps à l'extérieur et préfère rester au nid (Prescott et Richard 1980). Les écureuils vont quitter régulièrement leur nid pour se nourrir à même les réserves qu'ils ont amassées durant l'automne.

Bien que les épinettes noires fournissent un approvisionnement en cônes constant, les hivers froids rendraient la récolte des cônes dans les cimes peu rentable. Cette activité constitue, en effet, une perte énergétique significative (Smith 1981). Il est plus avantageux pour les écureuils de cacher un grand nombre de cônes dont ils peuvent se nourrir à l'abri durant l'hiver. Ils réduisent ainsi leur temps de nutrition à l'extérieur du nid (C. C. Smith 1968, 1981). La neige ne constitue pas un problème pour ce petit rongeur. Là où la neige est profonde, il entretient un véritable réseau de tunnels subnivaux reliant le nid aux caches de nourriture (M. C. Smith 1968; Finley 1969; Banfield 1974; Prescott et Richard 1980; Wood 1980).

2) Autres explications possibles des pertes de cônes constatées

a) Becs-croisés (*Loxia* sp.)

Les écureuils roux ne sont pas les seuls vertébrés connus pour se nourrir des graines d'épinette noire et qui pourraient être responsables de la disparition d'un certain nombre de cônes. Les oiseaux, tels les durs-becs des pins (*Pinicola enucleator*), les chardonnerets des pins (*Carduelis pinus*) et les becs-croisés se nourrissent communément des graines d'épinette noire (Viereck et Johnston 1990). Dans la famille des Fringillidés, les becs-croisés sont très bien adaptés pour extraire les graines de conifères grâce à leurs mandibules croisées spécialisées (Smith et Balda 1979; Smith 1981). Les becs-croisés à ailes blanches (*Loxia leucoptera*) sont des visiteurs fréquents de la forêt boréale. Durant l'été 1992, des groupes de becs-croisés à ailes blanches ont été observés survolant le peuplement mais les oiseaux n'ont pas été vus en train de prélever des cônes dans les épinettes du site étudié. Nous n'avons pas considéré qu'ils avaient affecté le dénombrement des cônes.

Les becs-croisés sont très nomades (Smith et Balda 1979; Benkman 1993). Ils échappent aux pénuries de cônes locales ou régionales en se déplaçant (Smith et Balda 1979) et en nichant n'importe quand en réponse à une grande production de cônes (Smith et Balda 1979; Halvorson 1986). La présence de becs-croisés n'était pas étonnante puisque 1992 a été une très bonne année semencière et ce, pour tous les conifères (observation personnelle). Lorsqu'ils se nourrissent les becs-croisés vont soit arracher le cône de la branche et, en le maintenant avec leurs pattes, ils vont extraire les graines ou bien ils vont laisser le cône sur l'arbre et en extraire les graines (Smith et Balda 1979). Les becs-croisés prennent habituellement seulement quelques graines des cônes fermés et les rejettent ensuite (Halvorson 1986). Ceux-ci montrent des écailles effilochées et fendues. Nous n'avons pas remarqué de cônes de ce type au sol pas plus que de cônes à moitié dépouillés toujours accrochés aux branches.

b) Grand polatouche

Nous nous sommes également attardés au grand polatouche selon l'hypothèse que cet écureuil pourrait être responsable d'une faible proportion de la prédation. Les niches écologiques du grand polatouche et de l'écureuil roux diffèrent principalement par la

complémentarité des périodes d'activités, la première espèce étant nocturne et la seconde diurne (Ferron 1983). Ils évitent la compétition en étant actifs à différents moments de la journée. Le régime alimentaire du grand polatouche ressemble à celui de l'écureuil roux mais il est plus omnivore que ce dernier, se nourrissant notamment de lichens arboricoles et de champignons (McKeever 1960). Le grand polatouche affectionne particulièrement les champignons. Il en mange une grande variété d'espèces (Prescott et Richard 1980). Ces petits mammifères sont connus pour se nourrir principalement de lichens et de champignons hypogés, c'est-à-dire à fructifications souterraines (McKeever 1960; Maser *et al.* 1985; Maser *et al.* 1986). En hiver, les lichens épiphytiques constituent sa principale source de nourriture (McKeever 1960; Prescott et Richard 1980) en plus de ses réserves alimentaires.

Son habileté à subsister à partir des champignons et des lichens lui permet d'utiliser la grande variété des forêts conifériennes que l'on retrouve en Amérique du nord. Maser *et al.* (1985) mentionnaient que bien que l'écureuil volant ait une grande distribution géographique, ses habitudes alimentaires étaient similaires dans des régions largement éloignées les unes des autres.

L'écureuil volant se nourrit également de graines de conifères surtout à l'automne (Wood 1980; Wells-Gosling et Heaney 1984). Mais il semble improbable que les écureuils volants consomment une quantité significative de graines d'épinettes en nature (Brink et Dean 1966). Lors d'une étude en captivité, quatre écureuils volants sont presque morts de faim avec une diète *ad libitum* de cônes d'épinette noire et blanche (Brink et Dean 1966). Les écureuils préféraient tous les autres types de nourriture au lieu des graines d'épinette. Halvorson (1986) n'a pas inclus le grand polatouche dans sa liste de prédateurs potentiels des graines de conifères dû au manque de données fermes qui établissent son habitude de se nourrir de graines de conifères.

En tenant compte de tous ces facteurs, il est raisonnable de croire que les cônes ont bien été prélevés par l'écureuil roux et que, s'il y a eu une certaine prédation de la part des becs-croisés et du grand polatouche, elle reste mineure comparée à l'importante et évidente récolte des cônes par l'écureuil roux.

c) Abscission naturelle des cônes

On sait que les cônes de l'épinette noire persistent dans l'arbre pendant plusieurs années (Viereck et Johnston 1990). Éventuellement, ces cônes finiront par tomber naturellement. On peut penser que l'abscission naturelle pourrait expliquer les pertes d'un certain nombre d'anciens cônes constatées lors du second décompte en octobre. Il est en effet possible que la disparition de quelques anciens cônes soit due à l'abscission naturelle mais la majorité d'entre eux ont bien été récoltés par l'écureuil roux car les épinettes qui ont subi des pertes présentaient des traces de prédation (rameaux coupés).

3) Comparaison des résultats obtenus avec ceux d'autres études

Seulement trois études ont tenté d'évaluer l'importance de la prédation des cônes d'épinette noire dans l'est du Canada. Ces études ont fourni des résultats sur les proportions de cônes prélevés par l'écureuil roux. À Terre-Neuve, West (1986) a obtenu une perte de 67,8 % des cônes due aux écureuils sur 15 épinettes noires. Les pertes les plus importantes avaient lieu en août et en septembre. Dans une étude plus élaborée, West (1989) a montré que, les années marquées par une faible production de cônes (lorsque la disponibilité des graines est plus limitée), la proportion de cônes prélevés, dans plusieurs sites, variait de 15 à 64 % par arbre à la fin août pour atteindre de 64 à 96 % au début octobre. Durant une année de production abondante, moins de 1 % des cônes avaient été prélevés avant le mois d'octobre. Cette relation inverse entre l'intensité de la prédation et la quantité de cônes produits a également été démontrée par Prévost (1986) en Ontario. En 1983, une faible année semencière, le pourcentage de prédation s'élevait à 18,8 % pour 10 épinettes noires. Cependant, en 1984, une bonne année de production, la prédation était inexistante. Dans notre cas, la prédation variait de 0 à près de 47 % au début octobre ce qui est supérieure au 1 % observé par West (1989) en octobre lors d'une bonne année semencière. Cette relation a également été remarquée lors d'études effectuées sur le pin gris au Wisconsin (Rauf *et al.* 1985) et sur le pin ponderosa au Montana (Squillace 1953; Shearer et Schmidt 1971; Halvorson 1986).

L'année 1992 a été une très bonne année semencière pour l'épinette noire. Le faible pourcentage de cônes prélevés que nous avons obtenu, près de 10 %, peut donc s'expliquer si on tient compte de la relation inverse entre l'intensité de la prédation et la qualité de l'année

semencière. Mais d'autres facteurs pouvant affecter l'intensité de la récolte des cônes de l'épinette noire ont été mis en évidence dont la diversité du peuplement en espèces conifériennes et les préférences alimentaires de l'écureuil roux.

a) Diversité du peuplement en espèces conifériennes

Prévost (1986) expliquait l'absence de prédation sur l'épinette noire en 1984, une bonne année semencière pour tous les conifères, par la présence dans le site d'épinettes blanches et de pins blancs. En 1984, les écureuils se nourrissaient des cônes d'épinette blanche et de pin blanc suggérant qu'ils préféraient ces cônes à ceux de l'épinette noire lorsque les précédents sont abondants. Les écureuils roux sont connus pour préférer les cônes d'épinette blanche à ceux de l'épinette noire (Brink et Dean 1966; M. C. Smith 1968). West (1989) a obtenu des résultats qui tendent à soutenir ce fait chez l'épinette noire. Lors d'une bonne année semencière, dans un site composé presque exclusivement d'épinette noire à Terre-Neuve, la prédation des cônes de cette espèce était plus forte que dans deux autres sites où, en plus de l'épinette noire, on retrouvait des épinettes blanches et des pins gris en abondance. Dans ces sites, la prédation des cônes de l'épinette noire était faible, les écureuils préférant se nourrir des cônes d'épinette blanche. La présence d'épinette blanche dans un peuplement d'épinette noire peut donc avoir un impact sur la prédation que subira l'épinette noire peut importe la quantité de cônes produits par cette espèce. Une bonne année semencière de l'épinette blanche dans un peuplement où ces deux espèces se retrouvent ensemble entraîne donc une prédation plus faible des cônes d'épinette noire.

En Alaska, M. C. Smith (1968) a observé qu'après deux années de pénurie de cônes d'épinette blanche, les écureuils ont émigré dans les peuplements d'épinette noire environnants lorsque la seconde pénurie est devenue évidente et qu'il ne restait plus de cônes d'épinette blanche dans les caches. Le peuplement d'épinette noire avait eu deux années semencières normales et pouvait fournir assez de nourriture pour maintenir la plupart des écureuils immigrants. Cela veut dire qu'une pénurie de cônes d'épinette blanche peut, au contraire, augmenter la prédation que subira l'épinette noire peu importe la quantité de cônes produits par cette espèce.

Donc la diversité en espèces conifériennes du peuplement semble avoir une influence certaine sur l'intensité de la prédation des cônes que subit l'épinette noire. Mais, dans notre

cas, cette explication ne tient pas puisque l'épinette blanche était presque totalement absente du site et des alentours. Le site était composé à 95 % d'épinettes noires. Dans les peuplements d'épinette noire purs, la présence d'épinettes blanches ne vient pas fausser les pourcentages de prédation obtenus. Il est évident que nous ne pouvons savoir, d'après nos résultats, si la relation inverse est toujours valide dans les peuplements purs car notre résultat est ponctuel pour l'été 1992 et nous ne pouvons le comparer avec celui d'autres années. Cependant, d'autres études suggèrent qu'il n'y a pas de différence dans les peuplements purs. Dans deux sites de l'étude de West (1989) formés presque exclusivement d'épinettes noires, la prédation était forte pendant une faible année semencière (1987) et faible en 1988, une bonne année semencière. Rauf *et al.* (1985) ont observé la même chose chez le pin gris dans des peuplements purs. Il est évident que, dans la forêt boréale dominée par l'épinette noire, malgré les préférences alimentaires des écureuils pour les cônes de l'épinette blanche, l'écureuil roux se nourrira de graines d'épinette noire sans problème.

4) Variation de la prédation d'une épinette à l'autre

Nous avons constaté que la proportion de cônes prélevés variait de 0 à près de 47 % par arbre (figure 20). La prédation n'était donc pas uniforme, certains arbres ont été plus affectés que d'autres. West (1989) et Prévost (1986) ont constaté la même chose. En Ontario, six épinettes sur dix n'avaient subi aucune perte et la prédation allait de 17,6 à 99 % par arbre (Prévost 1986). Généralement, il est bien connu que les écureuils fréquentent et retournent sur certains arbres pour se nourrir plus souvent que sur d'autres (Gurnell 1987). Smith (1970) a observé que les écureuils avaient tendance à choisir des arbres avec un nombre de graines par cône plus élevé que la moyenne, partiellement par essai et erreur.

Snyder (1993) a constaté, chez le pin ponderosa, que des arbres cibles, c'est-à-dire qui présentaient des traces évidentes d'herbivorie où les écureuils avaient coupé des rameaux pour se nourrir de l'écorce interne, avaient perdu une plus grande proportion de leurs cônes que les arbres non-cibles. Le même phénomène a été observé par Moller (1986), en Écosse, pour *Sciurus vulgaris*. Il y avait significativement beaucoup plus de cônes récoltés par période d'alimentation dans les arbres favorisés, c'est-à-dire qui présentaient des écailles et des fragments de cônes à leur base, que dans les arbres sans signe de nutrition précédente. Les écureuils ne se nourrissaient pas au hasard, leur choix n'étant pas aléatoire. Les écureuils se nourrissaient de plus de cônes par période d'alimentation dans les arbres montrant des

signes de nutrition précédente ce qui suggère que ces arbres avaient quelque chose de particulier qui attirait les écureuils et rendait la fréquentation de ces arbres toujours profitable et faisait qu'ils s'y nourrissaient plus longtemps.

Plusieurs facteurs peuvent influencer le choix d'un arbre plutôt qu'un autre. Un des facteurs les plus importants est les bénéfices nutritifs qu'un écureuil peut retirer en fréquentant un arbre en particulier. Un arbre qui fournit plus d'énergie et de nutriments (plus de graines par cônes) pourra être favorisé. Les arbres favorisés permettraient une extraction plus rapide des graines que les arbres moins favorisés (Moller 1986). La variation de la taille des graines, la qualité des graines, le nombre de graines par cône, la dureté du cône, la morphologie des cônes (taille, symétrie, position du cône sur la branche) et la disponibilité saisonnière des graines affectent le taux de nutrition des écureuils (Smith 1970). Les écureuils vont sélectionner la nourriture qui maximisera leur consommation de nutriments et d'énergie.

5) Comparaison de la prédation entre les anciens cônes et les cônes de l'année

Nous avons également constaté que la prédation n'était pas significativement plus élevée sur les cônes de 1992 que sur les anciens cônes. Cependant, certaines études suggèrent que les écureuils ont tendance à choisir les jeunes cônes plutôt que les anciens cônes. Rusch et Reeder (1978) ont remarqué que les cônes de pin gris et les vieux cônes d'épinette noire étaient rarement utilisés par des écureuils captifs. Chez le pin tordu, dans un arbre possédant à la fois les deux types de cônes, anciens et cônes de l'année, les écureuils choisissaient toujours les nouveaux cônes, plus mous. Mais lors de la récolte pour l'entreposage, ils coupaient des cônes de tous les âges (Smith 1970). Les écureuils sont capables de reconnaître le degré de dureté des cônes et en choisissant les plus mous, ils améliorent leur efficacité de nutrition (Smith 1970). Nous n'avons pas observé cette préférence pour les jeunes cônes. Notre échantillon était probablement trop petit et lors de la récolte pour l'entreposage, il est également possible que les écureuils récoltent les cônes de l'année et les anciens cônes indifféremment.

6) Relation entre la densité d'écureuils et la quantité de cônes prélevés

La relation entre la densité d'écureuils dans le site et la quantité de cônes prélevés n'est pas aussi claire qu'on pourrait le croire. West (1989) a montré que, dans un site, la prédation était très faible lors d'une bonne année semencière avec une densité de 2 écureuils à l'hectare mais dans un autre site, avec la même densité, 75 % des cônes avaient été prélevés lors d'une faible année semencière. Cela suggérait qu'une densité aussi faible que 2 écureuils/ha pouvait avoir un effet significatif sur la disponibilité des cônes les faibles années semencières mais pas nécessairement les bonnes années semencières. La même chose a été constatée par Halvorson (1986) chez le pin ponderosa. L'année 1967 (une faible année semencière) et l'année 1971 (une très bonne année semencière) présentaient la même densité d'écureuils. Pourtant, en 1967, la moitié des cônes ont été récoltés alors que seulement 18 % des cônes étaient prélevés en 1971. Si la relation entre une densité élevée et une forte prédation était réelle, on s'attendrait à avoir une densité plus élevée en 1967 ce qui n'était pas le cas. La densité était semblable à celle de 1971, année où la prédation était faible. Halvorson (1986) mentionnait que même en connaissant les densités précises ainsi que les pertes, il n'avait pas été possible d'établir une relation linéaire entre le nombre d'écureuils et les pertes de cônes. Cela suggère que d'autres facteurs que la quantité de cônes produits déterminent les densités d'écureuils et la proportion de cônes prélevés, des facteurs tels que la disponibilité d'autres sources de nourriture, la qualité des cônes, la prédation, la compétition, le rapport des sexes à l'accouplement et la température (Halvorson 1986). Donc la relation directe entre une densité élevée et une forte récolte des cônes n'est pas nécessairement évidente.

La quantité de cônes produits influence également la récolte comme on l'a vu précédemment. La densité est à son tour influencée par beaucoup de facteurs tels que la prédation, la disponibilité de la nourriture et la température. Lutz (1958) mentionnait que l'émondage important de l'épinette noire semblait indiquer une coïncidence entre une très bonne année semencière et une population élevée d'écureuils. Mais cette relation est loin d'être certaine.

7) Impact de la récolte des cônes sur la réserve de cônes des épinettes du peuplement étudié

Il est évident que le faible pourcentage de cônes récoltés pendant l'été 1992 n'aurait pas menacé la régénération de l'épinette noire en cas de feu à l'automne ou au printemps suivant. Il restait dans les arbres une quantité importante de cônes. Mais en fait quelle était la quantité de nourriture présente dans le peuplement? La quantité de cônes produits était-elle suffisante pour assurer la survie de la population d'écureuils du site étudié? Pour répondre à cette question nous avons procédé au calcul suivant. Nous avons trouvé une moyenne de 283,6 cônes ($s=235$) sur 14 épinettes noires. La production du site est calculée à partir de la densité d'épinettes marchandes (1552 tiges/ha) et du nombre moyen de cônes. La production estimée de cônes était donc de 440 147 cônes par hectare en 1992.

En captivité, une moyenne de 176 cônes d'épinette noire par jour étaient nécessaires pour soutenir un écureuil sans nourriture supplémentaire (Rusch et Reeder 1978). Finley (1969) estimait que les graines extraites des cônes fournissaient la moitié des besoins énergétiques annuels d'un écureuil roux. Donc 88 cônes par jour seraient consommés par un écureuil en nature. L'importance des cônes de conifères dans la diète de l'écureuil roux diminue pendant l'été, cette baisse étant principalement compensée par l'augmentation de la consommation de baies et de champignons (Ferron *et al.* 1986). Il en résulte que la valeur de 88 cônes est probablement surestimée, à tout le moins pour la période estivale. Cette estimation est donc très conservatrice.

Le besoin annuel en cônes d'un écureuil est donc estimé à 32120 cônes d'épinette noire. Pour calculer la consommation de cônes de la population d'écureuils présente, on utilise le nombre d'écureuils corrigé par l'indice maximum de susceptibilité à la capture (65,9 individus), cette valeur se rapprochant davantage de la population réelle du site. On obtient donc une consommation par année de 2 116 708 cônes dans 9 hectares par les 65,9 écureuils du site en 1992. On estime le nombre de cônes produits dans 9 hectares à 3 961 324,8 cônes. En comparant la production de cônes par hectare avec les besoins en cônes des écureuils, on constate que le secteur étudié a produit une quantité de cônes plus que suffisante pour combler les besoins de la population d'écureuils présente en 1992. Il y aurait eu une quantité de cônes suffisante pour assurer la régénération du peuplement s'il y avait eu un feu à l'automne 1992 ou bien au printemps ou à l'été 1993.

6.3.2 Mortalité récente des branches

6.3.2.1 Méthodologie

À la fin des années trente, une technique de dissection de la tige apparaît dans la littérature américaine avec laquelle l'année de mortalité d'une branche pouvait être estimée à partir de noeuds ou de branches sectionnées (Koehler 1936; Andrews et Gill 1939; Rapraeger 1939). Dans cette technique, une coupe longitudinale ou transversale était faite à travers le tronc pour inclure une section longitudinale de la branche. Cette technique a été raffinée par Maguire et Hann (1987) et consistait à couper chaque noeud radialement de telle façon que la surface coupée inclut le centre de la tige (la moelle) et de la branche elle-même.

Après la mortalité de la branche, l'anneau de croissance de l'année suivante se courbe généralement vers le centre de l'arbre dans le but d'englober le bout de la branche plutôt que de continuer sa croissance vers l'extrémité de la branche. L'anneau de croissance précédent la discontinuité des cernes de croissance entre la tige et les anneaux de croissance de la branche représente l'année où la branche est morte (Koehler 1936; Andrews et Gill 1939; Rapraeger 1939). Cette discontinuité est indiquée par la présence de dépôts résineux, d'une décoloration du bois de la branche et du rétrécissement des anneaux de croissance du tronc près de la base après sa mortalité (Maguire et Hann 1987). Une fois l'année de mortalité établie, le nombre de cernes de croissance du cal qui se forme après la mortalité de la branche est noté. Cette méthode est basée sur l'hypothèse que ce nombre de cernes est égal au nombre d'années depuis que la branche est morte. Cette technique est appelée la méthode du cal par Andrews et Gill (1939). Il faut noter qu'on assume qu'une branche morte était vivante pour au moins une portion de son année de mortalité. Une branche coupée à l'automne lors de la récolte intensive des cônes a eu le temps de former un cerne de croissance avant sa mort. Cette technique a été utilisée par Maguire et Hann (1987) pour estimer la récession de la cime chez le sapin de Douglas.

Dans notre cas, la méthode du cal était impossible à utiliser. Les branches étaient beaucoup trop petites et en coupant longitudinalement la section de la tige, qui mesurait la plupart du temps à peine quelques centimètres de diamètre, il était inévitable de couper et de détruire d'autres branches mortes du même verticille situées près de celle visée. Nous nous sommes donc tournés vers une autre méthode.

Andrews et Gill (1939) ont décrit deux méthodes permettant de déterminer le nombre d'années depuis lequel une branche est morte sur un arbre encore vivant. La première méthode, la méthode du cal a déjà été décrite précédemment. La seconde méthode implique la détermination de la différence entre le nombre d'anneaux de croissance de la tige et le nombre à la base de la branche. Cette méthode est appelée méthode de la soustraction. Comme il nous était impossible d'utiliser la méthode du cal, nous avons appliqué la méthode de la soustraction.

Andrews et Gill (1939) mentionnaient que la méthode de la soustraction était assez imprécise. Plus les branches étaient grosses et âgées plus l'imprécision était grande. Il y avait plus de chances d'avoir des cernes manquants. Cependant, dans notre cas, les branches étudiées présentaient rarement plus de dix cernes. La précision était donc bonne. Également, chez la grande majorité des branches, les cernes étaient très bien visibles même chez les branches mortes et malgré la petite taille des branches. Les résultats obtenus de cette façon sont donc tout à fait fiables et l'imprécision très réduite.

Andrews et Gill (1939) basaient la méthode de la soustraction sur l'hypothèse qu'une branche forme le même nombre de cernes de croissance que la tige de l'entre-noeud correspondant. Nous avons vérifié cette hypothèse et constaté que ce n'était pas le cas. Les branches ont une année de moins que la tige sur laquelle elles sont portées. Mais cela ne modifie en rien le principe de la méthode. Si une branche a plus d'une année de moins que la tige alors ces années représentent le nombre d'années depuis lequel la branche est morte.

Certaines conditions préalables étaient nécessaires pour pouvoir déterminer la date de mortalité d'une branche. Il était essentiel que cette branche ait été coupée près du tronc. À l'évidence, un grand nombre de branches avaient été coupées loin du tronc sur les cimes en massue mais comme ces branches avaient poursuivi leur croissance sans vraiment garder de séquelles de la coupe, il n'était pas possible de déterminer la date de la coupe. En plus d'avoir été coupée près du tronc, la branche devait, bien sûr, être morte. Car la coupe de la branche ne veut pas nécessairement dire la mortalité de celle-ci. En effet, si la branche est coupée loin du tronc, elle peut poursuivre sa croissance grâce à ses rameaux secondaires.

6.3.2.2 Mortalité des branches

La détermination de la mortalité des branches sur les cimes en massue nous a permis de constater que l'année 1990 (figure 23) présentait une proportion significativement plus grande de branches mortes. Les données qui ont permis d'en arriver à ce résultat sont précises.

Cette mortalité importante des branches en 1990 peut s'expliquer de plusieurs façons. Mais il reste que ce ne sont que des hypothèses puisque nous n'étions pas présents sur le site en 1990. Donc cette prédation importante pourrait s'expliquer par:

- 1- Une faible année semencière de l'épinette noire en 1990 (selon la relation inverse entre l'intensité de la prédation et la quantité de cônes produits).
- 2- Une pénurie de cônes des autres espèces de conifères du peuplement qui aurait pu forcer les écureuils à consommer une plus grande quantité de cônes d'épinette noire.
- 3- Une augmentation de la population d'écureuils roux. Cette augmentation pourrait à son tour être expliquée de deux façons: a) un hiver 1989-90 particulièrement doux qui aurait favorisé la survie des écureuils et contribué à l'augmentation de la population à l'été 1990 et b) une diminution de population des prédateurs de l'écureuil roux.

1) Année semencière

Comme nous l'avons vu précédemment, certaines études ont montré une relation inverse entre l'intensité de la prédation et la quantité de cônes produits. Donc, plus l'année semencière est faible, plus la prédation est forte. Dans notre cas cette relation n'est pas évidente. L'année 1990 a été une année semencière plutôt moyenne (Masse *et al.* 1992) et 1989 (Masse et Grenier 1991) et 1991 (Masse *et al.* 1993) des années très faibles. Pourtant durant ces deux dernières années, la mortalité des branches n'est pas plus élevée qu'en 1990. Donc, une faible année semencière de l'épinette noire en 1990 ne semble pas être une explication de la proportion élevée de branches mortes en 1990.

2) Pénurie de cônes des autres espèces de conifères du peuplement

Comme il a déjà été expliqué précédemment, la diversité en espèces conifériennes du peuplement a une influence certaine sur l'intensité de la prédation que subit l'épinette noire. Une pénurie des cônes d'épinette blanche peut augmenter la prédation que subira l'épinette noire. Cette explication n'est pas valable dans notre cas puisque l'épinette blanche était presque totalement absente du site étudié et des alentours tout comme les autres espèces de conifères présentes [sapin et mélèze (*Larix laricina*)].

3) Augmentation de la population d'écureuils roux

L'importante mortalité des branches en 1990 suggère aussi une augmentation de la population d'écureuils roux dans ce site. Plusieurs facteurs agissent sur la dynamique de population de l'écureuil roux, mentionnons la disponibilité de la nourriture, la territorialité, la prédation et la température. Les écureuils du genre *Tamiasciurus* subissent de grandes fluctuations de population annuelles. Ces fluctuations ont souvent été reliées à la disponibilité des graines des arbres, bien que d'autres facteurs tels que la température et la prédation sont aussi vus comme des facteurs importants (Gurnell 1983).

Nous ne développerons pas en détails les hypothèses ayant pu provoquer une augmentation de la population d'écureuils roux puisque nous n'avons pas de données précises sur les conditions climatiques ou les populations de prédateurs de l'écureuil du site étudié. Notre étude n'a pas été conçue pour vérifier ces hypothèses et beaucoup d'informations nécessaires pour confirmer ou infirmer ces hypothèses sont incertaines. Nous nous contenterons donc de présenter chacune de ces hypothèses dans les lignes suivantes.

a) Conditions climatiques

L'approvisionnement en nourriture et la température sont connus pour être des facteurs importants qui influencent la taille de la population et ces deux facteurs sont inter-reliés, par exemple de mauvaises conditions climatiques ont un plus grand impact sur la mortalité lorsque la nourriture est rare (Gurnell 1987). Des écureuils mal nourris ont une résistance plus faible à la maladie et aussi ils succombent plus facilement à de mauvaises températures persistantes. Mais les conditions climatiques peuvent avoir un effet plus direct

sur les populations d'écureuils particulièrement les températures hivernales. Un hiver doux favorise la survie des écureuils (Rothwell 1977).

b) Prédateurs de l'écureuil roux

La disponibilité de la nourriture et non pas les prédateurs limite généralement les densités dans le genre *Tamiasciurus* (C. C. Smith 1968, 1970; Kemp et Keith 1970; Rusch et Reeder 1978; Sullivan et Sullivan 1982) mais la prédation est un autre facteur qui peut avoir une influence sur la densité de la population. Les écureuils roux sont un maillon important de la chaîne alimentaire de la forêt boréale (Banfield 1974). Ils sont la proie d'un grand nombre de carnivores ailés ou poilus. Chez les mammifères, la belette à longue queue (*Mustela frenata*), le pékan (*Martes pennanti*), le vison (*Mustela vison*), le renard (*Vulpes vulpes*), le coyote (*Canis latrans*), le loup (*Canis lupus*), le lynx du Canada (*Lynx canadensis*) et en particulier la martre d'Amérique (*Martes americana*) sont au nombre de ses prédateurs. La martre est son pire ennemie (MacClintock 1970). Elle est assez rapide et agile pour le poursuivre jusqu'au sommet des arbres (Wood 1980).

En définitive, nous ne pouvons pas expliquer l'importante prédation des cônes d'épinette noire constatée dans le site étudié en 1990. Certaines hypothèses comportent plus d'incertitudes que d'autres, par exemple, les hypothèses faisant intervenir la production de cônes qui est, comme on le sait, très variable géographiquement pour une même espèce de conifère. Nous ne pouvons pas réellement éliminer ces différentes hypothèses. Il est possible qu'il y ait eu une augmentation de la population d'écureuils roux mais les causes restent indéterminées. Une chose est sûre, en 1990 l'élagage des rameaux des épinettes noires de ce site a été important. Cette prédation importante des cônes résulte probablement de l'interaction de plusieurs facteurs.

6.3.2.3 Évolution des zones dénudées

Nous avons observé (figure 23) que la prédation s'étendait sur une longue période. La mise à nu du tronc se fait sur plusieurs années. Il est étonnant que nous n'ayons pas trouvé d'autres zones dénudées visibles sous les trouées récentes puisqu'il serait possible que ces anciennes trouées soient encore en formation. De plus, comme les épinettes choisies présentaient déjà une cime en massue, on peut supposer que ces arbres qui portent beaucoup

de cônes actuellement en ont toujours porté beaucoup et sont donc susceptibles de présenter des traces de prédation un peu plus anciennes. De plus, la forme en massue de l'épinette noire n'est pas un phénomène récent et particulier aux années 90. On devrait donc s'attendre à ce que les arbres présentent d'autres zones un peu plus anciennes. Dans les faits, nous n'en avons pas trouvé sauf la zone sous la trouée récente de la cime #9 qui semblait plus ancienne mais qui n'avait pas la même apparence dégagée que celle qui la surplombait. Cette absence de zones plus anciennes alors qu'il serait logique d'en observer peut s'expliquer par le fait que la trouée se referme grâce aux branches qui ont été coupées mais qui étaient toujours vivantes. Les rameaux secondaires ont pris la relève et ont comblé l'espace laissé par la coupe des branches. La zone dénudée disparaît donc au fil des années. Il est probable que certains arbres aient été affectés il y a quelques années mais rares sont ceux qui en ont conservé la trace.

6.3.2.4 Effet de la coupe sur la croissance de la branche

Nous avons constaté que la coupe d'une branche avait un effet sur sa croissance. Un total de 63,4 % des branches qui avaient été coupées mais qui étaient toujours vivantes présentaient de 1 à 3 cernes manquants. Des anneaux très étroits étaient rarement visibles sur les branches qui n'avaient subi aucun dommage. La coupe du rameau entraîne la perte du feuillage. Il est connu qu'une réduction du feuillage, et par le fait même de la photosynthèse, a des répercussions au niveau des cernes de croissance, provoquant l'absence de cernes ou la présence d'anneaux très minces (Schweingruber 1989).

6.4 Prédation passée des cônes

6.4.1 Méthode de localisation des anciennes zones dénudées

La nouvelle méthode mise au point dans cette étude avait comme objectif premier de permettre de retourner dans le passé et de localiser et dater les périodes pendant lesquelles les épinettes noires présentaient une forme en massue, résultat typique de l'émondage des rameaux par l'écureuil roux.

Comme mentionné précédemment, cette méthode repose sur le fait que les rameaux coupés près du tronc meurent et sont ensuite inclus dans le tronc lors de la croissance radiale

ultérieure de l'arbre. Ces nombreux rameaux coupés dans un secteur précis de l'arbre agissent en quelque sorte comme des marqueurs. Du fait que la croissance des arbres en hauteur s'accomplit par ajout à la cime (et à l'extrémité des branches), il est évident qu'un objet ou un marqueur fixé sur la tige d'un jeune arbre ne se déplacera pas vers le haut à mesure que l'arbre grandit mais demeurera à la même hauteur. Seulement les rameaux coupés près du tronc pourront être éventuellement retrouvés.

Une fois la branche morte, son cambium ne prolifère plus et la croissance de la branche s'arrête (Anonyme 1981). La croissance de la tige continue toutefois et recouvre de plus en plus la base de ces branches mortes. Dans le cas où les branches sont éliminées par émondage naturel ou artificiel, leurs chicots peuvent devenir complètement recouverts par la croissance de la tige et disparaître. Maguire et Hann (1987) mentionnaient qu'occasionnellement du cambium vivant persistait autour de la base de la branche morte. Il est raisonnable de penser que même si du cambium vivant a persisté sur certaines branches cela ne soit pas suffisant pour former un cerne détectable. De plus, il ne faut pas oublier que l'absence de feuillage ne favorise évidemment pas la formation d'un cerne de croissance. Rapraeger (1939) soulignait que plus les branches étaient petites et de faible diamètre, ce qui était le cas dans notre situation, plus l'occlusion se faisait rapidement. Les branches coupées avaient en moyenne un diamètre de 4,7 mm et une longueur moyenne de 3,26 cm (tableau 3). Le temps requis pour l'occlusion d'une branche dépend également si la branche est coupée morte ou vivante (Rapraeger 1939). Une branche coupée vivante se cicatrisera plus rapidement (Rapraeger 1939).

Lors de la datation de l'année de mortalité des branches trouvées dans les anciennes zones de prédation, la majorité des branches ne présentaient qu'un petit nombre de cernes. Il est très probable que ces trois ou quatre cernes observés étaient les premiers cernes de croissance de la branche avant que celle-ci ne soit coupée et alors qu'elle poussait librement à l'extrémité de la cime. Lorsqu'elle est englobée, même si la branche n'est pas tout à fait morte, sa croissance serait pratiquement nulle puisqu'elle est alors comprimée, l'arbre poursuivant sa croissance radiale.

Cette méthode étant tout à fait nouvelle, il n'existe pas d'équivalent dans la littérature. Jalkanen et Kurkela (1990, 1992) ont développé une méthode, la méthode du faisceau vasculaire, qui comporte certaines ressemblances avec celle que nous avons mise au point.

Cette méthode était utilisée pour déterminer le taux de défoliation chez le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*), l'historique de cette défoliation et la rétention des aiguilles sur la tige de l'arbre (Kurkela et Jalkanen 1990). Dans le cadre de cette méthode, les billes du tronc étaient rabotées un cerne annuel à la fois pour mettre en évidence la position des traces foliaires. Dans notre cas, la méthode du faisceau vasculaire était impossible à utiliser en raison de l'étroitesse des cernes de croissance de l'épinette noire. Kurkela et Jalkanen (1990) mentionnent qu'ils ont rejeté des sections de pin parce que les cernes étaient trop minces. La majorité des auteurs ont utilisé la dissection longitudinale des noeuds. Seul Koehler (1936) en plus de cette méthode, faisait d'autres coupes près du centre du billot à angle droit au rayon pour exposer la présence de noeuds qui avaient été complètement recouverts. Fayle (1985) a coupé longitudinalement des sections de pin rouge (*Pinus resinosa*) qui avaient subi l'élagage des bourgeons pour localiser le verticille annuel. La méthode développée dans cette étude n'est pas applicable à une autre espèce de conifères mais est limitée à l'épinette noire. En effet, chez l'épinette noire les cônes sont regroupés au même endroit et la coupe des rameaux est généralement localisée dans un site précis sur la cime (l'espace dénué de branches). C'est cet espace qui peut ensuite être retrouvé. Ce n'est pas le cas chez les autres conifères où les cônes sont dispersés un peu partout dans l'arbre.

6.4.1.1 Étude des troncs

Avant de développer cette méthode, nous avons vérifié si nous ne pouvions pas plus simplement trouver des anciennes zones de prédation seulement par la localisation de zones sans branche sur le tronc. Cela ne s'est pas avéré concluant et il faut donc éviter de conclure immédiatement à une ancienne zone de prédation en présence d'un secteur sans branche sur le tronc d'une épinette noire.

6.4.1.2 Erreurs et limites de la méthode

Tout d'abord, de façon à augmenter les chances de trouver d'anciennes zones de prédation, nous avons utilisé les mêmes épinettes qui présentaient une cime en massue. On peut supposer que ces arbres qui présentent une cime en massue portent beaucoup de cônes et en ont toujours porté beaucoup et sont donc plus susceptibles de présenter des traces de prédation plus anciennes.

Cette méthode comporte une certaine part d'imprécision. Notre échantillon de 12 épinettes était petit mais cela a quand même conduit à l'analyse de 90 sections de tronc. Mentionnons ici que la préparation et l'analyse des échantillons sont extrêmement longues. Malgré ce petit échantillon, d'anciennes zones de prédation ont quand même été trouvées sur près de la moitié des épinettes analysées. La datation de la mortalité des branches trouvées dans chaque zone et l'examen de toutes les sections a d'ailleurs été fait deux fois.

En ce qui à trait à la datation de la mortalité, les branches étaient souvent illisibles ce qui a réduit notre échantillon de 368 branches au départ à seulement 88 branches qui ont pu être effectivement datées. Nous avons dû choisir de façon systématique une année de mortalité lorsque plusieurs années de mortalité étaient possibles. Nous ne croyons pas que cela ait induit une erreur très importante. En effet, la figure 23 montre que la prédation récente ne s'est pas faite au cours d'une seule année mais il y a quand même une variation de quatre années (de 1988 à 1991). Donc le choix systématique d'une année dans la détermination de l'année de mortalité des branches incluses n'entraîne pas une grande variation puisque les résultats montrent que la prédation n'est pas confinée à une seule année.

6.4.2 Anciennes zones de prédation

Il est intéressant de noter que bien que les 12 épinettes échantillonnées présentaient toutes une cime en massue, des anciennes zones de prédation ont été trouvées seulement sur cinq d'entre elles. Comme ce n'est pas tous les arbres qui présentent une cime en massue au même moment, les sept autres épinettes n'ont probablement pas été affectées dans le passé et seulement récemment.

Lorsque l'on compare la longueur de la zone dénudée entre les trouées récentes (tableau 3) et les anciennes zones de prédation (tableau 5), on constate que, dans le cas des anciennes zones de prédation, la trouée est moins longue. Quant aux branches mortes, il y en a à peu près le même nombre en moyenne dans les deux cas. En ce qui à trait à la longueur, cette différence peut s'expliquer par le fait que, dans le cas des anciennes zones de prédation, la mesure faite n'incluait que le secteur où l'on retrouvait des branches incluses alors que sur les cimes en massue, la mesure était prise de façon à couvrir toute la trouée, c'est-à-dire que cette trouée n'était pas due exclusivement aux branches mortes mais aussi aux branches coupées mais toujours vivantes. De ce fait, la trouée s'en trouvait agrandie.

6.4.3 Chronologie de la prédation passée

L'analyse des résultats de la prédation passée est basée sur les résultats obtenus pour la prédation récente et dont nous sommes certains. Comme les résultats de la prédation récente sont significatifs, on peut s'attendre à retrouver la même chose dans le passé, c'est-à-dire des périodes de prédation plus ou moins longues. Nous ne pouvons pas conclure qu'il y a eu quatre périodes de prédation telles que le laisse croire la figure 27 car l'analyse détaillée des données (figure 28) montre que certaines périodes ne sont dues qu'à un seul arbre. Donc, on ne peut généraliser et dire que tous les arbres présentaient une cime en massue pendant ces périodes. Mais, comme certaines zones se retrouvaient chez plus d'une épinette cela confirme davantage l'idée qu'à ces époques certains arbres présentaient une cime en massue sans que cela soit répandu à tout le peuplement, tout comme à l'été 1992 où ce n'était pas toutes les épinettes qui présentaient une cime en massue. Il est donc évident que les cinq épinettes échantillonnées avaient déjà subi la prédation dans leur jeune âge.

Il serait très risqué de se lancer ici dans la formulation d'hypothèses pour tenter d'expliquer la présence de ces zones. Disons seulement que les mêmes facteurs mentionnés plus tôt pour expliquer la prédation récente peuvent intervenir: disponibilité de la nourriture, prédateurs, température etc. De toute manière, il est impossible de relier ces années de prédation avec les années semencières puisqu'il n'y a pas de données disponibles avant 1967.

La figure 29 permet de constater une période sans mortalité de 1974 à 1979. Cela peut être dû au fait que nous n'avons pas échantillonné la partie de la tige entre la fin du tronc et le début de la trouée récente. Mais en pratique, ce n'est pas le cas car, à cet endroit, s'il y avait eu d'anciennes zones de prédation sous la trouée récente, elles auraient été visibles à l'oeil nu. Cela ne veut pas dire qu'il n'y a pas eu d'arbres présentant une cime en massue pendant ces années mais plutôt que les épinettes choisies n'ont pas enregistré cette prédation s'il y en a eu une. On constate également qu'il y a une période de 1890 (date probable du feu) à 1928 (la première année de mortalité possible) où aucune branche incluse n'a été trouvée. Cela s'explique tout simplement parce que nous n'avons pas échantillonné ces années qui se retrouvent dans les cinq premiers mètres de l'arbre. Nous avons, de toute manière, comme objectif de remonter dans le passé sur une soixantaine d'années ce qui a été fait et également, les cinq premiers mètres n'ont pas été échantillonnés parce qu'il était

beaucoup moins probable de retrouver des anciennes zones de prédation dans ces secteurs puisque les arbres étaient plus jeunes à ce moment là.

CHAPITRE VII

CONCLUSION

D'après les résultats obtenus, on peut dire que la faible proportion de cônes prélevés à l'été 1992 n'a pas eu un impact important sur la réserve de cônes des épinettes noires du peuplement étudié. La quantité de cônes présente dans les arbres aurait été plus que suffisante pour assurer la régénération du site en cas de feu. Cette faible prédation liée à une très bonne année semencière correspond à la relation inverse décrite dans la littérature. Mais, compte tenu des résultats obtenus pour 1990, on peut penser que la prédation peut effectivement affecter la réserve de cônes des épinettes noires. Cette étude a également permis de décrire en détail la forme typique de la cime de l'épinette noire et de confirmer la responsabilité de l'écureuil roux face à cette modification de l'architecture de l'arbre. La datation de la formation des cimes en massue actuelles a permis d'en arriver à la conclusion que la prédation n'était pas uniforme et que la mise à nu de la tige s'effectuait sur une période de plusieurs années et n'était pas le résultat d'une seule année de prédation intensive.

Cette étude a également permis de développer une méthode originale et efficace qui permet de localiser les branches incluses d'une épinette et ainsi d'en arriver à décrire l'historique de la prédation subie par cet arbre. Bien qu'il ne soit pas possible de conclure à la présence de périodes de prédation à intervalles réguliers au cours des 60 dernières années, nous pouvons à tout le moins constater, qu'effectivement, certaines épinettes ont enregistré des périodes de prédation au même moment et que ces périodes montrent le même patron que celui constaté dans le cas des cimes en massue récentes, c'est-à-dire un élagage des rameaux effectué sur quelques années.

En ce qui à trait à la régénération de l'épinette noire, il est clair que nous ne pouvons conclure d'après nos résultats si la prédation des cônes par l'écureuil roux constitue une menace pour la régénération après feu de l'épinette noire. Pour en arriver à une telle conclusion, il aurait fallu réaliser une étude à très long terme en suivant les populations d'écureuils, les années semencières ainsi que la régénération du peuplement après des feux éventuels. Cela dépassait grandement le temps alloué et les possibilités de cette recherche. Cette étude fournit des résultats qui sont ponctuels et valables pour l'année 1992. L'absence de données à long terme sur les années semencières et les fluctuations de population de l'écureuil constitue un obstacle important. Mentionnons seulement que la prédation des cônes ne semble pas constituer une menace pour la régénération après feu de l'épinette noire sauf lors de situations particulières, telles que lors de deux pénuries de cônes consécutives. Il est

possible que dans certains cas la prédation des cônes par l'écureuil roux puisse fournir une nouvelle explication lorsque l'on constate une faible régénération d'un peuplement après feu.

Cette étude constitue le point de départ dans ce domaine. D'autres études de ce genre devraient être menées afin de mieux comprendre la relation étroite entre les populations d'écureuils roux et leur source principale de nourriture dans la forêt boréale, l'épinette noire, relation qui est loin d'être simple et qui fait intervenir et interagir de nombreux facteurs écologiques qui jouent un rôle dans la régulation des populations animales en liaison avec la dynamique naturelle des peuplements d'épinette noire.

Cette recherche suscite également la réflexion sur les problèmes éventuels que pourront causer les écureuils dans les vergers à graines d'épinette noire au Québec. Ce domaine reste une avenue de recherche intéressante qui mériterait qu'on s'y attarde ne serait-ce qu'en considération des nombreux efforts qui sont faits dans le but de sélectionner des semences de qualité en vue du reboisement.

CHAPITRE VIII

RÉFÉRENCES

- ADAMS, L. 1955. Pine squirrels reduce future crops of Ponderosa pines cones. *J. For.* 53 : 35.
- ANDREWS, S. R. et L. S. GILL. 1939. Determining the time branches on living trees have been dead. *J. For.* 37 : 930-935.
- ANONYME, 1981. Les bois du Canada, leurs propriétés et leurs usages. Publié sous la direction de E. J. Mullins et T. S. McKnight. Édition du Pélican (Québec) conjointement avec le Service Canadien des Forêts, 509 p.
- ANONYME, 1982. Normales climatiques au Canada: températures et précipitations, 1951-1980, Québec. Environnement Canada, Service de l'environnement atmosphérique, Ottawa, 216 p.
- ARNUP, R., B. CAMPBELL, R. RAPER, M. SQUIRES, K. VIRGO, V. WEARN et R. WHITE. 1988. A silvicultural guide to the spruce working group in Ontario. Ontario Science and Technology Series. Vol. 4, Ministry of Natural Resources, 108 p.
- BANFIELD, A. W. F. 1974. Les mammifères du Canada. Les presses de l'université Laval, Sainte-Foy, 406 p.
- BARBAULT, R. 1981. Écologie des populations et des peuplements. Masson, Paris, 200 p.
- BENKMAN, C. W. 1993. The evolution, ecology and decline of the red crossbill of Newfoundland. *American Birds* 47 : 225-229.
- BENKMAN, C. W., R. P. BALDA et C. C. SMITH. 1984. Adaptations for seed dispersal and the compromises due to seed predation in Limber pine. *Ecology* 65 : 632-642.
- BOUTIN, S. 1990. Food supplementation experiments with terrestrial vertebrates: patterns, problems and the future. *Can. J. Zool.* 68 : 203-220.

- BOUTIN, S. et K. W. LARSEN. 1993. Does food availability affect growth and survival of males and females differently in a promiscuous small mammal, *Tamiasciurus hudsonicus*? *Journal of Animal Ecology* 62 : 364-370.
- BOUTIN, S. et S. SCHWEIGER. 1988. Manipulation of intruder pressure in red squirrels (*Tamiasciurus hudsonicus*): effects on territory size and acquisition. *Can. J. Zool.* 66 : 2270-2274.
- BRINK, C. H. et F. C. DEAN. 1966. Spruce seeds as a food of red squirrels and flying squirrels in interior Alaska. *J. Wildl. Manage.* 30 : 503-512.
- CAMEFORT, H. 1977. Morphologie des végétaux vasculaires. Doin éditeurs, Paris, 432 p.
- CAUGHLEY, G. 1977. Analysis of vertebrate populations. Wiley, London.
- DAVIS, D. W. et J. A. SEALANDER. 1971. Sex ratio and age structure in two red squirrel populations in northern Saskatchewan. *Can. Field-Naturalist* 85 : 303-308.
- de GROOT, P. 1986. Mortality factors of Jack pine (*Pinus banksiana* Lamb) strobili. *Dans Proceedings of the 2nd conference of the cone and seed. Insects working party 52-07-01. Briançon 05100 France. Sept. 3-5 1986 (édité par Roques A.).*
- DOLBEER, R. A. 1973. Reproduction in the red squirrel (*Tamiasciurus hudsonicus*) in Colorado. *J. Mammal.* 54 : 536-540.
- FANCY, S. G. 1981. Daily movements of red squirrels, *Tamiasciurus hudsonicus*. *Can. Field-Naturalist* 95 : 348-350.
- FAYLE, D. C. F. 1985. Longitudinal changes in the stem growth layer associated with debudding and branch development in Red pine. *Can J. For. Res.* 15 : 461-464.
- FERRON, J. 1974. Étude éthologique de l'écureuil roux d'Amérique (*Tamiasciurus hudsonicus*). Thèse de doctorat (Ph. D.), Université de Montréal.

- 1976. Cycle annuel d'activité de l'écureuil roux, adultes et jeunes, en semi-liberté au Québec. *Naturaliste Can.* 103 : 1-10.
- 1983. Comparative activity patterns of two sympatric sciurid species. *Naturaliste Can. (Rev. Ecol. Syst.)* 110 : 207-212.
- 1991. Quels sont les déterminants de l'organisation socio-spatiale chez les Sciuridés? Symposium le rongeur et l'espace. pp. 207-218. Resp. M. Le Berre & L. Le Guelte, Paris.
- FERRON, J., J-P. OUELLET et Y. LEMAY. 1986. Spring and summer time budgets and feeding behaviour of the red squirrel. *Can. J. Zool.* 64 : 385-391.
- FERRON, J. et J. PRESCOTT. 1977. Gestation, litter size, and number of litters of the red squirrel (*Tamiasciurus hudsonicus*) in Quebec. *Can. Field-Naturalist* 91 : 83-84.
- FINLEY, R. B. Jr. 1969. Cone caches and middens of *Tamiasciurus* in the Rocky Mountain region. University of Kansas, Museum of Natural History, Miscellaneous Publications, 51 : 233-273.
- FISCH, G. G. et E. J. DIMOCK. 1978. Shoot clipping by Douglas squirrels in regenerating Douglas fir. *J. Wildl. Manage.* 42 : 415-418.
- FRANK, R. M. et L. O. SAFFORD. 1970. Lack of viable seeds in the forest floor after clearcutting. *J. For.* 68 : 776-778.
- FRISQUE, G. 1977. Régénération naturelle de l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B. S. P.). Thèse de doctorat. Université Laval, Sainte-Foy, 546 p.
- GAGNON, R. et H. MORIN. 1992. Establishment period of Black spruce (*Picea mariana*) after fire. *Dans Proceedings of International dendrochronological symposium, tree rings and environment, Ystad, South Sweden, September 3-9 1990.* T. S. Bartholin, B. E. Berglund, Dieter Eckstein, F. H. Schweingruber (editors). *Lundqua report* 34 : 112:114.

- GAGNON, R. R., G. PELLETIER, M. CHABOT et B. BOULET. 1993. La tordeuse de l'épinette (*Zeiraphera canadensis* Mut. et Free.): dynamique, impact et moyens de lutte. Évaluation dans deux secteurs inégalement endommagés d'une plantation. Ministère des Forêts, Service de la protection contre les insectes, Québec. 25 p.
- GURNELL, J. 1983. Squirrels numbers and the abundance of tree seeds. *Mammal Review* 13 : 133-148.
- 1984. Home range, territoriality, caching behaviour and food supply of the red squirrel in a subalpine Lodgepole pine forest. *Animal Behav.* 32 : 1119-1131.
- 1987. The natural history of squirrels. Facts on file publications, New York, 201 p.
- HALVORSON, C. H. 1984. Long-term monitoring of vertebrates: a review with suggestions. *Dans Proceedings of research natural areas: baseline monitoring and management.* J. L. Johnson and others (editors). U. S. Dep. Agric., For. Serv. Int. For. Range. Exp. Stn. Technical Report INT-173.
- 1986. Influence of vertebrates on conifer seed production. *Dans Proceedings-conifer tree seed in the Inland Mountain West Symposium, August 5-6 1985, Missoula, MT.* USDA Forest Service Intermountain Research Station, Ogden, UT. USDA For. Serv. Gen. Tech. Rep. INT-203.
- HAMILTON, W. J. 1939. Observations on the life history of the red squirrel in New York. *Am. Midland Nat.* 22 : 732-745.
- HATT, R. T. 1929. The red squirrel: its life history and habits, with special reference to the Adirondacks of New York and Harvard Forest. *Roosevelt Wildl. Annals.* 2 : 11-146.
- 1943. The pine squirrel in Colorado. *J. Mammal.* 24 : 311-345.
- HEANEY, L. R. 1984. Climatic influences on life-history tactics and behavior of North American tree squirrels. *Dans The biology of ground-dwelling squirrels.* Edited by J. O. Murie and G. R. Michener. University of Nebraska Press, Lincoln, NE, pp. 43-78.

- HEINSELMAN, M. L. 1981. Fire and succession in the conifer forests of northern North America. *Dans* Forest succession: concepts and application. D. C. West, H. H. Shugart et D. B. Botkin (ed.). Pages 374-406. Springer-Verlag, New York, 517 p.
- HOSIE, R. C. 1979. Native trees of Canada. Eighth edition. Fitzhenry and Whiteside Ltd., Toronto, 380 p.
- HURLY, T. A. et R. J. ROBERTSON. 1987. Scatterhoarding by territorial red squirrels: a test of the optimal density model. *Can. J. Zool.* 65 : 1247-1252.
- 1990. Variation in the food hoarding behaviour of red squirrels. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 26 : 91-97.
- HURLY, T. A., C. W. YEATMAN et R. J. ROBERTSON. 1987. Maturity and viability of seed from squirrel-cut pine cones. *For. Chron.* 63 : 268-271.
- HUSCH, B., C. I. MILLER et T. W. BEERS. 1982. Forest mensuration. John Wiley & Sons, New York. 402 p.
- HUTCHINS, H. E. et R. M. LANNER. 1982. The central role of Clark's Nutcracker in the dispersal and establishment of Whitebark pine. *Oecologia* 55 : 192-201.
- JALKANEN, R. et T. KURKELA. 1990. Needle retention, age, shedding and budget, and growth of Scots pine between 1865 and 1988. *Dans* Acidification in Finland. P. Kauppi, P. Anttila and K. Kenttamies (editors). Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, pp. 691-697.
- 1992. VB-method for the determination of pine defoliation in the past. *Dans* Proceedings of International dendrochronological symposium, tree rings and environment, Ystad, South Sweden, 3-9 September 1990. T. S. Bartholin, B. E. Berglund, Dieter Eckstein, F. H. Schweingruber (editors). *Lundqua report* 34: 153:157.
- JANZEN, D. H. 1971. Seed predation by animals. *Ann. Rev. Ecol. System.* 2 : 465-492.

- JOHNSON, H. J. 1956. Some aspects of Black spruce reproduction in the central boreal forest region. Can. Dept. Nth. Aff. and Nat. Res. Forestry Branch, Forest Research Division, Mimeo, S. & M. 56-3, 18 p.
- KEMP, G. A. et L. B. KEITH. 1970. Dynamics and regulation of red squirrel (*Tamiasciurus hudsonicus*) populations. Ecology 51 : 763-779.
- KLENNER, W. et C. KREBS. 1991. Red squirrel population dynamics 1: The effect of supplemental food on demography. J. Animal Ecology 60 : 961-978.
- KLUGH, A. B. 1927. Ecology of the red squirrel. J. Mammal. 8 : 1-32.
- KOEHLER, A. 1936. A method of studying knot formation. J. For. 34 : 1062-1063.
- KREBS, C. J. et R. BOONSTRA. 1984. Trappability estimates for mark-recapture data. Can. J. Zool. 62 : 2440-2444.
- KURKELA, T. et R. JALKANEN. 1990. Revealing past needle retention in *Pinus* spp. Scand. J. For. Res. 5 : 481-485.
- LAIR, H. 1985a. Length of gestation in the red squirrel (*Tamiasciurus hudsonicus*). J. Mammal. 66 : 809-810.
- 1985b. Mating seasons and fertility of red squirrels in southern Quebec. Can. J. Zool. 62 : 2440-2444.
- LAYNE, J. N. 1954. The biology of the red squirrel, *Tamiasciurus hudsonicus loquax* (Bangs.), in central New York. Ecol. Monogr. 24 : 227-267.
- LE BARRON, R. K. 1939. The role of forest fires in the reproduction of black spruce. Proc. Minn. Acad. Sci., 7 : 10-14.
- 1948. Silvicultural management of Black spruce in Minnesota. U. S. Dept. Agr. Circular 791, 60 p.

- LITTLE, C. H. A. 1970. Apical dominance in long shoots of White pine (*Pinus strobus*). Can J. Bot. 48 : 239-259.
- LUTZ, H. J. 1958. Effect of red squirrels on crown form of Black spruce in Alaska. U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Alaska Forest Research Center. Technical Note 42, 3 p.
- MacCLINTOCK, D. 1970. Squirrels of North America. Van Nostrand Reinhold Company ed., New York, 184 p.
- MAGUIRE, D. A. et D. W. HANN. 1987. A stem dissection technique for dating branch mortality and reconstructing past crown recession. For. Sc. 33 : 858-871.
- MASER, Z., C. MASER et J. M. TRAPPE. 1985. Food habits of the northern flying squirrel (*Glaucomys sabrinus*) in Oregon. Can. J. Zool. 63 : 1084-1088.
- MASER, C., Z. MASER, J. W. WITT et G. HUNT. 1986. The northern flying squirrel: a mycophagist in southwestern Oregon. Can. J. Zool. 64 : 2086-2089.
- MASSE, L. et J. GRENIER. 1991. La production de semences forestières en 1989-1990: portrait statistique. Ministère des Forêts, Gouvernement du Québec, 132 p.
- MASSE, L., L. DESROSIERS et J. GRENIER. 1992. La production de semences forestières en 1990-1991: portrait statistique. Ministère des Forêts, Gouvernement du Québec, 161 p.
- MASSE, L., L. DESROSIERS, J. GRENIER et R. APRIL. 1993. La production de semences forestières en 1991-1992: portrait statistique. Ministère des Forêts, Gouvernement du Québec, 171 p.
- McKEEVER, S. 1960. Food of the northern flying squirrel in northeastern California. J. Mammal. 41 : 270-271.

- MERCIER, S., A. RAINVILLE et G-É CARON. 1994. Étude de la contamination pollinique potentielle dans quatre vergers à graines. Ministère des Ressources naturelles, Direction de la recherche, Service de l'amélioration des arbres. Mémoire de recherche forestière n° 113, 78 p.
- MILLAR, J. B. 1936. The silvicultural characteristics of Black spruce in the clay belt of northern Ontario. Master Thesis. University of Toronto, 81 p.
- MOLLER, H. 1986. Red squirrel (*Sciurus vulgaris*) feeding in a Scots pine plantation in Scotland. *J. Zool., Lond.* 209 : 61-83.
- PARADIS, C. 1992. Programme de surveillance dans les plantations. *Dans* Insectes et maladies des arbres, Québec, 1991. Ministère des Ressources Naturelles, Service de la protection contre les insectes et les maladies, Centre de Foresterie des Laurentides. 38 p.
- PRESCOTT, J. et P. RICHARD. 1980. Écureuil de jour, écureuil de nuit. *Québec Science* 19 : 64-69.
- 1982. Mammifères du Québec et de l'est du Canada. Éditions France-Amérique, Montréal, 199 p.
- PRÉVOST, Y. H. J. 1986. The relationship between the development of cones of Black spruce, *Picea mariana* (Mill.) B.S.P., and their insect fauna. Ph.D. Thesis, Univ. Guelph, Ont. 96 p.
- PRICE, K. et S. BOUTIN. 1993. Territorial bequeathal by red squirrel mothers. *Behav. Ecol.* 4 : 144-150.
- PRICE, K., S. BOUTIN et R. YDENBERG. 1990. Intensity of territorial defense in red squirrels: an experimental test of the asymmetric war of attrition. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 27 : 217-222.

- PROULX, H., G. JACQUES, A-M. LAMOTHE et J. LITYNSKI. 1987. Climatologie du Québec méridional. Ministère de l'environnement du Québec, Direction de la météorologie, 198 p.
- RAPRAEGER, E. F. 1939. Development of branches and knots in Western white pine, J. For. 37 : 239-245.
- RAUF A, D. M. BENJAMIN et R. A. CECICH. 1985. Insects affecting seed production of Jack pine and life tables of conelet and cone mortality in Wisconsin. For. Sc. 31 : 271-281.
- ROTHWELL, R. 1977. The effects of forest type and mast crop on winter territories and populations of red squirrels (*Tamiasciurus hudsonicus baileyi*) in the Laramie range of southeastern Wyoming. M. S. Thesis. University of Wyoming, 142 p.
- ROWE, J. S. 1952. Squirrel damage to White spruce. Can. Dep. Resour. and Develop., Ottawa, Ontario. Silvicultural Leaflet No 61, 2 p.
- 1972. Les régions forestières du Canada. Ministère de l'environnement, Service canadien des forêts. Publication No 1300F, 172 p.
- RUSCH, D. A. et W. G. REEDER. 1978. Population ecology of Alberta red squirrels. Ecology 59 : 400-420.
- SCHERRER, B. 1984. Biostatistique. Gaëtan Morin éditeur, Boucherville, 850 p.
- SCHWEINGRUBER, F. H. 1989. Basics and applications of dendrochronology. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Holland, 276 p.
- SHAW, W. T. 1936. Moisture and its relation to the cone-storing habit of the western pine squirrel. J. Mammal. 17 : 337-349.
- SHEARER, R. C. et W. C. SCHMIDT. 1971. Ponderosa pine cone and seed losses. J. For. 69 : 370-372.

- SHELLHAMMER, H. S. 1966. Cone-cutting activities of Douglas squirrels in sequoia groves. *J. Mammal.* 47 : 525-526.
- SHERRY D. F. 1985. Food storage by birds and mammals. *Adv. Study Behav.* 15 : 153-188.
- SMITH, C. C. 1968. The adaptative nature of social organization in the genus of tree squirrels, *Tamiasciurus*. *Ecol. Monogr.* 38 : 31-63.
- 1970. The coevolution of pine squirrels (*Tamiasciurus*) and conifers. *Ecol. Monogr.* 40 : 349-371.
- 1981. The indivisible niche of *Tamiasciurus*: an example of nonpartitioning of resources. *Ecol. Monogr.* 51 : 343-363.
- SMITH, C. C. et R. P. BALDA. 1979. Competition among insects, birds and mammals for conifer seed. *American Zoologist* 19 : 1065-1083.
- SMITH, C. C. et O. J. REICHMAN. 1984. The evolution of food caching by birds and mammals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15 : 329-351.
- SMITH, M. C. 1968. Red squirrel responses to spruce cone failure in interior Alaska. *J. Wildl. Manage.* 32 : 305-317.
- SNYDER, M. A. 1992. Selective herbivory by Abert's squirrel mediated by chemical variability in Ponderosa pine. *Ecology* 73 : 1730-1741.
- 1993. Interactions between Abert's squirrel and Ponderosa pine: the relationship between selective herbivory and host plant fitness. *Amer. Nat.* 141 : 866-879.
- SQUILLACE, A. E. 1953. Effect of squirrels on the supply of Ponderosa pine seed. *N. Rocky. Mtn. Forest and Range Experiment Stn. Res. Note No.131*, 4 p.

- ST-PIERRE, H., R. GAGNON, et P. BELLEFLEUR. 1992. Régénération après feu de l'épinette noire (*Picea mariana*) et du pin gris (*Pinus banksiana*) dans la forêt boréale, Québec. Can. J. For. Res. 22 : 474-481.
- SULLIVAN, T. P. 1987. Red squirrel population dynamics and feeding damage in juvenile stands of Lodgepole pine. FRDA Report, No 19. Victoria, British Columbia, 20 p.
- 1990. Responses of red squirrel (*Tamiasciurus hudsonicus*) populations to supplemental food. J. Mammal. 71 : 579-590.
- 1992. Tree squirrels, Woodrats and Beaver. Dans Silvicultural approaches to animal damage management in Pacific northwest forests. Hugh C. Black Editor. U. S. Department of Agriculture, Forest Service. Pacific Northwest Research Station, Portland, Oregon. General Technical Report, PNW-GTR-287, pp. 271-287.
- SULLIVAN, T. P. et R. A. MOSES. 1986. Red squirrel populations in natural and managed stands of Lodgepole pine. J. Wildl. Manage. 50 : 595-601.
- SULLIVAN, T. P. et D. S. SULLIVAN. 1982. Population dynamics and regulation of the Douglas squirrel (*Tamiasciurus douglasii*) with supplemental food. Oecologia (Berlin) 53 : 264-270.
- TEVIS, L. Jr. 1953. Effect of vertebrate animals on seed crop of Sugar pine. J. Wildl. Manage. 17 : 128-131.
- THIBAUT, M et D. HOTTE. 1985. Les régions écologiques du Québec méridional. Service de la recherche, Ministère de l'Énergie et des Ressources du Québec, (Carte 1: 1 250 000).
- THOMAS, P. A. et R. W. WEIN. 1985. Delayed emergence of four conifer species on post-fire seedbeds in eastern Canada. Can. J. For. Res. 15 : 727-729.
- VANDER WALL, S. B. 1990. Food hoarding in animals. The University of Chicago Press, Chicago.

- VICTORIN, M. 1964. Flore Laurentienne. Les Presses de l'université de Montréal, Montréal, 925 p.
- VIERECK, L. A. 1983. The effects of fire in Black spruce ecosystems of Alaska and northern Canada. *Dans* The role of fire in northern circumpolar ecosystems. R.W. Wein et D.A. MacLean (ed.). Pages 201-221. SCOPE 18. John Wiley & Sons Inc., New York, 322 p.
- VIERECK, L. A. et W. F. JOHNSTON. 1990. *Picea mariana* (Mill.) B. S. P., Black spruce. *Dans* Silvics of North America, Volume 1 Conifers. Agriculture Handbook 654, Forest Service, United States Department of Agriculture, Washington D. C. , 675 p.
- VINCENT, A. B. 1965. Black spruce: a review of its silvics, ecology and silviculture. Can. Dep. For. Ottawa, Ont. Publ. 1100, 79 p.
- WAGG, J. W. B. 1964. Viability of White spruce seed from squirrel-cut cones. For. Chron. 40 : 98-110.
- WELLS-GOSLING, N. et L. R. HEANEY. 1984. *Glaucomys sabrinus*. Mammalian Species 229 : 1-8.
- WEST, R. J. 1986. Seasonal incidence of cone pests of Black spruce in Newfoundland. Can. For. Serv. Nfld. For. Res. Cent. Inf. Rep. N-X-244, 16 p.
- 1989. Cone depredations by the red squirrel in Black spruce stands in Newfoundland: implications for commercial cone collection. Can. J. For. Res. 19 : 1207-1209.
- WILTON, W. C. 1963. Black spruce seedfall immediately following fire. For. Chron. 26 : 477-479.
- WONG, H. R., J. A. DROUIN et B. B. McLEOD. 1959. Observations on a "complex" of insects in tops of Black spruce in Manitoba and Saskatchewan. Can. Entomol. 91 : 543-548.

- WOOD, S. E. Jr. 1980. Les écureuils du Canada. Musée National des Sciences Naturelles, Ottawa, 197 p.
- YEAGER, L. E. 1937. Cone-piling by Michigan red squirrels. *J. Mammal.* 18 : 191-194.
- ZAR, J. H. 1984. *Biostatistical analysis*. Second edition. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, 718 p.
- ZASADA, J. C., L. A. VIERECK et M. J. FOOTE. 1979. Black spruce seedfall and seedling establishment. *Dans* Ecological effects of the Wickersham Dome fire near Fairbanks, Alaska. L.A. Viereck et C. T. Dyrness (ed.). Pages 42-50. U. S. Dep. Agric., Forest Serv., Gen. Tech. Rep. no. PNW-90, 71 p.