

UNIVERSITÉ DU QUEBEC A RIMOUSKI

**RECONSTITUTION DENDROCHRONOLOGIQUE DE
L'UTILISATION DES CÔNES D'EPINETTE NOIRE PAR
L'ECUREUIL ROUX, DANS LE NORD DE LA FORET BORÉALE
AU QUEBEC**

**MEMOIRE
PRESENTE A
L'UNIVERSITE DU QUEBEC À RIMOUSKI**

**Comme exigence partielle
du programme de maîtrise en gestion de la faune et de ses habitats**

**PAR
SOPHIE TEXIER**

juin, 2007

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

RESUME

Bien que l'utilisation des cônes d'épinette noire (*Picea mariana*) par l'écureuil roux (*Tamiasciurus hudsonicus*) semble affecter l'architecture et le potentiel de reproduction de l'épinette noire, très peu d'études ont tenté de quantifier ce phénomène. L'objectif principal de cette étude est de reconstituer l'histoire d'exploitation des épinettes noires, en datant les cicatrices laissées par l'écureuil lorsqu'il prélève les cônes. La réalisation de cet objectif a été possible grâce au développement d'une nouvelle technique de datation. L'objectif sous-jacent est de décrire les caractéristiques des branches attaquées par l'écureuil. Le site d'étude se situe dans le nord de la forêt boréale du Québec (53°35'N, 77°38'W), dans la région de Radisson. Au total, treize épinettes noires ont été sélectionnées systématiquement, en utilisant en plus des critères visuels. Toutes les cicatrices de prélèvement retrouvées sur chacun des arbres ont été récoltées puis datées par dendrochronologie (comptage des cernes annuels de croissance). Le nombre total de datations s'élève à environ 1000. Les résultats obtenus montrent des variations d'intensité de prélèvements entre les épinettes. Les épinettes montrent à leur apex, une zone de chevauchement des prélèvements indicatrice d'une utilisation soutenue d'une année à la suivante. L'écureuil choisit de préférence des petites branches, de 2 mm de diamètre et de 3 ans en moyenne. Celles-ci, une fois attaquées ne survivent pas dans la majorité des cas plus que 1 an après le prélèvement des cônes. Il est possible qu'en sectionnant ces branches de 3 ans, l'écureuil prélève une double récolte de cônes, (ceux de l'année situés sur l'élongation de 2 ans et ceux de l'année précédente situés sur l'élongation de 3 ans). La période 1983-2002, montre une faible variation du nombre de cônes prélevés par l'écureuil. La sérotonine des épinettes noires semble tempérer la variabilité interannuelle dans l'utilisation des cônes par l'écureuil. Par contre, en 1992 il y a eu une très faible activité de l'écureuil alors que la production de cônes était forte. Un été froid cette année-là pourrait expliquer cette observation.

REMERCIEMENTS

En préambule à ce mémoire, je souhaite adresser ici tous mes remerciements aux personnes qui m'ont apporté leur aide et qui ont ainsi contribué à l'élaboration de ce mémoire.

Tout d'abord Monsieur Dominique Arseneault, mon directeur de recherche. Ses conseils, sa disponibilité et ses encouragements m'ont permis de réaliser ce travail dans les meilleures conditions.

Monsieur Luc Sirois, mon co-directeur, pour ces remarques et suggestions qui ont su relancer la problématique.

Je remercie également Yan Boulanger pour sa précieuse aide en statistiques !!

TABLE DES MATIERES

RESUME	I
REMERCIEMENTS	II
TABLE DES MATIERES.....	III
LISTE DES TABLEAUX	IV
LISTE DES FIGURES	V
INTRODUCTION	1
MÉTHODOLOGIE	6
I. RÉGION D'ÉTUDE.....	6
II. MÉTHODE	7
RESULTATS	14
DISCUSSION	24
CONCLUSION	30
BIBLIOGRAPHIE	32
ANNEXES	38

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Nombre de cicatrices présumées et succès de datation en fonction des arbres échantillonnés.	15
Tableau 2 : Description de la zone de chevauchement des prélèvements de cônes dans la cime des épinettes (c'est-à-dire la portion du tronc caractérisée par la présence continue de cicatrices de prélèvement de cônes).....	23

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Carte de la région montrant l'emplacement du site d'étude.....	7
Figure 2 : a) photo aérienne du site d'étude b) schéma représentant le dispositif d'échantillonnage. a) trait continu : limite du site d'étude ; trait pointillé : limite entre la zone brûlée en 1941 (en haut) et la zone épargnée (en bas).....	9
Figure 3 : Schéma montrant les différentes mesures prises sur les branches attaquées par l'écureuil.....	11
Figure 4 : Schéma illustrant la méthode de datation a) branche dont la zone portant la cicatrice est morte mais dont les unités précédentes sont vivantes, le prélèvement est daté à 2002 ; b) branche entièrement vivante, le prélèvement est daté à 2003	11
Figure 5 : Organigramme présentant les différents types de cicatrices relevées.....	13
Figure 6 : Pourcentage de branches vivantes, mortes ou attaquées par l'écureuil en fonction de la hauteur sur le tronc des 2 épinettes étudiées en détail. L'abondance des branches est exprimée en pourcentage par rapport au nombre total de branches présentes (mortes ou vivantes avec ou sans cicatrice) à une hauteur donnée. La hauteur est exprimée en classe de 50 cm. En noir, le pourcentage de branches attaquées. En gris, le pourcentage de branches mortes. En blanc, le pourcentage de branches vivantes	17
Figure 7 : Chronologie des prélèvements de cônes avec coupe des branches, pour l'ensemble des treize épinettes noires (n=1061 cicatrices).....	18
Figure 8 : a) température moyenne estivale (de mai à août) par année pour la période 1983-2003. b) résidus des régressions log-linéaire effectuées sur la production de cônes par année (données tirées de Sirois, 2000). c) résidus de la régression log-linéaire effectuée sur les datations (année 2003 exclue). Les résidus sont utilisés comme indicateur de l'activité de prédation des écureuils roux.	20
Figure 9 : Diagramme de dispersion de la hauteur sur le tronc des cicatrices de prélèvement en fonction des datations, pour l'ensemble des treize épinettes. Les épinettes 01, 06 et 19 comportent respectivement 70, 83 et 94% de leurs cicatrices en 2003.....	22
Figure 10 : a) distance de la cicatrice au tronc en fonction de l'année d'attaque. b) diamètre de la branche au moment de l'attaque en fonction de l'année d'attaque. c) âge de la branche en fonction de l'année d'attaque	23

LISTE DES ANNEXES

ANNEXE A : Paysage typique de la forêt boréale du nord du Québec, montrant des épinettes noires portant des cimes en massue (flèches)	39
ANNEXE B : Photos de cicatrices de dents.....	40

INTRODUCTION

Dans la forêt boréale nord américaine, l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP) est de loin l'espèce arborescente la plus abondante (Janzen, 1971). Dans le sud de son aire de répartition, on la retrouve fréquemment dans les milieux humides, mal drainés tels que les tourbières. Plus au nord, elle croît généralement dans une gamme beaucoup plus étendue de conditions édaphiques (Viereck et Johnston, 1990). A sa limite d'aire nordique, soumise à de fortes pressions nivéo-éoliennes, elle acquiert des formes de tiges prostrées individuelles ou regroupées en formation (Krummholz) (Payette, 1974). Le maintien de ces formes particulières semble lié à la capacité de réitération associée à la reproduction végétative par marcottage (Laberge *et al.*, 2001).

Dans l'ensemble de son aire de répartition, l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.)BSP.) présente une cime irrégulière d'apparence touffue appelée cime en massue ou « club-top » (Voir annexe A, p 44) (Johnson, 1956 ; Wong *et al.*, 1959 ; Vincent, 1965 ; Hosie, 1979 ; Halvorson, 1986 ; Prévost, 1986 ; Potvin, 1994). Cette architecture caractéristique et unique chez les conifères, est due à la présence d'une ou plusieurs zones sans ramilles qui sous-tendent un apex densément ramifié (Potvin, 1994). Ce phénomène semble sous le contrôle des activités de récolte des cônes par l'écureuil roux (*Tamiasciurus hudsonicus*), activité alimentaire indispensable à la survie hivernale de cette espèce (Brink et Dean, 1966 ; Smith, 1968a, 1981 ; Kemp et Keith, 1970 ; Gurnell, 1987 ; Potvin, 1994). Malgré l'importance des graines d'épinettes noires dans la diète

de l'écureuil roux (Lutz, 1958 ; Wong *et al.*, 1959 ; Vincent, 1965), les connaissances de l'impact de cette prédation sur la structure architecturale et la reproduction de l'épinette noire restent marginales (Prévoist, 1986 ; West, 1986, 1989 ; Potvin, 1994).

L'épinette noire produit des cônes semi-sérotineux, qui favorisent à la fois une bonne régénération après feu et une libération continue des graines (Burns et Honkala, 1990). Les cônes fermés par la résine permettent d'accumuler pendant plusieurs années, une réserve de graines viables à la cime des arbres. Cette réserve de graines permet à l'épinette de se régénérer rapidement après feu et en fait une espèce clef pour les granivores boréaux.

Lors du développement des pessières noires, les cônes femelles se développent tout d'abord sur les axes d'ordre 2 en position proximale et médiane puis en position terminale sur les axes d'ordre 3. Les cônes récemment formés demeurent généralement fermés quelques mois à quelques années à l'apex de l'épinette, alors que les plus anciens, qui sont souvent déjà ouverts et qui ont libéré leurs graines, se répartissent plus bas le long du tronc (Bégin et Filion, 1999). Même si quelques cônes peuvent être produits dès l'âge de 10 ans, la production d'une quantité appréciable de cônes survient entre 30 et 250 ans, avec un maximum de production entre 100 et 200 ans (Viereck et Johnston, 1990). La production de cônes est soumise à des variations cycliques avec des années de forte production tous les 2 à 6 ans (Vincent, 1965 ; Smith, 1970). L'occurrence intermittente de forte production de graines est appelée « masting » ou « mast seeding » (Janzen, 1969 ; Silvertown, 1980 ; Kelly, 1994 ; Kelly et Sork, 2002).

Le masting est considéré comme une adaptation anti-prédateur (Hirokazu *et al.*, 2005 ; Koenig et Krops, 2005). En effet, les années de forte production de graines, peuvent occasionner un phénomène de satiété chez le prédateur, ce qui favorise la survie d'une plus grande proportion de graines. A l'inverse lors des années de faible production, une diminution de la densité de prédateur pourrait être liée à une forte émigration vers un habitat plus prolifique (Silvertown, 1980 ; Kelly, 1994 ; Koenig et Krops, 2005). Enfin, il a été montré qu'un été particulièrement froid limite la production de bourgeons femelles et conséquemment la production de cônes l'année suivante (Sirois, 2000).

Les graines d'épinette ont une forte valeur énergétique et sont très prisées par de nombreux prédateurs (Brink et Dean, 1966). Par exemple, les graines d'épinette de Norvège procurent environ $25,1 \text{ Kj.g}^{-1}$ de matière sèche (Grodzinski et Sawicka Kapusta, 1970) comparativement à $25,8 \text{ Kj.g}^{-1}$ pour l'épinette d'Englemann (Smith, 1968a). Cette haute qualité nutritive est due à leur contenu élevé en lipides (Ferron *et al.*, 1986). La digestibilité de ces graines est très élevée (88 à 96%) ce qui permet à l'écureuil de retirer le maximum de nutriments possible (Gurnell, 1987). Avec une consommation journalière estimée à 88 cônes, soit un besoin annuel de 32120 cônes (Finley, 1969 ; Potvin, 1994), l'écureuil roux est un fort consommateur des graines de conifères (Smith, 1970 ; Benkman, 1984 ; Halvorson, 1986). Il est aussi un des mammifères les plus communs en Amérique du Nord (Klugh, 1927) où sa densité varie de 2 à 25 écureuils / hectare (Côté, 1999). Il a été suggéré que l'écureuil pourrait nuire à la bonne régénération après feu de l'épinette noire par la consommation d'une grande portion de la réserve de graines (Potvin, 1994). Lorsque l'écureuil récolte les cônes

femelles, il les sectionne individuellement avec ses dents, ou coupe les rameaux porteurs d'amas de cônes. Cet élagage se produit à la cime de l'épinette noire, là où les cônes récents sont concentrés (Caron et Powell, 1992 ; Potvin, 1994). Ce prélèvement entraîne l'apparition de zones dénudées qui confèrent cet aspect touffu à la cime. Chez l'écureuil, l'ensemble des activités alimentaires (recherche, nourrissage, et mise en réserve) représente 60 à 90% du temps passé à l'extérieur du nid (Gurnell, 1987).

Les écureuils sont des animaux solitaires et très territoriaux qui défendent vigoureusement leur territoire contre leurs congénères (Rush et Reeder, 1978 ; Smith, 1981 ; Gurnell, 1987). La taille de ces territoires est définie par la quantité de nourriture disponible (Kilham, 1954 ; Smith, 1968b ; Kemp et Keith, 1970 ; Gurnell, 1983) et par la capacité de chaque individu à défendre son territoire face aux compétiteurs (Sullivan, 1990). Plusieurs études ont démontré l'existence d'un lien causal entre la disponibilité de la nourriture et la densité d'écureuil. Lorsque la quantité de nourriture augmente, on observe une augmentation de la densité des écureuils, probablement due à une immigration importante (Koford, 1992 ; Klenner et Keith, 1991 ; Sullivan, 1990). Lors d'une pénurie annuelle de cônes, la densité des écureuils varie peu car les réserves accumulées l'automne précédent sont suffisantes pour maintenir les populations. Mais, si cette pénurie dure 2 années de suite, la densité d'écureuil va diminuer drastiquement, faute de réserve (Smith, 1968b). Toutes ces études ont été effectuées sur l'épinette blanche (*Picea glauca*) qui, contrairement à l'épinette noire, porte des cônes non sérotineux et non persistants sur l'arbre. La quantité de cônes produite chaque année correspond donc à la quantité disponible pour l'écureuil. On peut se demander si ce lien

existe aussi dans le cas de l'épinette noire. Malheureusement très peu d'études ont été réalisées jusqu'à présent (Potvin, 1994).

L'objectif principal de cette étude est de reconstituer l'histoire d'utilisation d'un peuplement d'épinette noire par l'écureuil roux, dans le nord de la forêt boréale au Québec. En comparant cet historique d'utilisation avec les données de production de cônes disponibles, il devrait être possible de voir si le lien causal entre la productivité en cônes et l'intensité de la prédation par l'écureuil existe aussi dans le cas de l'épinette noire malgré sa capacité à accumuler une réserve de cônes. Le développement d'une nouvelle technique d'analyse par la datation des ramifications florifères de l'épinette noire a permis d'obtenir cet historique. L'objectif sous-jacent est de décrire les caractéristiques (âge, diamètre et position de la branche sur le tronc) des branches présentant des cicatrices de prélèvement de cônes par l'écureuil roux.

MÉTHODOLOGIE

I. RÉGION D'ÉTUDE

Cette étude a été réalisée dans la région de Radisson, dans la partie la plus nordique de la forêt boréale continue au Québec (Figure 1). Cette région se situe sur le Bouclier canadien constitué en grande partie de roche granitique et gneissique (Stockwell *et al.*, 1968). Elle présente un climat caractérisé par de longs hivers froids et de courts étés chauds. Les données enregistrées à la station de la Grande A entre 1976 et 2000 montrent que les températures moyennes sont de $-3,1^{\circ}\text{C}$, avec un maximum en juillet de $13,7^{\circ}\text{C}$ et un minimum en janvier de $-23,2^{\circ}\text{C}$. Les précipitations annuelles sont de 680 mm dont 39% sous forme de neige (Environnement Canada, 2007).

Dans la forêt boréale, la structure et la composition des peuplements forestiers sont déterminées en grande partie par la fréquence et l'intensité des feux (Heinselman, 1981 ; Payette *et al.*, 1989). En éliminant partiellement ou totalement les végétaux et la matière organique recouvrant le sol, les feux initient la succession forestière et façonnent une mosaïque de forêts équiennes caractéristique du paysage boréal (Black et Bliss, 1978 ; Heinselman, 1981 ; Payette *et al.*, 1989). Ainsi, dans la région de Radisson, la période de rotation de feux est estimée à environ 100 ans (Payette *et al.*, 1989 ; Parisien et Sirois, 2003). Le couvert forestier est dominé principalement par l'épinette noire et le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.) (Parisien et Sirois, 2003). Dans cette région la quasi-totalité des épinettes noires présente une cime caractéristique en massue (voir annexe A, p 39). Ce paysage typique reflète le fort taux d'utilisation des épinettes noires par l'écureuil roux possiblement associé à une forte densité d'écureuil.

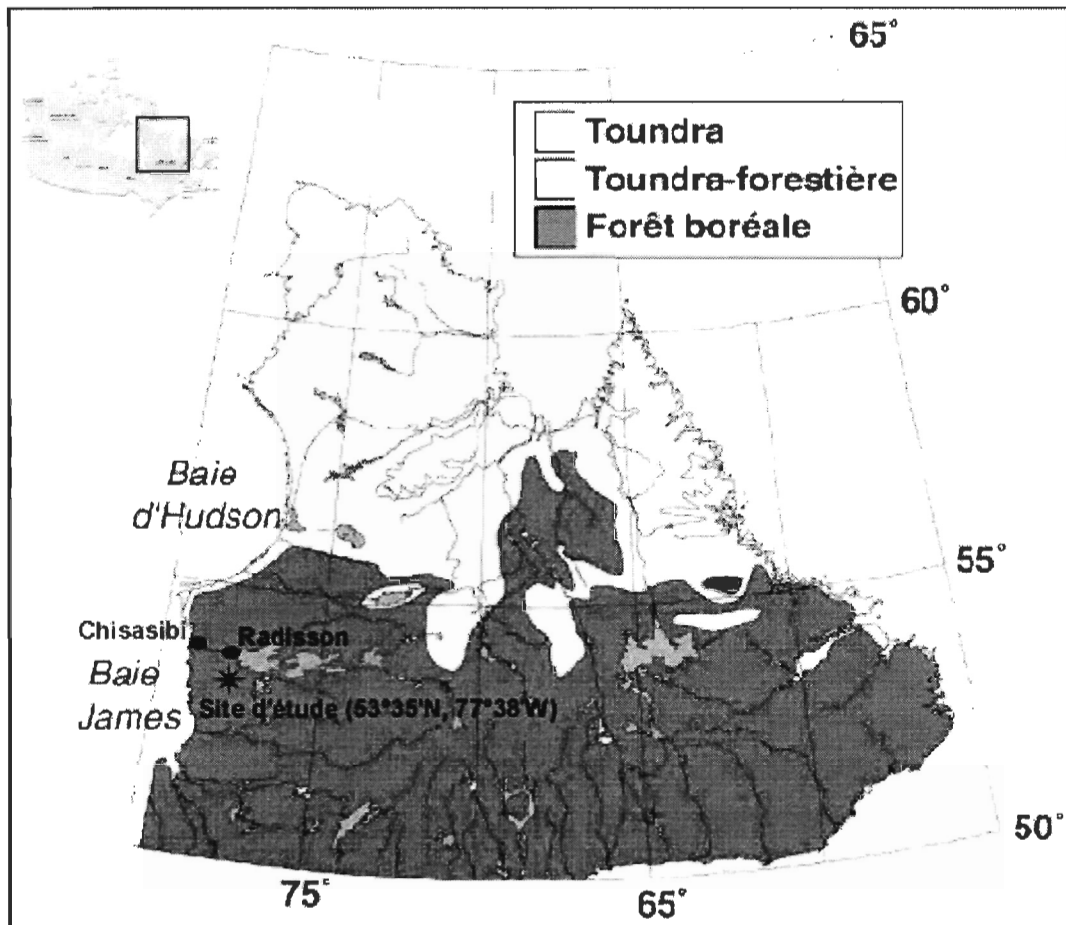


Figure 1 : Carte de la région montrant l'emplacement du site d'étude

II. MÉTHODE

Des séries de photos aériennes de 1959 et 1984 ont permis de repérer une pessière noire âgée de plus de 100 ans. Ce peuplement est encore dominé par les tiges issues de la régénération sexuée après le dernier feu survenu vers 1880 plutôt que par des marcottes de seconde venue. Le site est situé sur une petite colline de quelques hectares, allongée dans l'axe est-ouest et bien délimitée par des tourbières. Le drainage est

mésique et homogène sur l'ensemble du site. Les photos aériennes de 1959 et des données sur l'histoire régionale des feux (non publiées) indiquent que les collines voisines vers le nord ont été incendiées en 1941.

L'échantillonnage a été réalisé, au cours de l'été 2004. Trois transects furent établis le long de la ligne de crête de la colline et au centre de chaque versant, au nord et au sud (Figure 2). Afin de limiter un éventuel effet de bordure, une zone tampon de 25 m a été laissée à la périphérie de la colline avant de commencer l'échantillonnage. Les épinettes ont été systématiquement sélectionnées à 100m d'intervalle le long de chaque transect. Les individus retenus devaient être vivants, issus du dernier feu (une taille comparable aux individus dominants) et présenter des cicatrices de prélèvement dues à l'écureuil. Si aucun arbre n'était présent au point d'échantillonnage, le choix se portait alors sur l'arbre le plus proche répondant aux critères de sélection. Au total treize épinettes ont ainsi été échantillonnées. Pour chacune d'elle, nous avons mesuré la hauteur totale et estimé son âge par une lecture des cernes annuels de croissance sur une section basale. Un schéma de ramification de la cime était réalisé et plusieurs photos ont été prises.

L'ensemble des treize épinettes a été soumis à un premier type d'échantillonnage qui consistait à récolter toutes les branches présentant une cicatrice de prélèvement dans le prolongement immédiat d'une partie vivante. Ces cicatrices étaient en majorité localisées dans la partie apicale des épinettes. La hauteur sur le tronc ainsi que la

distance entre le tronc et chaque cicatrice considérée ont été notées (figure 3). Ainsi les cicatrices portées par des branches entièrement mortes n'ont pas été considérées.

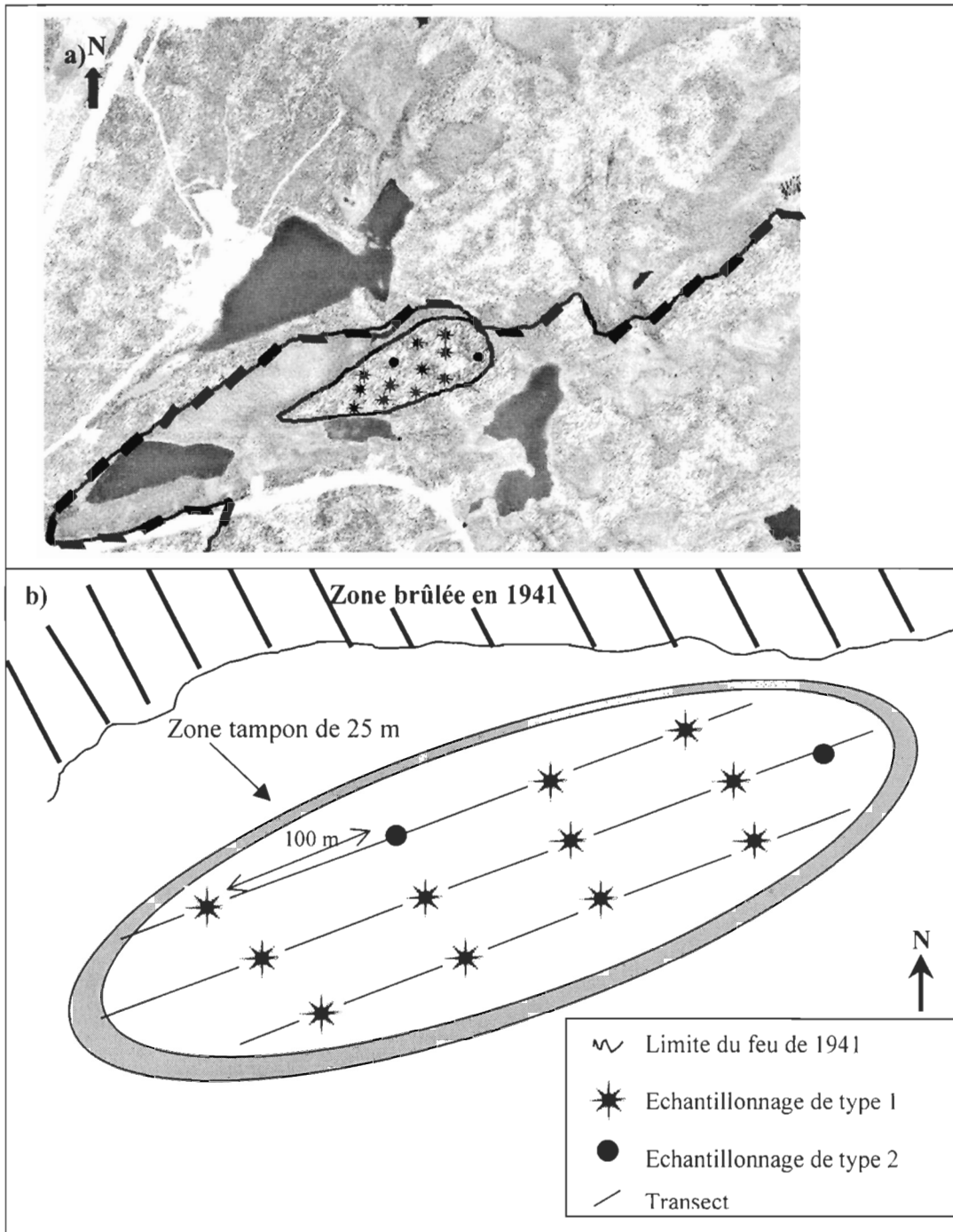


Figure 2 : a) photo aérienne du site d'étude b) schéma représentant le dispositif d'échantillonnage. a) trait continu : limite du site d'étude ; trait pointillé : limite entre la zone brûlée en 1941 (en haut) et la zone épargnée (en bas)

De l'acétone a été utilisé pour dissoudre la résine qui recouvrait les cicatrices, afin de ne pas confondre les cicatrices imputables à l'écureuil avec d'autres types de cicatrices. Seules les cicatrices avec des traces de dents visibles ont été datées en laboratoire. Ces branches étaient coupées en biseau, ce qui est caractéristique des rongeurs et une conséquence de leur dentition particulière (Potvin, 1994) (voir annexe B, p 40). Le diamètre de chaque branche a été mesuré immédiatement sous les traces de dents, pour estimer la taille des branches coupées par l'écureuil (figure 3). La datation des cicatrices a été réalisée de deux façons différentes selon que le segment de croissance annuel portant la cicatrice était mort à cause de l'élagage par l'écureuil, ou que la branche était entièrement vivante (figure 4). Dans le premier cas, pour dater chaque attaque, un dénombrement des cernes de croissance a été réalisé juste en dessous de la cicatrice, puis un deuxième comptage des cernes a été effectué dans la partie vivante de la branche. Considérant que le dernier cerne complet de la partie vivante correspond à la saison de croissance de 2003 et sachant qu'à chaque nouvelle unité de croissance il y a une perte d'un cerne, l'année de l'attaque (A) a été déterminée grâce à la formule suivante :

$$A = 2003 - (N_a - N_b) + N_c$$

A= cerne de l'année du prélèvement

N_a= nombre de cernes dans la partie vivante

N_b= nombre de cernes sous la cicatrice

N_c= nombre d'unités de croissance mortes entre les coupes a et b

Dans le second cas, comme la branche est encore vivante, la datation correspond à l'année du dernier cerne de croissance, donc 2003.

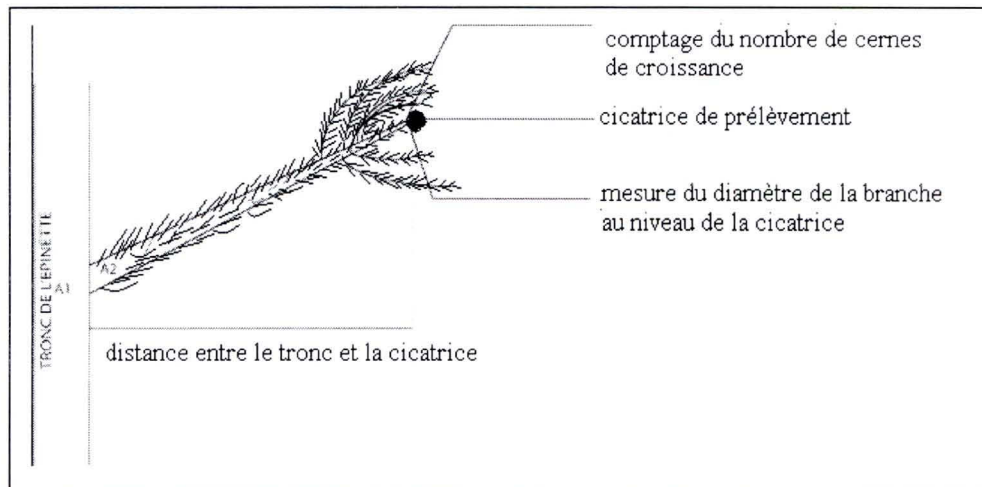


Figure 3 : Schéma montrant les différentes mesures prises sur les branches attaquées par l'écureuil

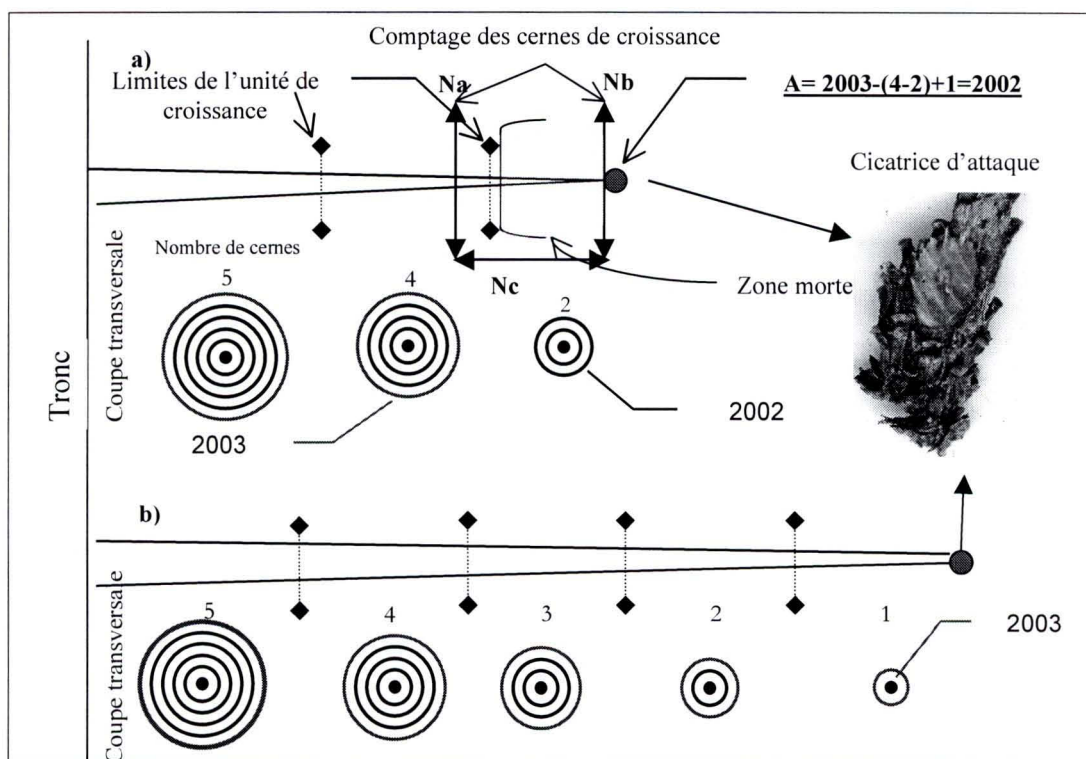


Figure 4 : Schéma illustrant la méthode de datation a) branche dont la zone portant la cicatrice est morte mais dont les unités précédentes sont vivantes, le prélèvement est daté à 2002 ; b) branche entièrement vivante, le prélèvement est daté à 2003

L'écureuil prélève les cônes aussi bien au printemps précédent la saison de croissance qu'à l'automne après la saison de croissance. Comme il n'est pas possible de distinguer ces deux saisons à partir des cernes de croissance de l'épinette, la datation est précise à +/- 1 an. Afin de simplifier la compréhension du texte, les datations assument un prélèvement à l'automne. Par exemple un prélèvement de cônes reporté ici en 2002, correspond en fait à l'automne 2002 ou au printemps 2003. Les branches dont la cicatrice n'était pas dans le prolongement d'une partie vivante mais plutôt sur une ramification morte portée par un axe vivant n'ont pas été considérées dans l'étude car elles ne nous permettaient pas d'avoir une précision de datation de +/-1 an. Il est en effet impossible de déterminer à quel point la différence du nombre de cernes de croissance entre la partie vivante et la partie morte ramifiée est due à une mort ancienne à cause de l'écureuil ou à un décalage lors de la mise en place de cette ramification. L'ensemble des différents types de cicatrices relevées est présenté dans l'organigramme suivant (figure 5)

Deux épinettes ont été sélectionnées au hasard parmi les treize récoltées pour faire l'objet d'un deuxième type d'échantillonnage plus détaillé. Sur l'ensemble du tronc, la hauteur ainsi que le diamètre et le type de branches (vivante ou morte avec ou sans cicatrices de prélèvement) ont été notés afin de déterminer le patron de distribution et d'abondance des branches prélevées par l'écureuil par rapport aux branches intactes.

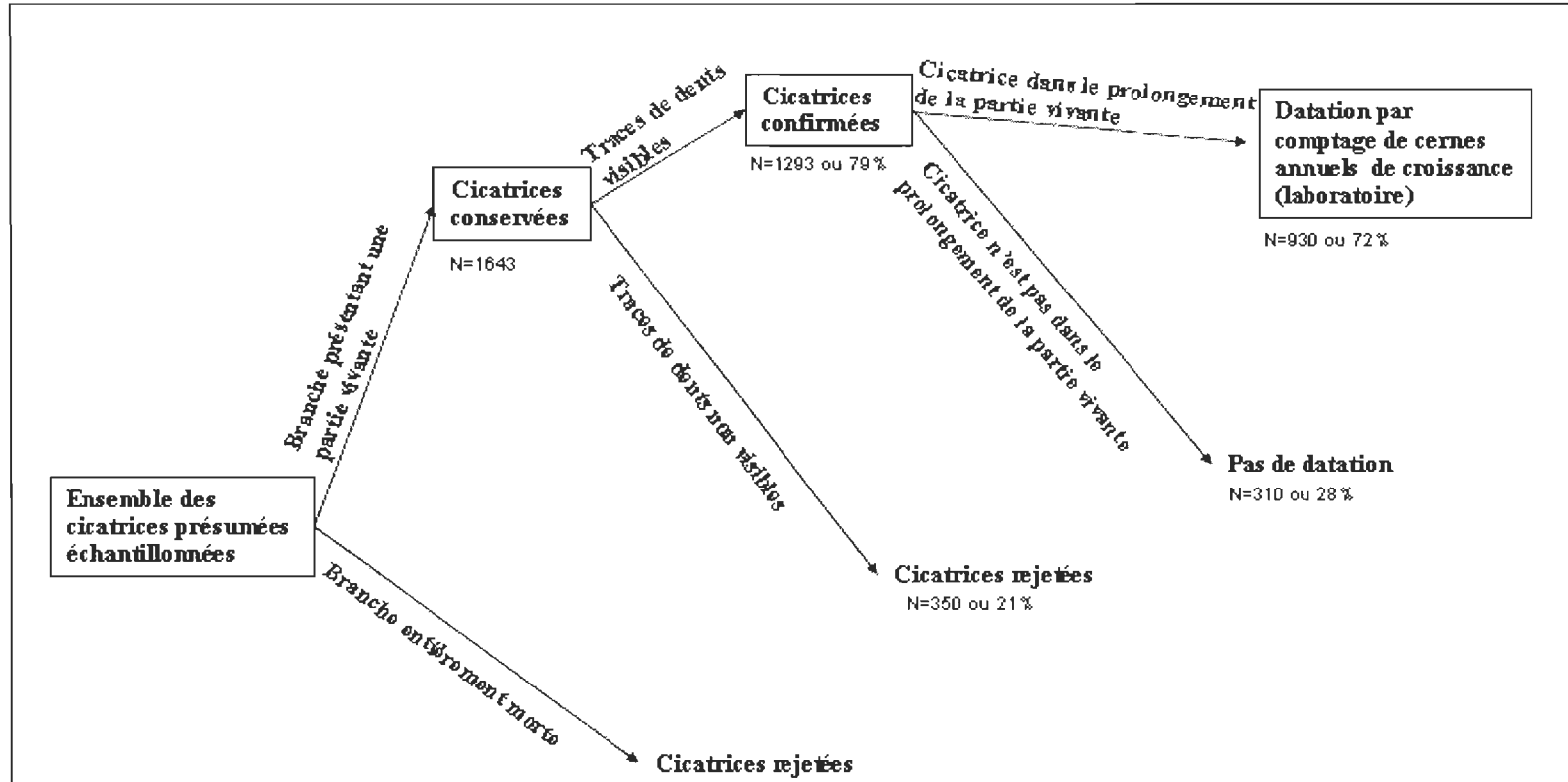


Figure 5 : Organigramme présentant les différents types de cicatrices relevées

RESULTATS

Les épinettes échantillonnées sont homogènes tant au niveau de leur hauteur que de leur âge. Les arbres ont en moyenne 107 +/- 7 ans (moyenne +/- Erreur Type), la plus jeune épinette était âgée de 94 ans et la plus ancienne de 119 ans (Tableau 1). La hauteur des arbres échantillonnés varie entre 933 et 1690 cm, pour une hauteur moyenne de 1209 +/- 195 cm. Ces arbres forment donc une population épinette régénérée après le feu survenu vers 1880.

Le nombre total de cicatrices présumées dues à un prélèvement de cônes par l'écureuil varie beaucoup entre les épinettes, avec un minimum de 19 (épinette 06) et un maximum de 367 (épinette 17) (Tableau 1). Le pourcentage de cicatrices confirmées, varie entre 18,9% (épinette 01) et 100% (épinette 06). Le pourcentage de cicatrices présumées qui ont pu être datées s'échelonne entre 14,7% pour l'épinette 01 (beaucoup de cicatrices sur des branches mortes) 94,7% pour l'épinette 06. Le pourcentage de cicatrices confirmées datées au laboratoire varie entre 54,8% (épinette 21) et 94,7% (épinette 06). Les plus anciennes datations relevées varient entre 1956 et 1996 selon les épinettes. Par contre toutes les épinettes portaient des cicatrices correspondant à l'année 2003 (Tableau 1).

Tableau 1 : Nombre de cicatrices présumées et succès de datation en fonction des arbres échantillonnés.

N° de l'épinette	Age basal	Hauteur (cm)	Nombre total de cicatrices présumées	Nombre (%) de cicatrices confirmées	Nombre de cicatrices datées	% de cicatrices datées / cicatrices présumées	% de cicatrices datée / cicatrices confirmées	Cicatrice la plus ancienne	Cicatrice la plus récente
01	107	1124	95	18 (18,9)	14	14,7	77,8	1957	2003
04	98	1118	172	153 (88,9)	118	68,6	77,1	1961	2003
05	105	1183	156	118 (75,6)	89	57,0	75,4	1984	2003
06	116	983	19	19 (100)	18	94,7	94,7	1996	2003
11	*	1690	179	145 (81,0)	104	58,1	71,7	1971	2003
12	111	1484	165	157 (95,1)	106	64,2	67,5	1977	2003
13	108	1289	52	49 (94,2)	31	59,6	63,3	1956	2003
17	109	1297	367	262 (71,4)	163	44,4	62,2	1973	2003
18	105	1166	189	155 (82,0)	130	68,8	83,9	1975	2003
19	102	1122	25	23 (92,0)	19	76,0	82,6	1975	2003
21	119	1189	53	31 (58,5)	17	32,1	54,8	1986	2003
22	111	1058	51	49 (96,1)	45	88,2	91,8	1991	2003
23	94	1020	120	114 (95,0)	94	78,3	82,5	1989	2003

* l'échantillon nécessaire à sa datation a été perdu

La répartition des branches présentant des cicatrices de prélèvement sur le tronc des deux épinettes décrites en détail est irrégulière (Figure 6). Les branches avec des cicatrices de prélèvement apparaissent vers 650 cm dans le cas de l'épinette 17 et 750-800 cm pour l'épinette 01. Les deux épinettes étudiées en détail montrent que les cicatrices de prélèvement augmentent en fonction de la hauteur sur le tronc. Pour l'épinette 17, cette augmentation se fait sur une longueur de 600 cm, elle commence lentement, puis vers 1100 cm, elle est plus abrupte. Les dernières cicatrices de prélèvement ont été observées à 1297 cm de hauteur, soit 54 cm sous l'apex. Pour l'épinette 01, l'augmentation est plus rapide, elle a lieu sur 300 cm. Les dernières cicatrices ont été observées à 1124 cm de hauteur c'est-à-dire 45 cm sous l'apex de l'arbre. Pour les 2 épinettes, la présence de branches porteuses de cicatrices de prélèvement n'est pas constante sur la longueur de tronc considérée. Elle varie entre 5 et 95% pour l'épinette 17 et entre 5 et 30% pour l'épinette 01.

Pour l'épinette 17, en deçà de 650 cm, le pourcentage des branches qui sont vivantes et sans cicatrices, varie de 20 à 65% avec un profil en dents de scie relativement irrégulier. Avec l'apparition des branches présentant des cicatrices de prélèvement (à 650 cm), le pourcentage de branches vivantes sans cicatrices, diminue à 5 et 25% avec un profil en dents de scie plus régulier. Sur les 150 derniers cm, une relation inverse forte est visible entre le pourcentage de branches qui sont mortes et sans cicatrices et le pourcentage de branches présentant des cicatrices. Dans le cas de l'épinette 01, il est plus difficile de comparer le profil des branches vivantes ou mortes

avant et après l'apparition des branches présentant des cicatrices de prélèvement, car l'augmentation de celle-ci se fait sur une plus courte hauteur de tronc.

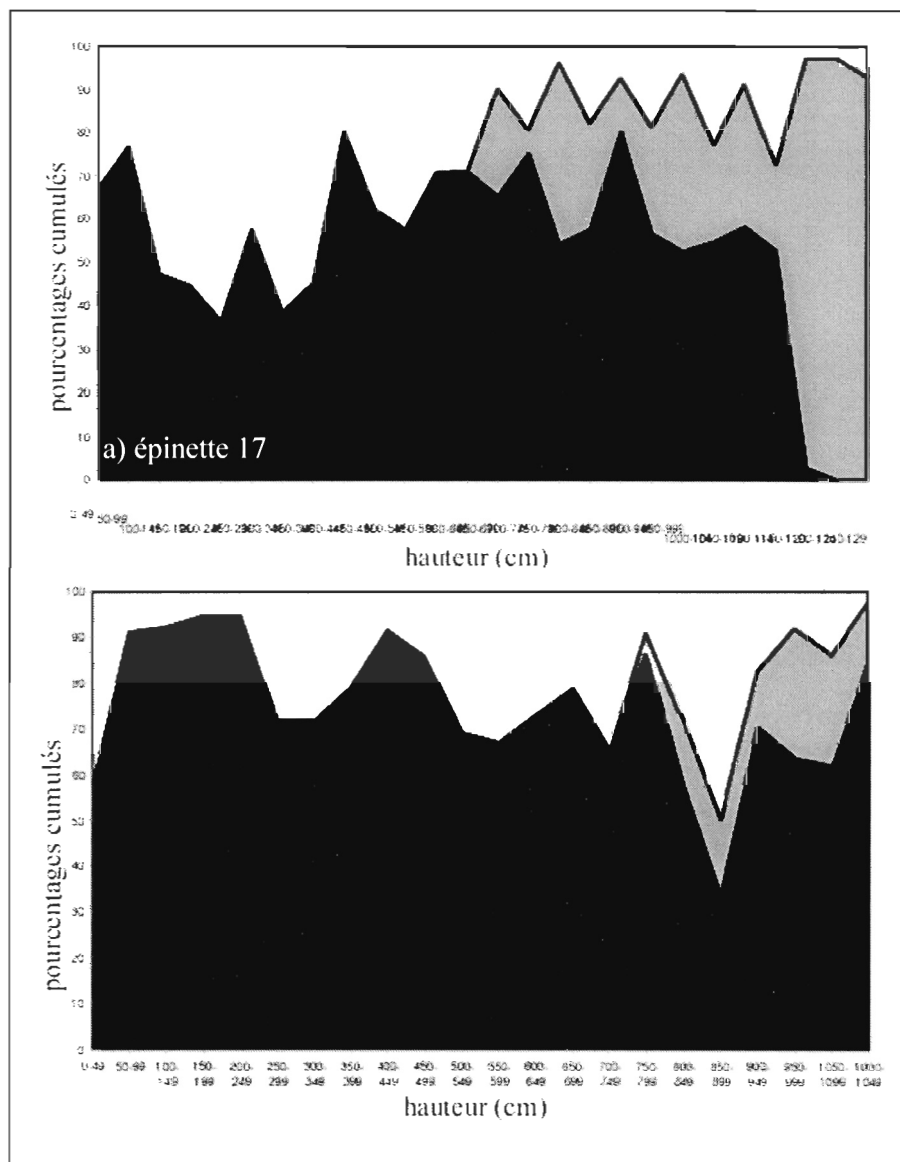


Figure 6 : Pourcentage de branches vivantes, mortes ou attaquées par l'écureuil en fonction de la hauteur sur le tronc des 2 épinettes étudiées en détail. L'abondance des branches est exprimée en pourcentage par rapport au nombre total de branches présentes (mortes ou vivantes avec ou sans cicatrice) à une hauteur donnée. La hauteur est exprimée en classe de 50 cm. En noir, le pourcentage de branches mortes. En gris, le pourcentage de branches présentant des cicatrices. En blanc, le pourcentage de branches vivantes

La datation des cicatrices causées par l'écureuil indique une perte exponentielle d'information à mesure que l'on remonte dans le temps (Figure 7). En effet, 55% des datations correspondent à l'année 2003, contre seulement 9% à l'année 2002. Cette tendance reflète probablement une forte mortalité des branches attaquées l'année suivant le passage de l'écureuil. L'année 2003 est en effet la seule pour laquelle toutes les branches attaquées étaient vivantes au moment de l'échantillonnage.

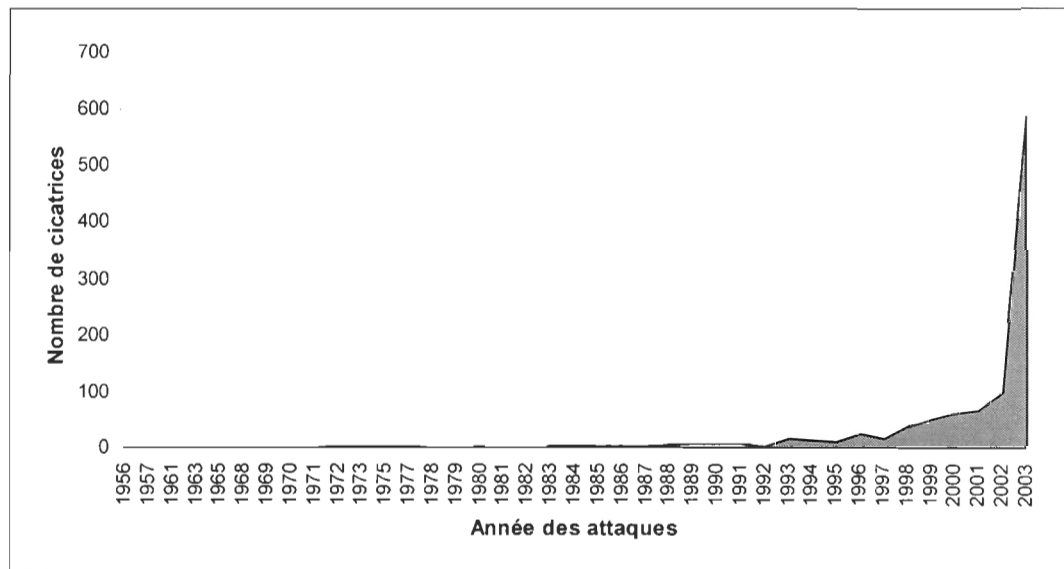


Figure 7 : Chronologie des prélèvements de cônes avec coupe des branches, pour l'ensemble des treize épinettes noires (n=1061 cicatrices)

Afin d'éliminer la forte tendance exponentielle et extraire des variations interannuelles plus fines sur les derniers 20 ans, nous avons réalisé une régression log-linéaire du nombre de datations en fonction des années en ne tenant pas compte des cicatrices formées en 2003. Les résidus de la régression suggèrent une faible variabilité interannuelle dans l'utilisation des cônes d'épinette par l'écureuil (Figure 8). Un important creux du nombre de cicatrices en 1992 semble correspondre à un été froid. Cette année-là, la température estivale était inférieure de 2°C par rapport à la température moyenne enregistrée entre 1982 et 2003 (1992 exclus).

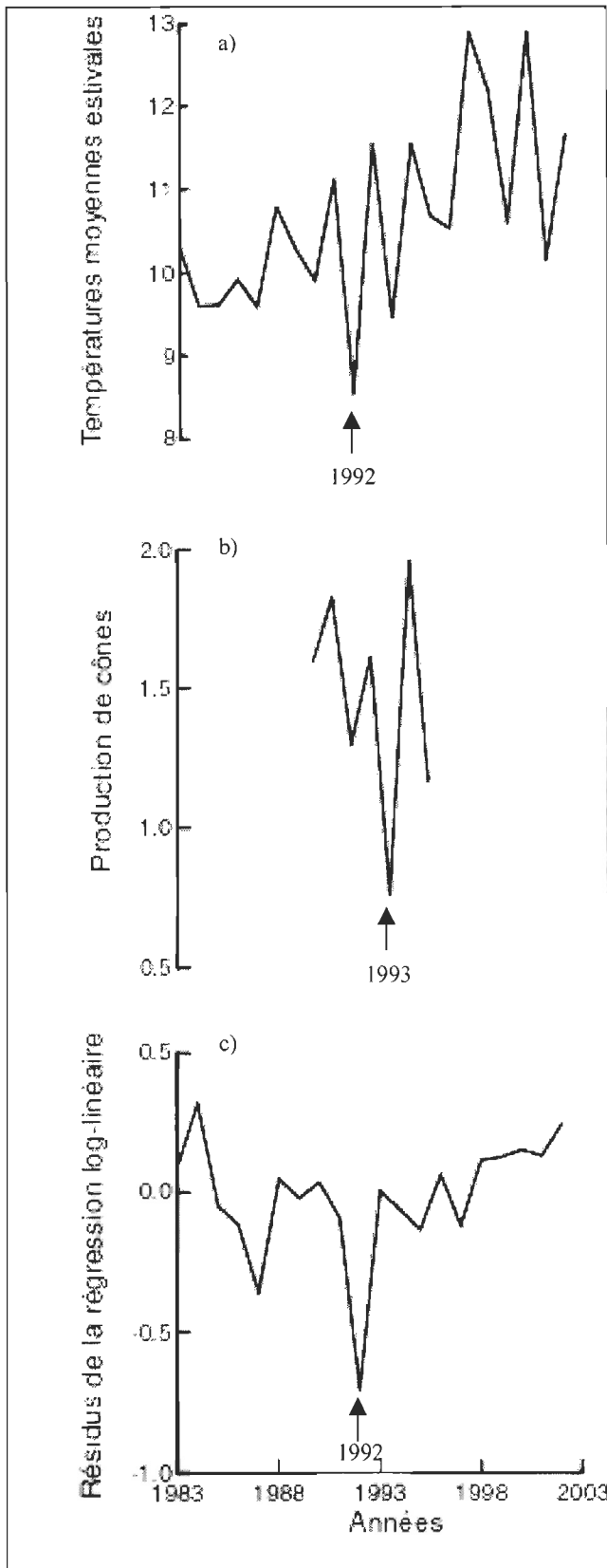


Figure 8 : a) température moyenne estivale (de mai à août) par année pour la période 1983-2003. b) résidus des régressions log-linéaire effectuées sur la production de cônes par année (données tirées de Sirois, 2000). c) résidus de la régression log-linéaire effectuée sur les datations (année 2003 exclue). Les résidus sont utilisés comme indicateur de l'activité de prédation des écureuils rouges.

Dans les cimes, il n'y a pas de zones bien délimitées caractéristiques à chaque année d'utilisation par l'écureuil, mais plutôt un chevauchement des attaques successives, les plus récentes recouvrant les anciennes (Figure 9). Les pentes des droites de régression sont significativement différentes de 0 pour toutes les épinettes ($p < 0,001$) sauf pour les épinettes 13 ($p = 0,670$) et 18 ($p = 0,130$) et sont toutes supérieures à 0 (entre 1,4 pour l'épinette 13 et 13,6 pour l'épinette 23) ce qui indique que la hauteur des cicatrices tend à augmenter avec le temps. En plus d'être les plus nombreuses les cicatrices de 2003 sont donc ainsi les plus hautes sur le tronc. Une zone de chevauchement des cicatrices de prélèvement se retrouve à l'apex de l'épinette, en dessous des dernières élongations, là où les branches ne portent pas encore de cônes. Cette zone représente entre 3,7% (épinette 06) et 23% (épinette 11) de la longueur totale de l'épinette (Tableau 2).

L'écureuil roux sélectionne des branches porteuses de cônes frais, lesquelles sont relativement jeunes et d'un faible diamètre (Figure 10). Ce comportement varie peu entre les années. Comme l'indique une grande stabilité du diamètre de la branche au moment de l'attaque avec une moyenne de 2 mm $\pm 0,84$ (Figure 10a) ainsi que de l'âge de cette branche avec une moyenne de 3 ans $\pm 0,91$ (Figure 10b). Le coefficient de variation de 1,069 indique une relative stabilité de la distance de la cicatrice au tronc.

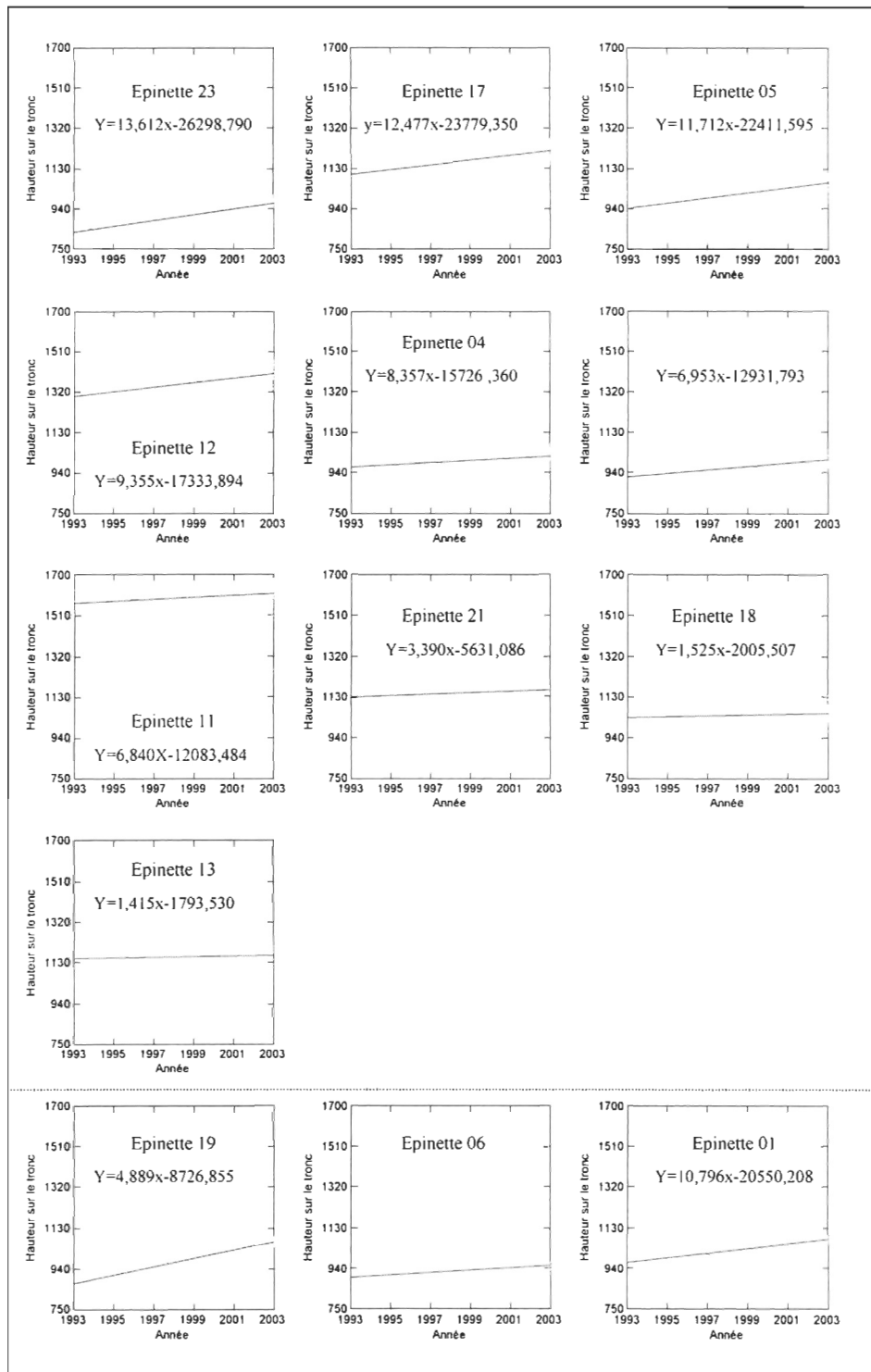


Figure 9 : Diagramme de dispersion de la hauteur sur le tronc des cicatrices de prélèvement en fonction des datations, pour l'ensemble des treize épinettes. Les épinettes 01, 06 et 19 comportent respectivement 70, 83 et 94% de leurs cicatrices en 2003.

Tableau 2 : Description de la zone de chevauchement des prélèvements de cônes dans la cime des épinettes (c'est-à-dire la portion du tronc caractérisée par la présence continue de cicatrices de prélèvement de cônes)

Epinette	Hauteur totale de l'épinette (cm)	Longueur du tronc attaquée (cm)	Portion de l'arbre attaquée (%)	Distance entre la cicatrice la plus haute et l'apex de l'épinette (cm)
1	1124	59	5,25	45
4	1118	151	13,51	49
5	1183	124	10,48	144
6	983	37	3,73	24
11	1690	388	22,96	54
12	1484	192	12,94	27
13	1289	100	7,56	77
17	1297	157	12,11	54
18	1166	257	22,04	40
19	1122	79	7,04	54
21	1189	50	4,20	21
22	1058	101	9,55	21
23	1020	171	16,16	61
MOYENNE		143,54	11,35	51,62
SD		96,39	6,21	32,55

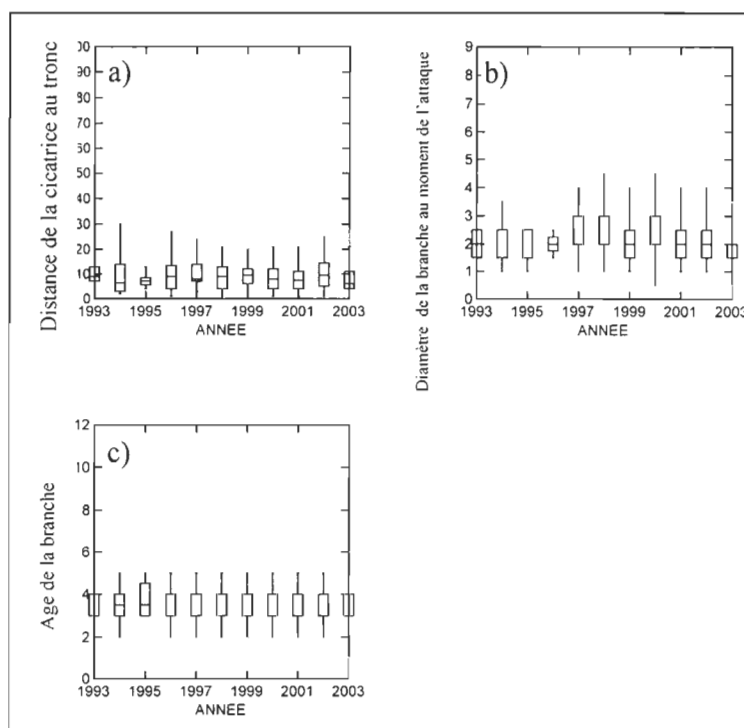


Figure 10 : a) distance de la cicatrice au tronc en fonction de l'année d'attaque. b) diamètre de la branche au moment de l'attaque en fonction de l'année d'attaque. c) âge de la branche en fonction de l'année d'attaque

DISCUSSION

Plusieurs auteurs ont reconnu que la modification de l'architecture de l'épinette pour former une massue, est due à la perte importante des branches causée par les coupes des rameaux par l'écureuil (Millar, 1936 ; Johnson, 1956 ; Lutz, 1958 ; Vincent, 1965 ; Frisque, 1977 ; Hosie, 1979 ; Prévost, 1986 ; Viereck et Johnston, 1990 ; Potvin, 1994). La coupe nette et en biseau des branches est caractéristique des rongeurs et les traces de dents très facilement observables permettent d'écarter l'hypothèse de cassures dues à la neige et la glace (Lutz, 1958 ; Fish et Dimock, 1978 ; Halvorson, 1986 ; Snyder, 1992 ; Potvin, 1994). Il est possible que l'action des écureuils soit combinée à d'autres facteurs. La croissance lente des branches ou la réduction de croissance à l'apex pourraient avoir un impact potentiel sur la formation de la massue (Frisque, 1977 ; Hosie, 1979). Les insectes défoliateurs, comme la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Zeiraphera canadensis* Mut. et Free. (Syn. de *Chomistoneura fummiferana*)) pourraient contribuer à la formation de la houppe en favorisant le développement des élongations latérales (Paradis, 1992 ; Gagnon *et al.*, 1992, 1993), mais ils ne peuvent être responsables de la dénudation d'une zone entière du tronc (Potvin, 1994). Cette forme particulière et caractéristique n'a pas été mise en évidence chez d'autres espèces d'épinettes. Chez les épinettes de Sitka (*Picea sitchensis*) et les épinettes blanches, qui sont des espèces non sérotineuses, les cônes femelles sont portées dans les branches supérieures des cimes (Eis, 1967 ; Eis et Inkster, 1972 ; Owens et Molder, 1976, 1977). Chez l'épinette noire, les cônes sont confinés dans une zone étroite à l'apex

(Heinselman, 1957 ; Vincent, 1965). Il est possible que ce confinement des cônes associé à leur sérotonie entraîne une concentration et une amplification des attaques dans une zone particulière pour aboutir finalement à la dénudation d'une zone entière et à la formation de la massue.

Si la relation « écureuil roux-épinette noire » suivait l'hypothèse de satiété, nous devrions observer une diminution des prélèvements par l'écureuil lors des années de forte production de cônes (Silvertown, 1980 ; Prévost, 1986 ; West, 1989 ; Kelly et Sork, 2002). A l'inverse, les années de faible production de graines, les prélèvements augmenteraient pouvant atteindre 96% de la production de cônes comme il a déjà été observé (Silvertown, 1980 ; West, 1989). Au contraire de cette tendance anticipée, les résultats obtenus ici (Figure 8), montrent une très faible variabilité interannuelle dans le taux de prélèvement de cônes par l'écureuil, excepté en 1992. Le lien entre la productivité en cônes des épinettes et les fluctuations des populations des écureuils est relativement facile à observer lorsque l'on étudie une espèce comme l'épinette blanche dont le nombre de cônes produits fluctue de manière importante d'année en année. Par contre l'épinette noire produisant des cônes semi-sérotineux et persistant sur l'arbre cela lui garanti une réserve de graines relativement constante d'année en année. On peut donc supposer que les populations d'écureuils qui dépendent des cônes d'épinettes noires présentent une relative stabilité, comme cela a été observé chez le pin tordu (*Pinus contorta*), une autre espèce à cônes sérotineux (Finley, 1969 ; Smith, 1970 ; Gurnell, 1984 ; Halvorson, 1986). La sérotonie favoriserait donc une relative stabilité

des populations d'écureuil roux en tamponnant les variations dans la disponibilité de la nourriture (Smith, 1970 ; Sullivan, 1987).

Plusieurs hypothèses expliquant la perte des cicatrices observée au cours du temps peuvent être émises. Premièrement, le fort pourcentage des branches mourant au cours de la première année suivant le prélèvement des cônes (55% des prélèvements en 2003 contre seulement 9% en 2002 (Figure 8)) peut être lié à l'important traumatisme provoqué par le prélèvement de ceux-ci. Cette hypothèse est illustrée grâce à l'épinette 17. En effet, sur cet arbre, la hauteur minimale de présence de cicatrices de prélèvements datant de 2003 est de 1150 cm (Figure 9). Cette hauteur correspond également à la forte augmentation du taux de branches qui sont mortes et sans cicatrices (Figure 6a). Ensuite, il est reconnu que les branches présentes à l'apex des épinettes, dans les 3 à 6 derniers mètres, sont plus sujettes au bris par le vent à cause de leur petite taille (Burns et Honkala, 1990 ; Benkman et Siepielski, 2004 ; Hadley et Smith, 1986). De plus, plusieurs branches porteuses de cicatrices de prélèvement ont probablement été recouvertes par la croissance radiale du tronc en bas de la zone où sont actuellement présentes les cicatrices (Potvin, 1994). Finalement nos résultats montrent que l'écureuil repasse plusieurs fois au même endroit à des années différentes (Figure 9). Par conséquent, en recoupant plus bas sur une branche déjà prélevée précédemment, l'écureuil efface ces propres traces, les cicatrices les plus récentes qu'il laisse sur les branches masquent alors les précédentes (Potvin, 1994). Il est probable que ces événements agissent conjointement pour aboutir au profil obtenu. Malheureusement il ne nous est pas possible de déterminer l'importance de chacun.

Chez de jeunes épinettes noires, les branches de 1, 2 et 3 ans portent respectivement 25, 55 et 20% des cônes, permettant ainsi de maintenir la concentration de cônes dans la cime (Caron et Powell, 1992). Les résultats obtenus (Figure 10) montrent une utilisation soutenue de la cime, avec une certaine préférence de la part des écureuils pour de jeunes rameaux (3 ans en moyenne), de faible diamètre (2 mm). En coupant ces branches, l'écureuil récolte préférentiellement de jeunes cônes fermés de la même année que le prélèvement ou de l'année précédente (Bégin et Fillion, 1999). Il est possible qu'en coupant une branche de 3 ans, l'écureuil obtienne une double récolte de cônes (ceux de l'année situés sur l'élongation de 2 ans et ceux de l'année précédente situés sur l'élongation de 3 ans). De plus, les jeunes cônes étant encore fermés ils contiennent toutes leurs graines contrairement aux cônes plus anciens qui en ont déjà disséminés une proportion variable (Vincent, 1965).

L'important creux de prélèvement des cônes enregistré au cours de l'année 1992 (Figure 8), correspond à un été particulièrement froid cette année-là (température moyenne de 8,5°C). Il a été démontré que les facteurs climatiques, influençaient la différenciation des bourgeons reproductifs et déterminaient la production de cônes l'année suivante (Kemp et Keith, 1970 ; Sirois, 2000). Ainsi la froidure estivale de 1992 explique la faible production de cônes en 1993. Parallèlement, ces facteurs jouent aussi un rôle important sur la dynamique de l'écureuil roux. Ainsi, le temps passé à l'extérieur du nid et le taux d'activité diurne sont fortement liés à la moyenne journalière de la température de l'air ambiant. A de basses températures, l'écureuil

passé plus de temps dans son nid de sorte que l'activité journalière y compris l'alimentation diminue (Pauls, 1978 ; Ferron *et al.*, 1986). Quand les températures sont très froides, il arrive à l'écureuil de rester plusieurs jours dans son nid (Sharp, 1959 ; Hougart et Flyer, 1981). Par conséquent, il se pourrait que ce creux d'activité en 1992 soit dû à un début de recherche de cônes plus tardif que les autres années ainsi qu'à une diminution du temps alloué à cette recherche.

Un été froid aurait aussi un impact sur le taux de reproduction de l'écureuil. En effet, les années dont le taux de reproduction est élevé chez les écureuils sont celles où la reproduction commence tôt dans la saison car l'initiation de la reproduction est liée à la fonte des neiges printanière (Rush et Reeder, 1978). Ainsi, l'été froid de 1992 a pu occasionner un retard dans les activités reproductives. De plus, il a été démontré que les conditions climatiques et la disponibilité de la nourriture affectait la survie des néonates (Stuart-smith et Kari, 1993). Mais ces impacts ne seraient visibles que l'année suivante, soit en 1993. En théorie, on aurait donc dû voir une diminution de l'activité de l'écureuil en 1993 correspondant à une diminution de leur densité, mais les données recueillies montrent plutôt une apparente reprise de l'activité, combinée à une faible production de cônes, pour aboutir à un taux de prélèvements déjà atteint auparavant (Figure 8). Il est possible qu'une fois encore la sérotonine, en garantissant une réserve de graines dans l'épinette, masque l'effet de la froidure estivale sur la densité de la population d'écureuils roux.

Comme nous l'avons constaté, les écureuils n'attaquent pas toutes les épinettes noires avec la même intensité (Tableau 1). Cette sélectivité des écureuils pour certains arbres a déjà été mise en évidence chez l'épinette de Norvège (*Picea abies*) et le pin sylvestre (*Pinus sylvestris*). Chez ces deux espèces, les arbres visités par l'écureuil présentaient des cônes contenant plus de graines que les cônes des arbres non visités (Moller, 1986 ; Molinari *et al.*, sous presse). Ainsi chez les pins sylvestres visités, le poids des graines par cône était plus grand de 50% (Moller, 1986). De plus, dans le cas de l'épinette de Norvège, il semblerait que la quantité de graines contenues dans les cônes soit reliée à sa morphologie, ainsi, plus le cône est long plus il contient de graines. La morphologie du cône pourrait donc être un critère de sélection pour l'écureuil (Molinari *et al.*, sous presse). Mais nous n'avons pu mesurer ce facteur dans notre étude.

CONCLUSION

La persistance de cônes sérotineux chez l'épinette noire permet de maintenir une réserve relativement constante de cônes d'année en année. Cette réserve garantit un approvisionnement en graines pour l'écureuil qui nivelle les variations interannuelles de production et de prélèvement de cônes et rend difficile l'étude de la relation « épinette noire-écureuil roux ». Malgré cette faible variabilité interannuelle, les effets d'un été particulièrement froid sur l'activité des écureuils ont tout de même pu être enregistrés par la dendrochronologie. Par contre, il n'y a eu aucun effet visible de cette froidure estivale sur la reproduction des écureuils roux.

Ces prélèvements sont centralisés à l'apex des épinettes là où sont situés les jeunes cônes femelles, fermés, provoquant ainsi l'apparition de la cime en massue caractéristique des épinettes noires. L'écureuil attaque préférentiellement des branches de 3 ans en moyenne et dont le diamètre a été évalué à 2 mm. C'est-à-dire des branches portant potentiellement une double récolte de cônes ; ceux de l'année en cours et ceux de l'année précédente. Une grande majorité de ces branches meurent au cours de l'année suivant le prélèvement des cônes, probablement parce que le traumatisme causé est trop important.

La méthode dendrochronologique utilisée dans cette étude nous a permis d'obtenir des résultats à court et moyen terme sur la dynamique de la relation épinette-écureuil. La principale limite de cette méthode reste la faible persistance des cicatrices externes qui ne nous permet pas de remonter très loin dans le temps. Il aurait été intéressant d'aller chercher les cicatrices enfouies dans le tronc par la croissance radiale afin de compléter la série chronologique.

BIBLIOGRAPHIE

- Bégin C. et Filion L., 1999. Black spruce (*Picea mariana*) architecture. Canadian Journal of Botany. 77: 664-672.
- Benkman C.W. et Siepielski A.M., 2004. A keystone selective agent? Pine squirrels and the frequency of serotiny in Lodgepole pine. Ecology 85(8):2082-2087
- Benkman C.W. Balda R.P. et Smith C.C., 1984. Adaptations for seed dispersal and the compromises due to seed predation in limber pine. Ecology 65: 632-64
- Black R.A. et Bliss L.C., 1978. Recovery sequence of *Picea mariana*-*Vaccinium uliginosum* forests after burning near Inuvik, Northwest territories, Canada. Canadian Journal of Botany 56: 2020-2030.
- Brink C.H. et Dean F.C., 1966. Spruce seed as a food of red squirrels and flying squirrels in interior Alaska. Journal of Wildlife Management 30(3):503-512.
- Burns R.M. et Honkala B.H., 1990. Silvics of North America. Vol 1. Conifers. U.S. Dep. Agric. Agric. Handb. 654.
- Caron G.E. et Powell G.R., 1992. Patterns of cone distribution in crowns of young *Picea mariana*. I. Effects of tree age on seed cones. Canadian Journal of Forest Research 22: 46-55.
- Côté M., 1999. Utilisation à court terme de différents types de forêt résiduelle par l'écureuil roux, le grand polatouche et le tamia rayé après coupe à blanc dans la forêt boréale. Mémoire de maîtrise, département de biologie, chimie et sciences de la santé, université du Québec à Rimouski, Rimouski, Québec. 96p.
- Eis S., 1967. Cone crops of white and black spruce are predictable. The Forestry Chronicle. 43: 247-252
- Eis S. et Inkster J., 1972. White spruce cone production and prediction of cone crops. Canadian Journal of Forest Research. 2:460-466
- Environment Canada 2006. Canadian climate normals 1971-2000. Meteorological Service of Canada, disponible à http://www.msc.ec.gc.ca/climate_normals (mise à jour 25 février 2004).
- Ferron J., Ouellet J.P. et Lemay Y., 1986. Spring and summer time budgets and feeding behaviour of the Red squirrel (*Tamiasciurus hudsonicus*). Canadian Journal of Zoology 64:385-391.

- 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.
- Fish G.G et Dimock E.J., 1978. Shhot clipping by Douglas squirrels in regenerating Douglas fir. *Journal of Wildlife Management* 42:415-418
- Frisque G., 1977. Régénération naturelle de l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) Thèse de doctorat. Université Laval, Sainte-Foy, 546p.
- Gagnon R. et Morin H., 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, Pelletier G., Chabot M. et Boulet B., 1993. La tordeuse de l'épinette (*Zeiraphera canadensis* Mut. et Free.) : dynamique, impact et moyens de lutte. Evaluation dans deux secteurs inégalement endommagés d'une plantation. Ministère des forêts, service de la protection contre les insectes, Québec, 25 p
- Grodzinski W. et Sawicka-Kapusta 1970. Energy values of tree-seeds eaten by small mammals. *Oikos* 21:52-58
- Gurnell J., 1983. Squirrel numbers and the abundance of tree seeds. *Mammalogy Review* 13: 133-148
- Gurnell J., 1984. Home range, territoriality, caching behaviour and food supply of the red squirrel (*Tamiasciurus hudsonicus fremontii*) in a subalpine lodgepole pine forest. *Animal Behaviour* 32:1119-1131
- Gurnell J., 1987. Squirrels. Helm, London.
- Hadley et Smith, 1986. Wind effects on needles of timberline conifers: seasonal influence on mortality. *Ecology* 67: 12-19
- Halvorson C.H., 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
- Heinselman M. L., 1981. Fire intensity and frequency as factors in distribution and structure of northern ecosystems. In Mooney, H. A. Bonnicksen, T. M. Christensen, N.L. Lotlan, J.E. et W.A. Reiners (eds) *Fire regimes and Ecosystem properties*. U.S. Forest Service General Technical Report WO-56

- Hirokazu K., Takashi N., Kazuhiko T., Hiromasa K. et Michiyasu Y., 2005. Evolutionary advantages of mast seeding in *Fagus crenata*. *Journal of Ecology* 93(6):1148-1155
- Hosie R.C., 1979. Native trees of Canada. Eighth edition. Fitzhenry and Whiteside Ltd., Toronto, 380 p.
- Hougart B. et Flyer V., 1981. Activity patterns of radio-tracked squirrels NE. *Wildlife Society* 38:11-16
- Janzen D.H., 1969. Seed-eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution* 23:1-27
- Janzen D.H., 1971. Seed predation by animals. *Annual Review of Ecological 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.
- Kelly D. et Sork V.L., 2002. Mast seeding in perennial plants: Why? How? Where? *Annual Review of Ecological System* 33:427-447
- Kelly D., 1994. The evolutionary ecology of mast seeding. *Trends in Ecology and Evolution* 9:465-470
- Kemp G. A. et Keith L.B., 1970. Dynamics and regulation of red squirrel (*Tamiasciurus hudsonicus*) populations. *Ecology* 51:763-779.
- Kilham L., 1954. Territorial behavior of red squirrel. *Journal of Mammalogy* 35:252-253.
- Klenner W. et Krebs C. J., 1991. Red Squirrel Population Dynamics I. The Effect of Supplemental Food on Demography. *Journal of Animal Ecology* 60 (3): 961-978
- Klugh A.B., 1927. Ecology of the red squirrel. *Journal of Mammalogy* 8:1-32
- Koenig W.D. et Knops M.H., 2005. The mystery of masting in trees. *American Scientist* 93:340-347
- Koford R.R., 1992. Does supplemental feeding of red squirrels change population density, movements, or both? *Journal of Mammalogy* 73 (4): 930-932
- Laberge M.J., Payette S., et Pitre N., 2001. Development of stunted black spruce (*Picea mariana*) clones in the subarctic environment: A dendro-architecturale analysis. *Ecoscience* 8 (4):489-498

- 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.
- Millar J.B., 1936. The silvicultural characteristics of Black spruce in the clay belts of northern Ontario. Master thesis. University of Toronto, 81p.
- Moller, H. 1986. Red squirrel (*Sciurus vulgaris*) feeding in a Scots pine plantation in Scotland. Journal of Zoology, London. 209: 61-83.
- Molinari A, Wauters L.A., Airoidi G., Cerinotti F., Martinoli A. et Tosi G., sous presse. Cone selection by Eurasian red squirrels in mixed conifer forests in the Italian Alps. Acta oecologica sous presse.
- Owens J.N. et Molder M., 1976. Bud development in Sitka spruce. II. Cone differentiation and early development. Canadian Journal of Botany 54:766-779
- Owens J.N. et Molder M., 1977. Bud development in *Picea glauca*. II. Cone differentiation and early development. Canadian Journal of Botany 55:2746-2760
- 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 incendies et les maladies, Centre de foresterie des Laurentides 38p.
- Parisien M.A. et Sirois L., 2003. Distribution and dynamics of tree species across a fire frequency gradient in the James Bay region of Quebec. Canadian Journal of Forest Research 33:243-256
- Pauls R.W., 1978. Behavioural strategies relevant to the energy economy of red squirrel (*Tamiasciurus hudsonicus*). Canadian Journal of Zoology 56: 1519-1525
- Payette S., 1974. Classification écologique des formes de croissance de *Picea glauca* (Moench.) voss et de *Picea mariana* (Mill.) BSP. en milieux subarctiques et subalpins. Le Naturaliste Canadien 101 :893-903
- Payette S., Morneau C., Sirois L. et Despons M., 1989. Recent fire history of the Northern Quebec biomes. Ecology 70 (3): 656-673
- Potvin J., 1994. Importance de la prédation des cônes de l'épinette noire (*Picea mariana*) par l'écureuil roux (*Tamiasciurus hudsonicus*). Mémoire de maîtrise en ressources renouvelables, université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, Québec. 110 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.
- Rush D.A. et Reeder W.G., 1978. Population ecology of Alberta red squirrels. *Ecology* 59:400-420
- Sharp W.M., 1959. A commentary on the behaviour of free running gray squirrel's. *Proceeding annual conference SE. Assoc. Game and Fish comm.* 13:382-386
- Silvertown J.W., 1980. The evolutionary ecology of mast seeding in trees. *Biological Journal of the Linnean Society* 14:235-250
- Sirois L., 2000. Spatiotemporal variation in black spruce cone and seed crops along a boreal forest-tree line transect. *Canadian Journal of Forest Research* 30: 900-909
- Smith C., 1968a. The adaptative nature of social organization in the genus of tree squirrels *Tamiasciurus hudsonicus*. *Ecological Monographs* 39:31-63
- Smith C.C., 1970. The coevolution of pine squirrels (*Tamiasciurus*) and conifers. *Ecological Monographs* 40: 349-371
- Smith C.C., 1981. The indivisible niche of *Tamiasciurus* : an exemple of non prationing of ressources. *Ecological monographs* 51 (3): 343-363
- Smith M.C., 1968b. Red squirrel response to spruce cone failure in interior Alaska. *Journal of Wildlife Management* 32: 305-317
- Snyder M.A., 1992. Selective herbivory by Abert's squirrel mediated by chemical variability in ponderosa pine. *Ecology* 73:1730-1741
- Stockwell C.H., Mcglynn J.C., Emslie R.F., Sanford B.V., Norris A.W., Donaldson J.A., Fahrid W.F. et Currie K.L., 1968. Geology of the canadian sheild. In *geology and economic minerals of Canada. Part A.* Edited by R.J.W. Douglas. Geological survey of Canada, Ottawa, Ont. Econ. Geol. Rep. 1. p 49-165
- Stuart-smith et Kari, 1993. The effects of predation and food on red squirrel survival during a snowshoe hare decline (*Tamiasciurus hudsonicus*, *lepus americanus*). Master thesis. University of Alberta. 563 p
- Sullivan T.P., 1987. Red squirrel population dynamics and feeding damage in juvenile stands of Lodgepole pine. FRDA Report, N°19. Victoria, British Columbia, 20 p
- Sullivan T.P., 1990. Responses of red squirrel (*Tamiasciurus hudsonicus*) populations to supplemental food. *Journal of Mammalogy* 73: 579-590

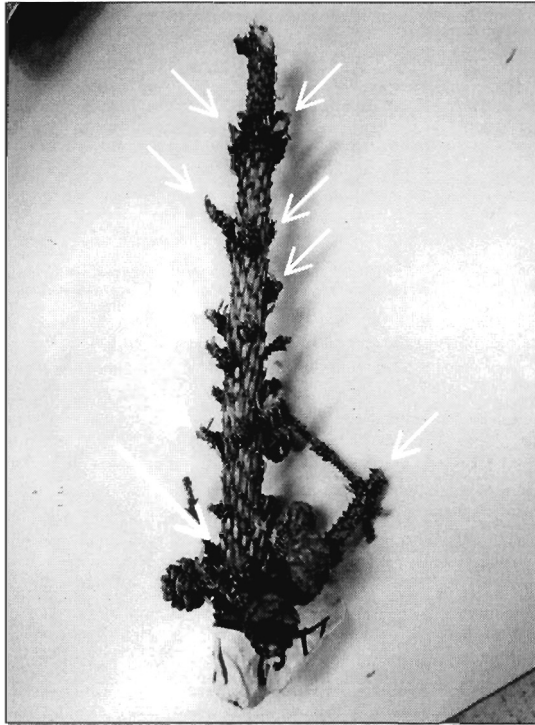
- Udvardy M.D.F., 1969. Dynamic geography with special reference to land animals. Van Nostrand-Reinhold, Princeton NJ
- Viereck L.A. et Johnston W.F., 1990. *Picea mariana* (Mill.) BSP dans : Burns R.M. et Honkala B.H., 1990. Silvics of north America, 1.conifers. U.S Dept. Agric., For. Serv., Washington D.C.: 227-237
- Vincent A. B. 1965. Black spruce: a review of its silvics, ecology and silviculture. Can. Dep. For. Ottawa, Ont. Publ. 1100, 79 p
- 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
- West R.J., 1989. Cone depredations by the red squirrel in Black spruce stands in Newfoundland: implications for commercial cone collection. Canadian Journal of Forest Research. 19: 1207-1209
- Wong H.R., Drouin J.A. et McLeod B.B., 1959. Observations on a "complex" of insects in tops of Black spruce in Manitoba and Saskatchewan. Canadian Journal of Entomology 91:543-548

ANNEXES

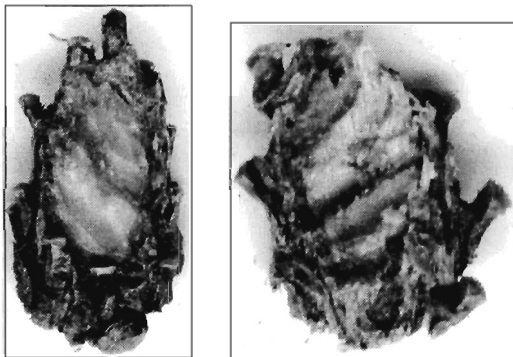
ANNEXE A : Paysage typique de la forêt boréale du nord du Québec, montrant des épinettes noires portant des cimes en massue (flèches)



ANNEXE B : Photos de cicatrices de dents



a) répartition des attaques de l'écureuil sur une branche



b) Exemples de traces de dents