

AMÉLIE RIVET

**ANALYSE DENDROÉCOLOGIQUE DE L'ACTIVITÉ DU PORC-ÉPIC
DANS LE PARC NATIONAL DU BIC, QUÉBEC**

Mémoire présenté
à la Faculté des études supérieures de l'Université Laval
dans le cadre du programme de maîtrise en biologie
pour l'obtention du grade de maître ès sciences (M.Sc.)

DÉPARTEMENT DE BIOLOGIE
FACULTÉ DES SCIENCES ET DE GÉNIE
UNIVERSITÉ LAVAL
QUÉBEC

Juillet 2007

RÉSUMÉ

Dans une forêt du Parc national du Bic, l'activité passée du porc-épic a été reconstituée par une approche dendroécologique, impliquant la datation des cicatrices d'alimentation présentes sur le tronc des pins gris. Cette étude a débuté par la description de la structure de la forêt de pins gris sélectionnée pour l'analyse des cicatrices. Cette forêt provient des feux de forêt de 1847 et 1867 et se compose principalement de deux cohortes de pins gris. L'inventaire des arbres a montré qu'en raison d'une longue période sans feu, la majorité des pins gris présents dans le peuplement sont actuellement morts ou sénescents et les plus jeunes pins gris ont près de 100 ans. Le sapin baumier est l'espèce la plus abondante dans la strate de régénération. Ainsi, en absence de feu la forêt de pins gris sera remplacée par une sapinière. Selon la structure d'âge des cicatrices, l'activité du porc-épic a été particulièrement élevée pendant les années 1980, ce qui concorde avec la création du Parc national du Bic. Avant et après cette période, la fréquentation du site par le porc-épic a été plus faible, principalement au cours des années 1920. La diminution récente du nombre de cicatrices concorde avec le déclin de la population de porcs-épics du Parc national du Bic, telle qu'identifiée par le recensement des tanières actives et la capture d'individus. Il est possible également que la diminution de la population de porcs-épics soit attribuable à une augmentation du nombre de prédateurs dans la région depuis le milieu des années 1980.

REMERCIEMENTS

Le présent mémoire de maîtrise n'aurait pas pu être réalisé sans l'aide et le soutien de plusieurs personnes, dont je tiens à souligner les contributions. Je remercie en premier lieu mon directeur de maîtrise, M. Serge Payette, pour l'excellente formation scientifique qu'il m'a octroyée au cours de ces deux dernières années, ainsi que pour ses encouragements et son aide. Son dévouement pour ses étudiants n'a d'égal que sa grande générosité. Je remercie ensuite mon co-directeur, M. Dominique Berteaux, de m'avoir offert ce projet et pour ses précieux conseils. Merci également aux autres membres de mon comité d'évaluation, M. Cyrille Barette et M. Gilles Houle. La professionnelle de recherche, Mme Ann Delwaide, m'a aidée à maintes reprises lors des travaux de terrain et dans le traitement de mes données.

Mes remerciements s'adressent aussi à tous les étudiants gradués du laboratoire qui, chacun à leur tour, m'ont assistée lors des travaux de terrain : François Girard, Sarah Auger, Guillaume de Lafontaine, Sébastien Cyr, Stefanie Pollock, Simon Thibault, Ann-Catherine Laliberté et Yann Arlen-Pouliot. J'aimerais aussi mentionner que sans eux les journées au laboratoire seraient beaucoup plus ternes et moins enrichissantes. Merci également à Ilya Klvana qui m'a permis d'utiliser certains des échantillons qu'il a récoltés pendant sa maîtrise. J'ai pu bénéficier des connaissances de Mme Marie-Hélène Vandersmissen et de M. Yves Lemay à des moments cruciaux de mon cheminement et je leur en suis très reconnaissante. Un merci spécial à François Girard pour son aide souvent indispensable, sa grande disponibilité, sa patience et son immense soutien. Enfin, je remercie ma famille et mes amis pour leur appui dans les bons comme dans les mauvais moments. Merci à mon père qui a pris le temps de lire mon mémoire.

Cette recherche a été rendue possible grâce à l'appui financier de la Chaire de recherche nordique en écologie des perturbations et au Conseil de recherche en sciences naturelle et en génie du Canada (CRSNG). Merci à l'administration du Parc national du Bic qui m'a permis de réaliser ma recherche à l'intérieur des limites du Parc et qui m'a accommodée lorsque c'était nécessaire.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ	II
REMERCIEMENTS.....	III
TABLE DES MATIÈRES	IV
LISTES DES TABLEAUX	VI
LISTE DES FIGURES	VII
1. INTRODUCTION.....	1
2. SITE D'ÉTUDE	5
3. MÉTHODOLOGIE	6
3.1 CARACTÉRISATION DU PEUPEMENT	6
3.1.1 Échantillonnage.....	6
3.1.2 Inventaire de la végétation	7
3.1.3 Travaux de laboratoire.....	8
3.1.4 Analyses statistiques.....	8
3.1.5 Relation cernes-climat.....	9
3.2 CICATRICES D'ALIMENTATION DU PORC-ÉPIC	10
3.2.1 Échantillonnage des cicatrices.....	10
3.2.2 Travaux de laboratoire.....	11
3.2.3 Détermination du diamètre minimum.....	12
3.2.4 Analyses statistiques.....	13
3.2.5 Comparaison des structures d'âge de cicatrices de sites différents.....	14
3.2.6 État de la population de pékans dans le Bas-Saint-Laurent.....	14
4. RÉSULTATS.....	15
4.1 CARACTÉRISATION DU PEUPEMENT	15
4.1.1 Végétation.....	15
4.1.2 Structure de taille du pin gris	17
4.1.3 Structure d'âge du pin gris	18
4.1.4 Croissance du pin gris.....	20
4.1.5 Relation cernes-climat.....	22

4.2 CICATRICES D'ALIMENTATION DU PORC-ÉPIC	24
4.2.1 Nombre et répartition des cicatrices	24
4.2.2 Structure d'âge des cicatrices d'alimentation	24
4.2.3 Pondération de la fréquence des cicatrices selon la taille des tiges.....	27
4.2.4 Diminution à long terme du nombre de cicatrices.....	28
4.2.5 Comparaison des fréquences de cicatrices entre les sites	31
4.2.6 Analyse spatiale de la distribution des cicatrices.....	34
4.2.7 Relation entre le nombre de cicatrices et le rendement de la capture de pékans	35
5. DISCUSSION	37
5.1 ÉTAT DE LA PINÈDE GRISE DE LA MONTAGNE À MICHAUD.....	37
5.1.1 Transformation du peuplement.....	37
5.1.2 Effets du climat sur la croissance du pin gris.....	39
5.2 CICATRICES D'ALIMENTATION ET ACTIVITÉ PASSÉE DU PORC-ÉPIC	40
5.2.1 Historique de l'activité du porc-épic sur la Montagne à Michaud	40
5.2.2 Correspondance entre l'indice d'activité et l'abondance du porc-épic.....	42
5.2.3 Comparaison de l'activité du porc-épic pour des sites différents.....	44
5.2.4 Distribution spatiale des cicatrices d'alimentation du porc-épic	44
6. CONCLUSION	46
6. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	48

LISTES DES TABLEAUX

Tableau 1. Relevé de la végétation de la pinède grise de la Montagne à Michaud.....	16
---	----

LISTE DES FIGURES

- Figure 1. Situation géographique de la Montagne à Michaud dans le Parc national du Bic et dans la province de Québec. 6
- Figure 2. Structure de taille du sapin baumier (bâtonnets noirs) et du pin gris (bâtonnets gris) dans le quadrat A (20 X 120 m). La taille des arbres a été groupée en classes de diamètre de 2 cm mesuré le plus près possible du sol. 18
- Figure 3. Structure d'âge du sapin baumier (bâtonnets noirs) et du pin gris (bâtonnets gris) dans le quadrat A (20 X 120 m). L'âge des arbres a été groupé en classes de 5 ans. Les feux de 1847 et 1867 sont indiqués par des flèches noires. 19
- Figure 4. (A) Courbe de croissance moyenne du pin gris à laquelle a été appliquée une moyenne mobile de 5 ans (ligne noire) et courbe cumulative du nombre de rayons (ligne grise) utilisés pour établir la courbe moyenne. (B) Courbe de croissance moyenne standardisée du pin gris. Les feux de 1847 et 1867 sont indiqués par des flèches noires. 21
- Figure 5. (A) Histogramme des coefficients de régression partiels pour les précipitations totales (bâtonnets noirs) et les températures moyennes (bâtonnets gris) pour tous les mois testés (niveau de signification des coefficients: *** $p < 0,001$). (B) Courbe de croissance moyenne standardisée (ligne noire) et courbe de croissance moyenne établie à partir des valeurs estimées par le modèle (ligne pointillée) avec son écart-type (en gris). 23
- Figure 6. (A) Structure d'âge des cicatrices d'alimentation du porc-épic (bâtonnets noirs) et proportion d'arbres ayant un diamètre supérieur à 5 cm dans le peuplement au cours du temps (ligne grise). (B) Fréquence pondérée des cicatrices d'alimentation du porc-épic. 26
- Figure 7. Structure d'âge des cicatrices d'alimentation du porc-épic en fonction de la hauteur des cicatrices sur les arbres. (A) Groupe 1, cicatrices de 0 à 1 m ($n = 205$). (B) Groupe 2, cicatrices de 1 à 2 m ($n = 76$). (C) Groupe 3, cicatrices de 2 à 3 m ($n = 62$). (D) Groupe 4, cicatrices de 3 à 4 m ($n = 49$). 27
- Figure 8. (A) Régression semi-logarithmique entre le nombre de cicatrices sur une échelle logarithmique et l'âge des cicatrices d'alimentation. (B) Résidus de la régression semi-logarithmique. 29
- Figure 9. Structure d'âge des cicatrices pour les trois sites : (A) Montagne à Michaud ($n = 395$), (B) Baie du Ha Ha, ($n = 407$), (C) Porc-Pic ($n = 246$). Les cicatrices ont été échantillonnées sur des pins gris (bâtonnets noirs) et sur des pins rouges (bâtonnets gris). 30
- Figure 10. Régression semi-logarithmique entre le nombre de cicatrices sur une échelle logarithmique et l'âge des cicatrices d'alimentation, en classe de 5 ans, pour les trois sites étudiés: (A) Montagne à Michaud, (B) Baie du Ha Ha, (C) Porc-Pic. 33

Figure 11. Résidus de la régression semi-logarithmique entre le nombre de cicatrices sur une échelle logarithmique et l'âge des cicatrices d'alimentation, en classe de 5 ans, sur les trois sites étudiés.34

Figure 12. (A) Rendement (nombre de captures/100 km²) de la capture de pékans dans le Bas-Saint-Laurent entre 1984 et 2006 (ligne noire). Régression linéaire du rendement en fonction du temps (ligne pointillée). (B) Relation entre le rendement de la capture de pékans (nombre de captures/100 km²) dans le Bas-Saint-Laurent et le nombre de cicatrices d'alimentation du porc-épic pour la période 1984 à 2006.....36

1. INTRODUCTION

Le porc-épic d'Amérique (*Erethizon dorsatum* L.) se trouve sur la majorité du territoire canadien et américain, ainsi que dans le nord-est du Mexique (Roze et Ilse 2003). Au Canada, les populations les plus boréales ont été observées à la limite des arbres le long de la Baie d'Hudson au Québec (Payette 1987), sur la côte du Labrador (Terre-Neuve) (Payette 2007) et dans la vallée de la rivière Thelon dans les Territoires du Nord-Ouest (Norment *et al.* 1999). Aux États-Unis, à la limite méridionale de sa répartition, des populations de porcs-épics ont été rapportées dans l'est et le sud du Texas (Ilse et Hellgren 2001). La grande répartition de ce rongeur fait en sorte qu'il est rencontré dans une grande diversité d'habitats, tels que la toundra forestière (Payette 1987), les forêts mixtes (Klvana *et al.* 2004; Morin *et al.* 2005), les forêts de feuillus (Roze 1989) et les formations arbustives dans le désert (Reynolds 1957).

Le porc-épic est un rongeur exceptionnel à plusieurs points de vue. Sa longévité est relativement élevée, puisqu'il peut vivre entre 25 et 30 ans (Roze et Ilse 2003). Son taux de natalité est faible. Les individus mâles et femelles deviennent sexuellement matures à l'âge de 2 ans et demi (Roze 1989). Presque chaque année, les femelles donnent naissance à un seul jeune qui naît au printemps après une gestation d'environ 210 jours (Roze et Ilse 2003). La femelle prend soin de son petit pendant une période relativement longue, soit 4 mois environ (Roze 1989). Le porc-épic connaît également un faible taux de mortalité, dû entre autres à l'armure de piquants qui couvre son dos. Ces poils lui procurent une protection efficace contre de nombreux prédateurs, bien que certains carnivores, comme le pékan (*Martes pennanti* Erxleben) et le cougar (*Puma concolor* L.), se risquent tout de même à l'attaquer (Roze 1989; Roze et Ilse 2003). Ces derniers peuvent provoquer une forte diminution des effectifs dans les populations de porcs-épics (Powell 1993, Sweitzer *et al.* 1997). Il existe également d'autres prédateurs moins importants tels que le lynx du Canada (*Lynx canadensis* Kerr), le lynx roux (*Lynx rufus* Schreber), le coyote (*Canis latrans* Say), le loup (*Canis lupus* L.), le carcajou (*Gulo gulo* L.) et le grand duc d'Amérique (*Bubo virginianus* Gmelin) (Dodge 1982; Roze 1989; Roze et Ilse 2003).

Le porc-épic est un animal strictement herbivore. Sa diète change au fil des saisons, en raison de la disponibilité et de la qualité nutritive des espèces végétales consommées (Roze

1989). De façon générale, durant l'été, le porc-épic se nourrit du feuillage, des bourgeons et des fruits des arbres feuillus, ainsi que de plantes herbacées (Dodge 1982; Roze 1989). Durant la saison froide, il se nourrit plutôt du cambium des arbres et du feuillage des conifères pour subvenir à ses besoins énergétiques (Harder 1979; Roze 1984; Roze 1989). Cette diète hivernale est riche en fibres et pauvre en azote (Roze 1989). Ainsi, pour survivre aux rigueurs de l'hiver, le porc-épic doit utiliser les réserves énergétiques qu'il a accumulées sous forme de graisse au cours de l'été tout en réduisant la perte d'azote dans ses fèces (Fournier et Thomas 1997). Durant la belle saison, la masse moyenne d'un porc-épic adulte dans le Parc national du Bic (Bas-Saint-Laurent, Québec, Canada) fluctue d'un minimum de 6 kg au début du mois de mai à un maximum de 9,4 kg à la mi-octobre, ce qui représente un gain de 40 % (Berteaux *et al.* 2005). Sweitzer et Berger (1993) rapportent une diminution de 20 à 31 % de la masse des porcs-épics durant l'hiver dans le désert Great Basin (États-Unis), démontrant ainsi la faible qualité nutritive de la diète hivernale de ce rongeur de même que les coûts élevés de la thermorégulation.

Au cours de l'hiver, les espèces d'arbres sélectionnées par le porc-épic pour leur écorce interne varient grandement d'une région à l'autre. Par exemple, dans l'état de New-York et dans le centre du Massachusetts, le porc-épic mange l'écorce de la pruche du Canada (*Tsuga canadensis* L.) (Shapiro 1949; Griesemer *et al.* 1998), du hêtre à grandes feuilles (*Fagus grandifolia* Ehrh.) et de l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.) (Roze 1984). Au Nouveau-Brunswick, une étude a montré une préférence pour l'écorce de l'épinette (*Picea* spp.) et du pin blanc (*Pinus strobus* L.) (Speer et Dilworth 1978). Enfin, dans la forêt boréale et les forêts mixtes du Québec, le porc-épic se nourrit de l'écorce de plusieurs essences, dont celle du bouleau à papier (*Betula papyrifera* Marsh.), du mélèze laricin (*Larix laricina* (Du Roi) K. Koch), du sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.), de l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss.), de l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) du pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.), du pin rouge (*Pinus resinosa* Ait.) et du pin blanc (Payette 1987, Klvana 2002).

En se nourrissant de l'écorce interne des arbres au cours de l'hiver, le porc-épic enlève la partie vivante de l'arbre. Le retrait du cambium provoque un arrêt de la croissance radiale et une cicatrice se forme à cet endroit. Les cicatrices d'alimentation du porc-épic peuvent facilement être distinguées des autres types de cicatrices (feu, chablis, frottement, etc.) par leur forme ovale,

ronde ou elliptique (Payette 1987). Leur dimension et leur position sur le tronc de l'arbre sont caractéristiques et certaines peuvent même porter des traces d'incisives (Payette 1987). Comme le porc-épic laisse le xylème intact lorsqu'il mange l'écorce interne, il est possible d'identifier l'année de la formation de la cicatrice par l'analyse dendrochronologique des cernes annuels de croissance (Fritts 1976). La datation d'un grand nombre de cicatrices peut alors servir d'indice de l'activité de l'espèce dans une région donnée (Spencer 1964; Payette 1987; Klvana *et al.* 2004). La détermination des fréquences annuelles de cicatrices ne donne toutefois pas de renseignements sur le nombre exact de porcs-épics, mais fournit plutôt une évaluation de l'intensité de la fréquentation d'un site par cette espèce.

Ce type d'analyse dendroécologique a d'ailleurs été utilisée à maintes reprises pour l'étude de populations animales. Les marques laissées par les animaux dans les cernes du bois varient d'une espèce à l'autre. Par exemple, chez les espèces se nourrissant du feuillage des arbres, une diminution de la croissance radiale due au broutement ou à la défoliation est observée. C'est le cas de l'orignal (*Alces alces* L.) (McLaren et Peterson 1994), du cerf muet (*Odocoileus hemionus sitkensis* Merriam) (Vila *et al.* 2005) et des insectes phytophages lors d'épidémies (Jardon *et al.* 1994; Simard et Payette 2001). Les espèces ligneuses mangées par le lièvre d'Amérique (*Lepus americanus* Erxleben) développent un cerne caractéristique suite au broutement (Sinclair *et al.* 1993). La datation de cicatrices d'alimentation a servi à retracer l'activité du campagnol (*Microtus agrestis* L.) (Danell *et al.* 1981), du lemming brun (*Lemmus sibiricus* Kerr) (Erlinge *et al.* 1999) et du lemming variable (*Dicrostonyx groenlandicus* Traill) (Predavec *et al.* 2001). Également, l'activité du caribou migrateur (*Rangifer tarandus* L.) dans le Nord québécois (Morneau et Payette 1998, 2000; Boudreau *et al.* 2003), ainsi que celle du cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus* Zimm.) à l'île d'Anticosti (Querrec 2004) ont été évaluées par la datation des cicatrices de piétinement laissées par les sabots de ces ongulés sur les racines, les tiges et les branches basses. Les cicatrices de frottement du panache du cerf élaphe (*Cervus elaphus* L.) et du chevreuil (*Capreolus capreolus* L.) peuvent témoigner des années d'occupation d'un site par ces cervidés (Motta 1995; Motta et Nola 1996). Enfin, la croissance des conifères dans les zones dégagées et la datation des formes de croissance sur les souches ont permis de dater les périodes d'occupation d'un site par le castor (*Castor canadensis* Kuhl) (Bordage et Filion 1988; Lafond-Desrosiers 2005).

Dans la présente étude, une approche dendroécologique a également été utilisée pour évaluer l'activité passée du porc-épic dans le Parc national du Bic. Dans cette région, la densité du porc-épic en 2000 a été estimée à 40 animaux/km² (D. Berteaux, communication personnelle) comparativement à des densités comprises entre 1,9 et 10,7 animaux/km² dans d'autres régions (Shapiro 1949; Roze 1984; Ilse et Hellgren 2001). Le Parc national du Bic représente donc un lieu de prédilection pour la réalisation de cette étude. Comme le pin gris est une espèce fortement consommée par le porc-épic dans le Parc national du Bic, particulièrement dans le secteur de la Montagne à Michaud (Klvana *et al.* 2004), cette essence a été sélectionnée pour cette étude. Le pin gris est une espèce idéale pour la datation des cicatrices du porc-épic, puisque sa résine protège efficacement l'état de la cicatrice et que des séquences diagnostiques dans les cernes de croissance permettent une datation fiable des cicatrices (Klvana *et al.* 2004).

Le premier objectif de cette étude consiste à décrire la dynamique et l'origine de la forêt de pins gris de la Montagne à Michaud du point de vue de sa structure de taille, de sa structure d'âge et de sa croissance. Le deuxième objectif consiste à décrire l'activité du porc-épic dans le temps et dans l'espace à partir de la datation des cicatrices d'alimentation présentes sur le tronc des pins gris dans la Montagne à Michaud. Une fois ces deux objectifs atteints, il sera possible de pondérer la courbe d'activité du porc-épic à partir de la structure de la forêt et ainsi de vérifier l'effet de la taille des arbres sur l'activité du rongeur. Cette étape constitue le troisième objectif de notre étude. Enfin, le dernier objectif consiste à vérifier, à l'aide d'informations sur la population de porcs-épics du Parc national du Bic, que le nombre de cicatrices d'alimentation constitue un indice fiable des fluctuations d'abondance de cette espèce pour cette région.

2. SITE D'ÉTUDE

Le site d'étude (48° 21' 28" N, 68° 48' 39" O) se trouve à l'intérieur du Parc national du Bic (Figure 1). Ce parc, situé dans l'estuaire maritime du fleuve Saint-Laurent, permet la protection d'un secteur de 33,2 km² dont près de la moitié est en milieu marin (Pomerleau 1987). L'étude a été réalisée dans la pinède grise de la Montagne à Michaud qui atteint une altitude de 150 m au-dessus du niveau de la mer. Cette forêt couvre une superficie totale de 14 hectares (Belzile 1989). La strate arborescente supérieure est occupée principalement par le pin gris. Les espèces compagnes sont le pin rouge, le pin blanc, le bouleau à papier et le thuya occidental (*Thuja occidentalis* L.). Le sapin baumier et l'épinette blanche composent la strate arborescente inférieure et la régénération préétablie. La strate arbustive est occupée par des éricacées comme *Vaccinium angustifolium* Ait., *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng et *Vaccinium vitis-idaea* L., ainsi que par d'autres arbustes tels que *Amelanchier bartramiana* (Tausch) Roemer et *Alnus crispa* (Ait.) Pursh. Le sol est recouvert de lichens terricoles, tels que *Cladina rangiferina* (L.) Nyl et *Cladina stellaris* (Opiz) Brodo, ainsi que de mousses hypnacées comme *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. Le sol est de type podzolique sur un dépôt de schistes. L'horizon organique est mince, soit environ 3 à 5 cm, et son pH est acide (pH = 4,2). Les horizons B et C ont un pH légèrement supérieur à l'horizon H, soit de 4,6-4,7.

Les données climatiques couvrent la période de 1952-1998 et proviennent de la station météorologique de Trois-Pistoles (48° 09' N, 69° 07' O) située à un peu plus de 35 km au sud-ouest du Parc national du Bic. Le climat de cette région est grandement influencé par l'estuaire du Saint-Laurent. La proximité des masses d'eau a pour effet d'adoucir le climat hivernal. Les masses d'eau de l'estuaire allongent la période sans gel (120-140 jours) au point de la rendre comparable à celle des régions de Québec et de l'Estrie (Pomerleau 1987). La température moyenne annuelle est de 3,6 °C. Le climat régional est caractérisé par des hivers rigoureux, où l'on enregistre une température moyenne en janvier de -11,7 °C et des étés doux, dont la température moyenne en juillet est de 17,6 °C. Les précipitations sont relativement abondantes et se répartissent de façon uniforme tout au long de l'année. La région reçoit annuellement près de 1000 mm de précipitations, dont la fraction nivale représente environ 30 % de ce total.

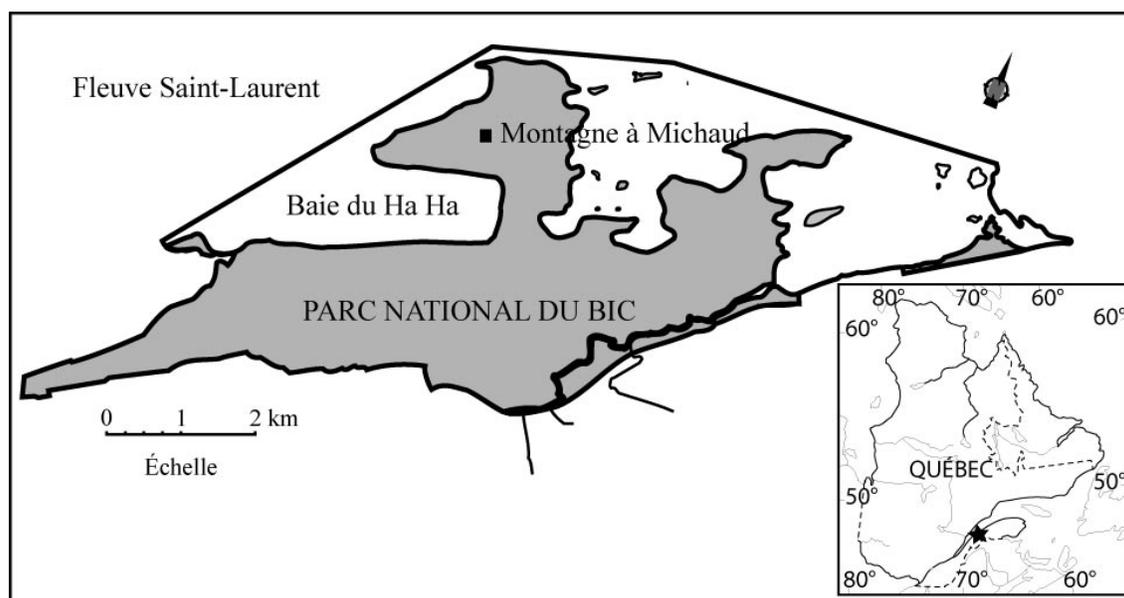


Figure 1. Situation géographique de la Montagne à Michaud dans le Parc national du Bic et dans la province de Québec.

3. MÉTHODOLOGIE

3.1 Caractérisation du peuplement

3.1.1 Échantillonnage

La première étape de la recherche consistait à établir la structure du peuplement étudié, afin d'obtenir les structures de taille et d'âge des principales espèces arborescentes. Pour ce faire, un quadrat de 20 m de largeur par 120 m de longueur a été délimité dans le sens de la pente du site. Cette zone d'échantillonnage a été identifiée comme le quadrat A. L'emplacement du quadrat A a été déterminé de façon aléatoire à l'aide d'une pièce de monnaie. Les dimensions et l'orientation du quadrat ont été fixées afin d'inclure les différences observées dans la composition de la forêt, dues au passage des feux de forêt. Afin de pouvoir réaliser des analyses spatiales, un seul grand quadrat a été établi. À l'intérieur du celui-ci, tous les arbres et tous les semis ont été numérotés. Le diamètre à la base de chaque individu a été mesuré et l'état de chaque arbre a été noté (mort ou vivant, debout ou couché dans le cas des arbres morts). Les cicatrices présentes sur

le tronc ont été dénombrées et le type de cicatrices a été identifié (feu, porc-épic, frottement, autres). La longueur des arbres au sol et la hauteur des semis ont également été mesurées. Enfin, l'emplacement des arbres dans le quadrat A a été déterminé de façon précise ($\pm 0,1$ m) à l'aide d'un théodolite au laser (*Leica TC805*).

Par la suite, les arbres du quadrat A ont fait l'objet d'un échantillonnage permettant d'établir la structure d'âge du peuplement. Comme le site d'étude se situe à l'intérieur d'une zone de préservation, régie par Parcs Québec, la technique du carottage a été privilégiée sur la coupe. Les arbres sélectionnés de manière aléatoire ont été carottés le plus près possible de la base à l'aide d'une sonde de Pressler. Le premier arbre à être échantillonné a été identifié à l'aide d'une pièce de monnaie. Par la suite, pour les pins gris, les pins rouges, les sapins baumiers et les épinettes blanches, un arbre sur deux a été carotté en ne tenant compte que des arbres vivants et de ceux ayant un diamètre à la base supérieur à 5 cm. Deux carottes ont été prélevées sur chaque arbre sélectionné afin d'obtenir une datation fiable tout en diminuant les risques de cernes absents. De plus, des rondelles ont été prélevées à la base de certains arbres. Suite à l'entente faite avec l'administration du Parc national du Bic, une dizaine d'arbres vivants ont été abattus. Cependant, la taille de l'échantillon d'arbres coupés a pu être augmentée grâce aux individus morts récemment, sur lesquels il a été également possible de prélever une rondelle. Comme le pin gris est une espèce qui se régénère après un feu, des cicatrices de feu étaient présentes sur le tronc de certains pins rouges et de quelques pins gris. Des cicatrices de feu ont été échantillonnées afin de connaître la période d'établissement de la forêt de pins gris de la Montagne à Michaud.

3.1.2 Inventaire de la végétation

Un inventaire de la végétation a été effectué à l'intérieur du quadrat A en utilisant la méthode du point d'interception (Mueller-Dombois et Ellenberg 1974). Sur une distance de 50 m, un ruban à mesurer a été disposé sur le sol au centre du quadrat, le traversant dans le sens de la longueur. Le long de cette ligne, les espèces végétales ont été inventoriées à tous les 25 cm, pour un total de 200 points. Tant les espèces au sol, que les arbustes et les arbres ont été pris en compte dans l'inventaire. Les espèces qui n'ont pas été recensées le long de la ligne, mais qui étaient présentes sur le site ont été également notées. Cet inventaire a permis de calculer la

fréquence relative de chaque espèce végétale dans le site d'étude. Ce pourcentage correspond au rapport entre le nombre de fois qu'une espèce a été recensée le long de la ligne et le nombre total d'observations, toutes espèces confondues.

3.1.3 Travaux de laboratoire

Les carottes récoltées ont d'abord été collées sur des baguettes de bois. Suite à un sablage minutieux permettant d'accentuer le contraste entre le bois initial et le bois final, les carottes et les rondelles, incluant celles portant des cicatrices de feu, ont été datées par le dénombrement des cernes annuels de croissance. Cette datation a été effectuée sous la loupe binoculaire à un grossissement de 16X ou 40X. L'âge des carottes a été utilisé comme la meilleure estimation de l'âge des arbres. En effet, les carottes n'ayant pas pu être prélevées exactement au niveau du sol et plusieurs d'entre elles n'incluant pas la moelle de l'arbre, elles ne donnent que l'âge minimum des arbres. Comme la croissance des pins gris est très rapide pendant les premières années de leur vie, on estime l'erreur de la méthode à environ 5 ans. La largeur des cernes des carottes de pins gris échantillonnées a ensuite été mesurée avec une précision de 0,002 mm à l'aide d'un micromètre (Velmex Inc., Bloomfield, N.Y.) couplé à un enregistreur numérique. Comme certains cernes pouvaient être absents sur les carottes, celles-ci ont été interdatées les unes avec les autres, puis avec les rondelles récoltées sur le site. L'interdatation consiste à comparer différents échantillons pour s'assurer de la correspondance dans la position des séquences de cernes diagnostiques et ainsi déterminer l'année exacte de la formation de chacun des cernes (Fritts 1976). Dans ce cas-ci, les cernes diagnostiques étaient principalement des cernes minces. La courbe de croissance de chaque arbre a été interdatée d'une manière visuelle et de façon statistique en utilisant le logiciel maison du Centre d'Études Nordiques et le logiciel COFECHA (Holmes 1983).

3.1.4 Analyses statistiques

À partir de la largeur annuelle des cernes de tous les pins gris échantillonnés, une courbe de croissance moyenne a d'abord été établie. Afin de faire ressortir la tendance générale de la

croissance du pin gris, une moyenne mobile ayant un intervalle de 5 ans a été appliquée à cette courbe. Par la suite, une courbe de croissance moyenne standardisée du pin gris a été confectionnée. Pour ce faire, 92 rayons provenant de 52 arbres ont été linéarisés à l'aide d'une spline cubique d'une longueur d'onde de 32 ans en utilisant le logiciel ARSTAN (Cook et Holmes 1984). La sélection des rayons a été faite selon les critères suivants : niveau de corrélation avec la courbe moyenne de tous les échantillons supérieur à 0,65, âge cambial de l'arbre, absence de cernes manquants et présence de la moelle sur la carotte. Enfin, à partir du résultat de la linéarisation de chacun des rayons, un indice de croissance moyen a été calculé pour chaque année. Ces indices annuels moyens ont permis d'obtenir la courbe de croissance moyenne standardisée du pin gris dans le site d'étude.

3.1.5 Relation cernes-climat

À l'aide de la courbe de croissance du pin gris, des fonctions de réponse ont été utilisées afin d'identifier les paramètres climatiques ayant le plus d'influence sur la croissance annuelle des cernes. Une fonction de réponse est définie comme un modèle statistique qui détermine la part des variations de la croissance radiale qui dépendent des facteurs climatiques (Hugues *et al.* 1982). Les fonctions de réponse ont été calculées à l'aide du programme CALROB (logiciel PPPbase, Guiot et Goeury 1996). Dans ce logiciel, les valeurs standardisées de la croissance radiale du pin gris (variable dépendante) ont été comparées avec les paramètres climatiques sélectionnés (variables explicatives) en utilisant une régression par *bootstrap*, qui est basée sur une succession de rééchantillonnages (Efron 1979). En d'autres mots, le calcul de la régression est répété plusieurs fois sur le même ensemble de variables. Le résultat de la régression est exprimé par des coefficients de régression partiels qui sont associés aux paramètres climatiques.

Les données climatiques utilisées proviennent de la station météorologique de Trois-Pistoles (Québec) et couvrent la période de 1952 à 1998. Deux paramètres climatiques différents ont été testés séparément : la température moyenne mensuelle et les précipitations totales mensuelles. Pour les années comprises entre 1953 et 1998, l'effet des données climatiques sur la largeur des cernes a été testé pour les mois de juin de l'année précédente ($t - 1$) jusqu'au mois de septembre de l'année de la formation du cerne (année en cours t). Les mois testés remontent

jusqu'au début de la saison de croissance précédente, car cette dernière a une influence sur l'accumulation des réserves en nutriments et en eau servant à la croissance lors de l'année suivante (Fritts 1976). Les données climatiques mensuelles ont donc été utilisées comme variables explicatives, pour un total de 16 variables explicatives par paramètre climatique. Pour connaître le niveau de signification de la relation entre la croissance et le paramètre climatique mensuel considéré, le rapport entre le coefficient de régression partiel et son écart-type a été utilisé (R/s). Si l'on suppose que ces rapports présentent une distribution normale, leur degré de signification est établi selon les seuils suivants (Rathgeber *et al.* 2000) :

$1,96 < R/s < 2,58$	Significatif à 95 %
$2,58 < R/s < 3,29$	Significatif à 99 %
$R/s > 3,29$	Significatif à 99,9 %

Par la suite, parmi les coefficients de régression partiels obtenus, seules les variables ayant les coefficients les plus élevés ont été sélectionnées pour calculer une nouvelle fonction de réponse. Cette étape a été répétée jusqu'à ce que la meilleure fonction de réponse soit obtenue. La fiabilité de la fonction de réponse est d'abord évaluée à partir du pourcentage de variance expliqué par la régression. Cette valeur correspond au coefficient de corrélation multiple (CCM) au carré. Ensuite, le degré de signification du modèle est évalué en faisant le rapport entre le coefficient de corrélation des années de vérification (CCV) et son écart-type. Le modèle obtenu est ainsi composé des variables climatiques permettant de prédire la croissance annuelle du pin gris le plus fidèlement possible.

3.2 Cicatrices d'alimentation du porc-épic

3.2.1 Échantillonnage des cicatrices

Afin d'obtenir un indice de la fréquentation passée du porc-épic dans le site d'étude, les cicatrices produites par ce rongeur sur les pins gris ont été échantillonnées. En raison d'un nombre insuffisant de cicatrices dans le quadrat A (voir section 3.1.1), la taille de celui-ci a été augmentée de 15 m à l'est et de 20 m à l'ouest, donnant ainsi un nouveau quadrat de 55 m de

largeur sur 120 m de longueur. Ce quadrat agrandi a été identifié comme le quadrat B. Les cicatrices du porc-épic présentes le long du tronc des pins gris dans le quadrat B ont été échantillonnées à l'aide d'une sonde de Pressler. Les cicatrices situées à plus de 4 m de hauteur n'ont pas été échantillonnées ($n = 71$, 13 %). Selon Spencer (1964), deux méthodes peuvent être utilisées pour échantillonner les cicatrices. Premièrement, il est possible d'enfoncer la sonde dans le bois vivant en périphérie de la cicatrice, afin d'intercepter la surface de cette dernière. La deuxième façon consiste à prélever une carotte sur toute la largeur du diamètre. Puisque le diamètre des arbres du site d'étude était petit, la seconde méthode a été préférée. Une seule carotte a été prélevée sur chaque cicatrice. Dans ce cas-ci, le prélèvement d'une deuxième carotte n'était pas nécessaire, puisqu'une courbe de croissance du pin gris pouvant servir à interdater les cicatrices avait préalablement été établie.

De plus, la hauteur de toutes les cicatrices par rapport à la surface du sol a été déterminée en mesurant la distance entre la base de l'arbre et le point le plus bas de la cicatrice. Pour les cicatrices comprises entre 0 et 2 m, il a été possible d'utiliser un ruban à mesurer, tandis que la hauteur de celles situées à plus de 2 m a été mesurée à l'aide du théodolite. Également, la position de tous les pins gris portant des cicatrices a été cartographié à l'aide du théodolite.

3.2.2 Travaux de laboratoire

Les carottes prélevées sur les cicatrices de porcs-épics ont été collées sur des baguettes de bois. Ensuite, elles ont été finement poncées, puis datées sous la loupe binoculaire à un grossissement de 16X ou 40X. L'année de la formation de la cicatrice a été déterminée grâce aux cernes diagnostiques préalablement identifiés lors de l'établissement de la courbe de référence du pin gris. Lorsque la datation des cicatrices était difficile, la largeur des cernes des carottes a été mesurée, puis ces dernières ont été interdatées avec la courbe de référence. Les cicatrices qui n'ont pas pu être datées avec certitude ($n = 62$, 14 %) n'ont pas été retenues pour l'établissement de la structure d'âge des cicatrices d'alimentation. Une séquence de cernes trop courte, une carotte trop abîmée et un nombre élevé de cernes absents sont des raisons pouvant entraîner une incertitude dans la datation des cicatrices. Il est important de mentionner qu'il n'est pas possible de connaître l'année exacte de la formation d'une cicatrice d'alimentation, malgré la datation

exacte des cernes de croissance. En effet, le porc-épic se nourrit d'écorce principalement pendant la période d'arrêt de la croissance des arbres qui s'étend sur deux années, soit de l'automne d'une année au printemps de l'année suivante. Comme il n'est pas possible de distinguer ces deux périodes dans les cernes de croissance, les cicatrices ont été datées selon l'année de la saison de croissance précédant leur formation.

3.2.3 Détermination du diamètre minimum

Le diamètre des tiges au moment de la formation de chaque cicatrice a pu être estimé, en mesurant la distance entre le centre de la carotte et l'extrémité de la cicatrice, puis en multipliant cette valeur par deux. Ces données ont été utilisées pour établir la distribution du diamètre des tiges au moment de la formation des cicatrices. À partir de cette distribution, il a été possible de déterminer le diamètre minimum d'une tige susceptible d'être utilisée par le porc-épic. Cette valeur seuil correspond à la valeur moyenne de la distribution du diamètre des tiges lors de la formation des cicatrices, à laquelle on soustrait deux écarts-types, ce qui permet d'inclure 95 % des données et de déterminer la valeur seuil de manière objective.

Une fois le diamètre minimum déterminé, il a été possible d'établir, pour chaque année, la proportion d'arbres dont le diamètre à la base était supérieur à ce diamètre minimum. Pour ce faire, les carottes de pins gris préalablement échantillonnées et dont les cernes de croissance avaient été mesurés (voir section 3.1.3) ont pu être utilisées. Comme la largeur de chaque cerne était connue, il a été possible de déterminer l'année au cours de laquelle chaque arbre de l'échantillon avait atteint le diamètre minimum établi. Il a suffi d'additionner la largeur des cernes à partir du plus ancien jusqu'à ce que la somme soit supérieure à cette valeur. La courbe cumulée de la proportion de pins gris dont le diamètre était supérieur à la valeur minimale établie a permis de connaître la proportion de pins gris disponibles pour l'alimentation du porc-épic à chaque année. Cette proportion annuelle a été reportée sur le nombre total de pins gris dans le quadrat B, soit 1180 pins gris. Enfin, à partir de la proportion de pins gris susceptibles d'être utilisés pour l'alimentation du porc-épic, il a été possible de pondérer la structure d'âge des cicatrices. Étant donné que le diamètre des tiges au moment de la formation des cicatrices a été mesuré à différentes hauteurs, tandis que la proportion d'arbres disponibles a été établie à partir

du diamètre à la base, il est possible que cette proportion soit surestimée. Toutefois, cela fournit une valeur minimum de la structure d'âge des cicatrices pondérée.

3.2.4 Analyses statistiques

La fréquence annuelle des cicatrices d'alimentation du porc-épic a été pondérée à partir du nombre d'arbres disponibles pour le porc-épic. La fréquence pondérée annuelle correspond au rapport entre le nombre de cicatrices datées et le nombre d'arbres dont le diamètre est supérieur au diamètre minimum établi. La structure d'âge des cicatrices a également fait l'objet d'une analyse de régression linéaire en distribution semi-logarithmique, afin de simuler une perte constante de cicatrices dans le temps (Morneau et Payette 2000). Le nombre de cicatrices a été placé sur une échelle logarithmique et les années sur une échelle arithmétique. La régression semi-logarithmique a d'abord été effectuée pour les cicatrices placées sur une base annuelle. Afin d'observer la tendance plus générale des fluctuations du nombre de cicatrices, celles-ci ont ensuite été groupées en classes de 5 ans. Dans les deux cas, il y avait des années ou des classes d'années qui ne contenaient aucune cicatrice. Comme la transformation logarithmique ne s'applique pas à la valeur zéro, il a fallu ajouter une cicatrice à chacune des années ou des classes d'années. Enfin, les résidus de la régression log-linéaire ont été calculés pour apprécier les fluctuations du nombre de cicatrices sur une échelle temporelle.

À partir de la position géographique des arbres, des analyses spatiales ont été effectuées pour observer le patron de distribution des cicatrices et des arbres qui en portent. Des analyses de la densité ont été réalisées à l'aide du logiciel MapInfo Professionnal version 8.0 (MapInfo Corporation, 2005). Ce type d'analyse implique la superposition d'une grille sur la zone d'étude et le dénombrement des points dans chaque cellule de la grille. Comme la taille des cellules a un effet sur le résultat, celle-ci a été fixée à partir de la formule décrite dans Lee et Wong (2001). Le patron de distribution des points est évalué grâce à un indice de dispersion. Cet indice est établi par le rapport entre la variance et la moyenne du nombre de points par cellule. La distribution observée est ensuite comparée à une distribution théorique générée selon un processus aléatoire (distribution de Poisson), où la moyenne et la variance ont la même valeur (λ) et un rapport de 1.

3.2.5 Comparaison des structures d'âge de cicatrices de sites différents

À des fins de comparaison entre différents sites, des échantillons récoltés en 2001 ont été réutilisés (Kivana 2002; Kivana *et al.* 2004). Ces échantillons provenaient de deux forêts de pins gris présentes à proximité du premier site. La première forêt (48° 20' 30" N, 68° 49' 30" O) est située à 3 km au sud de la pinède grise de la Montagne à Michaud, sur la rive sud de la Baie du Ha Ha à l'intérieur des limites du Parc national du Bic. Cette forêt de pins gris a une superficie de 5 ha et se trouve à une altitude d'environ 150 m. La seconde forêt (48° 15' 30" N, 68° 59' 30" O) se trouve le long de l'estuaire du Saint-Laurent à 17 km au sud-ouest de la Montagne à Michaud et a une superficie de 2 ha. Comme les cicatrices d'alimentation du porc-épic étaient plus rares dans ces deux forêts que sur la Montagne à Michaud, tous les pins de la forêt ont été inspectés pour la présence de cicatrices entre 0 et 1,8 m, hauteurs qui étaient possibles d'atteindre sans l'utilisation d'une échelle. À l'aide d'une sonde de Pressler, deux carottes ont été prélevées sur chaque cicatrice. La majorité des cicatrices étaient situées sur le tronc de pins gris, mais quelques-unes ont également été localisées sur des pins rouges et des pins blancs. Comme les échantillons avaient été récoltés lors d'une étude antérieure, ceux-ci étaient déjà collés, sablés et datés. Toutefois, afin de s'assurer de l'uniformité de la datation, tous les échantillons ont été vérifiés par le même observateur qui avait daté les cicatrices du site de la Montagne à Michaud. Ultérieurement dans le texte, ces sites seront respectivement nommés le site de la Baie du Ha Ha et le site de Porc-Pic. Les structures d'âge des cicatrices de ces sites ont fait l'objet d'une analyse de régression linéaire en distribution semi-logarithmique telle que décrit précédemment (voir section 3.2.4). Cette transformation a permis de comparer les fluctuations dans le nombre de cicatrices entre les sites.

3.2.6 État de la population de pékans dans le Bas-Saint-Laurent

Depuis 1984, les ventes de fourrures de pékans sont répertoriées dans une banque de données du Ministère des Ressources naturelles et de la Faune (MRNF), le Système Fourrure. Ces transactions commerciales sont utilisées afin d'estimer les captures annuelles de pékans dans les différentes régions du Québec où l'animal est trappé. D'après un rapport réalisé par Fortin *et*

al. (2004), le rendement (nombre de captures/100 km²) est l'indicateur le plus juste pour suivre l'état des populations de pékans. Ces données ont donc été utilisées afin d'observer l'évolution de la population de pékans dans le Bas-Saint-Laurent. Le rendement est calculé en faisant le rapport entre le nombre de pékans trappés dans d'une année (du 1^{er} septembre au 31 août de l'année suivante) et la superficie de la région, qui est de 21 873 km² pour le Bas-Saint-Laurent (Poulin *et al.* 2006). Comme la superficie utilisée est celle de l'ensemble de la région, ce qui inclut les zones peu propices à la capture du pékan, la valeur du rendement peut être sous-estimée. La relation entre le nombre de cicatrices d'alimentation du porc-épic et le rendement de la capture de pékans a ensuite été testée.

4. RÉSULTATS

4.1 Caractérisation du peuplement

4.1.1 Végétation

Avec une fréquence relative de 11,6 %, le pin gris est l'espèce arborescente dominante du site d'étude (Tableau 1). La fréquence du pin gris est près de 6 fois plus élevée que celle de la deuxième espèce d'arbre la plus rencontrée, le bouleau à papier (1,9 %), qui occupe la strate arborescente inférieure. La strate arbustive est principalement occupée par deux espèces d'éricacées, soit *Vaccinium angustifolium* (11,6 %) et *Arctostaphylos uva-ursi* (10,9 %). L'*Amelanchier bartramiana* (3,2 %) est la troisième espèce d'arbuste en importance, mais demeure 3 fois moins fréquente que les deux premiers arbustes mentionnés. La strate mucinale est en majeure partie composée d'une espèce de mousse hypnacée, *Pleurozium schreberi* (10,9 %). La deuxième espèce de mousse en importance est *Dicranum polysetum* Sw. (4,3 %), qui compte deux fois moins d'enregistrements que la première. Le sol est également recouvert par deux espèces de lichens fruticuleux du genre *Cladina* : *C. rangiferina* (2,2 %) et *C. stellaris* (1,0 %).

Tableau 1. Relevé de la végétation de la pinède grise de la Montagne à Michaud.

ESPÈCES	<i>n</i>	%
Arbres		
<i>Pinus banksiana</i> Lamb.	68	11,58
<i>Betula papyrifera</i> Marsh.	11	1,87
<i>Pinus resinosa</i> Ait.	10	1,70
<i>Abies balsamea</i> (L.) Mill.	4	0,68
<i>Thuja occidentalis</i> L.	2	0,34
Arbustes		
<i>Vaccinium angustifolium</i> Ait.	68	11,58
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i> L.	63	10,73
<i>Amelanchier bartramiana</i> (Tausch) Roemer	19	3,24
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	11	1,87
<i>Alnus crispa</i> (Ait.) Pursh.	7	1,19
<i>Diervilla lonicera</i> Mill.	7	1,19
<i>Prunus pensylvanica</i> L.f.	6	1,02
<i>Sorbus americana</i> Marsh.	1	0,17
Bryophytes		
<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.	64	10,90
<i>Dicranum polysetum</i> Sw.	25	4,26
Lichens		
<i>Cladina rangiferina</i> (L.) Nyl.	13	2,21
<i>Cladina stellaris</i> (Opiz) Brodo.	6	1,02
Divers		
<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) Beauv.	27	4,60
<i>Aster macrophyllus</i> L.	21	3,58
<i>Linnaea borealis</i> L.	17	2,90
<i>Maianthemum canadense</i> Desf.	13	2,21
<i>Deschampsia flexuosa</i> (L.) Trin.	8	1,36
<i>Melampyrum lineare</i> Desr.	4	0,68
<i>Carex</i> sp.	2	0,34
<i>Diphasiastrum complanatum</i> (L.) Holub	2	0,34
<i>Chimaphila umbellata</i> (L.) Barton	1	0,17
Litière	107	18,2
Autres espèces présentes		
<i>Picea glauca</i> (Moench) Voss.		
<i>Pinus strobus</i> L.		
<i>Salix humilis</i> Marsh.		
<i>Aster acuminatus</i> Michx.		
<i>Viola</i> sp.		

4.1.2 Structure de taille du pin gris

La structure de taille des deux espèces arborescentes dominantes dans le peuplement, soit le sapin baumier et le pin gris, diffère fortement (Figure 2). La structure de taille du sapin baumier ($n = 510$) dans le quadrat A se présente sous la forme d'une courbe en J inversé. La classe de taille 0,1 à 2 cm est la plus fortement représentée, incluant 41 % ($n = 211$) des individus mesurés. La classe suivante (2,1 à 4 cm) en compte près de la moitié moins avec 21 % ($n = 109$) des individus. Le diamètre des sapins baumiers présents à l'intérieur du quadrat A varie entre 0,1 et 19,4 cm. Cependant, moins de 1 % des sapins baumiers se trouvent dans les deux classes de taille les plus élevées (16,1-18 et 18,1-20 cm). La valeur médiane de la distribution de taille du sapin baumier est de 2,7 cm, ce qui souligne le nombre élevé de sapins de petite taille dans le peuplement. La structure de taille du pin gris a été établie à partir des individus vivants ($n = 202$), ce qui correspond à seulement 47 % du nombre total de pins gris recensés dans le quadrat A. La structure de taille du pin gris suit celle d'une distribution normale (Shapiro-Wilk [SW], $p > 0,05$). Le diamètre des pins gris varie entre 6,7 et 34,4 cm. Aucun pin gris n'a été recensé dans les classes de taille inférieures à 6 cm, celles-ci étant les plus représentées chez le sapin baumier. Enfin, la valeur médiane du diamètre des pins gris est de 18,9 cm, une valeur 7 fois supérieure à celle du sapin baumier.

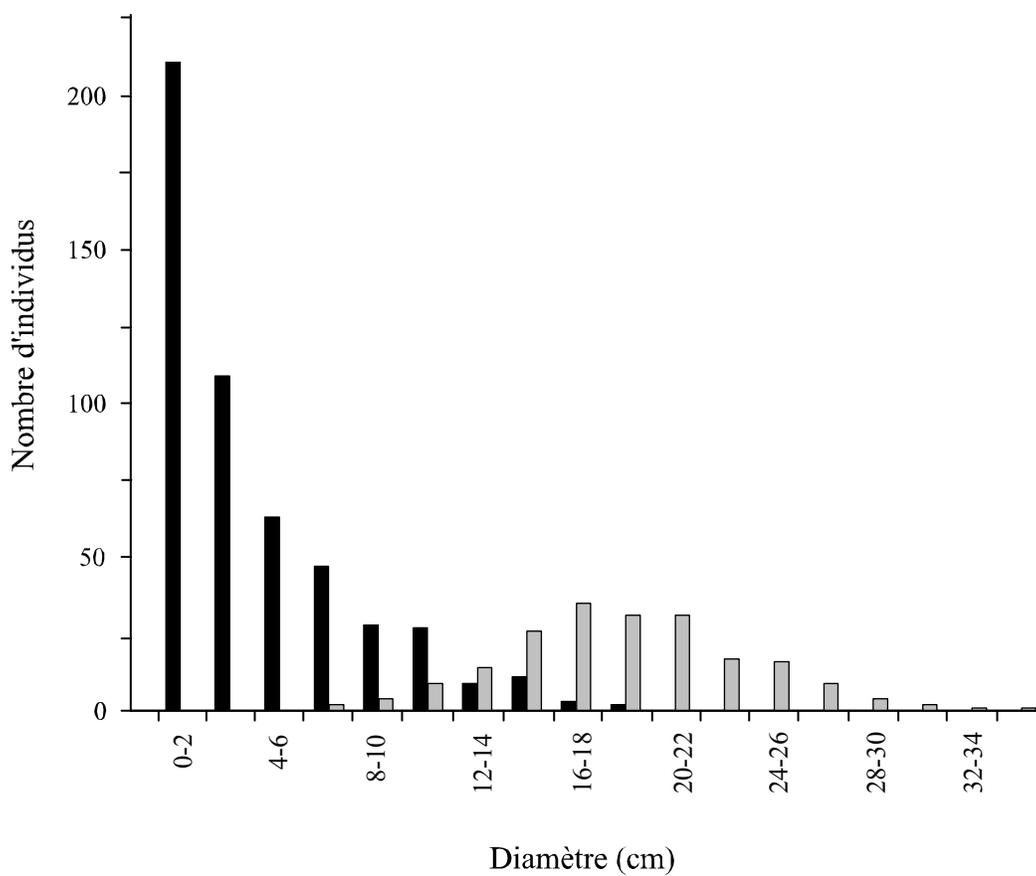


Figure 2. Structure de taille du sapin baumier (bâtonnets noirs) et du pin gris (bâtonnets gris) dans le quadrat A (20 X 120 m). La taille des arbres a été groupée en classes de diamètre de 2 cm mesuré le plus près possible du sol.

4.1.3 Structure d'âge du pin gris

Les structures d'âge du sapin baumier et du pin gris dans le quadrat A ont ensuite été établies (Figure 3). Le sapin baumier et le pin gris se divisent en deux groupes bien distincts. Avec des valeurs d'âge minimum comprises entre 13 et 76 ans, le sapin baumier ($n = 66$) occupe entièrement les jeunes classes d'âge. La moyenne d'âge des sapins est de 31 ans ($\sigma = 18,1$). Pour les pins gris, l'âge minimum ($n = 98$) varie entre 97 et 155 ans. L'âge moyen de cette espèce est de 131 ans ($\sigma = 12,8$), soit près de 4 fois plus que l'âge moyen du sapin baumier. La relation entre l'âge et le diamètre des pins gris n'est pas significative ($R^2 = 0,001$; $p > 0,05$). Comme cela a pu être établi à partir de la datation des cicatrices de feu, depuis la deuxième moitié du XIX^e siècle, deux incendies forestiers ont eu lieu dans le site étudié, soit en 1847 et en 1867. Ces perturbations

ont grandement influencé la structure d'âge du pin gris, puisque ce dernier se régénère essentiellement après le passage d'un feu de forêt. Ainsi, les données sur l'âge minimum des pins gris montrent que le peuplement est formé de deux cohortes de pins gris après feu. L'âge moyen de la première cohorte est de 144 ans ($\sigma = 5,5$) et elle inclut les pins gris des classes d'âge supérieures à 136 ans. L'âge moyen de la seconde cohorte est de 123 ans ($\sigma = 8,3$) et elle comprend les arbres de moins de 136 ans. Comme le pin rouge et l'épinette blanche ne comptent pas suffisamment d'individus dans le peuplement, il a été impossible d'établir la structure d'âge et la structure de taille de ces deux espèces.

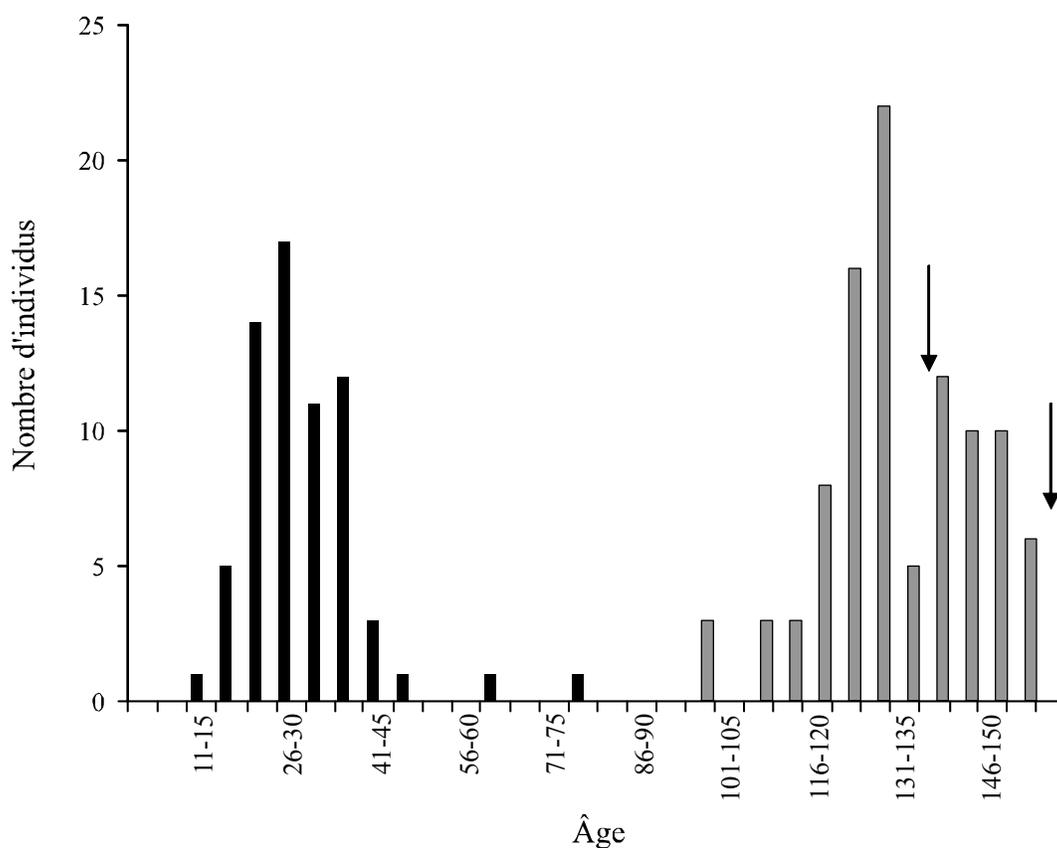


Figure 3. Structure d'âge du sapin baumier (bâtonnets noirs) et du pin gris (bâtonnets gris) dans le quadrat A (20 X 120 m). L'âge des arbres a été groupé en classes de 5 ans. Les feux de 1847 et 1867 sont indiqués par des flèches noires.

4.1.4 Croissance du pin gris

La courbe de croissance moyenne du pin gris suit le patron de croissance normalement rencontré chez les espèces après feu comme l'épinette noire (Figure 4a). Cette courbe montre d'abord une augmentation rapide de la croissance radiale dans les premières années suivant un feu. La largeur moyenne des cernes de croissance atteint ensuite un plateau, puis diminue considérablement avec l'âge des arbres. Au cours des 50 premières années suivant le feu de 1847, la croissance radiale des pins gris est forte comparativement aux années suivantes. Entre 1855 et 1900, les cernes ont une largeur moyenne de $0,95 \pm 0,12$ mm. La croissance du pin gris durant cette période montre deux pics de croissance séparés par une diminution marquée de la largeur des cernes annuels. Ces deux pics correspondent à la forte croissance initiale des deux cohortes de pins gris présentes dans le peuplement. Ce résultat a pu être confirmé en séparant les courbes de croissance des deux cohortes (résultat non montré). La largeur maximale mesurée pour un cerne lors des deux pics de croissance est de 1,1 mm, soit 14 % au-dessus de la moyenne. Suite au feu de 1867, la largeur des cernes diminue d'environ 25 % pour atteindre une largeur minimale de 0,81 mm pendant cette période. Au début du XX^e siècle, la croissance radiale des pins gris subit une diminution rapide. En moins de 25 ans, la largeur moyenne des cernes chute de près de 65 % de la valeur de 1900. Suite à cette forte diminution de croissance observée jusqu'au début des années 1920, il y a une légère reprise de croissance pour une période d'environ 15 ans. Enfin, la croissance radiale du pin gris est restée faible pendant toute la deuxième moitié du XX^e siècle avec une largeur de cerne moyenne de 0,36 mm.

La courbe de croissance moyenne indicée (Figure 4b) permet d'apprécier les variations interannuelles de la largeur des cernes du pin gris indépendamment de l'âge des arbres. Cette courbe oscille autour d'un indice moyen de 1,0 avec un écart-type de 0,2. Environ 70 % des valeurs indicées de la largeur des cernes ont une valeur comprise entre 0,8 et 1,2, alors que 30 % de celles-ci se trouvent au-delà d'un écart-type. De plus, 5 % des indices ont une valeur se trouvant au-delà de deux écarts-types par rapport à la moyenne. Enfin, les valeurs minimale et maximale de la courbe de croissance moyenne indicée sont respectivement de 0,4 et 1,6 et se trouvent lors de deux années consécutives, soit en 1923 et 1924.

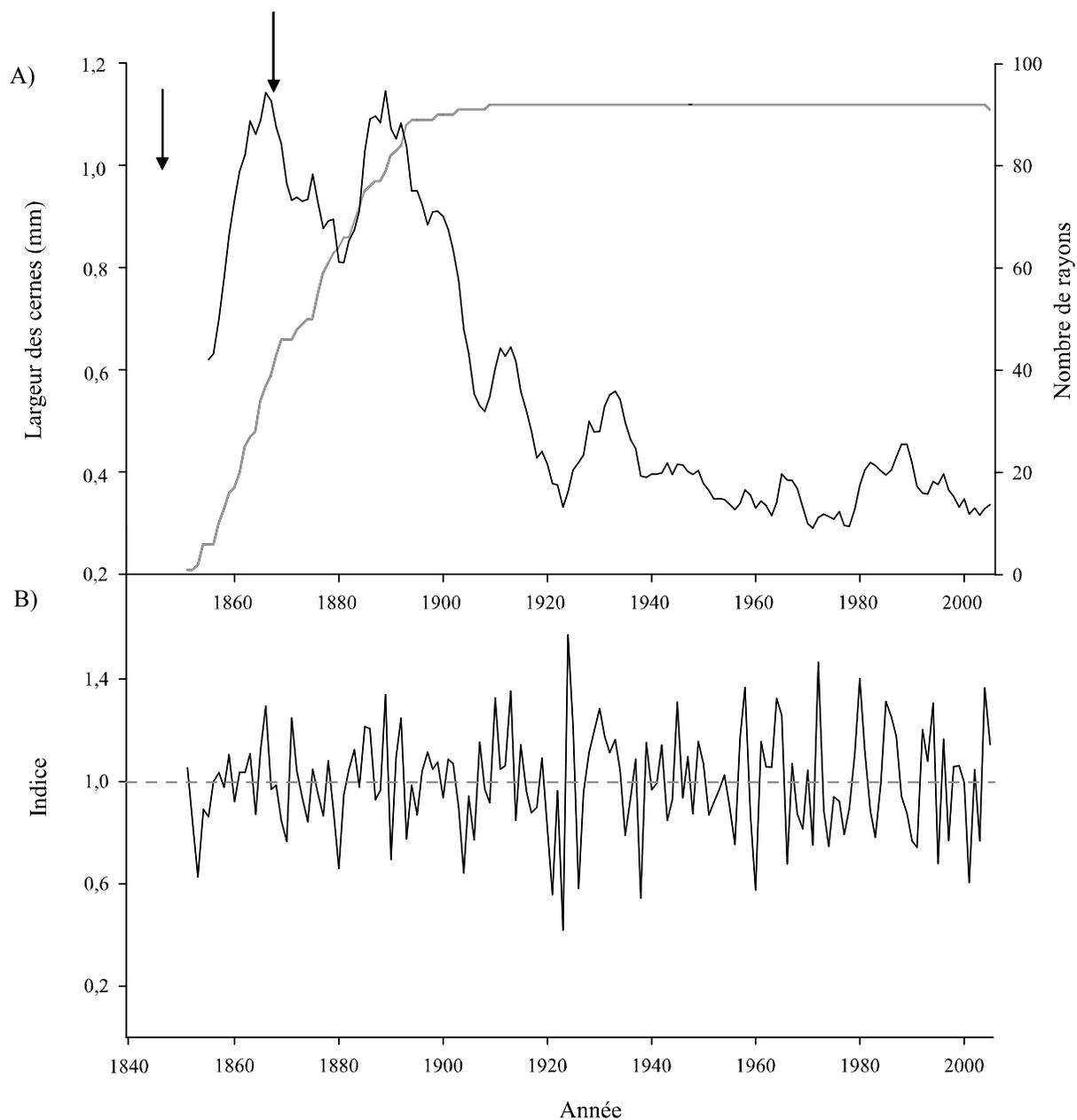


Figure 4. (A) Courbe de croissance moyenne du pin gris à laquelle a été appliquée une moyenne mobile de 5 ans (ligne noire) et courbe cumulative du nombre de rayons (ligne grise) utilisés pour établir la courbe moyenne. (B) Courbe de croissance moyenne standardisée du pin gris. Les feux de 1847 et 1867 sont indiqués par des flèches noires.

4.1.5 Relation cernes-climat

L'utilisation des fonctions de réponse a permis d'identifier les variables climatiques qui influencent la croissance radiale du pin gris (Figure 5a). De façon générale, on remarque tout d'abord que les précipitations totales des mois de l'été (mai à septembre de l'année courante) ont un effet positif sur la croissance annuelle du pin gris. À l'opposé, les précipitations totales des mois d'hiver (décembre à avril) sont négativement corrélées avec la croissance, mais leur effet n'est pas significatif. Parmi les 16 mois de précipitations testés, seules les précipitations totales des mois de juin et juillet de l'année courante ont un effet significatif sur la croissance du pin gris ($p < 0,001$). Les températures hivernales (décembre à février) et estivales (juin à septembre) ont un effet négatif sur la croissance, tandis qu'au printemps (mars à mai) cet effet est positif. Aucune corrélation significative n'a été trouvée entre les températures moyennes mensuelles et la croissance radiale du pin gris pour tous les mois testés.

Par ailleurs, des modèles composés de différentes combinaisons de variables climatiques ont été testés. Parmi ces modèles, celui prédisant le mieux la croissance du pin gris a été retenu. Ce modèle est composé de la somme des précipitations des mois de janvier et février ($R/s < -3,29$; $p < 0,001$), ainsi que de la somme des précipitations des mois de juin et juillet ($R/s > 3,29$; $p < 0,001$). Les précipitations d'hiver sont négativement corrélées avec la croissance des pins gris, tandis que les précipitations d'été y sont positivement corrélées. Le modèle établi à partir de ces deux variables permet d'expliquer 59 % de la variance ($CCM = 0,77 \pm 0,04$) et est fortement significatif ($CCV/s = 9,64$; $p < 0,001$). Enfin, la croissance radiale annuelle du pin gris a été estimée à l'aide du modèle, puis comparée aux valeurs mesurées. Ainsi, la courbe de croissance moyenne standardisée est significativement corrélée avec la courbe estimée ($R^2 = 0,59$; $p < 0,001$) (Figure 5b).

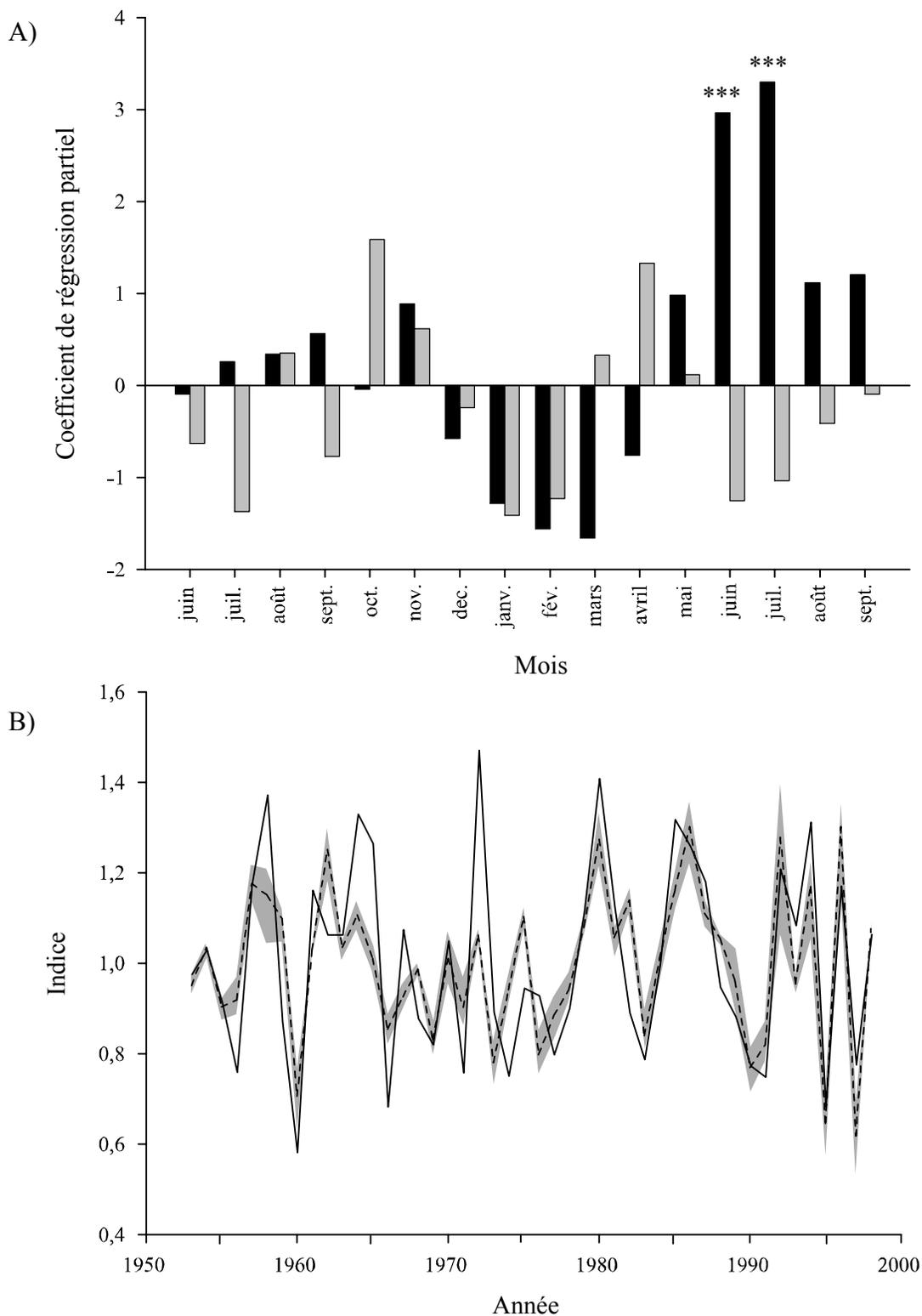


Figure 5. (A) Histogramme des coefficients de régression partiels pour les précipitations totales (batonnets noirs) et les températures moyennes (batonnets gris) pour tous les mois testés (niveau de signification des coefficients: *** $p < 0,001$). (B) Courbe de croissance moyenne standardisée (ligne noire) et courbe de croissance moyenne établie à partir des valeurs estimées par le modèle (ligne pointillée) avec son écart-type (en gris).

4.2 Cicatrices d'alimentation du porc-épic

4.2.1 Nombre et répartition des cicatrices

Au total, 528 cicatrices d'alimentation du porc-épic ont été dénombrées sur le tronc des pins gris situés à l'intérieur du quadrat B. De ce nombre, 457 se situent à une hauteur inférieure à 4 m et ont pu être échantillonnées. Parmi les cicatrices situées sous les 4 m, 86 % ($n = 395$) ont été datées avec exactitude. La hauteur des cicatrices a été mesurée pour 392 d'entre elles. Un peu plus de la moitié des cicatrices échantillonnées ($n = 205$) se situent entre 0 et 1 m de hauteur, 19 % ($n = 76$) entre 1 et 2 m, 16 % ($n = 62$) entre 2 et 3 m et 13 % ($n = 49$) entre 3 et 4 m. Les 528 cicatrices dénombrées ont été trouvées sur 238 pins gris. Comme il y a près de 1200 pins gris dans le quadrat B, environ 1 arbre sur 5 est porteur de cicatrices d'alimentation du porc-épic. Le nombre moyen de cicatrices par arbre est de 2,2 et varie entre 1 et 13 cicatrices par arbre. Toutefois, près de la moitié des arbres ne portent qu'une seule cicatrice ($n = 118$). Parmi les arbres sur lesquels plusieurs cicatrices ont pu être datées ($n = 92$), près de la moitié d'entre eux ont au moins deux cicatrices datant de la même année ($n = 42$). Enfin, le diamètre des arbres au moment de la formation des cicatrices suit une distribution normale (SW, $p > 0,05$) autour d'une moyenne de $14,5 \pm 4,7$ cm.

4.2.2 Structure d'âge des cicatrices d'alimentation

Comme il était assez fréquent de trouver des cicatrices datant de la même année sur un même arbre, la possibilité que ces cicatrices puissent représenter un seul événement d'alimentation a été envisagée. En effet, en tenant compte de cette possibilité, l'échantillon est passé de 395 cicatrices à 330 événements d'alimentation, ce qui n'est pas négligeable. Une structure d'âge des cicatrices a été construite en prenant en considération cette éventualité. La structure d'âge établie à partir de toutes les cicatrices ne diffère pas de celle qui considère les cicatrices datant de la même année et présentes sur un même arbre comme un seul événement d'alimentation (Kolmogorov-Smirnov [KS], $p > 0,05$). Toutefois l'amplitude des pics de cicatrices est réduite. Cette comparaison a également été faite pour les sites de la Baie du Ha Ha et celui de Porc-Pic, où le même résultat a été obtenu dans les deux cas. Bien que cette

considération ne semble pas influencer la distribution de l'âge des cicatrices, par souci d'éviter une surestimation des pics d'abondance de cicatrices, les analyses ont été effectuées en tenant compte du nombre d'événements d'alimentation plutôt que du nombre de cicatrices. Ainsi, toutes les mentions ultérieures à un nombre de cicatrices feront en fait référence au nombre d'événements d'alimentation.

La structure d'âge des cicatrices d'alimentation de la Montagne à Michaud indique que le site a été visité de manière épisodique par le porc-épic depuis 1873 (Figure 6a). Entre 1977 et 1998, la pinède a été visitée chaque année par le porc-épic. Aucune cicatrice n'a été trouvée à l'intérieur du quadrat B pour la période de 2000 à 2006. La fréquence des cicatrices est particulièrement élevée entre 1980 et 1997 (68 % des cicatrices). Pendant cette période, les fréquences maximales ont été enregistrées entre 1987 et 1989, où le nombre de cicatrices datées est respectivement de 25, 23 et 20, ce qui représente 21 % du nombre total de cicatrices. Avant 1980, les fréquences les plus élevées ont été enregistrées en 1973 ($n = 6$) et en 1965 ($n = 7$). Avant 1955, le nombre de cicatrices datées par année est peu élevé et dans la plupart des cas aucune cicatrice n'a été trouvée. Par exemple, aucune cicatrice n'a été répertoriée pour la période de 1914 à 1928, soit pendant 15 ans.

La variabilité spatiale de la structure d'âge des cicatrices d'alimentation du porc-épic a été analysée en fonction de la hauteur des cicatrices sur l'arbre (Figure 7). Les cicatrices ont d'abord été sélectionnées en quatre groupes selon leur hauteur : 0 à 1 m (groupe 1; $n = 205$), 1 à 2 m (groupe 2; $n = 76$), 2 à 3 m (groupe 3; $n = 62$) et 3 à 4 m (groupe 4; $n = 49$). Toutes Les structures d'âge des cicatrices provenant des différentes sections de l'arbre montrent un maximum de cicatrices dans la deuxième moitié des années 1980. De plus, trois structures d'âge sur quatre présentent un pic dans les années 1990, soit en 1996 chez le groupe 1 et en 1994 chez les groupes 3 et 4. Le deuxième groupe ne présente aucun pic au cours de la décennie 1990. Ce groupe possède également le pourcentage le plus élevé de cicatrices formées avant 1980. Ce pourcentage est respectivement de 28 %, 42 %, 32 % et 14 % pour les groupes 1, 2, 3 et 4. La distribution du nombre de cicatrices provenant du groupe 2 est d'ailleurs différente de celle des groupes 1 et 4 (KS, $p < 0,05$), mais ne diffère pas du groupe 3 (KS, $p > 0,05$). Les autres distributions, c'est-à-dire celles provenant des groupes 1, 3 et 4, sont relativement similaires entre elles (KS, $p > 0,05$).

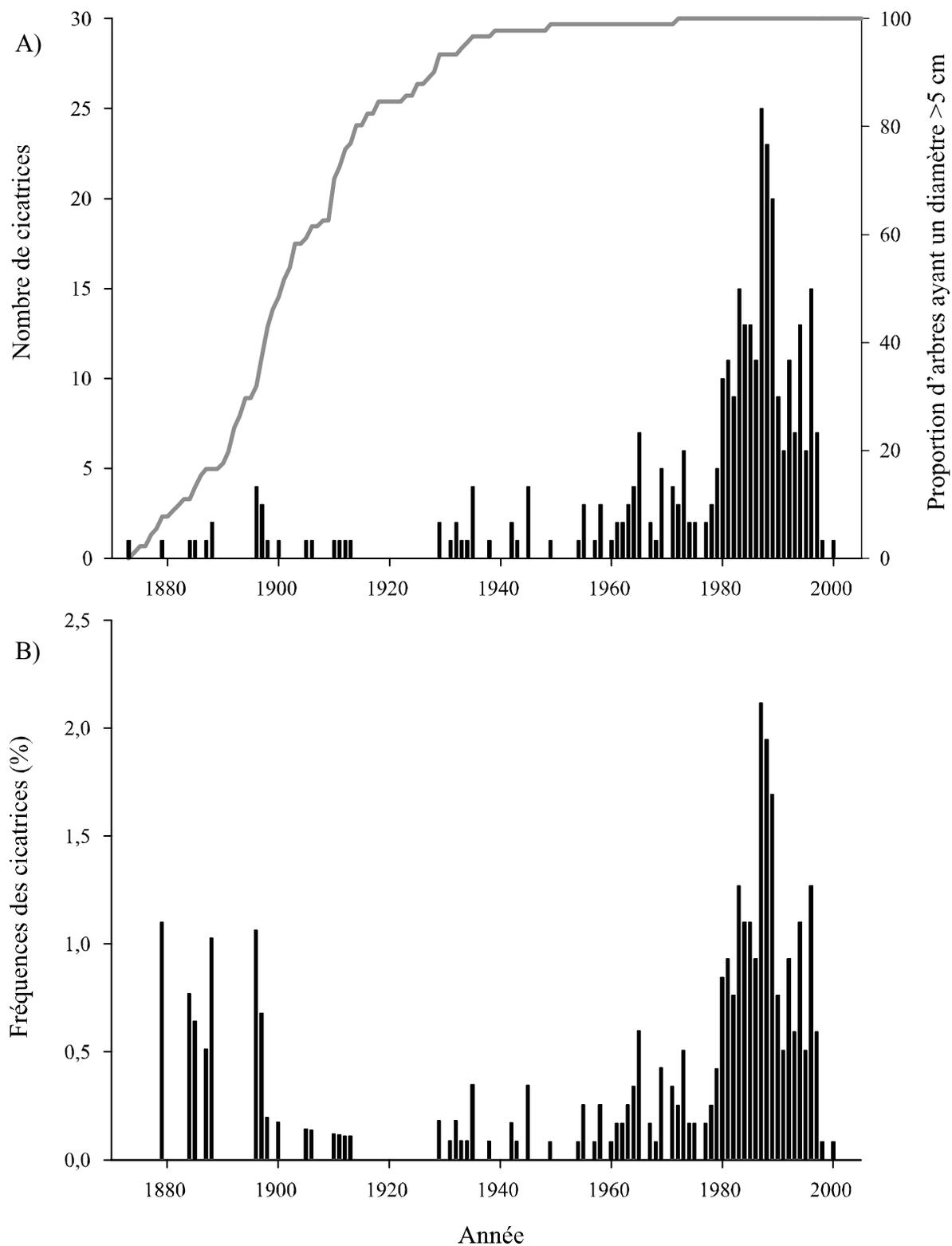


Figure 6. (A) Structure d'âge des cicatrices d'alimentation du porc-épic (bâtonnets noirs) et proportion d'arbres ayant un diamètre supérieur à 5 cm dans le peuplement au cours du temps (ligne grise). (B) Fréquence pondérée des cicatrices d'alimentation du porc-épic.

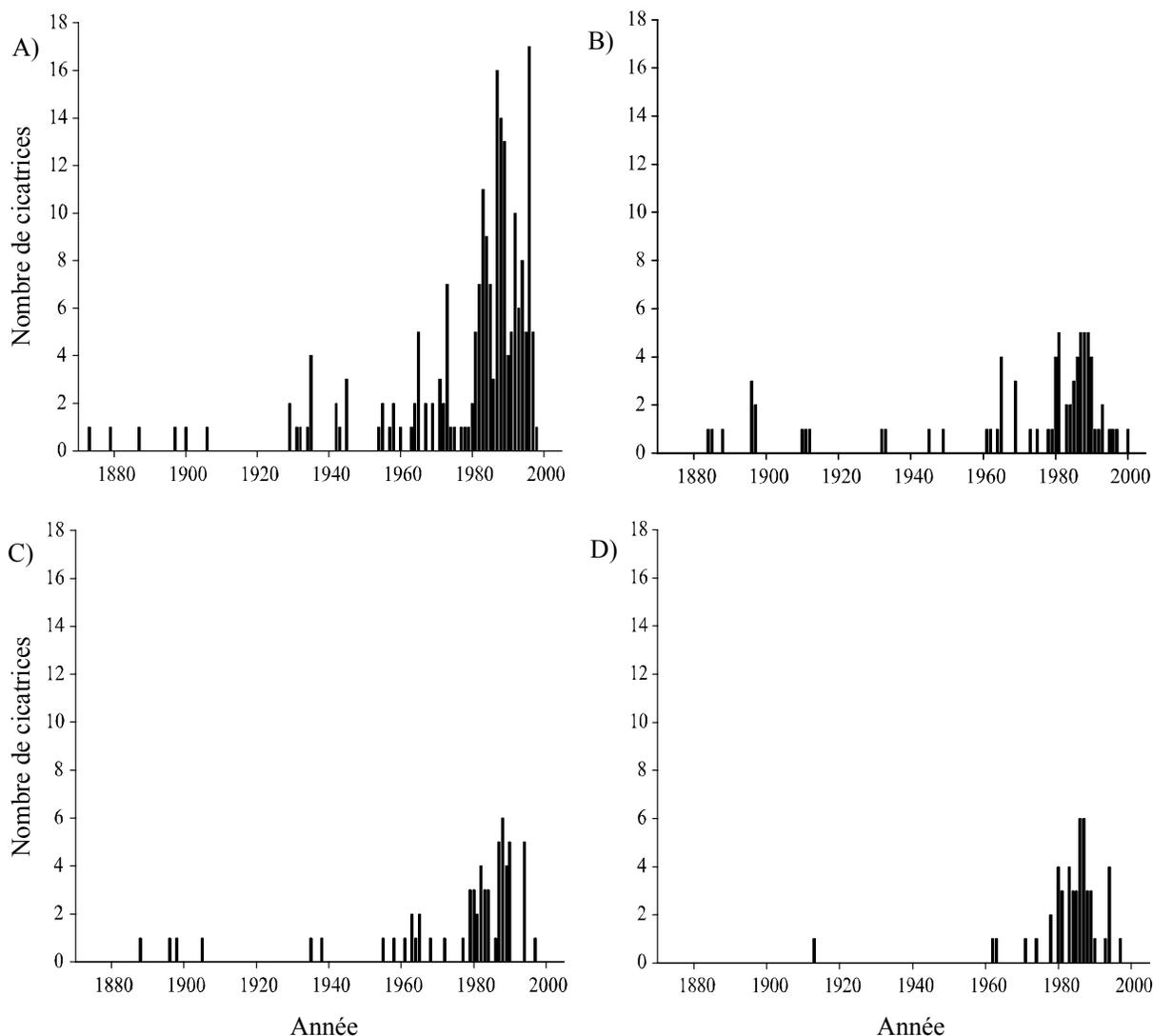


Figure 7. Structure d'âge des cicatrices d'alimentation du porc-épic en fonction de la hauteur des cicatrices sur les arbres. (A) Groupe 1, cicatrices de 0 à 1 m ($n = 205$). (B) Groupe 2, cicatrices de 1 à 2 m ($n = 76$). (C) Groupe 3, cicatrices de 2 à 3 m ($n = 62$). (D) Groupe 4, cicatrices de 3 à 4 m ($n = 49$).

4.2.3 Pondération de la fréquence des cicatrices selon la taille des tiges

Pour évaluer l'influence de la taille des arbres sur la structure d'âge des cicatrices d'alimentation du porc-épic, un diamètre minimum des tiges a été fixé à 5 cm. En effet, la formation de ce type de cicatrices sur des tiges ayant un diamètre inférieur à cette valeur est

exceptionnelle. À plus forte raison, l'origine des cicatrices s'étant formées sur de petites tiges est difficile à identifier, puisque les bourrelets cicatriciels les ont souvent entièrement recouvertes. Le nombre de tiges ayant un diamètre supérieur à 5 cm a donc été utilisé pour évaluer le nombre potentiel de tiges pouvant porter des cicatrices d'alimentation du porc-épic. À chaque année, ce nombre potentiel correspond à la proportion cumulée de pins gris dont le diamètre est plus grand que 5 cm (Figure 6a). Par exemple, environ 50 % des pins gris présents aujourd'hui dans le peuplement ont atteint le diamètre minimum en 1900. Trente ans plus tard, cette proportion a déjà atteint 90 %. La structure d'âge pondérée des cicatrices en fonction du nombre potentiel de tiges susceptibles de porter des cicatrices (Figure 6b) diffère de la structure d'âge non pondérée (KS, $p < 0,05$). La principale différence entre ces deux distributions se situe dans la fréquence des cicatrices datant des années antérieures à 1900. Cette différence est due au faible nombre d'arbres disponibles pour le porc-épic à cette époque. Sur la structure d'âge pondérée, les fréquences des cicatrices pour les années 1879, 1888 et 1896 sont comparables à celle obtenue au milieu des années 1980. De plus, les fréquences des cicatrices des années 1884, 1885 et 1897 sont similaires à celle de l'année 1965.

4.2.4 Diminution à long terme du nombre de cicatrices

Sur la structure d'âge des cicatrices d'alimentation du porc-épic de la Montagne à Michaud, le nombre de cicatrices tend à diminuer de manière exponentielle au fur et à mesure que l'on remonte dans le temps. La régression linéaire entre le nombre de cicatrices sur une échelle logarithmique et l'âge des cicatrices est très significative ($p < 0,001$) (Figure 8a). Les résidus de la régression log-linéaire ont donc été utilisés afin d'enlever la tendance décroissante du nombre de cicatrices dans le temps et de faire ressortir les fluctuations dans l'activité du porc-épic (Figure 8b). La valeur des résidus est supérieure à zéro pour une période continue de 18 ans, soit entre 1979 et 1997. Cette valeur est particulièrement élevée dans la deuxième moitié des années 1980. Avant cette période, les résidus atteignent une valeur comparable seulement lors de deux années consécutives, soit en 1896 et 1897. Finalement, les résidus de la régression log-linéaire montrent des pics d'une valeur moyenne en 1888, 1935, 1945 et 1965.

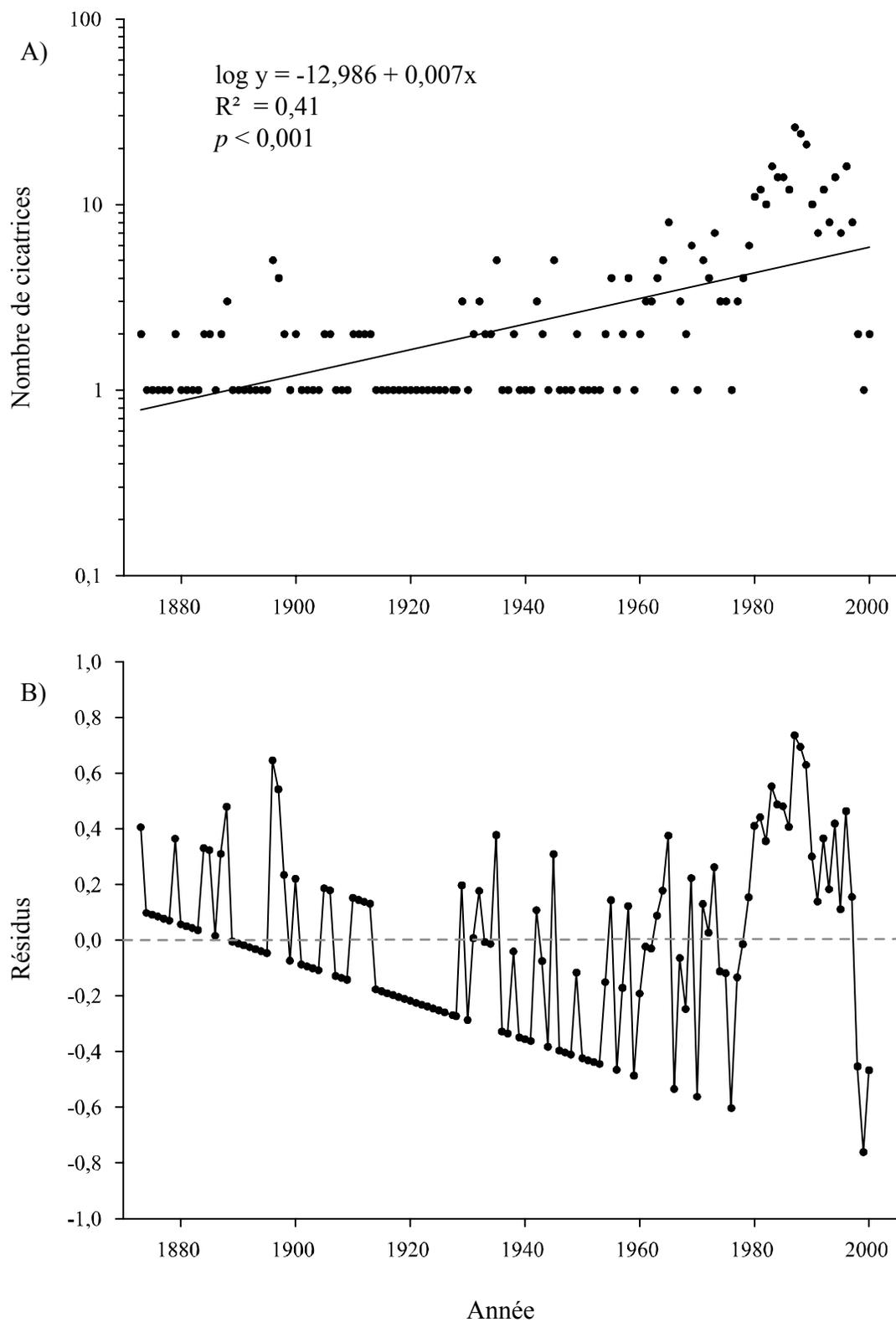


Figure 8. (A) Régression semi-logarithmique entre le nombre de cicatrices sur une échelle logarithmique et l'âge des cicatrices d'alimentation. (B) Résidus de la régression semi-logarithmique.

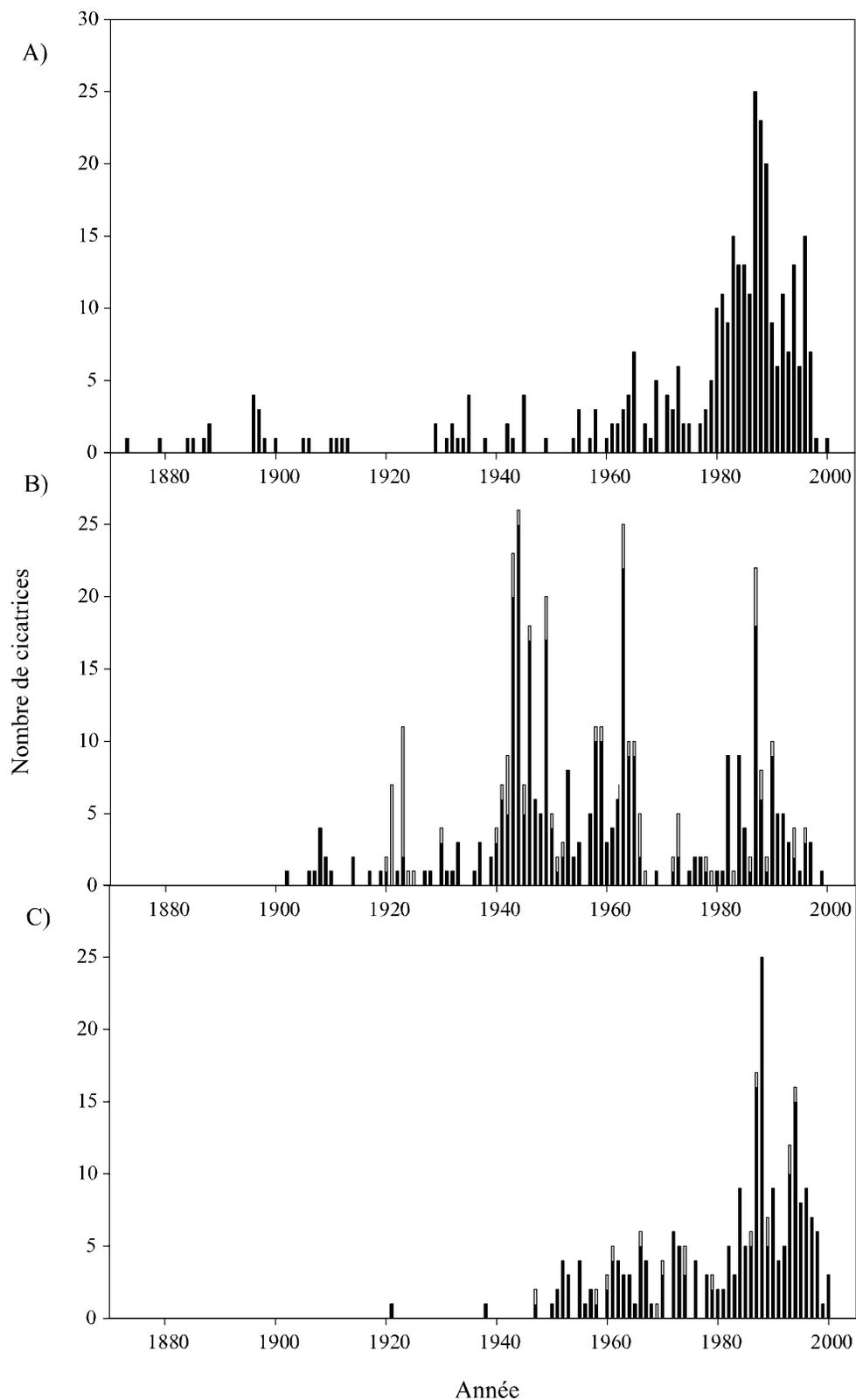


Figure 9. Structure d'âge des cicatrices pour les trois sites : (A) Montagne à Michaud ($n = 395$), (B) Baie du Ha Ha, ($n = 407$), (C) Porc-Pic ($n = 246$). Les cicatrices ont été échantillonnées sur des pins gris (bâtonnets noirs) et sur des pins rouges (bâtonnets gris).

4.2.5 Comparaison des fréquences de cicatrices entre les sites

Dans les sites de la Baie du Ha Ha et de Porc-Pic, un total de 407 et de 246 cicatrices ont respectivement été datées. Les structures d'âge des cicatrices de ces deux sites sont différentes l'une de l'autre (KS; $p < 0,001$) et se différencient également de celle établie pour le site de la Montagne à Michaud (KS; respectivement pour la Baie du Ha Ha et Porc-Pic, $p < 0,001$ et $p < 0,05$) (Figure 9). La structure d'âge des cicatrices de la Baie du Ha Ha se distingue particulièrement de celles des deux autres sites. En effet, 31 % des cicatrices de la Baie du Ha Ha datent des années 1940, comparativement à 2 % et 1 % pour la Montagne à Michaud et Porc-Pic. Ce site possède aussi un nombre élevé de cicatrices datant de 1957 à 1966, soit 22 % du total. Enfin, pour la décennie 1980, près de 45 % des cicatrices datent de cette période pour le site de la Montagne à Michaud, 36 % pour le site de Porc-Pic et seulement 14 % pour le site de la Baie du Ha Ha.

La régression log-linéaire entre le nombre de cicatrices et l'année de leur formation a été utilisée pour comparer les fluctuations dans le nombre de cicatrices entre les sites. Les chronologies de résidus pour le site de la Montagne à Michaud et de Porc-Pic sont bien corrélées entre elles. La corrélation de rang de Spearman [CS] entre les résidus de ces sites est de 0,27 ($p < 0,05$). La CS entre les résidus du site de la Baie du Ha Ha et ceux des autres sites n'est pas significative ($p > 0,05$). Toutefois, en comparant seulement une partie récente (1955-2000) des chronologies, la CS est respectivement de 0,31 et de 0,32 ($p < 0,05$) pour le site de la Montagne à Michaud et celui de Porc-Pic par rapport au site de la Baie du Ha Ha.

La tendance générale des variations dans la fréquence des cicatrices a été évaluée à partir des résidus de la régression log-linéaire pour les cicatrices groupées en classes de 5 ans. Cette régression est significative pour les trois sites mentionnés précédemment (Figure 10). Les chronologies de résidus des trois sites ne partagent pas des tendances similaires au cours du dernier siècle (Figure 11). La CS entre les résidus des trois sites n'est significative pour aucune des comparaisons ($p > 0,05$). Toutefois, en restreignant les comparaisons à la partie récente des chronologies, il semble y avoir une meilleure corrélation entre les sites. La CS entre les résidus du site de la Baie du Ha Ha et celui de Porc-Pic est de 0,81 pour la période de 1946 à 2000 ($p <$

0,01). Également, les résidus de la Montagne à Michaud sont bien corrélés à ceux de la Baie du Ha Ha pour la période de 1961 à 2000 ($p < 0,05$).

Il est important de mentionner que les différences observées dans la structure d'âge des cicatrices entre les sites auraient pu être dues à des différences dans la méthode d'échantillonnage. Par exemple, l'échantillonnage des cicatrices a été réalisé entre 0 et 1,8 m pour le site de la Baie du Ha Ha et de Porc-Pic et entre 0 et 4 m pour le site de la Montagne à Michaud. Il y avait également des différences entre les sites quant aux espèces d'arbres échantillonnées. Afin de s'assurer que ces différences dans les méthodes ne sont pas responsables des différences observées entre les sites, les structures d'âge de cicatrices ont été comparées de nouveau en ne conservant que les cicatrices présentes sur les pins gris et comprises entre 0 et 1,8 m pour tous les sites. Comme des résultats semblables ont été obtenus, les échantillons complets (nombre de cicatrices plus élevé) ont été conservés pour la présentation des résultats.

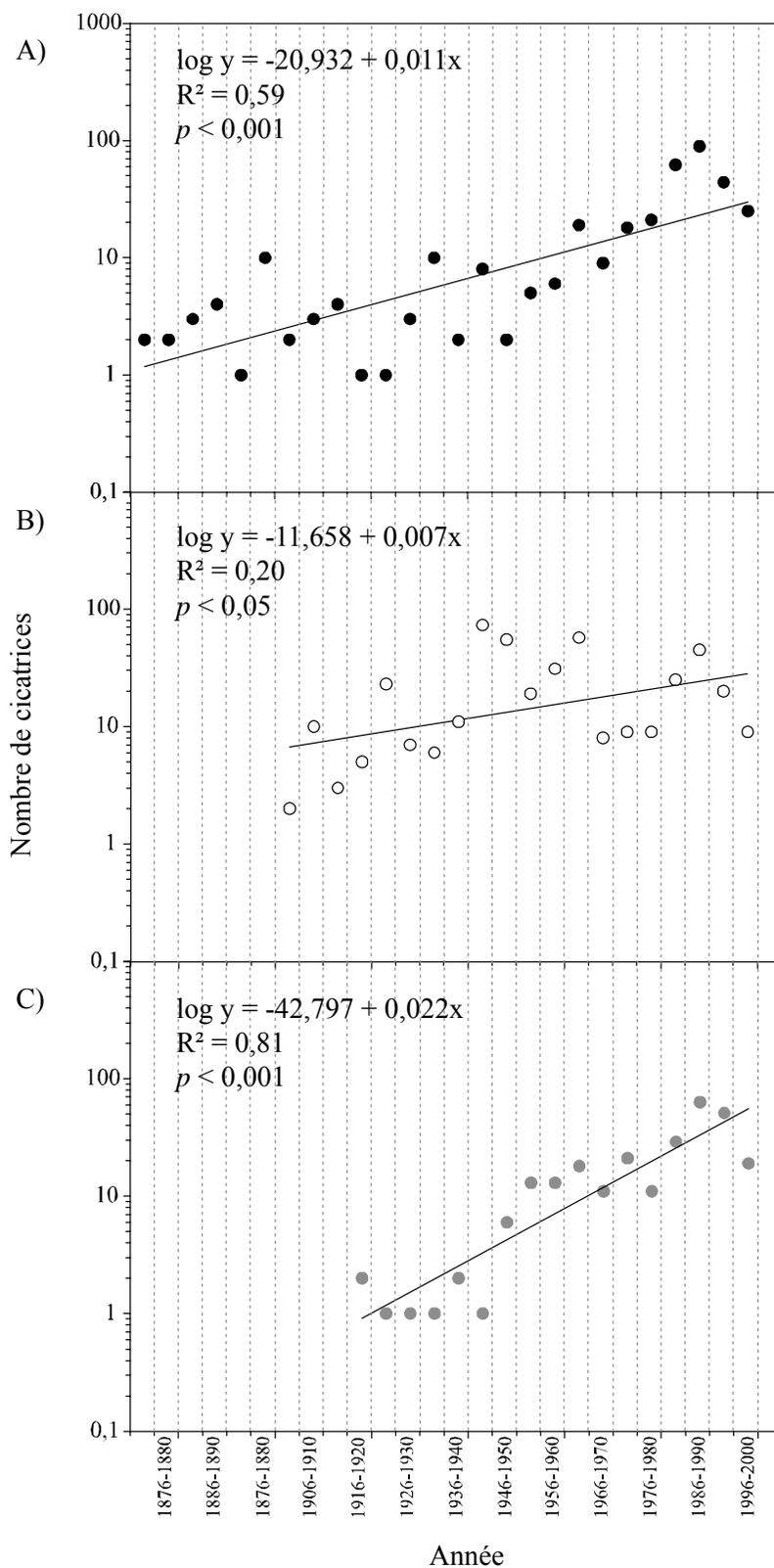


Figure 10. Régression semi-logarithmique entre le nombre de cicatrices sur une échelle logarithmique et l'âge des cicatrices d'alimentation, en classe de 5 ans, pour les trois sites étudiés: (A) Montagne à Michaud, (B) Baie du Ha Ha, (C) Porc-Pic.

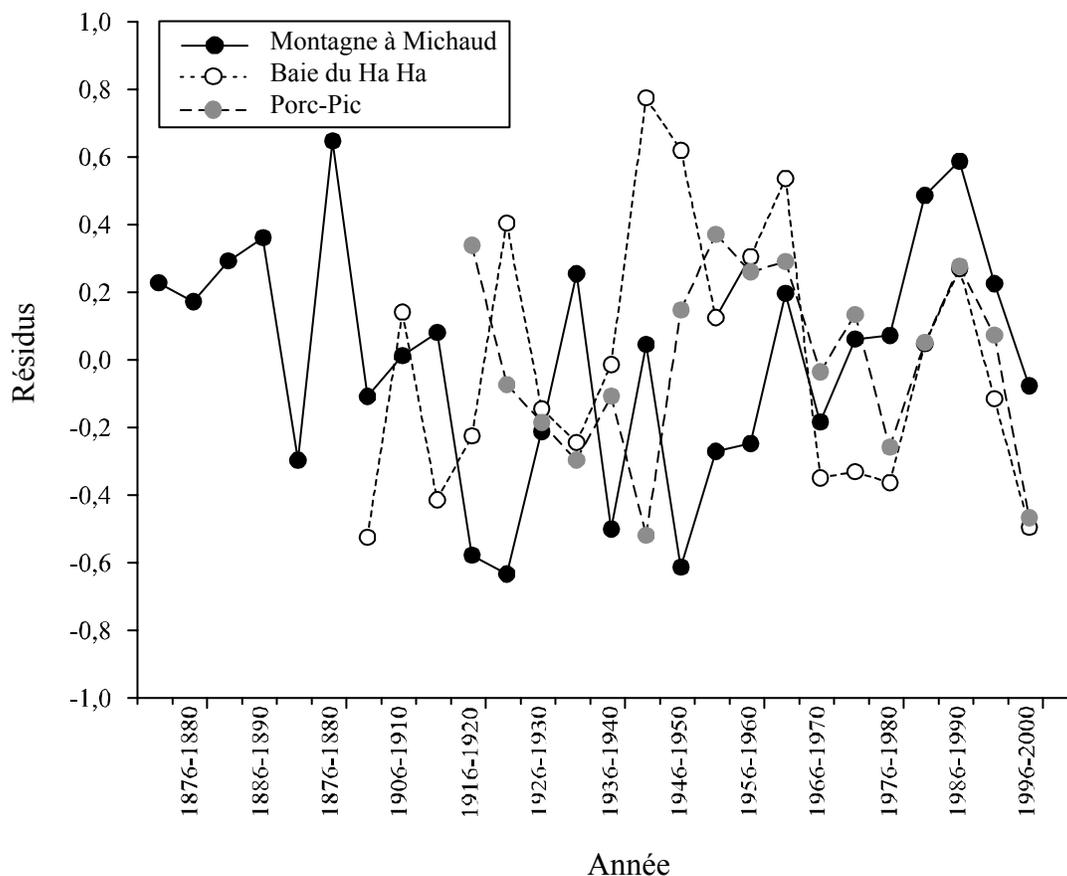


Figure 11. Résidus de la régression semi-logarithmique entre le nombre de cicatrices sur une échelle logarithmique et l'âge des cicatrices d'alimentation, en classe de 5 ans, sur les trois sites étudiés.

4.2.6 Analyse spatiale de la distribution des cicatrices

La répartition des cicatrices à l'intérieur du site d'étude a été évaluée par des analyses spatiales. Les analyses de la densité ont été réalisées à l'aide de cellules carrées de 5 m de côté formant une grille continue sur toute la superficie du quadrat B. La densité moyenne de cicatrices par cellule est de 2,11 et la variance de 4,11. Le rapport entre la variance et la moyenne est de 1,95 et est significativement supérieur à 1 ($\chi^2 = 290,6$; $p < 0,001$). Ce résultat indique que la distribution spatiale des cicatrices est significativement plus concentrée qu'une structure aléatoire de points. Par la suite, les arbres portant des cicatrices ne présentent pas une différence significative entre leur distribution et une distribution aléatoire. Le rapport de la variance et de la moyenne est de 0,93 et n'est pas significativement différent de 1 ($\chi^2 = 139,7$; $p > 0,05$). Enfin,

dans le cas où tous les pins gris ont été considérés dans l'analyse de la densité, le rapport obtenu est de 1,31. Les pins gris présentent donc une structure plus contagieuse que la distribution aléatoire ($\chi^2 = 262,8$; $p < 0,05$).

4.2.7 Relation entre le nombre de cicatrices et le rendement de la capture de pékans

Au cours des vingt dernières années, le rendement de la capture de pékans dans la région du Bas-Saint-Laurent a suivi une tendance à la hausse ($R^2 = 0,74$; $p < 0,001$) (Figure 12a). Entre les saisons 1984-1985 et 1991-1992, le rendement est resté inférieur à 2 captures/100 km² et la moyenne était de 1,48 capture/100 km². Lors de la saison 1997-1998, le rendement a dépassé une valeur de 3 captures/100 km² et est resté supérieur à cette valeur à partir de 1999-2000. Entre 1997-1998 et 2005-2006, le rendement moyen a été de 3,84 captures/100 km², ce qui est 2,6 fois plus élevé que pendant les années 1980. La relation entre le nombre de cicatrices d'alimentation du porc-épic et le rendement de la capture de pékans est négative et fortement significative ($R^2 = 0,54$; $p < 0,001$) (Figure 12b).

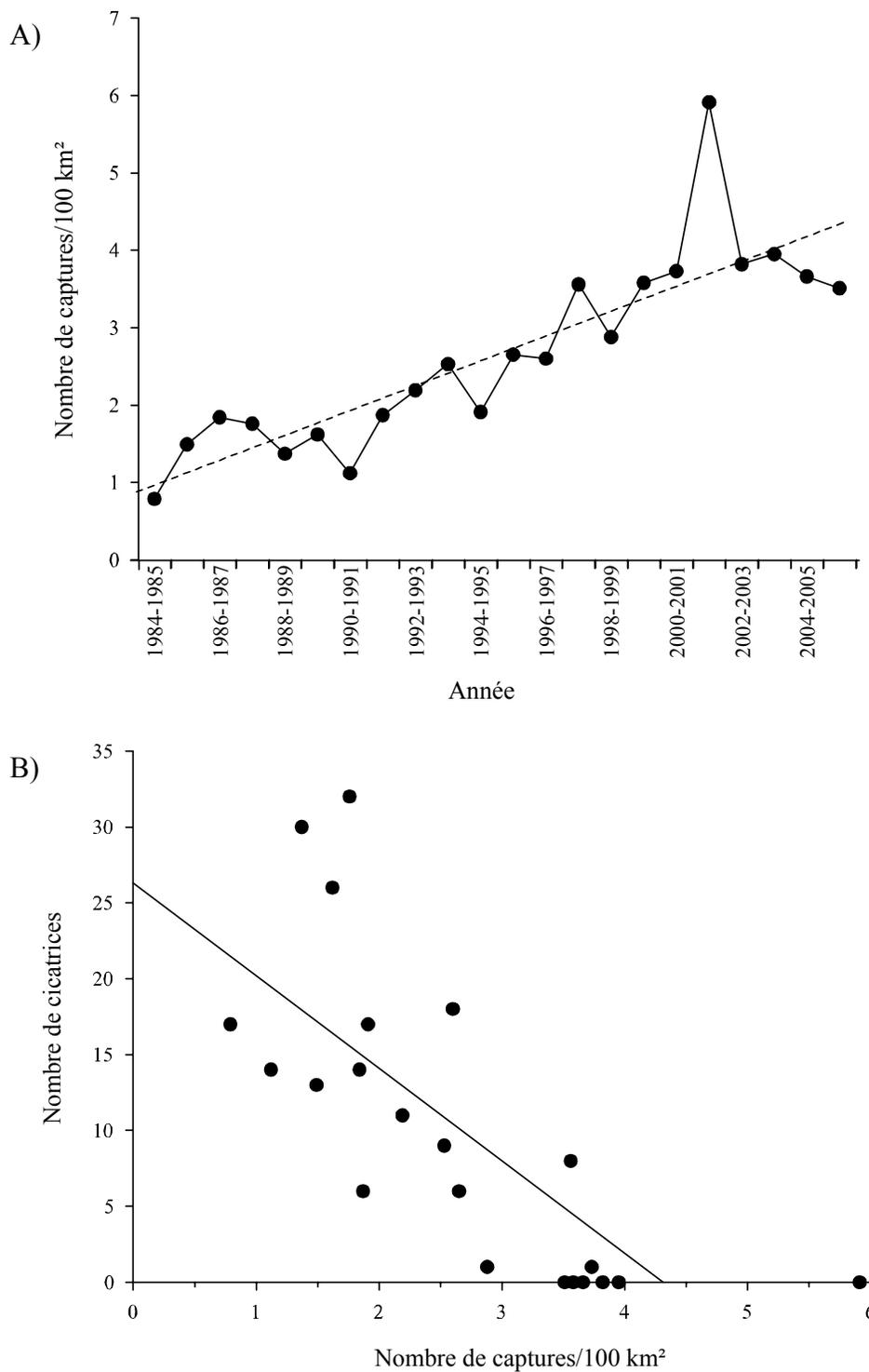


Figure 12. (A) Rendement (nombre de captures/100 km²) de la capture de pékans dans le Bas-Saint-Laurent entre 1984 et 2006 (ligne noire). Régression linéaire du rendement en fonction du temps (ligne pointillée). (B) Relation entre le rendement de la capture de pékans (nombre de captures/100 km²) dans le Bas-Saint-Laurent et le nombre de cicatrices d'alimentation du porc-épic pour la période 1984 à 2006.

5. DISCUSSION

5.1 État de la pinède grise de la Montagne à Michaud

5.1.1 Transformation du peuplement

Le pin gris est une espèce caractéristique de la forêt boréale, qui est bien adaptée au passage récurrent des feux de forêt. Ses cônes sérotineux ne s'ouvrent que lorsqu'ils sont exposés à des températures élevées permettant à l'espèce de libérer une grande quantité de graines après un feu de forêt (Rudolph et Laidly 1990). Cette adaptation permet au pin gris de se régénérer dans les deux premières années suivant le feu (Heinselman 1981; St-Pierre *et al.* 1992). Dans la majeure partie de sa répartition, le pin gris se maintient lorsque des feux surviennent dans un intervalle plus court que la durée de vie moyenne des arbres. C'est le cas par exemple dans le nord de la Saskatchewan et le nord-est de l'Alberta (Carroll et Bliss 1982), dans l'ouest de l'Ontario, à la frontière avec le Manitoba (Zoladeski et Maycock 1990), dans l'est de l'Ontario et l'ouest du Québec (Bergeron et Dansereau 1993; Gauthier *et al.* 1993) et à la limite nord de la forêt boréale au Québec (Despôts et Payette 1992). Dans la pinède grise de la Montagne à Michaud, les feux de forêt les plus récents datent du milieu du XIX^e siècle. En raison de la proximité de l'estuaire du Saint-Laurent, le climat de la région est plus humide que dans la partie plus continentale de la répartition du pin gris, où il tombe entre 380 et 890 mm de pluie par année (Rudolph et Laidly 1990). L'abondance des précipitations dans cette forêt de pins gris comparativement à d'autres sites peut expliquer la faible fréquence des feux. De plus, les grands feux de forêt qui se sont produits dans le Bas-Saint-Laurent depuis le début du XX^e siècle ont été activement combattus, réduisant ainsi l'étendue des superficies brûlées (Forest et Dionne 2006).

À la limite sud-est de la répartition du pin gris, sur la côte de l'océan Atlantique au Maine, Conkey *et al.* (1995) ont observé un taux de mortalité élevé et un faible recrutement du pin gris dans une forêt qui n'a pas brûlé depuis le XIX^e siècle. Cette situation est très semblable à celle observée dans la pinède grise de la Montagne à Michaud. Comme le suggèrent nos résultats, l'absence de feu dans la région pendant une période de près de 140 ans a empêché la régénération du pin gris. En effet, les plus jeunes pins gris présents dans le peuplement ont aujourd'hui près de 100 ans. En général les peuplements de pins gris deviennent sénescents après 80 ans sur les

meilleurs sites et après 60 ans sur des sites plus pauvres (Rudolph et Laidly 1990). La longévité maximale du pin gris se situant entre 150 et 200 ans (Heinselman 1981), il n'est donc pas surprenant de constater que près des deux tiers des pins gris dans le site d'étude sont sénescents ou morts et que la croissance radiale des arbres vivants est très faible.

Contrairement au pin gris, le sapin baumier est une espèce très sensible aux feux de forêt (Frank 1990). La majorité des individus sont décimés lors du passage d'un feu de forêt d'une intensité moyenne (Heinselman 1981). L'écorce mince, la présence de branches basses et l'absence de cônes sérotineux sont des caractéristiques qui classent le sapin baumier parmi les espèces les moins bien adaptées au feu (Rowe et Scotter 1973). L'établissement de cette espèce dans un site brûlé dépend de la présence de semenciers à proximité de ce site. Les plantules de sapin s'établissent plusieurs années après le feu et leur croissance est beaucoup plus lente que celle des plantules de pin gris (Heinselman 1981). Pour survivre, le sapin baumier doit pouvoir s'établir et croître à l'ombre, sous le couvert d'arbres dominants (Frank 1990). Lorsque le feu est absent pendant plusieurs années, les espèces tolérantes à l'ombre vont profiter des trouées créées par la mort des arbres dominants pour croître en hauteur. Dans une forêt de pins gris cette situation s'observe après une période d'environ 75 à 105 ans suivant un feu (Cayford et McRay 1983). Dans la pinède grise de la Montagne à Michaud, l'abondance de semis de sapin baumier dans la strate de régénération laisse présager que cette espèce pourra profiter des ouvertures créées par la mort des pins gris. Ce phénomène peut d'ailleurs déjà être observé dans certains secteurs, où les sapins baumiers atteignent des hauteurs comparables à celles des pins gris tout en étant beaucoup plus jeunes.

La forme de la distribution de taille du sapin baumier nous indique que l'espèce est en pleine expansion dans le site d'étude, puisque les sapins de petite taille y sont abondants. De plus, la structure d'âge de cette espèce aurait probablement une forme similaire à celle de la structure de taille si l'échantillonnage ne s'était pas limité aux individus ayant un diamètre supérieur à 5 cm. Selon nos résultats, toutes les jeunes classes d'âge sont occupées par le sapin baumier, ce qui confirme que la régénération de la forêt est en grande partie assurée par cette espèce. Ces dernières observations ne se reflètent toutefois pas dans les résultats de notre relevé de végétation, où le sapin baumier y apparaît peu abondant. En effet, le hasard a fait en sorte que

l'inventaire de la végétation a été réalisé dans la zone centrale de la pinède. Cette zone se différencie du reste de la pinède par une strate arborescente inférieure moins dense. Les sapins baumiers y sont plus rares et plus petits que dans les secteurs plus en périphérie de la forêt. Bref, les résultats obtenus lors de l'étude du peuplement montrent qu'en absence de feu, la pinède grise sera remplacée par une sapinière à épinette blanche.

5.1.2 Effets du climat sur la croissance du pin gris

La relation entre le climat et la croissance radiale des arbres varie selon la région et l'espèce étudiée. Par exemple, dans le centre du Canada, une augmentation de la température moyenne estivale a une influence négative sur la croissance de l'épinette noire, tandis que les températures printanières sont positivement corrélées avec la croissance du pin gris (Brooks *et al.* 1998). Dans le nord de l'Alberta, une augmentation des précipitations du mois de juin est favorable à la croissance du pin gris et de l'épinette blanche (Larsen et MacDonald 1995). Pour les pins gris de la Montagne à Michaud, l'importance des précipitations des mois de juin et juillet sur la croissance radiale a également été reconnue par notre modèle. Cette importance est probablement reliée à la faible disponibilité de l'eau pendant la saison de croissance sur ce site bien drainé. Également, la croissance annuelle du pin gris était négativement corrélée avec les précipitations hivernales des mois de janvier et février. L'abondance des précipitations de neige est directement reliée à l'épaisseur de la neige au sol. Au printemps, une épaisse couverture de neige diminue la température du sol, ce qui nuit à l'activité des racines (Teskey *et al.* 1984) et par conséquent à la photosynthèse (Brooks *et al.* 1998). En d'autres mots, une augmentation de la couverture neigeuse retarde le début de la saison de croissance. Enfin, nos résultats ont montré que les précipitations étaient beaucoup plus limitantes pour la croissance du pin gris dans la région étudiée que les températures moyennes. La limite nord québécoise de la distribution de l'espèce se trouvant à 54° N, c'est-à-dire à 6° de latitude plus au nord que la région étudiée, le pin gris est donc adapté à des températures moyennes plus froides et à des saisons de croissance plus courtes.

5.2 Cicatrices d'alimentation et activité passée du porc-épic

5.2.1 Historique de l'activité du porc-épic sur la Montagne à Michaud

Comme dans d'autres études, la présence passée du porc-épic dans un site donné a pu être retracée sur une période de plus d'un siècle à partir de la datation dendrochronologique des cicatrices d'alimentation trouvées sur le tronc des arbres (Spencer 1964; Payette 1987; Klvana *et al.* 2004). Par exemple, cette méthode a permis de noter l'expansion du porc-épic à la limite des arbres et dans la toundra (Payette 1987), de souligner les périodes de forte activité de ce rongeur dans le parc national de Mesa Verde au Colorado (Spencer 1964) et d'observer les fluctuations des populations de porcs-épics dans le Bas-Saint-Laurent (Klvana *et al.* 2004). Dans la présente étude, la datation d'un grand nombre de cicatrices a permis de reconstituer les périodes d'occupation du porc-épic dans la pinède grise de la Montagne à Michaud. Nos résultats montrent que ce rongeur a occupé épisodiquement le site depuis près d'un siècle et demi et que l'intensité de son activité a fluctué pendant cette période. Comme les arbres de la forêt de pins gris se sont établis après les feux de 1847 et 1867, l'âge des cicatrices ne peut pas être antérieur à ces années. Ainsi, les plus vieilles cicatrices trouvées datent du début des années 1870. Le temps écoulé entre le premier feu et l'âge de la première cicatrice permet aux arbres d'atteindre une taille intéressante pour le porc-épic.

Par la suite, le nombre de cicatrices datées à chaque année a permis d'évaluer l'intensité de l'activité du porc-épic dans la pinède grise. Pour ce faire, il a fallu prendre en considération la perte de cicatrices dans le temps. Cette perte peut d'abord être due au recouvrement progressif des cicatrices par les bourrelets cicatriciels se formant à leur marge. Une fois recouverte, la cicatrice devient difficile à repérer et la cause de sa formation ne peut pas être déterminée avec certitude. Au fur et à mesure que l'on remonte dans le temps, la taille des pins gris diminue et leur croissance est également plus rapide. On peut donc penser que le recouvrement des cicatrices est également plus rapide lorsque les arbres sont plus jeunes. La mort des arbres est aussi une cause de la perte de cicatrices dans le temps. En se décomposant, les arbres morts disparaissent ou deviennent impossibles à échantillonner. Il est d'ailleurs possible que le porc-épic ait été responsable de la mort de plusieurs pins gris, couvrant ainsi les traces de son activité. Cela se produit lorsque l'écorce interne est consommée sur toute la circonférence de l'arbre. En raison de

leur petit diamètre, les jeunes arbres ont plus de chance d'être tués par le porc-épic. Cette cause de la mort des arbres est donc plus probable au fur et à mesure que l'on remonte dans le temps. Ces jeunes arbres morts se seraient décomposés depuis ce temps.

Afin de tenir compte de la perte du signal dendrochronologique avec le temps, la reconstitution des changements dans l'activité du porc-épic a été basée sur la chronologie des résidus de la régression semi-logarithmique sur la structure d'âge des cicatrices. L'utilisation de cet indice est justifiée. Premièrement, il simule une perte d'informations de plus en plus marquée au fur et à mesure que l'on remonte dans le passé (Morneau 1999). Deuxièmement, les résidus permettent d'observer les fluctuations dans la fréquence des cicatrices qui sont indépendantes du temps. La chronologie des résidus indique que c'est à la fin du XIX^e siècle et pendant la décennie 1980 que l'activité du porc-épic a été la plus forte. La première moitié du XX^e siècle est caractérisée par une faible fréquentation du site par le porc-épic, principalement dans les années 1920. À partir de 1950, une augmentation générale de l'activité de ce rongeur a été enregistrée jusqu'à ce qu'elle atteigne son maximum entre 1986 et 1990. Enfin, de la fin du XX^e siècle jusqu'à aujourd'hui, la fréquentation du site a diminué de façon importante.

Par la suite, l'établissement d'une taille minimale pour qu'un arbre soit consommé par le porc-épic a permis d'établir une fréquence de cicatrices proportionnelle à la disponibilité des arbres à chaque année. Avant 1900, bien que le nombre d'arbres dont le diamètre était supérieur au seuil établi fût relativement faible, quelques cicatrices datant de cette période ont été trouvées. Ainsi, toute proportion gardée, l'activité du porc-épic était élevée pendant cette période au point de la rendre comparable à celle établie pour les années 1980. Dans la première moitié du XX^e siècle, le nombre de pins gris disponibles à l'alimentation du porc-épic a augmenté rapidement, tandis que les cicatrices datant de cette époque sont peu nombreuses. Cette observation suggère que l'activité de cette espèce était faible à cette époque. À partir des années 1950, comme la proportion d'arbres disponibles pour le porc-épic n'a pratiquement pas changé, la différence observée dans le nombre de cicatrices peut être attribuée à un changement dans l'activité du porc-épic. Ainsi, l'activité du rongeur a été plus faible de 1950 à 1980 qu'après cette période. Par ailleurs, Klvana *et al.* (2004) ont rapporté des fluctuations cycliques dans le nombre de cicatrices pour la région du Parc national du Bic. Comme des analyses statistiques plus poussées n'ont pas

été réalisées au cours de la présente étude, la cyclicité de la population de porcs-épics n'a pas pu être démontrée à partir de nos données.

5.2.2 Correspondance entre l'indice d'activité et l'abondance du porc-épic

Du début de la décennie 1980 jusqu'au milieu des années 1990, le nombre de cicatrices produites par ce rongeur a été particulièrement élevé. Cette augmentation du nombre de cicatrices comparativement aux années antérieures concorde bien avec le début des étapes menant à la création du Parc national du Bic en 1984. En effet, l'expropriation des terrains situés à l'intérieur des limites du Parc a débuté à la fin des années 1970 (Pomerleau 1987). Compris entre le fleuve Saint-Laurent et un territoire grandement occupé par les activités agricoles, la région du Parc national du Bic est ainsi devenue un endroit propice pour l'habitat du porc-épic.

Tout d'abord, grâce à son statut de conservation, le Parc national du Bic a entraîné la protection des espèces animales présentes sur son territoire. Ce nouveau statut a éliminé tout contrôle anthropique de la population de porcs-épics, qui ont la réputation de causer des dommages sur les infrastructures et dans les peuplements forestiers. C'est ainsi que plusieurs habitués des lieux ont remarqué une recrudescence des porcs-épics et des dommages causés par cette espèce depuis la création du Parc (Belzile 1989). Pour se protéger des rigueurs de l'hiver, le porc-épic se réfugie dans les cavités naturelles comme les anfractuosités rocheuses et les arbres creux (Roze 1987; Griesemer *et al.* 1996). Les flancs des collines rocheuses qui composent le Parc national du Bic fournissent une abondance de tanières, qui sont grandement utilisées par les porcs-épics (Morin *et al.* 2005). Enfin, les forêts du Parc national du Bic offrent une abondance de nourriture pour cet herbivore, qui se nourrit principalement pendant l'été des feuilles du peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.), présent dans les forêts de feuillus et les forêts mixtes du Parc (Morin *et al.* 2005).

Bien que le Parc national du Bic procure protection, abri et nourriture pour la population de porcs-épics, nos résultats montrent un nombre décroissant de cicatrices à partir du milieu des années 1990. De plus, aucune cicatrice n'a été datée pour la période entre 2001 et 2005. Il semble que cette diminution de l'activité du porc-épic puisse être associée à une réduction du nombre de

porcs-épics. En effet, entre 1989 et 2006, des estimations de la densité de porcs-épics ont été réalisées dans différents secteurs du Parc national du Bic, dont celui de la Montagne à Michaud, par l'observation des pistes de porcs-épics dans la neige et la localisation des tanières actives au cours de l'hiver (Y. Lemay, communication personnelle). Selon ces estimations, la densité de porcs-épics dans la Montagne à Michaud est passée de 41 individus/km² en 1991 à 7,2 individus/km² en 2002. Lors de l'inventaire de 2005, aucun porc-épic n'a été observé dans ce secteur. Dans le cadre d'une étude à long terme qui a débuté en 2000, des sessions de capture de porcs-épics ont eu lieu chaque année dans le Parc national du Bic. Le nombre de porcs-épics capturés et relâchés est passé de 117 individus en 2000 à un seul individu en 2006, montrant à nouveau un déclin de cette population dans la région (Mabille *et al.*, en préparation).

Parmi les prédateurs potentiels du porc-épic, peu d'entre eux s'y attaquent assez régulièrement pour affecter sa population (Roze 1989). Le cougar aurait entraîné la quasi-extinction du porc-épic dans le désert Great Basin (Sweitzer *et al.* 1997), mais ce grand félin est plutôt rare dans la majorité de l'aire de répartition du porc-épic. Au Québec, la population de cougars n'a d'ailleurs probablement jamais été abondante (Tardif 1997). De tous les prédateurs connus du porc-épic, le pékan est celui dont la morphologie et le comportement sont les mieux adaptés pour attaquer et tuer un porc-épic. Le porc-épic est une composante importante de la diète du mustélide. Dans certaines régions, il peut constituer jusqu'à 35 % de la nourriture consommée par le pékan (Powell 1993). Plusieurs auteurs ont noté que la réintroduction du pékan a entraîné une réduction du nombre de porcs-épics dans certaines régions (Earle et Kramm 1982; Powell 1993). Depuis 1984, le rendement de la capture de pékans dans la région du Bas-Saint-Laurent a suivi une tendance à la hausse. Selon Poulin *et al.* (2006), l'augmentation des captures de pékans au Québec n'est pas attribuable à une hausse de l'effort de piégeage. Cette augmentation est plutôt liée à un accroissement des populations de pékans. Ainsi, la hausse du nombre de prédateurs dans la région du Parc national du Bic coïncide avec la décroissance de la population de porcs-épics et avec la diminution du nombre de cicatrices datées à partir du milieu des années 1990. À ce sujet, Mabille *et al.* (en préparation) ont identifié les causes de mortalité des porcs-épics dans le Parc national du Bic en examinant les carcasses trouvées. La prédation était responsable de la mort de 60,9 % des porcs-épics récoltés. Dans les cas où les prédateurs

pouvaient être identifiés, 86 % des cas de prédation ont été attribués au pékan. Enfin, la proportion de porcs-épics morts par prédation est passée de 40 % à 92 % entre 2000 et 2004.

La diminution récente du nombre de cicatrices pourrait également être attribuée à l'état de détérioration de la forêt de pins gris de la Montagne à Michaud. Certains auteurs ont noté que les porcs-épics se nourrissaient de manière préférentielle sur les gros arbres, dont la cime est large et étendue, car ceux-ci produisent un volume plus important de cambium (Shapiro 1949; Harder 1979; Tenneson et Oring 1985). Dans le site étudié, la majorité des pins gris répertoriés sont morts ou sénescents et la croissance radiale des arbres vivants est faible. Toutefois, la baisse du nombre de cicatrices s'est produite rapidement au cours des dix dernières années et pourrait difficilement être attribuée uniquement à cette cause. La croissance des pins gris est faible au moins depuis les années 1960 ce qui laisse penser que l'état de la forêt ne peut pas être la raison principale de la diminution du nombre de cicatrices.

5.2.3 Comparaison de l'activité du porc-épic pour des sites différents

Selon les comparaisons des fréquences de cicatrices qui ont été effectuées au cours de cette étude, il semble que le signal dendrochronologique de l'activité du porc-épic ne soit pas constant à l'échelle régionale. Le porc-épic est un animal qui se déplace peu et lentement. Son domaine vital s'étend de quelques hectares pendant l'hiver à seulement une centaine d'hectares pendant l'été (Roze 1987; Roze et Ilse 2003). Certains porcs-épics peuvent toutefois effectuer de plus grands déplacements (entre 8-10 km) lorsqu'ils changent de domaine vital (Dodge 1982). On peut donc penser que les échanges d'individus entre les sites sont plutôt restreints et que les fluctuations dans le nombre de cicatrices ne sont représentatives que du site étudié.

5.2.4 Distribution spatiale des cicatrices d'alimentation du porc-épic

Pour terminer, les résultats obtenus à partir des analyses spatiales ont montré que la répartition contagieuse des cicatrices d'alimentation du porc-épic s'explique par une utilisation répétée des mêmes arbres dans la forêt. Snyder et Linhart (1997) ont établi que les arbres

consommés par le porc-épic différaient biochimiquement et génétiquement des arbres adjacents non touchés. Il est donc possible que les pins gris portant plus d'une cicatrice possèdent certaines propriétés chimiques qui favorisent leur sélection répétée par les porcs-épics. Bien que les pins gris de la Montagne à Michaud se distribuent de manière concentrée, il est intéressant de constater que les arbres portant des cicatrices présentent une distribution aléatoire. La forêt étudiée est une forêt de pins gris, où les arbres montrent peu de différences quant à leur taille (hauteur et diamètre). De plus, la distribution de taille des arbres au moment de la formation des cicatrices (résultat non montré) suivait une distribution normale et ne suggérait pas de sélection pour une taille particulière. À la lumière des résultats obtenus, il semble ainsi que le porc-épic ne choisit pas les arbres qu'il consomme selon la taille des individus, ce qui expliquerait la répartition aléatoire des pins gris portant des cicatrices.

6. CONCLUSION

Une analyse dendroécologique a été utilisée dans cette étude afin de reconstituer l'activité passée du porc-épic dans le Parc national du Bic à partir de la datation des cicatrices d'alimentation présentes sur le tronc des arbres. Plusieurs études antérieures s'étaient attardées à caractériser l'activité du porc-épic à partir des cicatrices sans toutefois avoir intégré la dynamique forestière. Cette approche a permis d'évaluer l'effet de la taille des arbres présents dans le peuplement sur l'activité du porc-épic.

Le premier objectif de cette étude consistait à décrire la dynamique et l'origine de la forêt de pins gris de la Montagne à Michaud. Cette forêt provient de deux feux de forêt s'étant produits au milieu du XIX^e siècle. Les résultats ont démontré que la majorité des pins gris présents dans le peuplement sont morts ou sénescents. Comme le sapin baumier est l'espèce la plus abondante dans la strate de régénération, le peuplement actuel sera graduellement remplacé par une sapinière à épinette blanche en absence de feu. Le deuxième objectif consistait à décrire l'activité du porc-épic dans le temps et dans l'espace à partir de la datation des cicatrices d'alimentation. L'activité du porc-épic dans cette forêt a varié au cours du dernier siècle. Elle a été particulièrement élevée à la fin du XIX^e siècle et au cours des années 1980. Avant cette période, l'activité du porc-épic sur ce territoire a été beaucoup plus faible, car les cicatrices sont plus dispersées dans le temps et moins nombreuses. Enfin, le dernier objectif consistait à vérifier que le nombre de cicatrices d'alimentation constitue un indice fiable des fluctuations d'abondance de cette espèce pour une région donnée. Le nombre élevé de cicatrices datant de la décennie 1980 concorde avec la création du Parc national du Bic, qui fournit protection, nourriture et abri pour les porcs-épics. La diminution récente des populations de porcs-épics dans la région a également été observée dans la structure d'âge des cicatrices. Ce déclin de la population de porcs-épics peut avoir été causé en partie par une augmentation de la population de pékans, son principal prédateur.

Au cours des prochaines années, il serait intéressant d'étudier l'évolution de la population de porcs-épics dans le Parc national du Bic, tant à partir de captures qu'à l'aide de la datation des cicatrices d'alimentation. Cela permettrait de confirmer la fiabilité de la méthode utilisée dans

cette étude. De plus, des études à long terme pourraient être entreprises afin de suivre la relation de ce rongeur avec son principal prédateur. Est-ce que la présence de proies alternatives dans le Parc national du Bic pour le pékan, telles que le lièvre et les carcasses de chevreuils, aura un effet sur la reprise de la population de porcs-épics en maintenant, par exemple, une population élevée de pékans ? Enfin, des études approfondies permettraient peut-être d'identifier d'autres causes du déclin récent de la population de porcs-épics.

6. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Belzile, L. 1989. Les porcs-épics de la pinède grise de la Montagne à Michaud. Parc du Bic. Ministère du loisir, de la chasse et de la pêche. Service du loisir, des parcs et des réserves, document No 12, 34 p.
- Berteaux, D., I. Klvana et C. Trudeau. 2005. Spring-to-fall mass gain in a northern population of North American porcupines. *Journal of Mammalogy* 86: 514-519.
- Bergeron, Y. et P. Dansereau. 1993. Predicting the composition of Canadian southern boreal forest in different fire cycles. *Journal of Vegetation Science* 4: 827-832.
- Bordage, G. et L. Filion. 1988. Analyse dendroécologique d'un milieu riverain fréquenté par le castor (*Castor canadensis*) au mont du Lac-des-Cygnes (Charlevoix, Québec). *Naturaliste canadien* 115: 117-124.
- Boudreau, S., S. Payette, C. Morneau et S. Couturier. 2003. Recent decline of the George river caribou herd as revealed by tree-ring analysis. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 35: 187-195.
- Brooks, J.R., L.B. Flanagan et J.R. Ehleringer. 1998. Responses of boreal conifers to climate fluctuations: indications from tree-ring widths and carbon isotope analyses. *Canadian Journal of Forest Research* 28: 524-533.
- Carroll, S.B. et L.C. Bliss. 1982. Jack pine – lichen woodland on sandy soils in northern Saskatchewan and northeastern Alberta. *Canadian Journal of Botany* 60: 2270-2282.
- Cayford, J.H. et D.J. McRae. 1983. The ecological role of fire in jack pine forests. *Dans* The role of fire in northern circumpolar ecosystems, p. 183-199. *Édité par* R.W. Wein et D.A. MacLean, John Wiley & Sons, New-York. 322 p.
- Conkey, L.E., M. Keifer et A.H. Lloyd. 1995. Disjunct jack pine (*Pinus banksiana* Lamb.) structure and dynamics, Acadia National Park, Maine. *Écoscience* 2: 168-176.
- Cook, E.R. et R.L. Holmes. 1984. User manual for program ARSTAN. Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona, Tucson.
- Danell, K., L. Ericson et K. Jakobsson. 1981. A method for describing former fluctuations of voles. *Journal of Wildlife Management* 45: 1018-1021.
- Despots, M. et S. Payette. 1992. Recent dynamics of jack pine at its northern distribution limit in northern Quebec. *Canadian Journal of Botany* 70: 1157-1167.

- Dodge, W.E. 1982. Porcupine (*Erethizon dorsatum*). Dans Wild mammals of North America : biology, management, and economics, p. 355-366. Édité par J.A. Chapman et G.A. Feldhamer, The John Hopkins University Press, Baltimore, 1147 p.
- Earle, R.D. et K.R. Kramm. 1982. Correlation between fisher and porcupine abundance in upper Michigan. The American Midland Naturalist 107: 244-249.
- Efron, B. 1979. Bootstrap methods: another look at the jackknife. Annals of Statistics 7: 1-26.
- Erlinge, S., K. Danell, P. Frodin, D. Hasselquist, P. Nilsson, E.B. Olofsson et M. Svensson. 1999. Asynchronous population dynamics of Siberian lemmings across the Palaeartic tundra. Oecologia 119: 493-500.
- Forest, J. et M. Dionne. 2006. Parc national du Bic. Synthèse des connaissances. Société des établissements de plein air du Québec, Québec, 221 p.
- Fortin, C., Y. Leblanc et Y. Garant. 2004. Analyse du suivi de l'exploitation et des tendances de population du pékan (*Martes pennanti*) au Québec. Société de la faune et des parcs du Québec, Direction du développement de la faune, Québec, 31 p.
- Fournier, F. et D.W. Thomas. 1997. Nitrogen and energy requirements of the North American porcupine (*Erethizon dorsatum*). Physiological Zoology 70: 615-620.
- Frank, R.M. 1990. *Abies balsamea* (L.) Mill. Balsam fir. Dans Silvics of North America. Vol. 1 Conifers. Édité par R.M. Burns et B.H. Honkala, tech. coords. Agriculture Handbook 654. U.S. Department of Agriculture, Forest Service., Washington, DC. vol.2, 877 p.
- Fritts, H.C. 1976. Tree rings and climate. London, Academic Press, 567 p.
- Gauthier, S., J. Gagnon et Y. Bergeron. 1993. Population age structure of *Pinus banksiana* at the southern edge of the Canadian boreal forest. Journal of Vegetation Science 4: 783-790.
- Guiot, J. et C. Goeury. 1996. PPPBASE, a software for statistical analysis of paleoecological and paleoclimatological data. Dendrochronologia 14: 295-300.
- Griesemer, S.J., T.K. Fuller et R.M. Degraaf. 1996. Denning patterns of porcupines, *Erethizon dorsatum*. Canadian Field-Naturalist 110: 634-637.
- Griesemer, S.J., T.K. Fuller et R.M. Degraaf. 1998. Habitat use by porcupines (*Erethizon dorsatum*) in central Massachusetts: effects of topography and forest composition. American Midland Naturalist 140: 271-279.
- Harder, L.D. 1979. Winter feeding by porcupines in montane forests of southwestern Alberta. Canadian Field-Naturalist 93: 405-410.

- Heinselman, M.L. 1981. Fire and succession in the conifer forests of northern North America, p. 374-405. *Dans* Forest succession, concepts and application. *Édité par* D.C. West, H.H. Shugart et D.B. Botkin, Springer-Verlag, New-York, 517 p.
- Holmes, R.C. 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bulletin* 44: 69-75.
- Hugues, M., P.M. Kelly, J.R. Pilcher et V.R. Lamarche. 1982. Climate from tree rings. Cambridge University Press, 223 p.
- Ilse, L.M. et E.C. Hellgren. 2001. Demographic and behavioral characteristics of North American porcupines (*Erethizon dorsatum*) in Pinyon-Juniper woodlands of Texas. *American Midland Naturalist* 146: 329-338.
- Jardon, Y., L. Filion et C. Cloutier. 1994. Tree-ring evidence for endemicity of the larch sawfly in North America. *Canadian Journal of Forest Research* 24: 742-747.
- Klvana, I. 2002. The solar cycle as a possible modulator of ecosystem functioning on the decadal time scale: new evidence from North American porcupine (*Erethizon dorsatum*) feeding scars and climatic data. Mémoire de maîtrise, Université McGill, Montréal, 63 p.
- Klvana, I., D. Berteaux et B. Cazelles. 2004. Porcupine feeding scars and climatic data show ecosystem effects of the solar cycle. *American Naturalist* 164: 283-297.
- Lafond-Desrosiers, M. 2005. Étude dendroécologique de l'occupation par le castor (*Castor canadensis*) d'un affluent de la rivière à la Patate (Île d'Anticosti). Mémoire de baccalauréat, département de géographie, Université Laval, Québec, 37 p.
- Larsen, C.P.S. et G.M. MacDonald. 1995. Relations between tree-ring widths, climate, and annual area burned in the boreal forest of Alberta. *Canadian Journal of Forest Research* 25: 1746-1755.
- Lee, J. et D.W.S Wong. 2001. Statistical analysis with ArcView GIS. Wiley & Sons. 192 p.
- McLaren, B.E. et R.O. Peterson. 1994. Wolves, moose, and tree rings on Isle Royale. *Science* 266: 1555-1558.
- Morin, P., D. Berteaux et I. Klvana. 2005. Hierarchical habitat selection by North American porcupines in southern boreal forest. *Canadian Journal of Zoology* 83: 1333-1342.
- Morneau, C. 1999. Analyse dendroécologique de l'activité du caribou et perturbation de la végétation dans le nord-est du Québec-Labrador. Thèse de doctorat, département de biologie, Université Laval, Québec, 208 p.
- Morneau, C. et S. Payette. 1998. A dendrochronological method to evaluate past caribou (*Rangifer tarandus* L.) activity. *Écoscience* 5: 64-76.

- Morneau, C. et S. Payette. 2000. Long-term fluctuations of a caribou population revealed by tree-ring data. *Canadian Journal of Zoology* 78: 1784-1790.
- Motta, R. 1995. Dendrochronology in ungulates forest damages: 1. Fraying scars. *Dendrochronologia* 13: 33-41.
- Motta, R. et P. Nola. 1996. Fraying damages in the subalpine forest of Paneveggio (Trento, Italy): a dendroecological approach. *Forest Ecology and Management* 88: 81-86.
- Mueller-Dombois, D. et H. Ellenberg. 1974. *Aims and Methods of Vegetation Ecology*, New York, Wiley, 547 p.
- Norment, C.J., A. Hall et P. Hendricks. 1999. Important bird and mammal records in the Thelon River Valley, Northwest Territories: Range expansion and possible causes. *Canadian Field-Naturalist* 113: 375-385.
- Payette, S. 1987. Recent porcupine expansion at the tree line: a dendrochronological analysis. *Canadian Journal of Zoology* 65: 551-557.
- Payette, S. 2007. Contrasted dynamics of northern Labrador tree lines caused by climate change and migrational lag. *Ecology*, 88: 770-780.
- Pomerleau, R. 1987. Parc du Bic, Le plan directeur. Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Direction de l'aménagement Services des plans directeurs, Québec, 925 p.
- Poulin, J., H. Jolicoeur, P. Canac-Marquis et S. Larivière. 2006. Investigation sur les facteurs à l'origine de la hausse de pékans (*Martes pennanti*) au Québec depuis 1984. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction du développement de la faune, Québec, 61 p.
- Powell, R.A. 1993. *The fisher, life history, ecology and behaviour*. University of Minnesota Press, Minneapolis, 237 p.
- Predavec, M., C.J. Krebs, K. Danell et R. Hyndman. 2001. Cycles and synchrony in the collared lemming (*Discrotonyx groenlandicus*) in arctic North America. *Oecologia*, 126: 216-224.
- Querrec, L. 2004. Analyse dendroécologique d'un milieu coniférien hautement fréquenté par le cerf de Virginie, île d'Anticosti, Québec. Mémoire de maîtrise, département de géographie, Université Laval, Québec, 66 p.
- Rathgeber, C., A. Nicault, J. Guiot, T. Keller, F. Guibal et P. Roche. 2000. Simulated responses of *Pinus halepensis* forest productivity to climatic change and CO₂ increase using a statistical model. *Global and Planetary Change* 26: 405-421.
- Reynolds, H.G. 1957. Porcupine behavior in the desert-shrub type of Arizona. *Journal of Mammalogy* 38: 418-419.

- Roze, U. 1984. Winter foraging by individual porcupines. *Canadian Journal of Zoology* 62: 2425-2428.
- Roze, U. 1987. Denning and winter range of the porcupine. *Canadian Journal of Zoology* 65: 981-986.
- Roze, U. 1989. *The North American Porcupine*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., 261 p.
- Roze, U. et L.M. Ilse. 2003. Porcupine (*Erethizon dorsatum*). *Dans Wild mammals of North America: biology, management, and conservation*, p. 371-380. *Édité par* G.A. Feldhamer, B.C. Thompson et J.A. Chapman, The John Hopkins University Press, Baltimore, 1216 p.
- Rowe, J.S. et G.W. Scotter. 1973. Fire in the boreal forest. *Quaternary Research* 3: 444-464.
- Rudolph T.D. et P.R. Laidly. 1990. *Pinus banksiana* Lamb. Jack pine. *Dans Silvics of North America. Vol. 1 Conifers. Édité par* R.M. Burns et B.H. Honkala, tech. coords. *Agriculture Handbook* 654. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Washington, DC. vol.2, 877 p.
- Shapiro, J. 1949. Ecological and life history notes on the porcupine in the Adirondacks. *Journal of Mammalogy* 30: 247-257.
- Simard, M. et S. Payette. 2001. Black spruce decline triggered by spruce budworm at the southern limit of lichen woodland in eastern Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 31: 2160-2172.
- Sinclair, A.R.E., J.M. Gosline, G. Holdsworth, C.J. Krebs, S. Boutin, J.N.M. Smith, R. Boonstra et M. Dale. 1993. Can the solar cycle and climate synchronize the snowshoe hare cycle in Canada? Evidence from the tree rings and ice cores. *American Naturalist* 141: 173-198.
- Snyder, M.A. et Y.B. Linhart. 1997. Porcupine feeding patterns: selectivity by a generalist herbivore? *Canadian Journal of Zoology* 75: 2107-2111.
- Speer, R.J. et T.G. Dilworth. 1978. Porcupine winter foods and utilization in central New-Brunswick. *Canadian Field-Naturalist* 92: 271-274.
- Spencer, D.A. 1964. Porcupine population fluctuations in past centuries revealed by dendrochronology. *Journal of Applied Ecology* 1: 127-149.
- 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. *Revue canadienne de recherche forestière* 22: 474-481.
- Sweitzer, R.A. et J. Berger. 1993. Seasonal dynamics of mass and body condition in Great Basin porcupines (*Erethizon dorsatum*). *Journal of Mammalogy* 74: 198-203.

- Sweitzer, R.A., S.H. Jenkins et J. Berger. 1997. Near-extinction of porcupines by mountain lions and consequences of ecosystem change in the Great Basin Desert. *Conservation Biology* 11: 1407-1417.
- Tardif, J. 1997. Observation du couguar (*Felis concolor*) au Québec, de 1955 à 1995. Ministère de l'Environnement et de la Faune, Direction de la faune et des habitats, 84 p.
- Tenneson, C. et L.W. Oring. 1985. Winter food preferences of porcupines. *Journal of Wildlife Management* 49: 28-33.
- Teskey, R.O., T.M. Hinckley et C.C. Grier. 1984. Temperature-induced change in the water relations of *Abies amabilis* (Dougl.) Forbes. *Plant Physiology* 74: 77-80.
- Vila, B., F. Guibal, F. Torre et J. Martin. 2005. Can we reconstruct deer browsing history and how ? Lessons from *Gaultheria shallon* Pursh. *Annals of Forest Science* 62: 153-162.
- Zoladeski, C.A. et P.F. Maycock. 1990. Dynamics of the boreal forest in northwestern Ontario. *American Midland Naturalist* 124: 289-300.