

MINISTÈRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPERIEUR ET DE LA RECHERCHE

ÉCOLE PRATIQUE DES HAUTES ÉTUDES

Sciences de la Vie et de la Terre

MÉMOIRE

Présenté par
Sébastien LAGUET

pour l'obtention du diplôme de l'École Pratique des Hautes Études

**L'ÉCUREUIL ROUX (*SCIURUS VULGARIS*, LINNAEUS, 1758)
EN FORET DE MONTAGNE DANS LES ALPES FRANÇAISES (SAVOIE) :
MORPHOLOGIE, ABONDANCE ET UTILISATION DE L'ESPACE**

soutenu le 31 octobre 2012

devant le jury suivant :

M. Delesalle Bruno – Président
M. Chapuis Jean-Louis – Tuteur scientifique
Mme. Poitevin Françoise – Tuteur pédagogique
M. Michaux Jacques – Rapporteur
M. Benhamou Simon – Examineur
M. Noblecourt Thierry – Examineur

Mémoire préparé sous la direction de :

M. Chapuis Jean-Louis

Département Ecologie et Gestion de la Biodiversité

Conservation des espèces, restauration et suivi des populations

Muséum National d'Histoire Naturelle

Et de

Mme. Poitevin Françoise

Laboratoire de Biogéographie et Ecologie des Vertébrés, Directeur : **M. Miaud Claude.**

EPHE (Sciences de la Vie et de la Terre)

MINISTÈRE DE L'ENSEIGNEMENT SUPERIEUR ET DE LA RECHERCHE

ÉCOLE PRATIQUE DES HAUTES ÉTUDES

Sciences de la Vie et de la Terre

MÉMOIRE

Présenté par
Sébastien LAGUET

pour l'obtention du diplôme de l'École Pratique des Hautes Études

**L'ÉCUREUIL ROUX (*SCIURUS VULGARIS*, LINNAEUS, 1758)
EN FORET DE MONTAGNE DANS LES ALPES FRANÇAISES (SAVOIE) :
MORPHOLOGIE, ABONDANCE ET UTILISATION DE L'ESPACE**

soutenu le 31 octobre 2012

devant le jury suivant :

M. Delesalle Bruno – Président
M. Chapuis Jean-Louis – Tuteur scientifique
Mme. Poitevin Françoise – Tuteur pédagogique
M. Michaux Jacques – Rapporteur
M. Benhamou Simon – Examineur
M. Noblecourt Thierry – Examineur

Mémoire préparé sous la direction de :

M. Chapuis Jean-Louis

Département Ecologie et Gestion de la Biodiversité

Conservation des espèces, restauration et suivi des populations

Muséum National d'Histoire Naturelle

Et de

Mme. Poitevin Françoise

Laboratoire de Biogéographie et Ecologie des Vertébrés, Directeur : **M. Miaud Claude.**

EPHE (Sciences de la Vie et de la Terre)

**L'ÉCUREUIL ROUX (*SCIURUS VULGARIS*, LINNAEUS, 1758)
EN FORET DE MONTAGNE DANS LES ALPES FRANÇAISES (SAVOIE) :
MORPHOLOGIE, ABONDANCE ET UTILISATION DE L'ESPACE**

LAGUET Sébastien

(31 octobre 2012)

RÉSUMÉ

L'Écureuil roux (*Sciurus vulgaris*) est le plus gros rongeur arboricole de la forêt française métropolitaine. Mammifère peu étudié jusqu'alors sur notre territoire, les objectifs de nos travaux réalisés dans les Alpes du nord ont été : (1) d'analyser la variabilité de la couleur du pelage et de la forme de la mandibule des individus en fonction des caractéristiques environnementales ; (2) de comparer trois méthodes de suivi indirect des populations (tubes collecteurs de poils, Indices Kilométriques d'Abondance, et comptage de nids sur transect) et d'analyser les variables intervenant sur l'abondance de cette espèce dans le Massif de l'Épine (Savoie), sur trois sites d'études situés à 700, 1000 et 1350 m d'altitude ; (3) de caractériser l'utilisation de l'espace d'individus suivis par radiotéléométrie en fonction des unités de végétation présentes à 700 et 1000 m d'altitude, et d'identifier l'effet du site, du sexe et de la fructification intervenant sur la variation des surfaces des domaines vitaux (DV, $\text{Kernel}95\%_{\text{hadj}}$) et des centres d'activité (CA, ICP85%) au cours des années 2009-2010-2011.

Nos résultats montrent que : (1) les individus au pelage noir sont plus fréquents dans les peuplements forestiers dominés par les résineux – notamment pour les femelles vivant en altitude – , et que la forme de la mandibule paraît être influencée par la nourriture disponible, en particulier pour les individus consommant des cônes durs de *Pinacées* ; (2) la méthode des tubes collecteurs de poils permet de caractériser une abondance relative en écureuils roux, de manière plus précise que les deux autres méthodes de suivi ; par ailleurs, l'abondance en écureuils roux est corrélée au peuplement de résineux matures ; (3) en moyenne montagne, les peuplements mixtes (à feuillus et résineux) sont très convoités, contrairement aux peuplements feuillus et aux zones ouvertes ; la surface des domaines vitaux dépend principalement du sexe des individus et du site étudié, mais semble indépendante des disponibilités alimentaires.

Des préconisations de gestion forestières sont présentées pour mieux prendre en compte l'Écureuil roux dans le travail quotidien des forestiers de montagne.

MOTS-CLÉS : *Sciurus vulgaris*, Écureuil roux, Alpes, Morphométrie mandibulaire, Suivi d'abondance, Domaine vital, Gestion forestière.



Remerciements.

Le connaissez-vous « *l'animal qui se fait de l'ombre avec sa queue* » ?

C'est « [...] *L'Écureuil* [...] *un joli petit animal qui n'est qu'à demi sauvage et qui, par sa gentillesse, par sa docilité, par l'innocence de ses mœurs, mériterait d'être épargné. Il n'est ni carnassier ni nuisible, quoiqu'il saisisse quelquefois des oiseaux; sa nourriture ordinaire sont des fruits, des amandes, des noisettes, de la faîne et du gland; il est propre, leste, vif, très alerte, très éveillé, très industriel ; il a les yeux pleins de feu, la physionomie fine, le corps nerveux, les membres très dispos : sa jolie figure est encore rehaussée, parée par une belle queue en forme de panache, qu'il relève jusque dessus sa tête, [...]. Il est, pour ainsi dire, moins quadrupède que les autres; il se tient ordinairement assis presque debout, et se sert de ses pieds de devant comme d'une main pour porter à sa bouche; au lieu de se cacher sous terre, il est toujours en l'air; il approche des oiseaux par sa légèreté: il demeure comme eux sur la cime des arbres, parcourt les forêts en sautant de l'un à l'autre, y fait son nid, cueille les graines, boit la rosée, et ne descend à terre que quand les arbres sont agités par la violence des vents. On ne le trouve point dans les champs, dans les lieux découverts, dans les pays de plaine ; il n'approche jamais des habitations, il ne reste point dans les taillis, mais dans les bois de hauteur, sur les vieux arbres des plus belles futaies. [...]* » (BUFFON, *L'Écureuil*, 1763).

C'est souvent là que nous, forestiers, le rencontrons, le « p'tit rouquin », ce compagnon dévoué qui par son travail, nous aide à régénérer les forêts. Et pourtant, il nous arrive aussi de « *mettre les Écureuils à pied* » (E. ROLLAND, *Faune populaire*, 1877), quand la période des exploitations reprend.... Ainsi va la vie, au temps des saisons pour ces habitants de la forêt.

Vous l'aurez compris, ce n'est pas *Cronopio dentiactutus*, l'Écureuil à dents de sabre sud-américain découvert en 2011 dont il s'agit ici, mais de notre Écureuil roux !

Cette étude est terminée. Bilan : pas de doigt coupé !, de bons moments passés à ses côtés et malgré tout, l'impression d'avoir participé à faire avancer les connaissances... mais pas seul ! Grâce à toutes celles et ceux qui m'ont aidé et soutenu, et en particulier parce que je travaillais en site délocalisé : au rang desquels évidemment, Jean-Louis (notre « grand-Chef »), Ben (« grand-Chef et professeur Tournesol »), Raphaël (« grand-Chef »), Françoise (ma « coach »), Lolo (notre « gourou ») et Anne (futur « grand-Chef »), bref « les Parisiens », et à Francky (« le Doc ») pour son aide et son humour. Merci à ceux qui m'ont permis de réaliser ce suivi : Bernard, Stéphane, Mrs. Meignien et Michaud. Mais aussi de tous ceux que j'ai ennuyé avec mes questions à la c.... : Claude-Pierre et Aurélien (de l'EPHE), Fred et Georges (de l'IRSTEA). Merci à Marie-Laure, Sophie Karine et Véronique (de la DEDD), Odile, Pascal et Cécile (des bureaux à Chambéry) pour l'appui logistique ; à Sylvain, Yves, Jean-Christophe, Stephan, Thomas, Jean-Claude, Cyrille(s), Pierre, Boris, Raphaël, Stéphane, Isabelle, Benjamin (compères du réseau mammifère ONF), Daniel, Philippe(s), Mathieu (des collègues locaux), Adeline, Bastien, Julie, Chloé, Sophie, Yves, Olivier & Charleyne, Cindy, Christophe, Isabelle, Marie, Alexandre, Ariane, Olivier et Manu. Sans oublier « les chasseurs de têtes » : David, Joseph, Eric, Pierre, Daniel, Claude, Jean-Rémy, Bertrand, François, Bernard, Philippe(s), Isabelle, Mathieu, Yvan, François, Thierry, Hubert, Jacques, Laurent(s), Nicolas, Jean-Pierre, Maxime, Rémi, Christian, Emmanuel, Jean-Paul, D'Gé, Martial et Gérard(s). Et merci aux enseignants de l'EPHE qui m'ont fait apprécier de retourner sur les bancs d'école !

Merci à M. Le Maire de La Motte-Servolex pour son aide financière opportune, à cette étude.

Enfin, merci maman pour tes encouragements. Et...pour vous : Anne, Marie et Laure qui aurez dû subir mon absence...Même quand j'étais là ! par exemple devant mes analyses et mon mémoire... Je ne trouverai pas les mots !

Table des matières.

1. INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
2. SECTEURS GÉOGRAPHIQUES ÉTUDIÉS.....	5
3. ANALYSE DE LA VARIABILITÉ MORPHOLOGIQUE DE L'ÉCUREUIL ROUX.....	7
3.1. Introduction.....	7
3.2. Matériel et méthodes.....	9
Collecte des Écureuils roux.....	9
Variabilité morphologiques de l'Écureuil roux à l'échelle nationale.....	9
Variabilité morphologiques des individus à l'échelle des Alpes du Nord.....	10
3.3. Résultats.....	12
Variabilité morphologiques de l'Écureuil roux à l'échelle nationale.....	12
Variabilité morphologique corporelle à l'échelle de la France.....	13
Variabilité de pelage à l'échelle de la France.....	15
Variabilité morphologiques des individus à l'échelle des Alpes du Nord.....	16
Fréquence des pelages noirs dans les Alpes du nord.....	16
Variabilité morphologique mandibulaire.....	17
3.4. Discussion - Conclusion.....	20
4. ABONDANCE DE L'ÉCUREUIL ROUX DANS LE MASSIF DE L'ÉPINE.....	24
4.1. Introduction.....	24
4.2. Matériel et méthodes.....	25
Site d'étude.....	25
Fructification.....	26
Tubes collecteurs de poils.....	26
Indice Kilométriques d'Abondances (IKA) et comptage des nids.....	28
Analyses des données.....	29
4.3. Résultats.....	30
Surface terrière des peuplements.....	30
Fructification des essences forestières.....	30
Fréquentation des tubes collecteurs de poils.....	31
Indices Kilométriques d'Abondances d'Écureuil (IKA).....	33
Nids.....	34
4.4. Discussion - Conclusion.....	34
5. OCCUPATION DE L'ESPACE SUR LE MASSIF DE L'ÉPINE.....	38
5.1. Introduction.....	38
5.2. Matériel et méthodes.....	39
Description des sites d'étude.....	39
Piégeage.....	39
Suivi des individus par radio télémétrie.....	40
Analyse des données.....	41
Unités de végétation dans les sites d'étude.....	41
Analyses des données de télémétrie.....	41
Erreur de la précision « observateur ».....	41
Domaine vital et centre d'activité.....	42
Déplacements.....	43
Nids.....	43
5.3. Résultats.....	43
Description du site d'étude.....	43
Fructification.....	47
Utilisation de l'espace.....	48
5.4. Discussion - Conclusion.....	55
6. CONCLUSION EN TERMES DE GESTION FORESTIÈRE.....	61
Mesures de gestion forestière favorables.....	61
7. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	67

Liste des figures

Figure 1 : Arbre phylogénétique de <i>Sciurus vulgaris</i> , construit sur la base de la méthode du maximum de vraisemblance (Dozières et al., en préparation). ★ Individus collectés en RhôneAlpes.....	2
Figure 2 : Localisation des secteurs étudiés: France (fond de carte Lexilogo) et Alpes du Nord découpées par secteurs climatiques (dessin : N. Sardat, Irstea) (S.ext : secteur climatique externe ; S.e.m : secteur climatique externe méridional ; S.i : secteur climatique intermédiaire ; S.i.m : secteur climatique intermédiaire méridional ; S.int : secteur climatique interne).....	5
Figure 3 : Localisation du Massif de l'Épine.....	6
Figure 4 : Diagramme ombrothermique de la station météorologique de Voglans (moyennes mensuelles de 1995 à 2010; Météo France)	6
Figure 5 : Représentation graphique de la mélanogénèse (a) et de ses effets phénotypiques (b) sur la coloration des poils (extraite de C. Lynne Madsen, 2011).	8
Figure 6 : Schéma des régions anatomiques d'une demi-mandibule d'Écureuil roux et du positionnement des 14 points homologues numérotés (points rouges) (vue de la face linguale, dessin : S.Laguët).	11
Figure 7 : Pourcentage d'individus récoltés selon les années et les saisons (n=242) entre 2007 et 2011....	12
Figure 8 : Localisation, par secteur biogéographique des 256 Écureuils roux collectés entre 2007 et 2011 sur le réseau routier métropolitain.	13
Figure 9 : ACP présentant les mensurations des Écureuils roux récoltés en France, illustrée selon les secteurs biogéographiques.....	15
Figure 10 : Fréquence des 24 Écureuils roux adultes au pelage noir collectés dans les Alpes du Nord, en fonction des sexes et de l'altitude.....	17
Figure 11 : ACP de la conformation des mandibules illustrée selon le sexe des Écureuils roux collectés dans les Alpes du Nord.....	18
Figure 12 : AFD (A) de la conformation des mandibules d'Écureuils roux provenant des Alpes du Nord, en fonction des secteurs climatiques. Visualisation des déformations des mandibules des individus (côtés positifs des axes : polygones rouges ; côtés négatifs des axes : polygones bleus) selon les axes 1 (C) et 2 (B) de l'AFD. Arbre des distances morphologiques en fonction des secteurs climatiques (D).	19
Figure 13 : Musculature mandibulaire associée à un crâne d'Écureuil roux (dessin adapté de Thorington & Darrow, 1996)	22
Figure 14 : Tube collecteur de poils.....	27
Figure 15 : Nid d'Écureuil roux (S.Laguët).....	29
Figure 16 : Evolution de la biomasse récoltée d'août à mars (en kg de fruits de sapin/ha) sur la placette Renecofor SAP38 en 18 années de suivi (données : RENECOFOR).	31
Figure 17: Pourcentages cumulés des tubes positifs au cours des relevés successifs, par site (700 m, 1000 m et 1350 m) et par année entre 2008 et 2011.	32
Figure 18 : Proportions des différentes essences utilisées par les Écureuils roux lors de leurs observations au cours des itinéraires de dénombrement, sur les trois sites d'études entre 2008 et 2011 (nombre d'Écureuils observés sur les arbres : 21).....	34
Figure 19 : Représentation graphique de l'AFM finale sur ses 2 premiers axes, selon le regroupement des unités de végétation des 2 sites et les individus. Axe 1 (gradient résineux/feuillus) et axe 2 (âge des peuplements). (Pour lire, ex: "3m2-11" pour mâle n°2, saison3, année 2011).	45
Figure 20 : Cartographie des unités de végétation sur les sites à 700 m sur fond cartographique IGN.	46
Figure 21 : Cartographie des unités de végétation sur les sites à 1000 m sur fond cartographique IGN.	46
Figure 22 : Cartographie des unités de végétation regroupées sur les sites à 700 m (à gauche) et à 1000 m (à droite) sur fond cartographique IGN.	46
Figure 23 : Evolution quadri-mensuelle de la biomasse récoltée (en kg de fruits de Sapin/ha) sur la placette RENECOFOR SAP38 entre 2008 et 2011 (données : RENECOFOR).....	47
Figure 24 : Distances moyennes (\pm se) parcourues par les Écureuils (en m), en 2 heures, selon les sexes, les sites et les saisons.	54
Figure 25 : Répartition des essences supports de nids d'Écureuil roux à 700 m d'altitude (n=49).....	55
Figure 26 : Orientation des nids d'Écureuil roux du site à 700 m alt.	55
Figure 27 : Proportion d'observations de partage de nids entre plusieurs individus (n=175).....	55
Figure 28 : Occurrence du partage de 12 nids entre individus selon les sexes.	55

Liste des tableaux

Tableau I : Description de l'emplacement des 14 points homologues sur la face linguale de la mandibule.	11
Tableau II : Caractéristiques des Écureuils roux collectés en France, selon leur région biogéographique de provenance (n=256). (Morphe : R : roux ; R/N : roux/noir ; N : noir ; Nr : Non renseigné ; Mesures présentées sous la forme : moyenne \pm se). Résultats des tests de Kruskal-Wallis (H^2) et significativité (^{NS} : Non significatif ; ** : $p < 0.01$).	14
Tableau III : Sélection des variables expliquant le mieux la variation de la longueur de l'oreille en fonction de la longueur tête+corps et du secteur biogéographique. Seuls les modèles avec un $\Delta AICc < 6.0$ sont présentés. Modèle sélectionné en caractère gras.	14
Tableau IV : Caractéristiques des Écureuils roux collectés en France, selon leur sexe (n=251). (Morphe : R : roux ; R/N : roux/noir ; N : noir ; Nr : Non renseigné ; Mesures présentées sous la forme : moyenne \pm se). Résultats des tests de Mann-Whitney-Wilcoxon (U) et significativité (^{NS} : Non significatif ; * : $p < 0,05$; ** : $p < 0,01$).	15
Tableau V : Localisations des 85 cadavres d'Écureuils roux adultes selon les habitats CORINE Land Cover.	16
Tableau VI : Répartition des pelages des 85 Écureuils roux adultes collectés dans les Alpes du Nord, selon le sexe et l'altitude.	16
Tableau VII : Caractéristiques des Écureuils roux des Alpes du Nord selon les secteurs climatiques, leur sexe et leur âge (Age: 2: adulte [233-374g]; 3 : vieil adulte [285-412g]; Nr : Non renseigné) (n=73).	18
Tableau VIII : MANOVA de la conformation des 73 mandibules d'Écureuils roux adultes en fonction des morphes, des habitats Corine Land Cover et des secteurs climatiques.	19
Tableau IX : Méthodes de suivi indirect des populations d'Écureuils roux (d'après Gurnell et al., 2004).	24
Tableau X : Diamètre moyen (en cm) des arbres supports des tubes collecteurs de poils, par espèce et par site.	27
Tableau XI : Date d'installation et intervalle de temps (en jours) des relevés successifs des tubes collecteurs de poils, par site et par année.	28
Tableau XII : Surface terrière des essences par catégorie de diamètre selon les sites (en m ² /ha), et hauteur dominante des arbres (en m).	30
Tableau XIII : Nombre moyen (\pm se) de cônes dénombrés sur des sapins (<i>Abies alba</i>) et épicéas (<i>Picea abies</i>) de la placette RENECOFOR SAP38 selon les années.	30
Tableau XIV : Estimation des fructifications feuillues et résineuses sur les sites du Massif de l'Épine, selon les années (M : mauvaise, B : bonne).	31
Tableau XV : Sélection des variables expliquant le mieux la variation du taux de tubes à poils positifs en fonction de l'année et de la surface terrière des gros bois et très gros bois résineux dans les peuplements. Seuls les modèles avec un $\Delta AICc < 6.0$ sont présentés. Modèles sélectionnés en caractère gras.	33
Tableau XVI : Nombre d'Écureuils roux observés sur chacun des trois itinéraires réalisés en hiver et en automne (deux le matin et deux le soir) sur les trois sites entre 2008 et 2010.	33
Tableau XVII : Comparaison des études réalisées en Europe par comptages visuels de l'Écureuil roux sur itinéraires (IKA). Références bibliographiques : 1 et 2 : Pologne, Varsovie (Babinska-Werka et Zolw, 2008); 3 : France, Essonne, forêt domaniale de Sénart (Dozières, 2008); 4 : France, Antibes (Kamenova, 2009); 5 et 6 : Angleterre, Comté de Cumbrie. Bentley dans (Gurnell et al., 2004); 7 à 9 : Pays de Galles, Comté de Clocaenog. Cartmel, 2000 dans (Gurnell et al., 2004); 10 : Ecosse, Fife (Bryce et al., 1997); 11 : Ile de Jersey. Magris, 1998 dans (Gurnell et al., 2004); 12 et 13 : Angleterre, Comté de Cumbrie (Lowney, 2001) ; 14 à 16 : France, Savoie, Chambéry, ce mémoire.	35
Tableau XVIII : Comparaison des études réalisées en Europe avec des tubes collecteurs de poils. Références bibliographiques : 1&2 : Ecosse, District de Clackmannan ; Garson & Lurz dans (Gurnell et al., 2004) ; 3 à 5 : Ecosse, District de Roxburgh & Angleterre, Comté de Cumbrie. Garson & Lurz dans (Gurnell et al., 2004) ; 6 : Angleterre, Comté de Cumbrie (Lowney, 2001) ; 7,8,10 : France, Savoie, Chambéry, ce mémoire ; 9&11 : Italie, Région du Piedmont (Bertolino et al., 2009) ; Nr : non renseigné ; HT2 : au bout de 2 semaines, HT4 : au bout de 4 semaines, HT9 : au bout de 9 semaines, HT12 : au bout de 12 semaines).	36
Tableau XIX : Récapitulatif des sessions de capture	40
Tableau XX : Surfaces et proportions de chaque familles d'unités de végétation à 700 et 1000 m, dans les secteurs utilisés par les Écureuils roux (MCP de l'ensemble des localisations). Composition en surface terrière et pourcentages moyens de gros-bois et de très gros-bois (% GB) des principales essences ou groupes d'essences de chaque unité de végétation (n= nbre de placettes de description).	46

Tableau XXI : Surfaces des domaines vitaux annuels des Écureuils roux à 700 et 1000 m, calculées sur la base du 100% MCP et du 95% Kernel h_{adj} . Certains individus ont été suivis 2 ou 3 années consécutives.	48
Tableau XXII : Sélection des variables expliquant le mieux la variation de la surface du domaine vital annuel (Kernel 95% hadj) en fonction de l'année, du site et du sexe. Seuls les modèles avec un $\Delta AICc < 6.0$ sont présentés. Modèles sélectionnés en caractère gras.....	49
Tableau XXIII : Domaines vitaux saisonniers (moyenne \pm se) des femelles et des mâles sur les 2 sites d'étude (en hectares, KF95% h_{adj}).....	49
Tableau XXIV : Sélection des variables expliquant le mieux la variation de la surface du domaine vital saisonnier en fonction du site, de la saison et du sexe. Seuls les modèles avec un $\Delta AICc < 6.0$ sont présentés. Modèles sélectionnés en caractère gras.	50
Tableau XXV : Récapitulatif des tailles de CA annuels (ICP 85%).	50
Tableau XXVI : Sélection des variables expliquant le mieux la variation de la surface du centre d'activité annuel en fonction de l'année, du site et du sexe. Seuls les modèles avec un $\Delta AICc < 6.0$ sont présentés. Modèle sélectionné en caractère gras.	50
Tableau XXVII: Sélection des variables expliquant le mieux la variation de la surface du centre d'activité saisonnier en fonction du site, de la saison et du sexe. Seuls les modèles avec un $\Delta AICc < 6.0$ sont présentés. Modèles sélectionnés en caractère gras.	50
Tableau XXVIII : Proportions (moyenne \pm se) des surfaces des centres d'activités chevauchées selon les sites et les sexes.....	51
Tableau XXIX : Surface moyenne des unités de végétations dans les centres d'activités selon les sexes et leur représentativité dans les sites (sur la base des CA saisonniers).	52
Tableau XXX : Proportions moyennes de chacune des unités de végétation dans les zones de chevauchement des centres d'activités, selon les sites et les sexes.....	52
Tableau XXXI : Distances moyennes (\pm se) parcourues (en m) selon les sexes, les sites et les saisons.....	53
Tableau XXXII: Surfaces moyennes (en ha) des domaines vitaux annuels de l'Écureuil roux dans différents habitats en Europe (MCP 100% : moyenne \pm sd).....	56
Tableau XXXIII : Périodicités et apports énergétiques des principales essences forestières.	57

Liste des annexes

<u>Annexe 1</u> : Caractéristiques des 256 cadavres d'Écureuil roux récoltés en France.....	76
<u>Annexe 2</u> : Prises de mesures morphométriques sur les cadavres d'Écureuils roux.....	80
<u>Annexe 3</u> : Vérifications graphiques de la normalité et de l'homoscédasticité du modèle utilisé sur la longueur d'oreille.....	81
<u>Annexe 4</u> : Vérifications graphiques de la distance de Cook du modèle utilisé sur la fréquence du pelage noir.....	81
<u>Annexe 5</u> : Localisation des sites d'étude.....	82
<u>Annexe 6</u> : Vérifications graphiques de la distance de Cook du modèle utilisé sur la fréquentation des tubes collecteurs de poils.....	83
<u>Annexe 7</u> : Calendrier des périodes de suivi télémétrique et du nombre de localisation de chaque individu par sites et par années.....	84
<u>Annexe 8</u> : Vérifications graphiques de la normalité et de l'homoscédasticité du modèle utilisé sur les variations de surface de domaine vital annuel.....	85
<u>Annexe 9</u> : Vérifications graphiques de la normalité et de l'homoscédasticité du modèle utilisé sur les variations de surface de domaine vital saisonnier.....	85
<u>Annexe 10</u> : Vérifications graphiques de la normalité et de l'homoscédasticité du modèle utilisé sur les variations de surface de centre d'activité annuel.....	86
<u>Annexe 11</u> : Vérifications graphiques de la normalité et de l'homoscédasticité du modèle utilisé sur les variations de surface de centre d'activité saisonnier.....	86

1. INTRODUCTION GÉNÉRALE

Sur les 268 engagements validés par le Grenelle Environnement en 2007, un objectif concerne en particulier la gestion forestière française, résumé par : « Produire plus de bois, tout en préservant mieux la biodiversité ». Accroître la récolte de bois, à la fois pour ses qualités d'éco-matériaux que d'énergie renouvelable, ne nécessite pas d'expertises particulières, si tant est que le forestier se doit de perpétuer une gestion durable des forêts « en bon père de famille ». L'amélioration de la préservation de la biodiversité forestière implique quant à elle de mieux connaître le fonctionnement de cet écosystème.

En effet, parallèlement aux progrès technologiques qui ont permis à l'Homme de marcher sur la Lune, la vie du petit bois dans lequel il aime à se promener lors de ses sorties dominicales, reste étonnement très mal connue. C'est le cas par exemple de certains mammifères, tels les chiroptères européens et en particulierité les chauves-souris forestières. La Barbastelle (*Barbastella barbastellus*), le Murin de Bechstein (*Myotis bechsteinii*), le Murin de Natterer (*Myotis nattereri*), l'Oreillard roux (*Plecotus auritus*) et la Noctule de Leisler (*Nyctalus leisleri*), en sont des représentants caractéristiques, pour lesquels bénévoles et chercheurs unissent leurs efforts dans le cadre du Plan National d'Action sur les chauves-souris (2008-2012), afin d'établir un réseau de gîtes et maintenir des habitats de chasse sylvestres, essentiels à leur survie. Il en est d'autres, forestiers également mais rongeurs cette fois comme le Muscardin (*Muscardinus avellanarius*), qui n'ont jamais fait l'objet d'un véritable suivi scientifique en France... Tel est également le cas du plus grand de tous en France, l'Écureuil roux (*Sciurus vulgaris*, Linnaeus, 1758).

L'Écureuil roux européen est un mammifère appartenant à l'ordre des Rongeurs (*Rodentia*) et à la famille des *Sciuridae*, qui comprend 51 genres et 278 espèces différenciées par des variations morphologiques souvent subtiles et graduelles (Roth, 1996). Miller (1912, dans Saint-Girons, 1973) identifiait quatre sous-espèces sur le territoire français métropolitain :

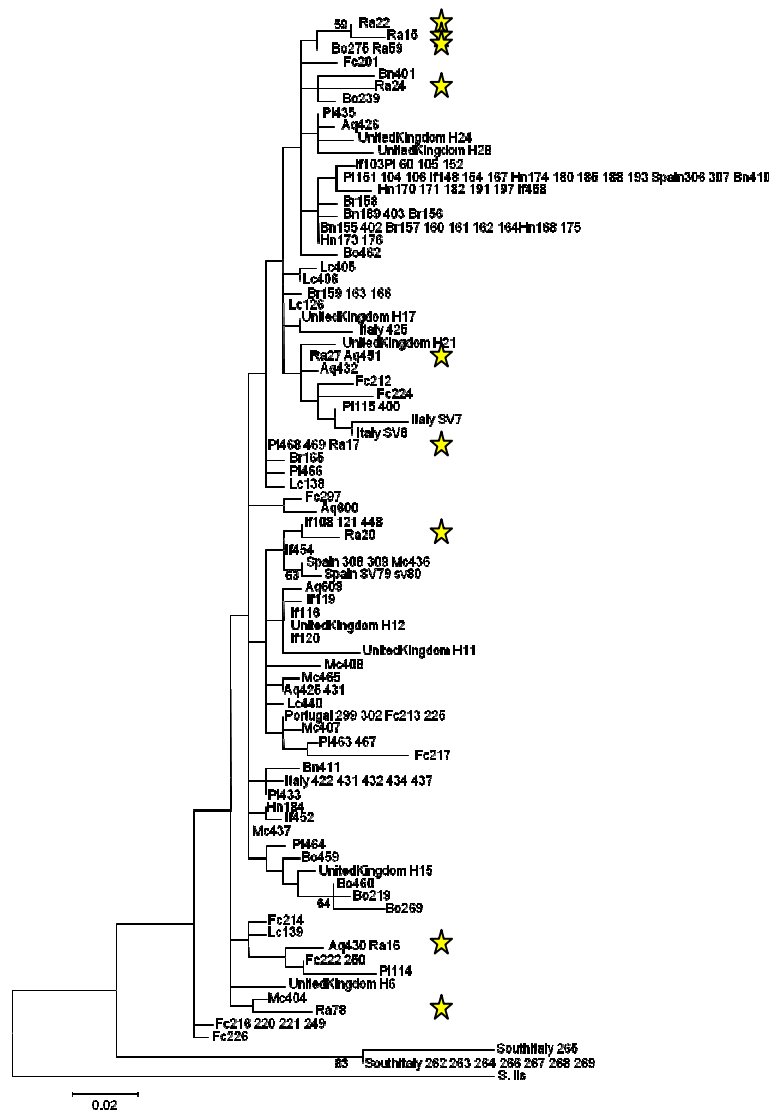
- *Sciurus vulgaris alpinus* Desmarest, 1822 dans les Pyrénées ;
- *Sciurus vulgaris fuscoater* Altum, 1876 dans l'est, les Alpes et le Massif central ;
- *Sciurus vulgaris russus* Miller, 1907 dans l'ouest et le nord ;
- *Sciurus vulgaris numantius* Miller, 1907 dans le sud-ouest du territoire.

Lurz et al. (2005) et plus récemment, Grill et al. (2009) ont remis en causes les classifications des sous-espèces de l'Écureuil roux basées sur la couleur du pelage et sur certaines caractéristiques morphologiques. A partir de l'analyse génétique de 140 individus répartis en Europe, Grill et al. (2009) ont mis en évidence l'existence de seulement deux phylogroupes avec les marqueurs mitochondriaux (Dloop et Cytochrome B) :

-*S.v. meridionalis* (Italie du sud, zone déjà identifiée génétiquement (Hale et al., 2004)).

-*S.v. fuscoater* (reste de l'Europe, Russie et Chine).

Par l'analyse des marqueurs nucléaires seuls (microsatellites), ces auteurs ont mis en évidence un troisième groupe d'individus appartenant à *S.v. infuscatus* en péninsule ibérique. Toutefois, concernant la France, cette étude a porté sur seulement 6 individus. Il est donc possible que la variabilité génétique sur notre territoire ait été sous-estimée.



Une étude génétique en cours (Dozières et al. In prep.), basée sur 110 échantillons (marqueurs mitochondriaux Dloop) répartis sur l'ensemble de notre pays (y compris les Alpes françaises, n=9), confirme la présence d'une seule sous-espèce sur le plan génétique, *S.v. fuscoater* (Fig. 1).

Le plus vieux représentant européen est *Palaeosciurus goti*, un fossile découvert dans le Quercy (Mas de Got, France ; Michaux et al., 2008) et daté de l'Oligocène (33,9 à 23,0 millions d'années).

L'aire de répartition paléarctique de l'Écureuil roux couvre tout le vieux monde, depuis le nord du Portugal, jusqu'à l'extrémité du Kamtchatka. Il est présent quasiment dans toute l'Europe : dans les forêts feuillues, résineuses ou mixtes (Huxley, 2003 ; Mitchell-Jones et al., 1999), dans les parcs et jardins urbains (Babinska-Werka et Zolw,

2008 ; Kamenova, 2009), et jusqu'à 2000-2200 mètres d'altitude dans les Alpes (Fayard, 1984).

Figure 1 : Arbre phylogénétique de *Sciurus vulgaris*, construit sur la base de la méthode du maximum de vraisemblance (Dozières et al., en préparation). ★ Individus collectés en Rhône-Alpes.

L'Écureuil roux est le plus gros rongeur forestier présent en France. Il est diurne, n'hiberne pas (Moore, 1959 ; Thorington et al. 1997 ; Huxley, 2003), utilise des nids arboricoles construits en hauteur, et se nourrit principalement dans la canopée des arbres (Wauters et al., 2005b). Chez cette espèce polygyne (Biancardi et Do Linh San, 2006), la population est organisée selon une hiérarchie de dominance des 2 sexes, qui ne présentent pas de dimorphisme sexuel. Il possède une large et épaisse queue, utilisée comme balancier, et des membres adaptés pour l'escalade et le saut (Schmidt, 2011), principalement des postérieurs musculeux et griffus. Ses sens sont développés. Sa mâchoire est considérée comme morphologiquement primitive (Roth, 1996), n'ayant quasiment pas évolué depuis la fin de l'Oligocène. Elle se caractérise par deux paires d'incisives qui poussent continuellement, qui lui permettent de consommer à la fois des graines dures et de la nourriture plus molle (bourgeons, fleurs, champignons...). Son régime alimentaire est cependant principalement granivore, avec une préférence pour les graines des cônes de

l'Épicéa commun (*Picea abies*), de pins (*Pinus sp.*), de Sapin pectiné (*Abies alba*), des fruits du Hêtre commun (*Fagus sylvatica*), du Noisetier (*Corylus avellana*), des chênes (*Quercus sp.*) (Biancardi et Do Linh San, 2006). Selon les auteurs, un individu décortique entre 40 000 (Gurnell in (Bryce et al., 1997) et plus de 55 000 cônes /an, soit 150 par jour (Riou-Nivert, 2005).

Une partie de sa récolte est dispersée dans des cachettes qui regroupent en moyenne 2 graines-cônes [écarts : 1 - 5, n = 100] (Wauters et Casale, 1996). L'Écureuil les enfouit sur un rayon moyen de 10 mètres autour des semenciers résineux (Jianzhang et al., 2006).

Ses principaux prédateurs sont la Martre (*Martes martes*), l'Autour des palombes (*Accipiter gentilis*) (S. Ducruet (com. pers). L'Aigle royal (*Aquila chrysaetos*) (A. Goudon (com. pers); G. Ponthus (com. pers)), le Chat sauvage (*Felis silvestris*), la Buse variable (*Buteo buteo*), la Chouette hulotte (*Strix aluco*), et la Couleuvre d'Esculape (*Elaphe longissima*) sont également cités (Biancardi et Do Linh San, 2006).). Notons qu'autour des habitations, le chat domestique est un prédateur de ce rongeur et qu'il occasionne des prélèvements sur cette espèce en zone urbaine (<http://ecureuils.mnhn.fr/ecureuil-roux>).

Autrefois chassé (Riou-Nivert, 2009), il est aujourd'hui protégé au niveau européen par la convention de Berne (annexe III) et en France, par l'arrêté du 17 avril 1981.

Cette espèce européenne a fait l'objet de nombreux travaux, principalement en Belgique, Grande-Bretagne et Italie depuis plus d'une vingtaine d'années, en biologie des populations (Wauters et Dhondt, 1989 ; Andren et Lemnell, 1992 ; Wauters et Dhondt, 1992 ; Rushton et al., 1997 ; Kenward et al., 1998, Gurnell et al., 2002 ; Magris et Gurnell, 2006), et en génétique (Barratt et al., 1999 ; Oshida et Masuda, 2000 ; Hale et al., 2001).

L'arrivée imminente de l'Écureuil gris (*Sciurus carolinensis*) en France, en provenance d'Italie (Bertolino et Genovesi, 2003 ; Provot, 2005), nous a incité à rapidement combler nos lacunes sur la biologie et l'écologie de l'Écureuil roux sur notre territoire, en plaine comme en zone de montagne. Un programme national d'étude a ainsi été initié en 2007 par le Muséum National d'Histoire Naturelle et l'Office National des Forêts, avec pour objectifs:

- de faire un diagnostic de l'état des populations par l'analyse de la répartition de l'espèce en France,
- de caractériser ses différents habitats,
- de suivre l'évolution des effectifs selon les conditions du milieu (notamment selon les disponibilités en ressources alimentaires),
- d'analyser les interactions possibles entre l'Écureuil roux et les sciuridés introduits que sont le Tamia de Sibérie (*Tamias sibiricus*, présent en Île-de-France et en Picardie) et l'Écureuil à ventre rouge (*Callosciurus erythraeus*, présent à Antibes, Juan-les-Pins et Vallauris dans les Alpes Maritimes),
- et de mettre en place un plan d'action favorisant l'espèce autochtone par rapport aux Sciuridés exotiques, dont l'Écureuil gris prochainement aux portes de notre pays.

Trois volets du programme national sont déclinés en zone de montagne et présentés dans les différentes parties de ce mémoire.

- Le premier volet concerne la répartition, les caractéristiques morphométriques et phénotypiques de l'espèce dans les Alpes du Nord.

Plusieurs auteurs (Sidorowicz 1971 dans Finnegan *et al.*, 2009 ; Lurz *et al.*, 2005 ; Wauters *et al.*, 2007) ont souligné l'existence d'Écureuils aux pelages de couleurs dégradées du roux au noir. Qu'en est-il dans les populations françaises et dans les Alpes du Nord ? Les individus noirs de montagne, présentent-ils des différences morphométriques par rapport aux Écureuils roux de plaine ?

- Le second chapitre traite de l'évolution interannuelle de la population d'Écureuils roux sur le Massif de l'Épine (45°55 N, 5°80 E), à partir de l'utilisation de trois méthodes d'estimation proposées par Gurnell *et al.* (2001, 2004).

- Le dernier chapitre analyse l'occupation de l'espace par l'Écureuil roux dans différents types de peuplements forestiers de ce même massif.

Ce travail a pour objectif final de proposer des consignes de gestion forestière pour la conservation de l'Écureuil roux.

2. SECTEURS GÉOGRAPHIQUES ÉTUDIÉS

Nos travaux se sont déroulés à l'échelle du territoire national pour l'analyse morphométrique des cadavres collectés sur le réseau routier, à l'échelle des Alpes du Nord (Ain, Drôme, Haute-Savoie, Isère, Savoie) pour l'analyse morphométrique mandibulaire (Fig. 2), et sur le massif de l'Épine (45°35 N, 5° 0 E) pour le suivi de populations et l'étude de l'occupation de l'espace (Fig. 3).

Les Alpes du Nord sont découpées en différents secteurs climatiques (Bruno, 2006) ; Fig. 2). Ce zonage est basé sur le régime d'humidité atmosphérique, le relief et la végétation: chaque secteur est donc associé, en fonction de l'étagement de la végétation, à des essences forestières caractéristiques (par exemple : Pin cembro (*Pinus cembra*) dans le secteur interne, soumis à une sécheresse atmosphérique relative, et Hêtre dans les secteurs intermédiaires à plus forte humidité atmosphérique.)

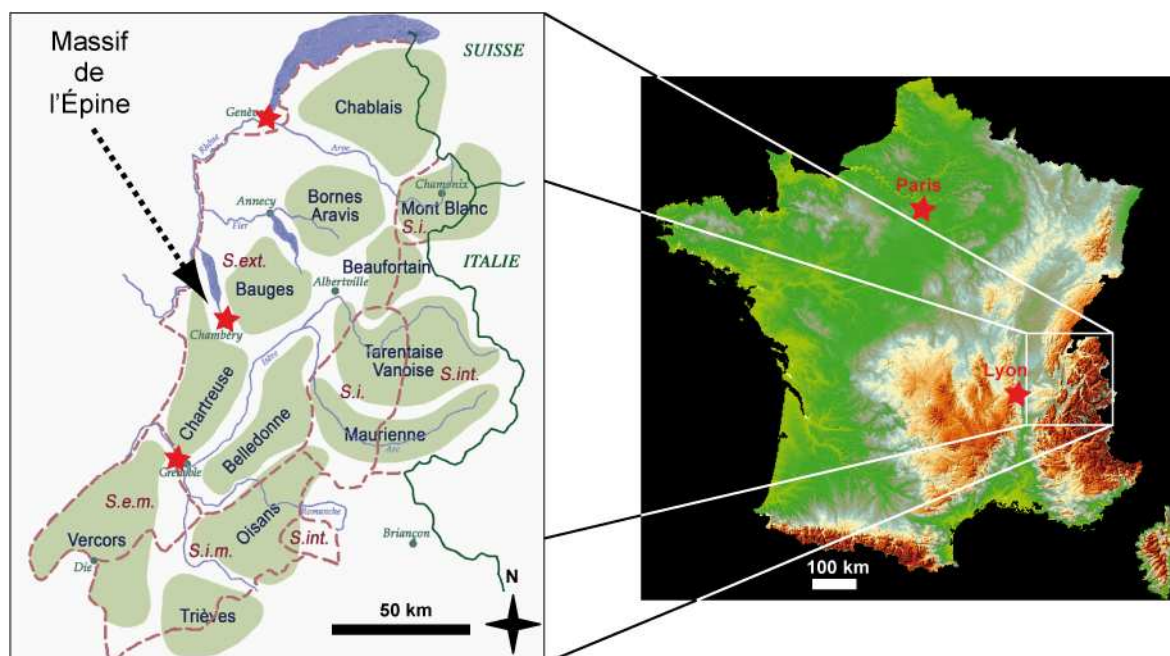


Figure 2 : Localisation des secteurs étudiés: France (fond de carte Lexilogo) et Alpes du Nord découpées par secteurs climatiques (dessin : N. Sardat, Irstea) (S.ext : secteur climatique externe ; S.e.m : secteur climatique externe méridional ; S.i : secteur climatique intermédiaire ; S.i.m : secteur climatique intermédiaire méridional ; S.int : secteur climatique interne).

L'Épine est un massif forestier des Préalpes calcaires, orienté nord-sud, qui couvre plus de 6000 hectares. Il est formé de versants abrupts (pente > 40%) entrecoupés par de petits plateaux. Les versants se rejoignent en une crête sommitale plus ou moins tronquée. Sur le versant est, la forêt occupe les altitudes comprises entre 550 et 1450 m, contre 375 et 1450 m côté ouest.

Du point de vue pédologique, un large éventail de sols se sont constitués sur ces pentes : depuis le lapiaz, en passant par des terres à argile de décarbonatation plus ou moins profondes, et jusqu'aux dépôts morainiques épais, abandonnés lors du retrait des glaciers.

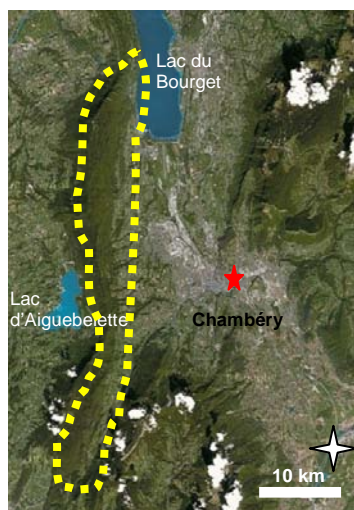


Figure 3 : Localisation du Massif de l'Épine (contour en pointillés jaunes), en Savoie.

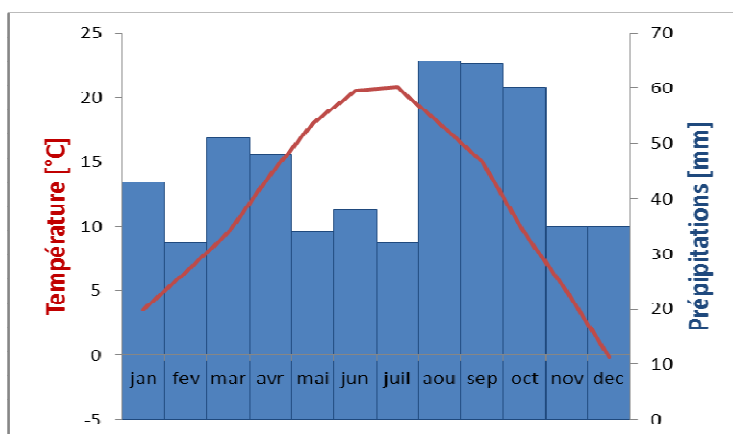


Figure 4 : Diagramme ombrothermique de la station météorologique de Voglans (moyennes mensuelles de 1995 à 2010; Météo France)

Le climat local est de type océanique sous influence montagnarde avec une pluviométrie annuelle moyenne de 1685 ± 73 millimètres (Poste météo de Vimines, au pied du massif de l'Épine à 550 m d'altitude. 1995-2010), et une température annuelle moyenne de $9,5^{\circ}\text{C}$ dans la combe de Chambéry (Voglans : 235 m alt. Fig. 4). Ce climat est caractérisé par un hiver enneigé de décembre à avril, et un été souvent sec et orageux.

Au cours de la période d'étude, le climat a été caractérisé (voir Yvrande et Flachet 2008-2011) :

- en 2008, par un printemps et un été pluvieux, un enneigement précoce (dès le 4 octobre) ;
- en 2009, par un enneigement important et de longue durée au cours de l'hiver (de décembre à mars à 1000 m), et un été chaud et sec ;
- en 2010, par une importante chute de neige début décembre, suivie d'un hiver sans neige à 1000 m dès début janvier ;
- en 2011, par un printemps et une fin d'été-début d'automne exceptionnellement chauds.

D'après le classement CORINE Land Cover, les habitats forestiers de ce massif sont divisés en trois catégories : la forêt de feuillus (qui correspond aux « forêts à feuillus dominants », code 311), la forêt de conifères (code 312) et la forêt mélangée ou mixte (code 313). Alors que la moitié inférieure des versants est plutôt dominée par les feuillus (le Hêtre, les érables *Acer spp.*, le Frêne commun *Fraxinus excelsior*, les tilleuls *Tilia spp.*, etc.), les résineux, d'abord épars, sont dominants plus l'altitude s'élève (le Sapin pectiné et l'Épicéa commun).

Les versants sont traités en taillis simple ou en taillis avec réserves (nommé ci-après "taillis-sous-futaie"). De larges zones ont été enrésinées par plantations et sont traitées en futaie régulière. Les plateaux et les zones résineuses du haut de versant sont quant à eux traités en futaie irrégulière, aussi appelée « futaie jardinée ».

3. ANALYSE DE LA VARIABILITÉ MORPHOLOGIQUE DE L'ÉCUREUIL ROUX

3.1. Introduction

Les variations morphologiques et les caractéristiques comportementales et physiologiques entre sous-espèces montrent les capacités d'une espèce à s'adapter, à exploiter un environnement changeant. Ces variations sont souvent considérées comme phylogéniques et sensibles à la pression de sélection (Riska 1989 dans Hale & Lurz, 2003) : un génotype peut engendrer divers phénotypes par sélection naturelle et/ou dérive génétique.

La variabilité individuelle est également soumise aux conditions dans lesquelles ont vécu les femelles durant la gestation, puis les jeunes au cours de leur croissance. Ainsi, chez des individus apparentés, la forme de chacun de leurs organes peut être identique ou différente selon leur âge, leur sexe, leur lieu de vie, leurs maladies, leur nourriture, etc. La morphologie de l'Écureuil roux a été présentée dans diverses études (Saint-Girons, 1973 ; Lurz et al., 2005 ; Wauters et al., 2007).

Au regard des relevés biométriques réalisés sur des cadavres collectés sur l'ensemble du territoire métropolitain, et après avoir commenté la répartition temporelle de cette récolte, nous avons souhaité répondre à la question suivante :

Question 1 : Existe-t-il des différences biométriques entre Écureuils provenant des différents secteurs biogéographiques en France, et existe-t-il un dimorphisme sexuel ?

Nous profiterons de cet échantillon pour vérifier d'une part la loi d'Allen (Allen, 1877), qui stipule que « la longueur des appendices par rapport à la taille corporelle diminue dans les régions froides chez les espèces endothermiques », et d'autre part la loi de Bergmann (Bergmann, 1847), pour qui « le poids corporel, chez les espèces endothermiques, augmente avec la latitude et la diminution de la température ».

Question 2 : La longueur des oreilles est-elle plus courte chez les individus vivant dans les secteurs biogéographiques de montagne, en particulier l'Alpin, que chez les Écureuils présents dans les secteurs de basse altitude ?

Question 3 : Y a-t-il une réduction du poids des individus avec la latitude à l'échelle de la France ?

La quantification précise du nombre de sous-espèces d'Écureuils roux présentes en Europe de l'Ouest a été parallèlement très discutée. S'intéressant à la classification de l'Écureuil roux dans son aire de répartition en Europe, Miller (1907) a proposé plus de 40 sous espèces. La distinction de la couleur du pelage était à cette époque un des critères de classement utilisé (Miller, 1907).

La couleur du pelage dépend du processus de mélanogénèse qui intervient dans la pigmentation des poils. Par l'intermédiaire de la protéine Mc1r, les mélanocytes produisent différents types de mélanines, l'eumélanine et la phéomélanine, qui selon leur répartition et leur densité donnent des colorations de poils différentes (Madsen, 2011) (Fig. 5).

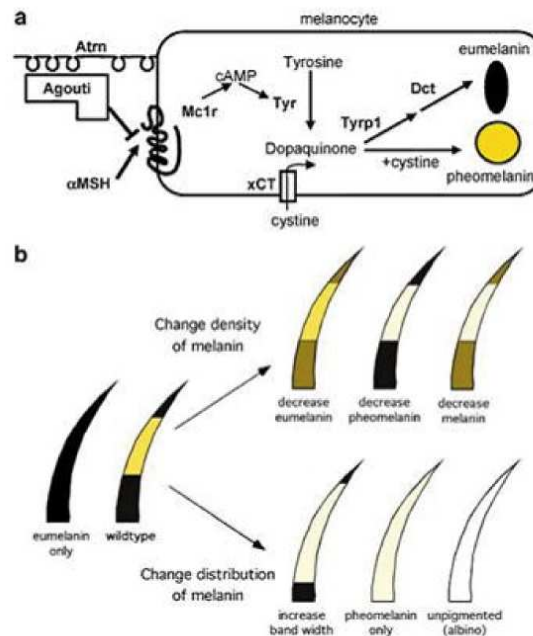


Figure 5 : Représentation graphique de la mélanogénèse (a) et de ses effets phénotypiques (b) sur la coloration des poils (extraite de C. Lynne Madsen, 2011).

Malgré la présence d'une seule sous-espèce en France (Dozières et al. In prep.), les zones montagneuses semblent présenter une proportion élevée d'individus au phénotype noir (Gloger, 1883 ; Voipio, 1969 ; Saint-Girons, 1973 ; Lurz et al., 2005).

Question 4 : A l'échelle de la France, la couleur du pelage noir est-elle corrélée aux secteurs biogéographiques montagneux, et en particulier à l'alpin ?

Question 5 : Plus localement à l'échelle des Alpes du nord françaises, l'altitude, l'habitat, le secteur climatique et le sexe, influencent-ils la fréquence d'individus au pelage noir ?

Différents auteurs se sont intéressés précédemment à la répartition de ce phénotype. Pour Tittensor (1970), Saint-Girons(1973), Finnegan et al (2009), l'altitude, l'humidité et la présence de résineux (épicéas et sapins) pourraient être en relation avec l'assombrissement de la couleur du pelage. Pourtant, Hale & Lurz (2003) notent en Grande-Bretagne une rapide extinction du morphe noir au profit du roux suite aux récentes plantations de résineux. Même constat en Europe, hors zones montagneuses, où il y aurait de moins en moins d'Écureuils au pelage sombre selon un gradient sud-ouest à nord-est (Lurz et al., 2005) alors qu'inversement, les résineux dominent progressivement en allant vers les forêts boréales (Hale et

Lurz, 2003). De la même manière, si de nombreux Écureuils au pelage foncé (roux-noir et noir) fréquentent le fond des vallées feuillues alpines (obs. pers.), la limite altitudinale supérieure des individus au pelage roux, est difficile à fixer, mais de toute évidence progressive avec le passage au pelage noir.

La longueur du pied postérieur a été comparée en fonction de la couleur du pelage en Italie septentrionale (Wauters et al., 2004), sans montrer de différences significatives. Les Écureuils roux des Alpes du nord présentent-ils des différences morphologiques plus subtiles ?

Les mandibules font souvent partie des premiers éléments du squelette à évoluer sous la pression de modifications du milieu (Cornette et al., 2012). Ainsi, en comparaison au genre *Rattus*, l'évolution des sciuriformes a engendré un plus grand volume de fibres dans le masséter antérieur, permettant de démultiplier la puissance de morsure des incisives, et de s'adapter à la consommation de graines plus dures (Thorington et Darrow, 1996).

Par-ailleurs, une étude morphologique orientée sur la forme des mandibules de Sciuridés, conclut qu'elle n'est ni corrélée à la direction de mastication, ni à la morphologie de la couronne dentaire (partie de la dent qui dépasse de la gencive ; Michaux et al., 2008). Les auteurs notent cependant que la taille des mandibules des espèces comparées décroît avec le changement de la musculature faciale et l'arrondissement de la tête. D'autres auteurs soulignent l'avantage mécanique que confèrent le muscle masséter et le muscle temporal, bien développés chez les Écureuils arboricoles, leur permettant de consommer fruits et graines durs (Velhagen et Roth, 1997).

En travaillant sur les mandibules, pièces osseuses du crâne les moins abîmées lors de collisions avec des véhicules, nous tenterons de répondre aux questions suivantes :

Question 6 : Existe-t-il un dimorphisme sexuel au niveau mandibulaire ?

Question 7 : Existe-t-il une différence de taille et de conformation mandibulaire selon les secteurs climatiques ?

3.2. Matériel et méthodes

Collecte des Écureuils roux

Les Écureuils roux, morts par collision sur le réseau routier métropolitain, ont été collectés entre 2007 et 2011 par des personnels assermentés et autorisés de l'Office National des Forêts (arrêté ministériel du 18 mars 2007), ou sont issus de collections de musées. Leur localisation a été associée, à l'échelle nationale, à l'un des quatre secteurs biogéographiques de la nomenclature Directive Habitats (92/43/EEC), aux habitats CORINE Land Cover et aux secteurs climatiques à l'échelle des Alpes du Nord. Les individus collectés ont été congelés rapidement après leur prélèvement sur le terrain.

Variabilité morphologiques de l'Écureuil roux à l'échelle nationale

Au laboratoire, les individus ont été pesés (au g) et mesurés (en mm). Parmi les mensurations, nous avons retenu celles classiquement prises en compte chez les mammifères : les longueurs du corps (à plat sur le ventre, depuis la pointe du nez jusqu'à l'insertion de la queue), de la queue (à plat, de l'extrémité du bassin à la pointe du pelage caudal), prises au réglet, celles du pied postérieur (de l'arrière du pied à la pointe du doigt le plus long, sans ongle) et de l'oreille (depuis la base du crâne jusqu'à la pointe de l'oreille, sans le pinceau), prises au pied à coulisse (Annexe 2).

L'ensemble des analyses statistiques suivantes ont été réalisées en utilisant le logiciel R 2.14.1 (R Development Core Team 2012).

Les longueurs tête+corps, queue, pied postérieur et oreille ainsi que le poids ont été comparés en fonction de la provenance des individus au moyen du test de Kruskal-Wallis, noté H^2_{ddl} (seuil de probabilité $\alpha = 5\%$), puis d'une analyse de correspondance principale (ACP, programme 'ade4' (Dray et Dufour, 2007)), et enfin en fonction du sexe au moyen du test de Wilcoxon, noté U. Le poids a par ailleurs été analysé en fonction de la latitude à l'aide d'une régression linéaire (programme 'stats').

Les longueurs des oreilles ont été analysées en fonction de la provenance et du gabarit (longueur tête+corps) des individus, grâce à des modèles de linéarisation généralisée ('*Generalized Linear Model*' ou GLM : Crawley, 2007), calculés à l'aide du programme 'MASS' (Venables et Ripley 2002).

Pour caractériser la variabilité de la couleur du pelage, nous avons classé les individus en trois catégories : roux, roux-noir et noir. La variation de la fréquence du pelage noir a été analysée selon les secteurs biogéographiques au niveau national et comparée au moyen d'un modèle de linéarisation généralisée ('*Generalized Linear Model*' ou GLM : Crawley, 2007) s'adaptant à des variables exprimées sous la forme de fréquences, en ajustant la variance des observations à une loi Binomiale au moyen de la fonction liante « logit ». Les GLM ont été calculés grâce au programme 'MASS' (Venables et Ripley 2002).

Les variables des modèles ont été sélectionnées grâce au critère d'information d'Akaike, corrigé pour de petits échantillons (AICc), et à leur poids noté w_i (Symonds et Moussalli, 2011). Un échantillon a été considéré comme « petit » quand le ratio de la taille de l'échantillon n divisé par le nombre de classes du paramètre du modèle k était inférieur à 40 (Burnham et Anderson, 2004 ; Symonds et Moussalli, 2011). Le meilleur modèle a été choisi : (i) lorsqu'il présentait la plus petite valeur d'AICc, s'écartant d'au moins 6 unités des autres modèles (noté Δ_{AICc}), et (ii) qu'il avait le plus grand poids (w_i). Le poids est une valeur comprise entre 0 et 1, dont la somme pour tous les modèles est 1. Il peut être considéré comme analogue à la probabilité qu'un modèle explique le mieux la variation des données (Symonds et Moussalli, 2011). Les AICc et les poids ont été calculés grâce au programme 'MuMIn' (Barton, 2012). Pour les GLM, la normalité de distribution des résidus des modèles a été vérifiée graphiquement (droite de Henry ou QQ-plot), et l'homogénéité de la variance en visualisant la relation entre les résidus standardisés et les valeurs prédites des modèles. Pour les GLM ajustés à une loi Binomiale, l'adéquation des modèles est vérifiée avec un graphique des Distances de Cook (Venables et Ripley 2002), figurant en Annexe.

Variabilité morphologiques des individus à l'échelle des Alpes du Nord

La variation de la fréquence du pelage noir a été analysée en fonction de l'altitude et du sexe au moyen d'un GLM Binomiale (logit).

Une analyse de la variabilité morphologique a également été conduite sur les héli-mandibules. Cette approche permet de différencier dans la forme, divers caractères de taille et de conformation (Needham, 1950). L'héli-mandibule est constituée de trois apophyses en partie postérieure et d'un ramus horizontal qui les relie à l'incisive (Fig. 6). Elle porte une prémolaire et trois molaires à l'âge adulte. Les jeunes, qui ne présentaient pas de 3^{ème} molaire, ont été exclus du lot.

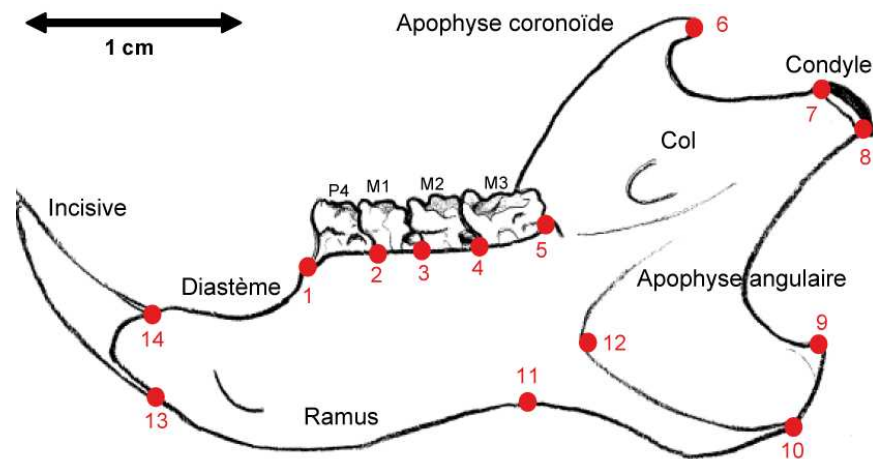


Figure 6 : Schéma des régions anatomiques d'une demi-mandibule d'Écureuil roux et du positionnement des 14 points homologues numérotés (points rouges) (vue de la face linguale, dessin : S.Laguet).

Ce travail concerne une analyse de la forme de la face linguale d'héli-mandibules posées à plat et digitalisées en 2D (objectif Leica 0,5 et zoom 0,8, logiciel GIMP2), par 14 points homologues (Tab. I; TpsDig 2.12 ; J. Rohlf, 2008 ; zoom 0,55) selon la méthode de l'analyse Procruste (TpsRelw 1.49 ; J. Rohlf, 2010). Une seule héli-mandibule est utilisée par individu, en priorité la droite (Fig. 6).

Tableau I : Description de l'emplacement des 14 points homologues sur la face linguale de la mandibule.

N° du pt homologue	Description de son emplacement
1	Interface rostrale os-dent de la prémolaire P4
2	Extrémité antérieure de la molaire M1
3	Extrémité antérieure de la molaire M2
4	Extrémité antérieure de la molaire M3
5	Interface caudale os-dent de la molaire M3)
6	Pointe postérieure de l'apophyse coronoïde
7	Rebord antérieur du renflement supérieur de la pointe du condyle
8	Rebord antérieur du renflement inférieur de la pointe du condyle
9	Pointe postérieure de l'apophyse angulaire
10	Extrémité postérieure de la crête massétérique inférieure
11	Point d'inflexion de la courbe de la bordure inférieure de la mandibule (Incisura vasorum facialum)
12	Point d'inflexion antérieure de l'apophyse angulaire
13	Point d'insertion inférieure de l'incisive sur le ramus
14	Point d'insertion supérieure de l'incisive sur le diastème

Une vérification de l'erreur de précision opérateur du positionnement successif des 14 points homologues est réalisée sur 3 mandibules d'individus adultes récoltés à proximité, et ayant une couleur de pelage

semblable. L'objectif est de s'assurer que la variabilité de positionnement des points homologues sur chaque individu est inférieure à la variabilité entre les 3 individus. Les 3 mandibules sont prises en photo alternativement 15 fois chacune, puis sur deux demi-journées, les 14 points homologues sont positionnés alternativement sur chacune des photos. Une répétition du positionnement des 14 points homologues est réalisée 2 jours après la première sur l'ensemble de l'échantillon. Réalisée dans le même contexte, elle sert d'échantillon contrôle.

Les différences de taille de mandibule (centroïde size log transformée) entre groupes (habitats CORINE, secteurs climatiques, morphes) et sexes ont été testées par une analyse de variance (ANOVA; programme 'stat'). Les différences de conformation de mandibule entre groupes et sexes ont été analysées par une analyse de variance multivariée (MANOVA). La variabilité globale de la conformation des mandibules a été analysée par une Analyse en Composante Principale (ACP ; TpsRelw 1.49 ; J. Rohlf, 2010).

Une Analyse Factorielle Discriminante (AFD) de la conformation des mandibules a été finalement réalisée en fonction des secteurs climatiques, afin de : (1) quantifier les différences morphologiques ; (2) visualiser ces différences de formes à l'aide d'un arbre calculé sur la base des distances de Mahalanobis.

3.3. Résultats

Variabilité morphologiques de l'Écureuil roux à l'échelle nationale

Deux cent quarante-deux cadavres d'Écureuils roux adultes et sub-adultes (poids > 250 g) ont été récoltés entre l'été 2007 et le printemps 2011 : 16 en 2007, 57 en 2008, 57 en 2009, 104 en 2010 et 8 en 2011, auxquels ont été rajoutés 14 individus plus anciens (postérieurs à l'année 1985) issus de collections de muséums (Annexe 1). Ces individus ont été collectés au cours des quatre saisons de l'année : 33% en été, 27% en hiver, 24% au printemps et 16% en automne (Fig. 7). La différence de récolte saisonnière n'est statistiquement pas significative ($\chi^2_3=6,03$; $p=0,11$).

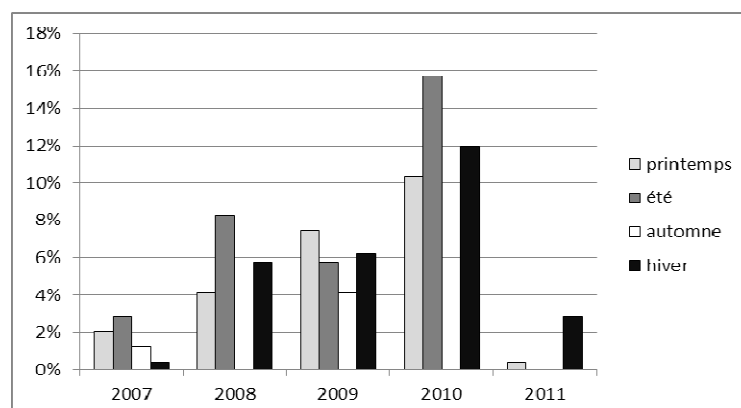


Figure 7 : Pourcentage d'individus récoltés selon les années et les saisons (n=242) entre 2007 et 2011.

Leur localisation a été associée à l'un des quatre secteurs biogéographiques de la nomenclature Directive Habitats (92/43/EEC) (Fig. 8) : 71 sont localisés en domaine alpin, 66 en domaine atlantique, 99 en domaine continental et 20 en domaine méditerranéen.

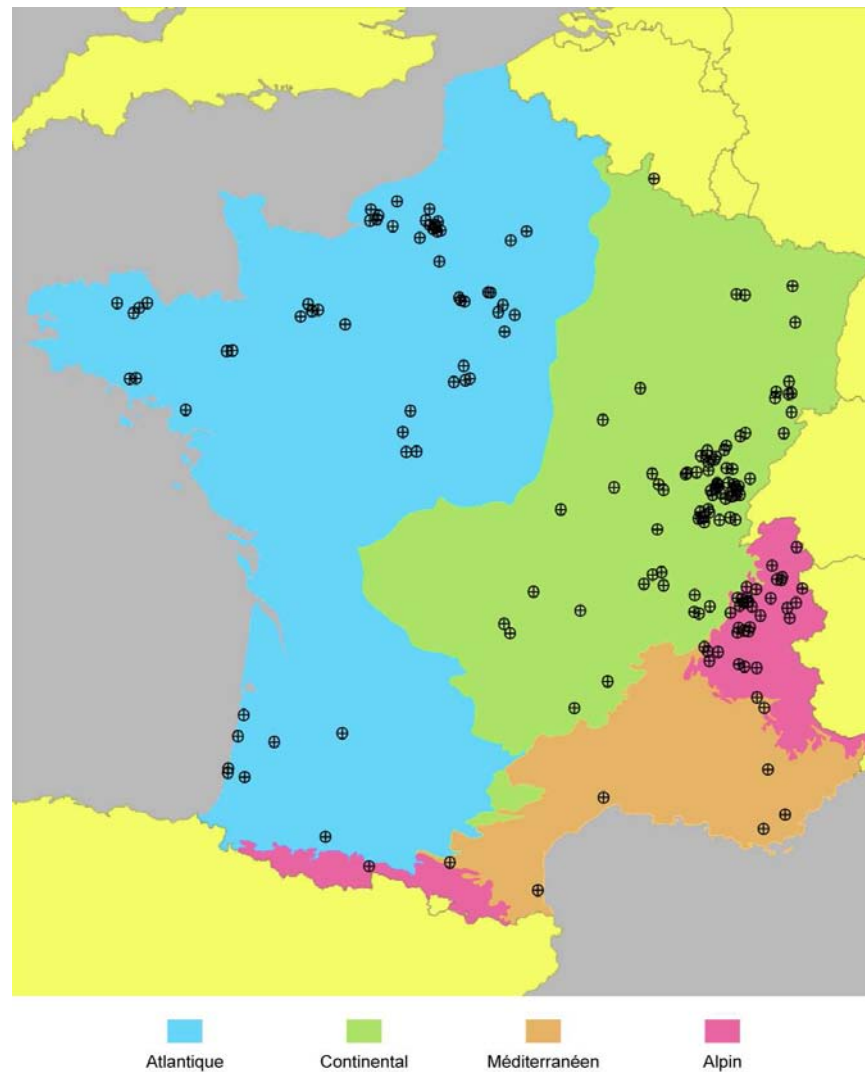


Figure 8 : Localisation, par secteur biogéographique des 256 **Écureuils roux** collectés entre 2007 et 2011 sur le réseau routier métropolitain.

Variabilité morphologique corporelle à l'échelle de la France

Les caractéristiques morphologiques des 256 individus collectés varient peu en fonction des secteurs biogéographiques. Les individus continentaux sont plus lourds et possèdent de plus grands pieds, queue et oreille que la moyenne (Tab. II), tandis que les alpins sont plutôt semblables à la moyenne. Les individus roux-noir et roux sont nettement majoritaires, en particulier dans les domaines atlantique et continental. Le morphe roux est quant à lui moins représenté dans le secteur alpin (Tab. II).

Tableau II : Caractéristiques des Écureuils roux collectés en France, selon leur région biogéographique de provenance (n=256). (Morphe : R : roux ; R/N : roux/noir ; N : noir ; Nr : Non renseigné ; Mesures présentées sous la forme : moyenne \pm se). Résultats des tests de Kruskal-Wallis (H^2) et significativité (^{NS} : Non significatif ; ** : $p < 0.01$).

Région biogéographique	Poids total	Longueur				Sexe			Morphe			
		queue	tête+corps	pied	oreille	♀	♂	Nr	R	R/N	N	Nr
Alpin (n=71)	323,5 \pm 2,2	17,8 \pm 0,1	21,5 \pm 0,1	5,80 \pm 0,02	2,84 \pm 0,02	30	40	1	13	27	23	9
Atlantique (n=66)	320,6 \pm 4,7	17,5 \pm 0,1	21,7 \pm 0,1	5,74 \pm 0,03	2,66 \pm 0,03	30	36	-	15	8	-	42
Continental (n=99)	330,1 \pm 3,3	17,9 \pm 0,1	21,4 \pm 0,1	5,83 \pm 0,03	2,90 \pm 0,04	42	54	3	40	43	8	8
Méditerranéen (n=20)	316,3 \pm 9,1	17,3 \pm 0,3	20,9 \pm 0,3	5,68 \pm 0,07	2,68 \pm 0,06	11	8	1	6	5	3	6
H^2_3	4,29 ^{NS}	6,19 ^{NS}	4,59 ^{NS}	5,69 ^{NS}	30,06**							
TOTAL	323,6 \pm 2,2	17,7 \pm 0,1	21,5 \pm 0,1	5,79 \pm 0,02	2,84 \pm 0,02	113	138	5	74	83	34	65

L'analyse des données morphologiques, **selon les secteurs biogéographiques**, montre l'absence de différences significatives, tant pour les longueurs de la tête+corps, de la queue et du pied postérieur (Tab. II). Par ailleurs, il n'y a pas d'augmentation du poids en fonction de la latitude ($y=3^E-06x + 329,85$; $R^2= 0.0002$).

La longueur de l'oreille varie essentiellement selon les secteurs biogéographiques (Tab. III, Annexe 3). Malgré un gabarit corporel comparable entre secteurs, les oreilles des individus continentaux sont plus grandes que celles des secteurs alpin, méditerranéen et atlantique ($x \pm sd$, respectivement : 2,90 \pm 0,36 cm ; 2,84 \pm 0,02 cm ; 2,68 \pm 0,28 cm et 2,66 \pm 0,24 cm).

Tableau III : Sélection des variables expliquant le mieux la variation de la longueur de l'oreille en fonction de la longueur tête+corps et du secteur biogéographique. Seuls les modèles avec un $\Delta AICc < 6.0$ sont présentés. Modèle sélectionné en caractère gras.

Sources de variations	k	AICc	$\Delta AICc$	w_i
Secteur biogeographique (SBG)	5	107.23	0.00	0.88
SBG + Longueur tête-corps	12	111.19	3.95	0.12

La variabilité des caractéristiques morphologiques et des groupes d'individus est analysée par une ACP dont les axes 1 et 2 expriment 97% de la variance totale (Fig. 9). L'axe 1 discrimine la masse des individus, avec d'un côté les secteurs méditerranéen et atlantique et de l'autre les secteurs continental et alpin. Le gabarit des individus est bien défini par l'axe 2, avec ceux du secteur atlantique qui diffèrent de ceux des 3 autres secteurs.

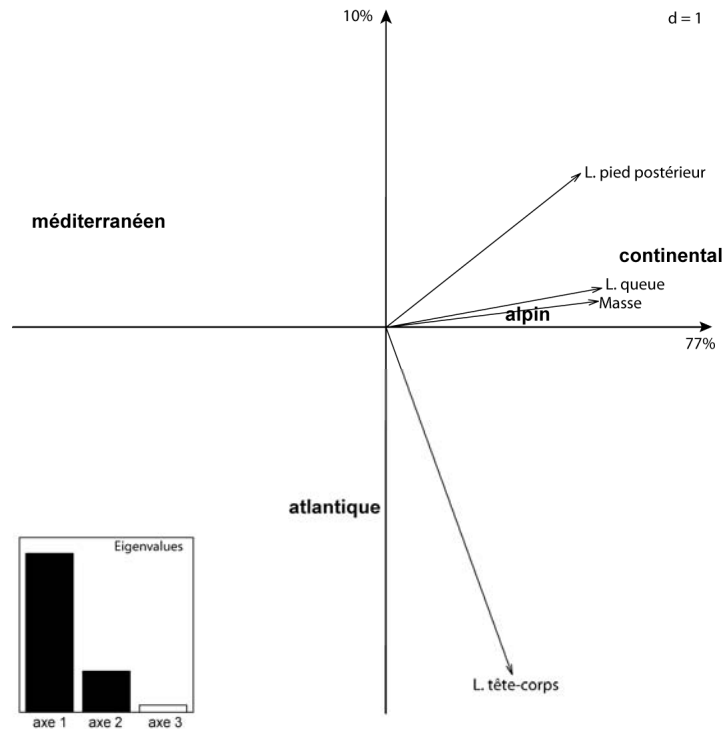


Figure 9 : ACP présentant les mensurations des **Écureuils roux** récoltés en France, illustrée selon les secteurs biogéographiques.

Il n'y a pas de différence de longueur tête+corps et de longueur de pied **entre sexes** (Tab. IV). Par contre, on observe une différence significative de masse totale et de longueur de queue entre mâles et femelles, toutes provenances confondues (Tab. IV). Les femelles ($x \pm sd$: 332 ± 40 g, $n= 113$) sont en moyenne plus lourdes et ont une plus longue queue ($18,7 \pm 0,9$ cm) que les mâles (318 ± 30 g, $17,4 \pm 0,9$ cm, $n=138$). On observe également une différence significative de longueur d'oreille entre mâles et femelles (Tab. IV). Les mâles ont des oreilles plus longues ($x \pm sd$: $2,86 \pm 0,4$ cm) que les femelles ($2,80 \pm 0,3$ cm).

Tableau IV : Caractéristiques des **Écureuils roux** collectés en France, selon leur sexe ($n=251$). (Morphe : R : roux ; R/N : roux/noir ; N : noir ; Nr : Non renseigné ; Mesures présentées sous la forme : moyenne \pm se). Résultats des tests de Mann-Whitney-Wilcoxon (U) et significativité (^{NS} : Non significatif ; * : $p<0,05$; ** : $p<0,01$).

Sexe	Poids	Longueur				Morphe			
	total	queue	tête+corps	pied	oreille	R	R/N	N	Nr
Femelles (n=113)	324,7 \pm 2,2	18,1 \pm 0,1	21,5 \pm 0,1	5,79 \pm 0,03	2,80 \pm 0,03	33	36	18	26
Mâles (n=138)	319,0 \pm 2,7	17,4 \pm 0,1	21,5 \pm 0,1	5,80 \pm 0,03	2,86 \pm 0,03	41	46	16	35
U	6311,5**	3708,5**	5250 ^{NS}	5623 ^{NS}	6747,5*				

Variabilité de pelage à l'échelle de la France

Aucun morphe noir n'a été décrit dans le secteur atlantique. Il y a une différence significative de fréquence des individus au pelage noir **selon les secteurs biogéographiques** à l'échelle du territoire

national: le secteur alpin présente une proportion plus importante d'individus au pelage noir (32%, GLM, coefficient pour les Alpes : $1,79 \pm 0,45$; $p < 0,01$; Tab. II).

Variabilité morphologiques des individus à l'échelle des Alpes du Nord

Fréquence des pelages noirs dans les Alpes du nord

Les 85 individus provenant des Alpes du nord ont été géoréférencés (ArcView version 3.2, ESRI, Californie) et associés à un habitat CORINE (Tab. V). La classification européenne Land Cover est à la fois précise et reproductible : par exemple le code 312, qui regroupe toutes les forêts à résineux dominants, correspond dans les Alpes du Nord aux pessières, sapinières, pinèdes et mélèzins.

Tableau V : Localisations des 85 cadavres d'Écureuils roux adultes selon les habitats CORINE Land Cover.

Dénomination CORINE Land Cover	Code de l'habitat	N
Tissu urbain discontinu	112	16
Equipements sportifs et de loisirs	142	3
Prairies	231	3
Systèmes culturaux et parcellaires complexes	242	4
Surfaces agricoles, interrompues par des espaces naturels importants	243	6
Forêts de feuillus	311	27
Forêts de conifères	312	14
Forêts mélangées	313	10
Pelouses et pâturages naturels	321	2

Cet échantillon de 85 cadavres regroupe des individus des secteurs climatiques : externe (58%), externe méridional (8%), intermédiaire (16%), intermédiaire méridional (5%) et interne (1%). Les mâles (57%) sont plus représentés que les femelles (42%). Un individu n'est pas sexé. Les morphes entièrement roux ou entièrement noir représentent respectivement 25% et 28% de l'échantillon. Le morphe roux/noir concerne 46% des individus avec un très large éventail de teintes entre le roux et le noir.

Ces Écureuils ont été collectés dans 9 types d'habitats Corine Land Cover : 32% en "forêts de feuillus", 16% en "forêts de conifères", 12% en "forêts mélangées" et 19% en milieu urbain urbain. Le plus grand nombre de mâles au pelage noir ($n=7$) a été collecté entre 210 et 450 m d'altitude, alors que le maximum pour les femelles ($n=7$) l'a été entre 860 et 1890 m (Tab. VI).

Tableau VI : Répartition des pelages des 85 Écureuils roux adultes collectés dans les Alpes du Nord, selon le sexe et l'altitude.

Tranches altitudinales [min-max]	n	Femelles				Mâles			
		R	RN	N	Na	R	RN	N	Na
[210- 450 m]	28	5	4	1	1	5	3	7	2
[455 – 850 m]	28	4	3	4	1	2	9	2	3
[860 – 1890 m]	29	3	3	7	-	2	9	3	2

La fréquence du pelage de couleur noire varie selon l'altitude et le sexe ($\Delta_{AICc} = 100,49$; $W_i=1.00$; Annexe 4). Dans notre échantillon ($n=24$), autant de mâles que de femelles portent un pelage noir (Tab. VI). La probabilité de rencontrer une femelle noire augmente avec l'altitude (coefficient: $0,004 \pm 0,001$; $p=0,01$; Fig. 10) ce qui n'est pas le cas pour les mâles (coefficient: $-0,002 \pm 0,001$; $p=0,13$).

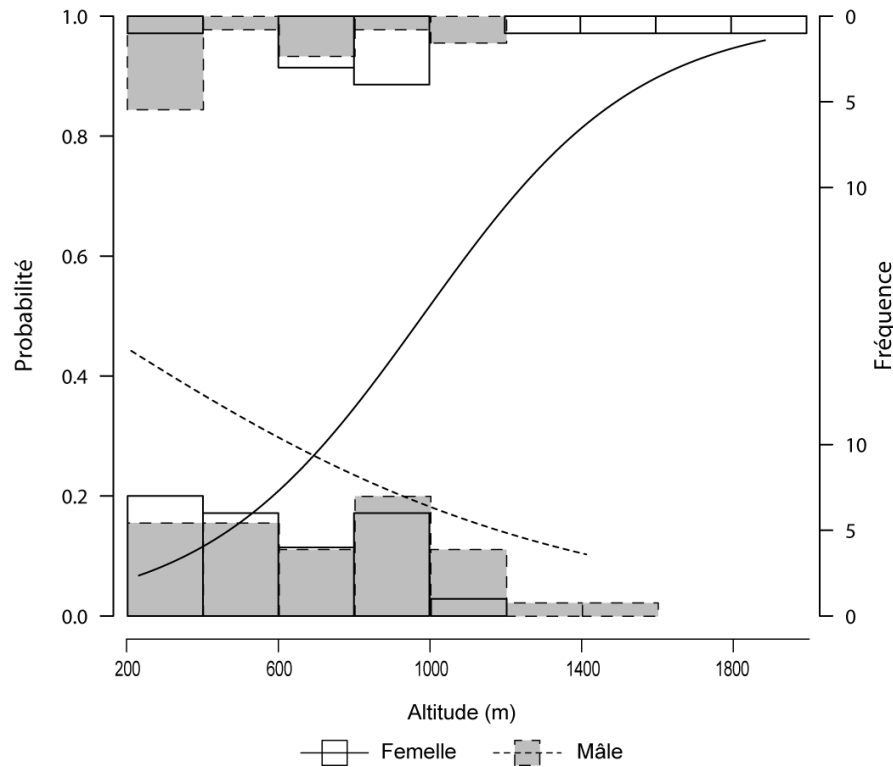


Figure 10 : Fréquence des 24 Écureuils rouges adultes au pelage noir collectés dans les Alpes du Nord, en fonction des sexes et de l'altitude.

Variabilité morphologique mandibulaire

Du fait de la présence de mandibules cassées chez certains individus provenant des Alpes du Nord, 73 d'entre-eux ont été analysés (Tab. VII). L'échantillon est composé de 56% de mâles et de 44% de femelles. Soixante-cinq pourcent des individus proviennent du secteur climatique externe, 14% du secteur intermédiaire, 11% du secteur externe méridional, 7% du secteur intermédiaire méridional et 3% du secteur interne. Trente-et-un pourcent des individus ont un pelage noir, 22% un pelage roux et 47% ont un pelage intermédiaire. Soixante-sept pourcent des individus proviennent d'habitats forestiers au sens Corine Land Cover, 18% de zones urbaines, et 15% de zones ouvertes (agricoles, de loisir, pelouses, prairies).

Tableau VII : Caractéristiques des Écureuils roux des Alpes du Nord selon les secteurs climatiques, leur sexe et leur âge (Age: 2: adulte [233-374g]; 3 : vieil adulte [285-412g]; Nr : Non renseigné) (n=73).

Secteurs climatiques	Age			Sexe			Morphe		
	2	3	Nr	♀	♂	Nr	Roux	Roux/Noir	Noir
Externe (n=48)	38	9	1	18	30		12	22	14
Externe méridional (n=8)	5	3		5	3			6	2
Intermédiaire (n=10)	5	4	1	5	5		2	3	5
Intermédiaire méridional (n=5)	4	1		3	2		2	3	
Interne (n=2)	1	1		1		1			2

L'analyse de la taille et de la conformation de la mandibule ne montre pas de différences entre les sexes (Fig. 11).

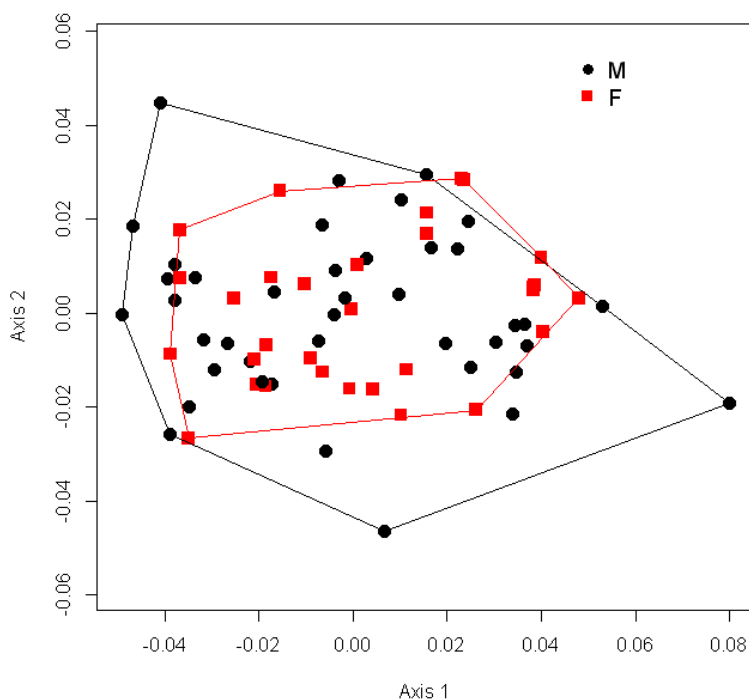


Figure 11 : ACP de la conformation des mandibules illustrée selon le sexe des Écureuils roux collectés dans les Alpes du Nord.

La variabilité globale de conformation des 73 mandibules est expliquée à 44 et 13%, respectivement par les axes 1 et 2 de l'ACP (10% pour l'axe 3). L'ACP révèle une variabilité morphologique structurée en fonction des secteurs biogéographiques. Il n'y a aucune différence de taille de mandibule selon les morphes, les habitats Corine land Cover et les secteurs climatiques des Alpes du Nord.

On note cependant une différence significative ($p < 0,05$) de conformation des mandibules entre les secteurs climatiques (Tab VIII).

Tableau VIII : MANOVA de la conformation des 73 mandibules d'Écureuils roux adultes en fonction des morphes, des habitats Corine Land Cover et des secteurs climatiques.

Sources de variations	d.d.l.	F	P
Morphe	2	1,1542	0,36
Corine	7	1.1104	0.27
Secteur	4	1.5147	0.04*
Morphe : Corine	9	0.9363	0.68
Morphe : Secteur	4	1.1091	0.34
Secteur : Corine	8	1.2246	0.09

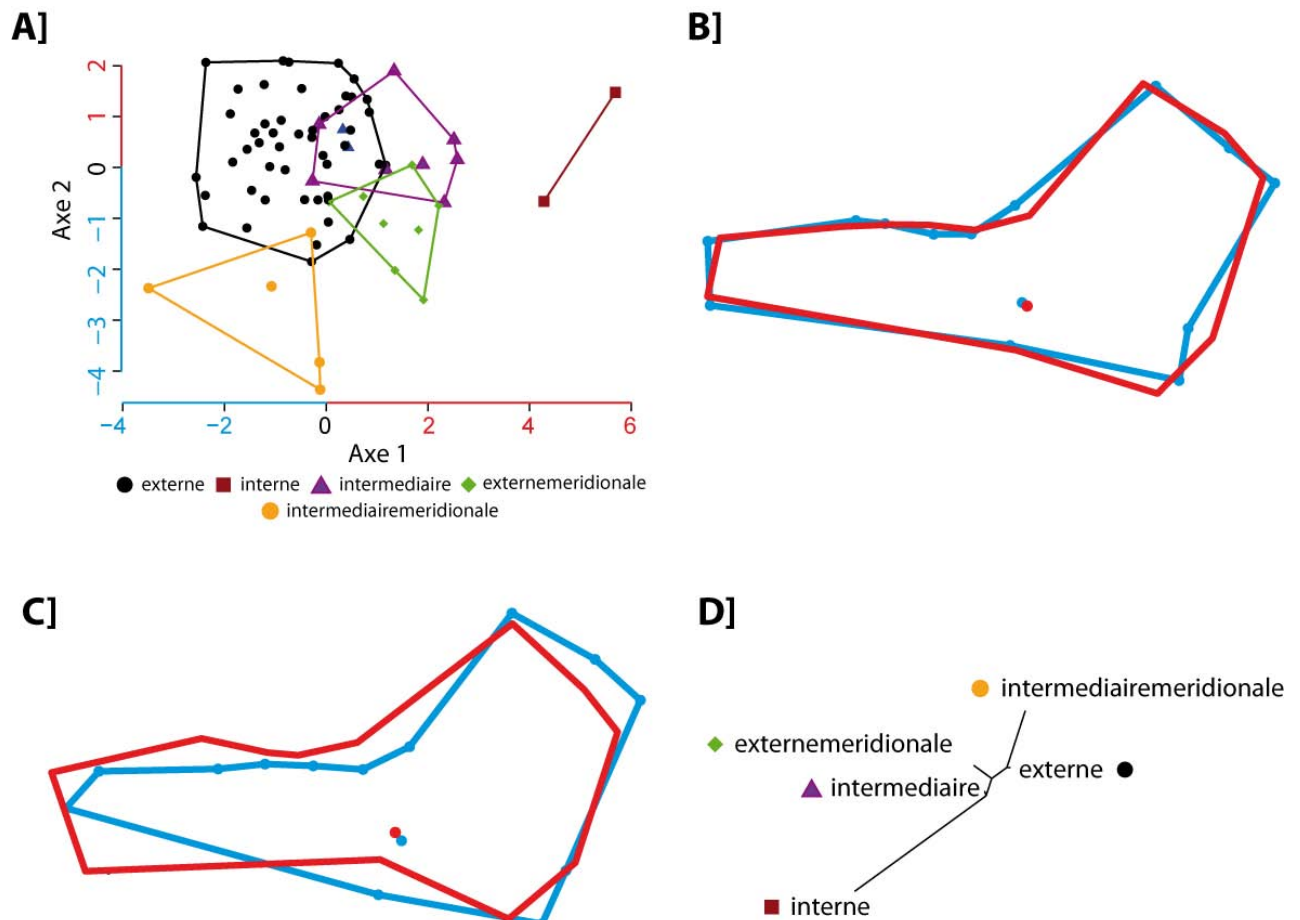


Figure 12 : AFD (A) de la conformation des mandibules d'Écureuils roux provenant des Alpes du Nord, en fonction des secteurs climatiques. Visualisation des déformations des mandibules des individus (côtés positifs des axes : polygones rouges ; côtés négatifs des axes : polygones bleus) selon les axes 1 (C) et 2 (B) de l'AFD. Arbre des distances morphologiques en fonction des secteurs climatiques (D).

Une AFD est réalisée sur la conformation des mandibules des individus en fonction des secteurs climatiques (Fig. 12.A). Elle indique que le secteur interne (individus identifiés par des carrés rouges) est isolé du côté positif de l'axe1, par rapport au reste des groupes. La partie positive de l'axe 1 est caractérisée principalement par une apophyse coronoïde plus en arrière (déformation identifiée par la mandibule rouge), une apophyse articulaire plus basse, une Incisura vasorum facialum plus concave et une surface d'insertion de l'incisive dans le ramus plus large (Fig. 12.C). La partie positive de l'axe 2 est caractérisée essentiellement par une apophyse angulaire plus en arrière (Fig. 12.B). L'arbre des distances

morphométriques correspondant à cette AFD (Fig. 12.D) montre l'éloignement morphométrique des mandibules des individus du secteur climatique interne.

3.4. Discussion - Conclusion

Les résultats obtenus à l'échelle de la France et à celle des Alpes du Nord, tant pour la répartition des couleurs de pelages que pour certaines caractéristiques morphologiques, mettent en évidence des disparités géographiques.

A l'échelle du territoire national, nos résultats sont comparables à ceux présentés pour *Crocidura sicula* (Sara et Vitturi, 1996) : pas de différence génétique, quelques différences morphologiques mais néanmoins de fortes disparités de couleur de pelage selon les sites (question 1). L'unique différence morphologique que nous ayons relevée est la longueur des oreilles des individus continentaux et alpins dans une moindre mesure, tout sexe confondu, qui sont plus grandes que celles des individus des secteurs biogéographiques méditerranéen et atlantique. Notre résultat va à l'encontre de la loi d'Allen (Allen, 1877), cet appendice n'étant pas plus court dans les secteurs froids (questions 2).

Aucune augmentation significative de masse n'est observée en fonction de la latitude, ce qui va à l'encontre de la loi de Bergmann (question 3). Comparativement, Lindsay (1986 dans (Meiri et Dayan, 2003), étudiant deux espèces nord-américaines de masse voisine avait montré que cette loi s'appliquait sur *Tamiasciurus hudsonicus* mais pas sur *Tamiasciurus douglasii*. Il semble ainsi que toutes les espèces de mammifères ne suivent pas cette loi, et en particulier celles de moins de 500g (Meiri et Dayan, 2003). Toutefois, il est possible que notre échantillon ne soit pas adapté à cette approche, le gradient de latitude au niveau de notre seul pays n'étant pas assez fort, et l'altitude moyenne des individus des Alpes (702 ± 39 m) n'est pas assez élevée pour déceler une tendance.

Les autres différences morphologiques observées, selon les sexes, sont la masse, les longueurs de la queue et de l'oreille. L'écart de masse est principalement expliqué par la présence dans l'échantillon de femelles plus lourdes ($331,7 \pm 3,7$ g contre $317,7 \pm 2,5$ g pour les mâles) sans toutefois être d'un gabarit plus gros ($U = 5267,5$, $p > 0,99$) que les mâles, en lien attendu avec la gestation.

Les différences de longueurs des deux appendices entre mâles et femelles (respectivement pour la queue et l'oreille : $17,4 \pm 0,1$ cm contre $18,1 \pm 0,1$ cm et $2,86 \pm 0,03$ cm contre $2,80 \pm 0,03$ cm) sont difficiles à expliquer. La queue plus longue chez les femelles est vraisemblablement en relation avec leur masse plus élevée, leur permettant ainsi de mieux garder l'équilibre dans leurs déplacements arboricoles, notamment quand elles sont gestantes. Quant aux oreilles, ces différences sont difficiles à interpréter. Cette observation mériterait d'être confirmée par l'examen d'un plus grand nombre d'individus. Quoi qu'il en soit, ces différences montrent un dimorphisme sexuel sur ces deux caractéristiques morphologiques (question 1).

Enfin, nous avons montré que le pelage de couleur noir, le moins courant, est plus souvent rencontré dans les secteurs méditerranéen, continental et surtout alpin (question 4). Le morphe roux/noir, dominant, concerne quant à lui 46% des individus avec un très large éventail de teintes entre le roux et le noir, comme déjà noté en Ukraine (Zizda, 2007).

A l'échelle des Alpes du Nord et parmi les variables testées, le pelage noir paraît être une adaptation aux variables altitude et sexe, mais ne dépend ni de l'habitat ni du secteur climatique dans lequel l'individu vit (question 5). Toutefois, l'altitude est très fortement corrélée aux habitats Corine ($H^2_8 = 45,27$; $p < 0,01$). Dans notre échantillon, qui reste faible pour pousser plus loin les analyses, l'habitat urbain situé essentiellement à faible altitude ($x \pm sd : 366 \pm 160$ m alt.), concentre l'ensemble des écureuils mâles au pelage noir ($n=7$), et les forêts (feuillues : $n=6$, mixtes : $n=1$ et résineuses : $n=1$; 877 ± 457 m alt.) plus fréquemment les femelles (83%).

Par ailleurs, nous n'avons pas noté de différences morphologiques sur les mandibules entre individus roux et noirs, les aliments dont ils peuvent disposer étant assez semblables en montagne. D'autres facteurs doivent donc favoriser la prépondérance des individus sombres en zone de montagne. Les individus aux pelages les plus mélaniques, les plus denses (Voipio et Hissa, 1970), pourraient bénéficier d'une meilleure thermorégulation (Ducharme et al., 1989 ; Wauters et al., 2004). La couleur sombre du pelage pourrait permettre aux Écureuils noirs des forêts résineuses d'être plus cryptiques. Ils sont souvent moins visibles sur les branches d'un résineux qu'un Écureuil roux (obs. pers). Mesuré pour une autre espèce de sciuridé, *Sciurus niger*, il apparaît qu'il n'existe pas non plus de lien entre l'assombrissement du pelage et la baisse du taux de prédation (Kiltie, 1992). Comparativement, une étude avait mis en évidence une différence de prédation entre des Gélinoxes huppées (*Bonasa umbellus*) au plumage roux, présentant une survie journalière plus grande que celles au plumage gris (Gutiérrez et al., 2003). La livrée noire dominante de l'Écureuil roux en montagne (Dozières et al. in prep; Wauters et al., 2004), paraît être une adaptation assez singulière. A l'inverse, de nombreuses espèces qui vivent en zone (ou période) froide, présentent en hiver un pelage blanc (exemples de mammifères : l'Hermine (*Mustela erminea*), le Lièvre variable (*Lepus timidus*), etc... ; exemples d'oiseaux : le Lagopède alpin (*Lagopus muta*), etc...), l'Écureuil présente un pelage noir (64% dans notre échantillon) dans les Alpes du Nord. Remarquons toutefois que ce rongeur est forestier, comparativement aux autres espèces citées qui vivent en milieu ouvert, et au niveau du sol (sur la neige).

Notre analyse des mandibules d'écureuils roux des Alpes du Nord ne montre aucune différence de taille et de conformation de mandibule entre sexes (question 6). Nous n'observons pas de différence de taille de mandibule entre groupes. Par contre nos résultats révèlent un léger agrandissement proportionnel de la surface d'insertion du muscle masséter pour deux individus provenant du secteur interne des Alpes du Nord (Savoie, $n=2$: Modane 1145 m alt. en Maurienne et Macot-la-Plagne 1890m alt. en Tarentaise), reflétant une structuration de la forme des héli-mandibules selon les secteurs climatiques (question 7). La mandibule est liée au crâne par des muscles masticateurs majeurs (Fig. 13) : le masséter et le ptérygoïde qui ferment la mandibule, quand le temporal la fait reculer. Or, le masséter profond antérieur, qui s'insère par ses très nombreuses fibres sur les 2/3 antérieurs de l'arc zygomatique, est révélateur des Sciuriformes (Thorington et Darrow, 1996), et leur confère la possibilité de mordre et mastiquer des fruits et graines plus dures. Les essences forestières qui caractérisent le secteur interne des Alpes du Nord sont des résineux comme le Pin sylvestre (*Pinus sylvestris*) et le Pin à crochets (*P. uncinata*), qui portent des graines dures, ainsi que le Pin Cembro (*P. Cembra*) et le Mélèze d'Europe (*Larix decidua*)

(Fourchy, 1968). Le Pin sylvestre est une essence également présente dans le secteur intermédiaire méridional, mais dont le groupe d'individus se détache moins nettement des autres.

Ces observations, bien qu'insuffisantes (n=2) pour généraliser à une plus vaste échelle, vont dans le même sens que celle portant sur l'Écureuil roux nord-américain (*Tamiasciurus hudsonicus*) qui, consommant des fruits plus durs (noix de Noyer noir, *Juglans nigra*, glands de *Quercus macrocarpa*), présente un crâne plus robuste (Goheen et al., 2003).

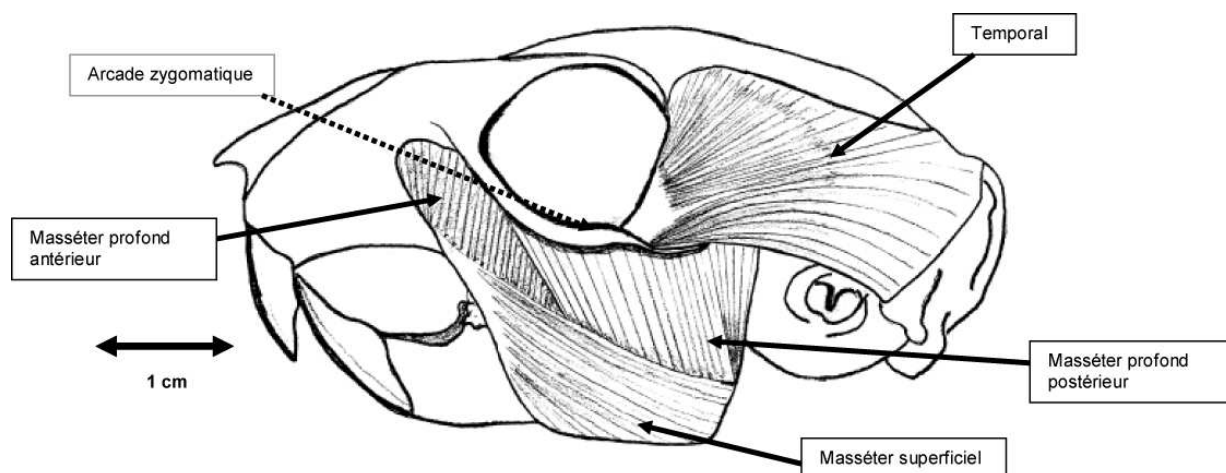


Figure 13 : Musculature mandibulaire associée à un crâne d'Écureuil roux (dessin adapté de Thorington & Darrow, 1996)

Par ailleurs, nous n'avons pas pu vérifier la faible corrélation entre le polymorphisme du pelage et la morphologie du crâne que relevait Sidorowicz (1971, dans Finnegan et al., 2009). Il avançait que les crânes les plus larges étaient associés aux forêts feuillues et mixtes, en comparaison de ceux des forêts résineuses.

Enfin, notons qu'un plus grand nombre d'individus a été prélevé en 2010. Cette forte récolte faisait suite à une augmentation des récoltes depuis 2008, déjà bien supérieure à celle de 2007, avec la mise en route progressive du protocole de ramassage par les forestiers des Alpes du nord. En comparaison avec une récolte de cadavres d'écureuils roux effectuée en Grande-Bretagne (Shuttleworth, 2001), les deux échantillons présentent un plus grand nombre de mâles que de femelles (57% de mâles et 42% de femelles dans notre étude, contre 55% de mâles adultes et 45% de femelles adultes (n=110)). Phénomène attendu puisque d'une part, les domaines vitaux des mâles sont plus grands que ceux des femelles et que d'autre-part, à certaines périodes, particulièrement lors de la reproduction, les mâles se déplacent beaucoup. A contrario, la répartition saisonnière des récoltes varie différemment (21% en automne, 39% en été et 15% au printemps contre respectivement 54, 15 et 13% en Grande-Bretagne (n=136))

Il pourrait être intéressant à l'avenir d'utiliser la morphométrie mandibulaire sur des individus provenant d'autres régions de France afin : (1) de comparer les caractéristiques des Écureuils roux alpins aux autres individus collectés en France, en particulier à ceux de la pinède landaise (*Pinus pinaster*), (2)

de vérifier si la conformation des mandibules varie réellement dans les Alpes internes, et (3) de lier ces différences à une étude du régime alimentaire précise.

En conclusion:

- **A l'échelle nationale**, la présence d'Écureuils roux au **pelage noir** est statistiquement **corrélée** aux secteurs biogéographiques et en particulier **aux secteurs alpin et continental**, donc pas uniquement aux zones de montagne.
- Aucune augmentation significative de masse n'est observée en fonction de la latitude, ce qui va à l'encontre de la loi de Bergmann
- L'unique différence morphologique relevée entre nos individus est la longueur de l'oreille, qui est plus grande dans les secteurs continentaux et alpins, ce qui va à l'encontre de la loi d'Allen.
- Il existe des différences morphologiques intersexuelles : les femelles disposent d'une queue plus longue et les mâles d'oreilles plus grandes.
- **A l'échelle des Alpes du Nord**, la fréquence du **pelage noir est dépendante de l'altitude et du sexe**, mais ni de l'habitat, ni du régime d'humidité atmosphérique. Les femelles noires sont proportionnellement plus nombreuses en altitude.
- Il n'existe pas de dimorphisme sexuel concernant la taille et la conformation de la mandibule.
- Il existe des **différences de forme de mandibules selon les secteurs climatiques**, et indirectement de la nourriture associée, mais qui demande prudence pour être généralisée.

4. ABONDANCE DE L'ÉCUREUIL ROUX DANS LE MASSIF DE L'ÉPINE

4.1. Introduction

La distribution et l'abondance de l'Écureuil roux varient selon ses habitats (Gurnell et al., 2004 ; Bertolino et al., 2009), en fonction de la nature des peuplements forestiers dépendant des caractéristiques des sols, du gradient climatique, de l'exposition, de l'étagement altitudinal de la végétation et des actions de gestion passées dans les massifs.

La densité d'une population animale est généralement estimée à partir de méthodes fondées sur la capture, le marquage et la recapture (Thompson et al., 1998). Ces méthodes, nécessitant la mise en œuvre de moyens techniques et humains importants, ne sont pas applicables à toutes les situations (Thompson et al., 1998), notamment dans des zones difficilement accessibles, comme en montagne, et dans les secteurs où les densités sont faibles. Aussi, des méthodes indirectes d'évaluation de l'abondance des populations ont été mises en œuvre. Dans le cas de l'Écureuil roux, cinq d'entre-elles (Tab. IX) ont été testées en Grande-Bretagne (Gurnell et al., 2001 ; Gurnell et al., 2004).

Tableau IX : Méthodes de suivi indirect des populations d'Écureuils roux (d'après Gurnell et al., 2004).

Méthodes	Présence/Absence	Abondance	Peuplements forestiers
Indice Kilométrique d'Abondance	oui	oui	tous
Tube collecteur de poils	oui	non	tous
Comptage des nids	oui	non	feuillus
Comptage de cônes rongés sur transect	oui	non	résineux
Consommation d'appâts de maïs	oui	non	tous

L'Indice Kilométrique d'Abondance (ou IKA) est une méthode basée sur le comptage des individus le long de transect fixe, répétée dans le temps. Elle a été utilisée pour l'Écureuil roux à la fois en forêt (Borchtschevski et al., 2003 ; Bentley dans Gurnell et al., 2004 ; Magris 1998, dans Gurnell et al., 2004 ; Cartmel 2000, dans Gurnell et al., 2004) et en zones urbaines (Babinska-Werka et Zolw, 2008 ; Dozières, 2008 ; Kamenova, 2010).

Les tubes collecteurs de poils sont espacés régulièrement sur un transect, et positionnés en hauteur sur des arbres. Certains auteurs utilisent cette méthode pour comparer la présence-absence d'Écureuils roux en fonction de la composition des peuplements forestiers (Garson et Lurz 1996, dans Gurnell *et al.*, 2004 dans le nord de la Grande-Bretagne). D'autres mesurent sa probabilité de détection dans des boisements fragmentés d'Italie centrale (Mortelliti et Boitani, 2008) ou selon les étages de végétation dans les Alpes italiennes (Bertolino et al., 2009).

Le comptage de nids est une méthode de dénombrement à vue sur transect utilisée dans des peuplements forestiers feuillus (Cagnin et al., 2000), ou résineux (Bryce et al., 1997 ; Cagnin et al., 2000 ; Gurnell et al., 2004 ; Garcia et Mateos, 2008).

Le comptage sur transect des cônes rongés est basé sur le dénombrement des cônes de résineux consommés et tombés à terre, sur une bande de surface déterminée.

La diversité d'habitats forestiers qui caractérise le massif de l'Épine permet de tester si la variabilité des unités de végétation influence l'abondance en Écureuils roux (Annexe 5). En effet, l'amplitude altitudinale des versants de ce massif offre une grande variété d'unités de végétation : des peuplements mixtes de feuillus et résineux à faible altitude (< 800 m) jusqu'à ceux, plus homogènes, à Sapin et Epicéa prépondérants en partie sommitale (< 1500 m). Cette répartition des unités de végétation est le résultat additif d'une gestion forestière orientée depuis 150 ans.

Dans cette étude, nous avons souhaité répondre à deux questions :

Question 1 : La présence de résineux matures, avec leurs fruits disponibles sur une plus longue période, elle-même liée à l'altitude, favorise-t-elle l'abondance en Écureuils roux ?

Question 2 : Les 3 méthodes de suivi indirect des populations : les tubes collecteurs de poils, les comptages sur itinéraires et ceux des nids, permettent-elles d'estimer l'abondance en Écureuils roux de manière comparable ?

4.2. Matériel et méthodes

Site d'étude

Les trois premiers protocoles d'étude ont été mis en œuvre simultanément pendant 4 années (2008 à 2011) dans 3 sites d'altitude contrastée du massif de l'Épine, le long de 3 transects distincts et indépendants: (i) un sur le pied de versant, à une altitude moyenne de 700 mètres, (ii) un second sur un plateau à mi-versant à une altitude moyenne de 1000 m et (iii) un troisième en haut de versant sur la crête sommitale, à une altitude moyenne de 1350 m (Annexe 5).

Trois grands types de peuplements sont observés :

- en bas de versant : des peuplements réguliers par parquets (zones de peuplement homogène de surface comprise entre 0,5 et 3 ha, en opposition au bouquet, dont la surface est comprise entre 0,1 et 0,5 ha) à feuillus ou résineux, séparés ou mélangés (taillis, plantations résineuses) ou irréguliers par parquets à feuillus et résineux mixtes (taillis sous futaie, futaie) ;
- en zone intermédiaire : des peuplements irréguliers, traités pied à pied, à résineux et feuillus mixtes (futaie dite « jardinée », taillis-sous-futaie), ou par parquets réguliers résineux ou feuillus (taillis, plantations résineuses) ;
- en haut de versant : des peuplements irréguliers traités quasi pied à pied, à feuillus et résineux mixtes (futaie « jardinée »).

Les surfaces terrières des peuplements forestiers, permettant de quantifier leur capital sur pied, ont été mesurées régulièrement tous les 100 mètres, le long du transect, à l'aide d'un outil de terrain spécifique (dit « relascope "porc-épic" »). Cette méthode vise à estimer la répartition des feuillus et des conifères par catégorie de diamètre (PB : petit-bois 20-25 cm ; BM : bois-moyen 30-40 cm ; GB : gros-bois 45-55 cm et TGB : très gros-bois > 60 cm).

Dans chacun des peuplements, la hauteur dominante moyenne des arbres les plus hauts a été mesurée au dendromètre.

Aucune exploitation d'arbres n'a été réalisée sur ces zones durant les 4 années de suivi.

Fructification

Afin d'appréhender les différences interannuelles de disponibilité alimentaire, la fructification des essences feuillues nourricières les plus convoitées par l'Écureuil roux (Hêtre, Noisetier et Chêne), ainsi que celle du Douglas, ont été estimées annuellement. Elles sont codées : mauvaise, bonne, très bonne et exceptionnelle.

Pour les essences résineuses que l'Écureuil affectionne (Épicéa, Sapin), la fructification annuelle a été quantifiée par dénombrement sur un site échantillon RENECOFOR SAP38 (Réseau National de suivi à long terme des ECOSystèmes FORestiers; sapinière pure à 95%, localisée à 1050 m d'altitude et couvrant une superficie d'un hectare, située au nord du massif des Belledonnes, nommée « Renecofor » ci-après), à 30 km au sud-est du massif de l'Épine. Cette sapinière est caractérisée par une densité de 314 tiges/ha, un diamètre moyen des troncs de 43 ± 13 cm, et un âge compris entre 60 et 180 ans. Quarante-sept arbres numérotés, appartenant tous aux strates dominantes et co-dominantes, et de diamètre moyen de 53 ± 8 cm, ont été échantillonnés de 2008 à 2011. L'ensemble de ses arbres sont à la fois en âge et en situation idéale vis-à-vis de l'exposition au soleil pour fructifier.

Le dénombrement des cônes frais a été réalisé à vue (jumelles 8x15) sur une face du houppier de chaque arbre au mois d'août, depuis un point fixe, localisé en amont. Par ailleurs, ce site fait l'objet depuis 1994 d'une mesure saisonnière de la biomasse végétale aérienne qui tombe au sol.

Tubes collecteurs de poils

Trente tubes collecteurs de poils ont été installés à intervalle d'environ 100 mètres sur un transect de 3 kilomètres dans chacun des 3 sites, à des altitudes différentes (Annexe 5). Cela représente un total de 90 tubes, mis en place pour toute la durée de l'étude (2008-2011). L'emplacement des transects a été choisi pour être représentatif des habitats forestiers existants à chacun des étages de végétation étudiés.

Le collecteur de poils est construit à l'aide de tubes PVC de 30 cm de longueur et de 7,6 cm de diamètre. Une plaquette de PVC de 1 cm d'épaisseur, 5 cm de largeur et 10 cm de longueur est fixée aux deux entrées du tube, coté plafond. Les plaquettes sont maintenues en suspension à l'intérieur du tube par un boulon et une visse papillon bloquée depuis l'extérieur (Fig. 14). Un morceau de scotch double faces de 5 cm de large et 10 cm de long est collé sur la face inférieure de la plaquette. Un bouchon plastique

retourné de 5 cm de diamètre et 1 cm de profondeur est fixé par une visse au centre du tube, sur le plancher. Un appât, constitué de beurre de cacahuète et d'une noix est déposé dans ce contenant.



Figure 14 : Tube collecteur de poils.

Les 90 tubes ont été installés sur des arbres de manière standardisée, à une hauteur de $3,4 \pm 0,3$ m, sur des branches basses de circonférence moyenne de 11 ± 6 cm. Ils sont fixés le plus horizontalement possible, sur les branches à l'aide de 2 attaches rapides en plastiques (collier Rilsan) et orientés en direction du sud (181 ± 107 gr). Les arbres choisis présentent un diamètre minimal de 10 cm, mesuré à 1,3 m grâce à un compas forestier (Tab. X).

Les tubes ont été installés prioritairement sur des épicéas. Si aucun épicéa n'était disponible à proximité, le choix s'est porté sur le sapin le plus proche, puis sur une autre essence. La position des arbres est relevée au GPS (Garmin, Etrex).

Tableau X : Diamètre moyen (en cm) des arbres supports des tubes collecteurs de poils, par espèce et par site.

Site Espèce	700 m			1000 m			1350 m		
	n	Ø ± se	écarts	n	Ø ± se	écarts	n	Ø ± se	écarts
<i>Picea abies</i> (Epicéa commun)	6	31 ± 9	[20; 70]	21	52 ± 4	[20; 80]	12	38 ± 4	[20; 60]
<i>Abies alba</i> (Sapin pectiné)	2	25 ; 50	[25; 50]	6	35 ± 6	[20; 50]	12	39 ± 5	[20; 65]
<i>Fagus sylvatica</i> (Hêtre commun)	3	30 ;40 ;40	[30; 40]	2	15; 30	-	6	28 ± 4	[15; 40]
<i>Carpinus betulus</i> (Charme)	5	18 ± 2	[15; 25]	-	-	-	-	-	-
<i>Acer pseudoplatanus</i> (Erable sycomore)	3	10 ;15 ;20	[10; 20]	-	-	-	-	-	-
<i>Quercus</i> spp. (Chêne)	3	20 ;40 ;40	[20; 40]	-	-	-	-	-	-
<i>Acer campestre</i> (Erable champêtre)	2	10; 15	-	-	-	-	-	-	-
<i>Corylus avellana</i> (Noisetier)	2	15; 15	-	-	-	-	-	-	-
<i>Castanea sativa</i> (Châtaignier)	1	25	-	-	-	-	-	-	-
<i>Crataegus</i> sp. (Aubépine)	1	10	-	-	-	-	-	-	-
<i>Sorbus aria</i> (Alisier blanc)	1	35	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tilia</i> sp. (Tilleul)	1	20	-	1	20	-	-	-	-

Le dispositif a été activé (présence d'appâts) chaque année pendant la période de dispersion des jeunes, entre août et novembre (Wauters et Dhondt, 1993 ; Wauters et al., 1994a ; Wauters et al., 1994b ; Lurz et Garson, 1997 ; Wauters et al., 2011). Toutes les 2 semaines, chaque tube a été ré-appâté, et les scotchs remplacés. Chaque année, le dispositif a été opérant durant en moyenne 62 jours successifs [52-68], fractionnés en 4 relevés annuels (Tab. XI) correspondants en moyenne 29 ± 3 jours à HT4 (4 premières semaines), 43 ± 2 jours à HT6 (6 premières semaines) et 62 ± 4 jours à HT9 (9 premières semaines ; Tab. XI).

Pour une année donnée, un tube a été déclaré positif à partir du moment où il a été visité, au moins une fois, par un écureuil roux.

Les scotchs positifs (présentant des poils) sont archivés, protégés sur un support papier, avec le numéro du tube duquel ils proviennent, la date et le nom du circuit. Quelques poils sont décollés des scotchs à l'aide de xylène, coupés en sections transversales, puis observés sous loupe binoculaire pour être identifiés grâce à l'Atlas d'identification des poils de mammifères d'Europe de l'ouest (Teerink, 1991). En coupe transversale, le tiers inférieur des poils d'Écureuils roux a la particularité d'être concave.

Tableau XI : Date d'installation et intervalle de temps (en jours) des relevés successifs des tubes collecteurs de poils, par site et par année.

Site	700 m		1000 m		1350 m	
	Année	Intervalle	Date	Intervalle	Date	Intervalle
		HT2 ; HT4 ; HT6 ; HT9		HT2 ; HT4 ; HT6 ; HT9		HT2 ; HT4 ; HT6 ; HT9
2008	05/09	17 ; 14 ; 16 ; 12	08/09	15 ; 15 ; 16 ; 19	10/09	15 ; 15 ; 12 ; 18
2009	04/09	13 ; 11 ; 18 ; 24	02/09	15 ; 12 ; 16 ; 22	04/09	12 ; 12 ; 15 ; 12
2010	18/08	13 ; 19 ; 13 ; 17	19/08	13 ; 14 ; 12 ; 19	20/08	13 ; 16 ; 10 ; 20
2011	17/08	13 ; 14 ; 13 ; 22	18/08	12 ; 15 ; 14 ; 18	18/08	11 ; 16 ; 14 ; 23

Indice Kilométriques d'Abondances (IKA) et comptage des nids

La longueur totale de chacun des circuits est de 5 kilomètres. Ils sont composés d'une succession de tronçons d'habitats forestiers "homogènes" qui mesurent entre 0,4 et 2,3 km de long. Ils ont été établis sur des pistes ou des sentiers existants, ce qui facilite les déplacements silencieux et permet de focaliser son attention sur la recherche des Écureuils. Afin de calibrer la vitesse de déplacement, qui doit être constante le long d'un parcours, des "repères de localisation" ont été installés au préalable tous les 100 mètres à l'aide d'un topofil (Chaix). Les repères sont des chiffres peints à la peinture longue durée sur des arbres. La vitesse de déplacement pédestre a été de 2-3 km/heure.

Chaque circuit a été parcouru 4 fois par saison, à l'occasion de 2 saisons d'observation « hors-feuilles » :

- en hiver, début février à fin mars (période des accouplements),
- et l'automne, en septembre-octobre (période de dispersion).

A chaque saison, 4 passages ont été réalisés, dans un sens le matin et le soir, puis en sens inverse. Les 4 itinéraires ont été réalisés, sauf exception, dans un délai de 2 semaines consécutives. Le passage du matin débute 30 minutes après l'aube, et celui de fin de journée finit 30 minutes avant le crépuscule. Les parcours ont été réalisés soit par beau temps, météo nuageuse ou temps couvert, en dehors des jours de forte gelée ou de vent.

Les observations d'individus aux jumelles (8 x 42) ont été relevées dans une fiche d'inventaire informatique (Microsoft, Excel mobile), et géoréférencées (GVSIG mobile) grâce à un terminal de saisie mobile (Motorola MC55). Par ailleurs, les nids des Écureuils observés le long du parcours ont été dénombrés une fois par saison, en hiver. Leur structure sphérique (Riou-Nivert 2009; Fig. 15), et leur emplacement caractéristique dans l'arbre les distinguent des nids de corvidés.



Figure 15 : Nid d'Écureuil roux (S.Laguet).

Analyses des données

La variation du nombre cumulé des **tubes collecteurs de poils** positifs après 9 semaines de pose a été analysée en fonction de l'année et des caractéristiques des peuplements (surface terrière (somme des surfaces des sections des arbres d'un peuplement, mesurée à 1,3 m de hauteur, rapportée à l'hectare et exprimée en m²/ha) des gros bois et très gros bois résineux), en utilisant un GLM (loi Binomiale, fonction liante « logit »).

La nature de ce type de dispositif est susceptible d'occasionner une autocorrélation spatiale. En effet, un Écureuil en déplacement dans son domaine vital peut utiliser plus souvent qu'au hasard des tubes proches les uns des autres. Dès lors, chaque observation n'est plus indépendante, et les estimations de fréquentation peuvent être surévaluées lors des analyses statistiques. L'absence d'autocorrélation spatiale a été vérifiée au moyen du programme 'nct' (Bjornstad, 2009), et les résultats du GLM sont conservés.

De plus, du fait d'un trop grand nombre de valeurs nulles en 2008 et 2009, qui ne permettent pas d'ajuster convenablement la distribution des fréquences observées à une loi Binomiale, les analyses ont été restreintes aux seules données collectées en 2010 et 2011. La contribution des variables à l'explication de la variation de la fréquence des tubes collecteurs de poils positifs a été calculée grâce aux AICc (cf. chapitre 3.2). L'évolution du pourcentage cumulé de tubes nouvellement positifs selon les sites et les années a été commentée graphiquement.

Le très faible nombre d'Écureuils roux comptés au cours des **itinéraires IKA** n'a pas permis d'élaborer un traitement statistique convenable.

Le respect des contraintes de distribution de la variance des GLM a été vérifié comme précédemment, tout comme l'absence de colinéarité entre les variables explicatives (chapitre 3.2).

4.3. Résultats

Surface terrière des peuplements

La surface terrière des peuplements est composée majoritairement de feuillus petits-bois et bois-moyens (84%) sur le site à 700 m, et de résineux sur les sites à 1000 m (84%) et 1350 m (64%). Dans ces derniers sites, la surface terrière de gros-bois et très gros-bois résineux atteint 32-35% de la surface terrière totale, alors qu'elle ne dépasse pas 10% sur le site à 700 m (Tab. XII).

Tableau XII : Surface terrière des essences par catégorie de diamètre selon les sites (en m²/ha), et hauteur dominante des arbres (en m).

Essences Sites	Feuillus		Résineux		Hauteur (en m)
	Petit Bois Bois Moyen	Gros Bois Très Gros Bois	Petit Bois Bois-Moyen	Gros Bois Très Gros Bois	
700m	10 ± 5	1 ± 1	1 ± 5	1 ± 1	19 ± 1
1000m	3 ± 2	0 ± 1	10 ± 10	6 ± 5	23 ± 2
1350m	5 ± 4	0 ± 1	4 ± 4	5 ± 4	22 ± 1

Fructification des essences forestières

Les fructifications dénombrées sur les sapins et épicéas de la placette Renecofor suivent une tendance semblable, caractérisée par les années 2008 et 2010 moins fructifères que les années 2009 et 2011 (Tab. XIII).

Tableau XIII : Nombre moyen (± se) de cônes dénombrés sur des sapins (*Abies alba*) et épicéas (*Picea abies*) de la placette RENECONFOR SAP38 selon les années.

Espèces / Année	2008	2009	2010	2011
Sapin (n=42)	17 ± 2	51 ± 4	7 ± 2	40 ± 5
Epicéa (n=2)	18 ; 27	320 ; 70	185 ; 90	400 ; 50

Ces dénombrements sont conformes aux variations de biomasse de fruits récoltés entre 2008 et 2011 (Fig. 16) sur la même placette. Ils reflètent également les estimations moyennes de fructification réalisées sur le Massif de l'Épine (Tab. XIV).

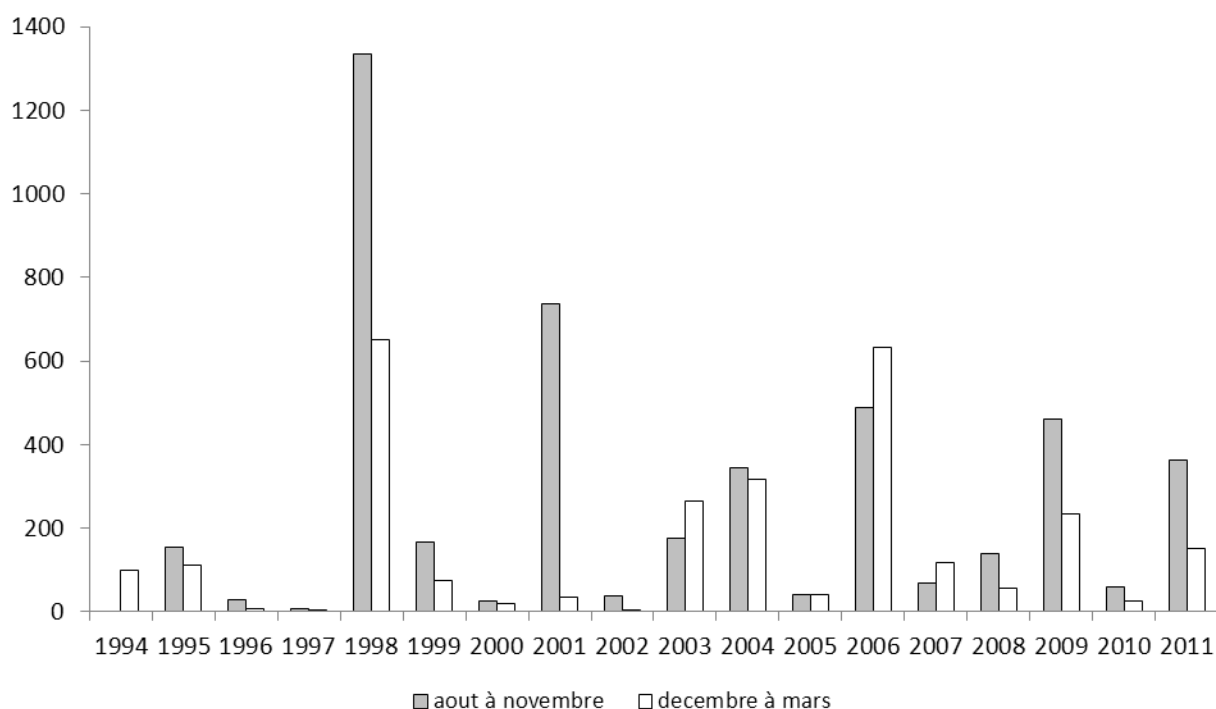


Figure 16 : Evolution de la biomasse récoltée d’août à mars (en kg de fruits de sapin/ha) sur la placette Renecofor SAP38 en 18 années de suivi (données : RENECOFOR).

Pour les fructifications résineuses, les années 2008 et 2010 sont qualifiées de mauvaises années, alors que les années 2009 et 2011 sont de bonnes années. Les fructifications des feuillus sont quant à elles uniquement bonnes en 2011 (Tab. XIV). Les fructifications des jeunes douglas sur le site à 700 m ont toujours été faibles et dispersées.

Tableau XIV : Estimation des fructifications feuillues et résineuses sur les sites du Massif de l’Épine, selon les années (M : mauvaise, B : bonne).

Années	2008			2009			2010			2011		
	Sites	700	1000	1350	700	1000	1350	700	1000	1350	700	1000
Sapin	M	M	M	M	B	B	M	B	M	B	B	B
Epicéa	M	M	M	M	B	B	B	M	M	B	B	B
Douglas	M	-	-	M	-	-	M	-	-	M	-	-
Hêtre	M	M	M	B	B	M	M	M	M	B	B	B
Noisetier	M	M	M	M	M	M	M	M	M	B	B	B
Chêne	B	-	-	M	-	-	M	-	-	M	-	-

La répartition saisonnière de la biomasse des cônes déhiscent de sapins tombant au sol s’établit en moyenne, sur 18 ans, de la manière suivante : 59 % de la biomasse tombe d’août à novembre, 36 % de décembre à mars et 5 % d’avril à juillet.

Fréquentation des tubes collecteurs de poils

Sur l'ensemble de la période d'étude, 1080 relevés ont permis de récupérer 492 échantillons de poils, dont 364 (74%) ont pu être identifiés comme des poils d'Écureuils. Les 26% restant s'apparentaient à d'autres mammifères dont, entre autres, le Loir (*Glis glis*).

Le pourcentage cumulé des tubes nouvellement positifs au cours du temps a varié selon les sites et les années (Fig. 17).

- En 2008 et en 2009, sur l'ensemble des sites prospectés, le taux de tubes positifs oscille entre 0% et 17%, excepté en 2009 sur le site à 1000 mètres où il atteint 58% (Fig. 17).
- En 2010 et 2011 sur l'ensemble des sites, le nombre cumulé de tubes positifs a augmenté dans la plupart des cas jusqu'au 4^{ème} relevé (Fig. 17). L'augmentation est régulière à 700 m, d'un facteur 4,0 en 2010, et d'un facteur 2,4 en 2011. L'augmentation est également régulière à 1000 m en 2011, d'un facteur 1,4. L'augmentation du nombre cumulé de tubes positifs s'est toujours infléchie après le 2^{ème} relevé, sans toutefois atteindre un plateau, excepté en 2010 à 1000 m. Ainsi, dès la 4^{ème} semaine, en moyenne 35% des tubes sont fréquentés (Fig. 17).

A 700 m, le taux de tubes collecteurs de poils positifs est de 58% sur l'ensemble des 2 années, alors qu'il est de 77% et 80% à 1350 m et 1000 m respectivement. Sur les sites à 1000 et 1350 m, le maximum de fréquentation est observé en 2010, alors que la fréquentation est la plus élevée en 2011 sur celui à 700 m.

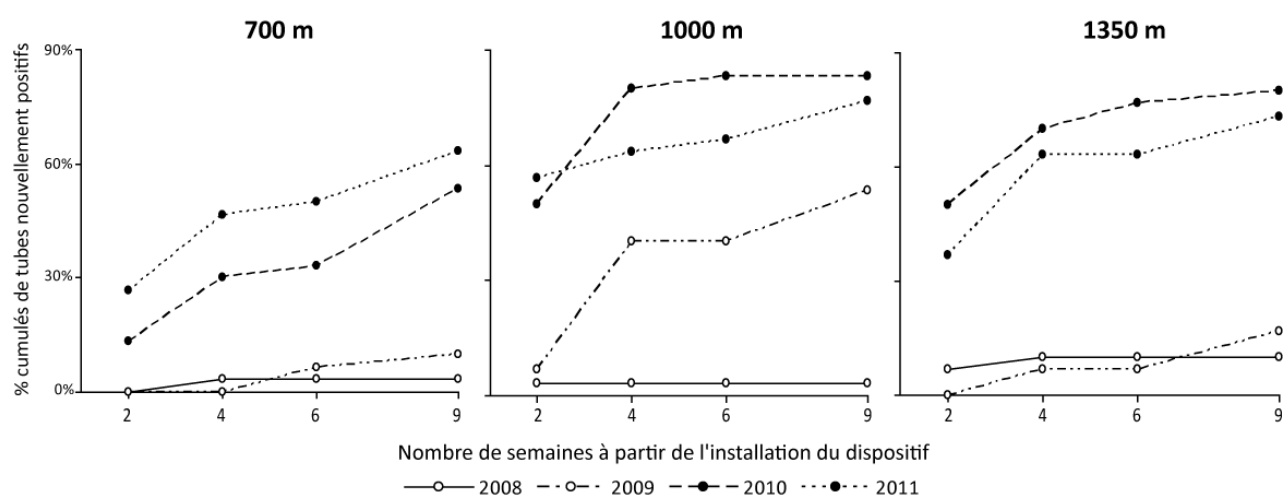


Figure 17: Pourcentages cumulés des tubes positifs au cours des relevés successifs, par site (700 m, 1000 m et 1350 m) et par année entre 2008 et 2011.

La nature des essences d'arbres servant de support aux 30 tubes est différente selon les sites. A 700 m les supports des tubes sont essentiellement des feuillus (73% des tubes installés sur des feuillus) alors qu'à 1000 et 1350 m, 90 et 80% d'entre-eux sont des résineux. Ces 2 derniers sites sont de plus corrélés par la présence de gros-bois et très gros-bois résineux dans les peuplements. Il y a donc une différence statistique entre les essences porteuses de tubes selon les sites ($X^2=54,94$, 20ddl, $p<0,01$).

En 2010 et 2011, le pourcentage de tubes à poils positifs varie en fonction de la surface terrière des gros bois et très gros bois résineux (Grxgbtgb) du peuplement, et donc indirectement du site, mais varie peu en fonction de l'année (Tab. XV, Annexe 6). Les tubes des sites plus résineux à 1000 et 1350 m sont plus fréquentés que ceux du site à 700 m. On observe sur ce dernier, pour les feuillus, que seuls les 3 tubes installés sur un charme, un châtaignier et un érable sycomore, respectivement de 20, 25 et 10 cm de diamètres, n'ont jamais été visités. Pour les résineux, les tubes posés sur 2 épicéas de 20 et 30 cm de diamètres n'ont également pas été visités.

Tableau XV : Sélection des variables expliquant le mieux la variation du taux de tubes à poils positifs en fonction de l'année et de la surface terrière des gros bois et très gros bois résineux dans les peuplements. Seuls les modèles avec un $\Delta AICc < 6.0$ sont présentés. Modèles sélectionnés en caractère gras.

Sources de variations	<i>k</i>	AICc	$\Delta AICc$	<i>w_i</i>
Grxgbtgb	3	214.07	0.00	0.60
Grxgbtgb + Année	4	216.03	1.96	0.23
Grxgbtgb + Année + Grxgbtgb:Année	6	217.58	3.51	0.10

Indices Kilométriques d'Abondances d'Écureuil (IKA)

Au total 25 Écureuils roux ont été observés sur l'ensemble des 72 itinéraires réalisés entre 2008 et 2010 (Tab. XVI), ce qui représente 360 km.

Tableau XVI : Nombre d'Écureuils roux observés sur chacun des trois itinéraires réalisés en hiver et en automne (deux le matin et deux le soir) sur les trois sites entre 2008 et 2010.

Année	Plage horaire	2008		2009		2010	
		hiver	automne	hiver	automne	hiver	automne
Site à 700m	Matin	0 ; 0	4 ; 1	2 ; 0	0 ; 0	2 ; 2	0 ; 0
	Soir	1 ; 2	1 ; 0	0 ; 0	0 ; 0	0 ; 0	0 ; 0
Site à 1000m	Matin	3 ; 2	0 ; 1	0 ; 0	1 ; 0	0 ; 0	0 ; 0
	Soir	0 ; 0	1 ; 0	0 ; 0	1 ; 0	0 ; 0	0 ; 0
Site à 1350m	Matin	1 ; 0	0 ; 0	0 ; 0	0 ; 0	0 ; 0	0 ; 0
	Soir	0 ; 0	0 ; 0	0 ; 0	0 ; 0	0 ; 0	0 ; 0

La fréquence des observations d'Écureuils (n=25) sur l'itinéraire à 1350 m est plus faible (4%) qu'à 1000 m (36%) ou 700 m (60%). Une moyenne de $0,1 \pm 0,3$ Écureuil/km est comptabilisée sur l'ensemble des circuits.

Par ailleurs, les Écureuils sont moins souvent observés en 2009 (16%) et en 2010 (16%) qu'en 2008 (68%). De plus, les Écureuils sont plus fréquemment observés au cours des itinéraires du matin (76%) que du soir (24%), et d'avantage au passage d'hiver (58%) qu'à celui d'automne (42%). Ils sont plus fréquemment contactés dans des arbres (83%) qu'au sol, et principalement dans des conifères (Fig. 18). Les individus sont observés en moyenne à 12,5 m du tracé du circuit (\pm sd : 1,2 m ; min-max : [8,9 ; 16,2]).

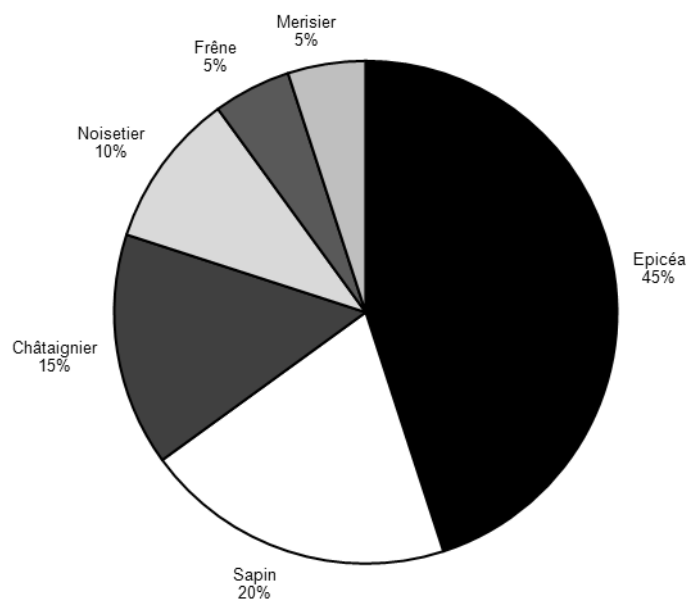


Figure 18 : Proportions des différentes essences utilisées par les Écureuils roux lors de leurs observations au cours des itinéraires de dénombrement, sur les trois sites d'études entre 2008 et 2011 (nombre d'Écureuils observés sur les arbres : 21).

Nids

Douze nids ont été dénombrés le long des 3 circuits durant les 3 années d'inventaire, soit 0,03 nids/km en moyenne. Tous sont observés sur le parcours à 700m d'altitude, sur des feuillus. Aucun n'est observé sur les sites à 1000 et 1350 m d'altitude.

4.4. Discussion - Conclusion

Notre objectif, pour cette partie de nos travaux, était de tester et de comparer diverses méthodes de suivi indirect de l'abondance de l'Écureuil roux, en relation avec les habitats et l'évolution des ressources trophiques sur le massif de l'Épine.

Sur le site à 700 m, les observations d'Écureuils roux sur itinéraires étaient les plus nombreuses en 2008 (n=9), et ont diminué les deux années suivantes (n= 2 puis 4). A l'inverse, le nombre de nids dénombré le long du même parcours ainsi que le nombre de tubes positifs à HT9, ont augmenté progressivement (respectivement de 2008 à 2010, pour les nids : n=0 puis 3 et 9 ; pour les pourcentages de tubes fréquentés : n=3, 10, 53 puis 63%).

Sur le site à 1000 m, les Écureuils observés sur l'itinéraire ont été de moins en moins nombreux entre 2008 et 2010 (n=7, 2 puis 0), tandis que le nombre de nids dénombrés est resté nul. A contrario, le nombre de tubes positifs a continuellement augmenté, partant de 3% en 2008 (HT9) et atteignant 87% en 2010, avant de diminuer sensiblement à 77% en 2011. Le site à 1350 m a suivi une évolution similaire à celle du site à 1000 m : seulement un individu observé sur l'itinéraire en 2008 puis plus aucun, aucun nid dénombré

et un nombre de tubes positifs en augmentation jusqu'à 2010 (10 à 87%), puis en baisse sensible en 2011 (73%). Il apparaît donc que ces méthodes, peu adaptées à la forêt de montagne, ne convergent pas dans l'espace et dans le temps avec les disponibilités alimentaires (question 2).

Nos résultats montrent que l'Indice Kilométrique d'Abondance n'a pas été, durant ces 3 années, une méthode de monitoring adaptée à l'Écureuil roux en forêt résineuse de montagne. Bien que peu d'études aient été menées en montagne (Tab. XVII), on observe, en dehors des parcs, que la présence de résineux sur les transects de dénombrement (en particulier les pins), permet souvent d'obtenir les plus forts indices. Cette tendance va à l'encontre des résultats de notre étude.

Le comptage des nids d'Écureuil roux ne s'est avéré possible que dans le peuplement à feuillus dominants. Au vu du nombre de nids observés le long des transects, et de l'emplacement de la plupart des nids, souvent cachés sous le lierre ou dans les houppiers de conifères (voir chapitre suivant), l'utilisation de cette technique pour analyser la présence-absence de l'Écureuil roux (Verbeylen et al., 2003a) et son abondance en forêt de montagne paraît mal adaptée.

En trois années de suivi sur le massif de l'Épine, l'abondance en Écureuils roux, estimée d'après le dénombrement sur itinéraires-échantillon, varie selon l'habitat et l'année. Ceci va à l'encontre des résultats obtenus par la méthode des tubes collecteurs de poils, pourtant installés sur une portion des mêmes parcours. L'Écureuil roux est une espèce craintive, difficile à observer. La présence d'un sous-étage forestier dense, de houppiers de résineux, ainsi que son mimétisme et son comportement typique d'immobilisation, ou plus encore son instinct, qui l'incite à se cacher sur la face opposée du tronc pendant notre passage expliquent vraisemblablement le faible nombre d'individus observés. Ceci est conforté par le suivi des animaux équipés d'un collier émetteur. En effet, lors des dénombrements, certains animaux présents à proximité immédiate du transect n'ont pas été observés.

L'utilisation des tubes collecteurs de poils est la méthode indirecte la plus adaptée pour obtenir un indice d'abondance de l'Écureuil roux sur le Massif de l'Épine, même si la présence d'Écureuils à proximité immédiate de tube ne garantit par leur fréquentation. Nous avons en effet observé en fin d'automne des traces d'Écureuils sur la neige à proximité d'arbres porteurs de tubes, sans que ces derniers aient été visités. Par ailleurs, la variabilité de l'attractivité des appâts (beurre de cacahuète) selon les saisons peut biaiser la précision des résultats, en permettant toutefois la comparaison des habitats les uns par rapport aux autres.

Par ailleurs, il est important de noter que la fréquentation des tubes sur une durée de 9 semaines (HT9) n'atteint jamais la fréquence maximale. Dans un site avec de faibles abondances, la période de collecte de données mériterait donc d'être prolongée. Dans des boisements fragmentés de Toscane en Italie centrale, Mortelliti et Boitani (2008) ont montré qu'un suivi sur 40 jours (HT6) comportant 4 visites à intervalles réguliers permet de caractériser la présence ou l'absence d'individus. Ceci rejoint nos conclusions sur la durée minimale nécessaire de suivi des tubes.

En ce qui concerne l'analyse de la fréquentation après seulement quatre semaines (HT4) telle qu'elle est utilisée dans les Alpes italiennes (Berges et al., 2004), on peut observer qu'elle tend dans cette étude en

Tableau XVII: Comparaison des études réalisées en Europe par comptages visuels de l'Écureuil roux sur itinéraires (IKA). Références bibliographiques : 1 et 2 : Pologne, Varsovie (Babinska-Werka et Zolw, 2008); 3 : France, Essonne, forêt domaniale de Sénart (Dozières, 2008); 4 : France, Antibes (Kamenova, 2009); 5 et 6 : Angleterre, Comté de Cumbrie. (Bentley dans Gurnell et al., 2004); 7 à 9 : Pays de Galles, Comté de Clocaenog. (Cartmel, 2000 dans Gurnell et al., 2004); 10 : Ecosse, Fife (Bryce et al., 1997); 11 : Ile de Jersey. Magris, 1998 dans (Gurnell et al., 2004); 12 et 13 : Angleterre, Comté de Cumbrie (Lowney, 2001) ; 14 à 16 : France, Savoie, Chambéry, ce mémoire.

Habitats	Agés des peuplements	Altitude	Dominance feuillus/ résineux	Nbre IKA	Long. IKA (en m)	Nbre passages	Mois	Nbre obs	Nbre ind/km	Ref
Parcs intra et sub-urbain feuillus	Nr	plaine	Feuillus	10	600 à 2500	12	Janv., avr., juil., oct.	746	0,22 ± 0,17 à 3,44 ± 1,93	1
Parc intra-urbain feuillu	> 130	plaine	Feuillus	1	4400	85	Aux 4 saisons.	2946	7,88 ± 3,86	2
Forêt feuillue	Nr	plaine	Feuillus	2	5000	15	Fév., mars et avril.	Nr	0,04 ± 0,04 à 0,4 ± 0,25	3
Bois intra-urbain mixte	Nr	plaine	Feuillus	1	1190	21	Avr. et mai.	Nr	0,1 ± 0,1	4
Forêt feuillue	Nr	plaine	Feuillus	Nr	1000 à 1200	45	Nr	25	0,48	5
Forêt résineuse	Nr	plaine	Résineux	Nr	1000 à 1200	48	Nr	77	1,36	6
Plantations d'Épicéa de Sitka	<50 et >50	plaine	Résineux	2	1000	21	Nr	4 et 3	0,14 à 0,19	7
Plantations d'Épicéa commun	<50 et >50	plaine	Résineux	2	1000	23	Nr	5 et 5	0,22	8
Plantation de Pin sylvestre et de Mélèze du japon (<i>Larix kaempferi</i>)	<50 et >50	plaine	Résineux	2	1000	21 et 23	Nr	40 et 7	0,35 à 1,74	9
Plantation de Pin sylvestre	29-34	plaine	Résineux	1	2000	10	Nr	148	7,4	10
Chênaie à Châtaigner et Érable sycomore	Nr	plaine	Feuillus	7	210 à 520	32	tous les mois	12 à 35	0,72 à 2,43	11
Plantations d'Épicéa de sitka, mélèze et pins	Nr	100 – 500m	Résineux	6	Nr	Nr	Nov. à fév.	19	0,3 ± 0,2 à 0,7 ± 0,1	12
Plantations d'Épicéa de sitka, mélèze et pins	Nr	100 – 500m	Résineux	2	Nr	Nr	Nov. à fév.	3	0,1	13
Forêt mélangée	30 à 150	700 m	Feuillus	1	5000	12	hiver et automne	14	0,12	14
Sapinière-pessière-hêtraie	0 à 150	1000 m	Résineux	1	5000	12	hiver et automne	9	0,08	15
Hêtraie-sapinière-pessière	0 à 150	1350 m	Mixte	1	5000	12	hiver et automne	1	0	16

Tableau XVIII : Comparaison des études réalisées en Europe avec des tubes collecteurs de poils. Références bibliographiques : 1&2 : Ecosse, District de Clackmannan ; (Garson & Lurz dans Gurnell et al., 2004) ; 3 à 5 : Ecosse, District de Roxburgh & Angleterre, Comté de Cumbrie. (Garson & Lurz dans Gurnell et al., 2004) ; 6 : Angleterre, Comté de Cumbrie (Lowney, 2001) ; 7,8,10 : France, Savoie, Chambéry, ce mémoire ; 9&11 : Italie, Région du Piedmont (Bertolino et al., 2009) ; Nr : non renseigné ; HT2 : au bout de 2 semaines, HT4 : au bout de 4 semaines, HT9 : au bout de 9 semaines, HT12 : au bout de 12 semaines).

Habitats	Altitude	Dominance feuillus/ résineux	Nbre tubes	Nbre transects	Long. transect (en m)	Nbre années suivies	Mois	Nbre tubes positifs	% tubes positifs (HT...)	Ref
Peuplements feuillus et mixtes	plaine	Feuillu	20	5	Nr	1	Janv.-fév.	Nr	0 à 5% (HT2)	1
Peuplements résineux	plaine	Résineux	20	5	Nr	1	Janv.-fév.	Nr	5 à 25% (HT2)	2
Plantations d'Épicéa de sitka	plaine	Résineux	20	3	Nr	1	Nr	38	9 à 45%	3
Plantations d'Épicéa de sitka, Epicéa commun et Pin contorta	plaine	Résineux	20	3	Nr	1	Nr	26	30 à 55%	4
Plantations d'Épicéa de sitka à Pin contorta	plaine	Résineux	11 à 29	4	Nr	1	Nr	50	0 à 80%	5
Plantations d'Épicéa de sitka, mélèze et pins	100 à 500m	Résineux	10	4	1000	1	Nov. à fév.	19	43% (HT12)	6
Forêt mélangée	700 m	Feuillu	30	1	3000	4	Août à déc.	1 à 19	3 à 63% (HT9)	7
Sapinière-pessière-hêtraie	1000 m	Résineux	30	1	3000	4	Août à déc.	1 à 26	3 à 87% (HT9)	8
Pinède sylvestre	1350 m	Résineux	30	1	3000	5	Avr. et sept.	Nr	44 à 83% (HT4)	9
Hêtraie-sapinière-pessière	1350 m	Mixte	30	1	3000	4	Août à déc.	3 à 24	10 à 80% (HT9)	10
Pessière	1700 m	Résineux	30	1	3000	2	Avr. et sept.	Nr	40 à 90% (HT4)	9
Pessière à mélèze	1700 m	Résineux	30	1	3000	5	Avr., juin et sept.	Nr	48 à 97% (HT4)	9
Pessière	1750 m	Résineux	30	1	3000	3	Avr. et sept.	Nr	45 à 85% (HT4)	9
Pessière	1800 m	Résineux	30	1	3000	5	Avr., juin et sept.	Nr	50 à 97% (HT4)	9
Cembraie	2050 m	Résineux	30	1	3000	3	Avr. et sept.	Nr	44 à 70% (HT4)	9

général à sous-estimer l'indice d'abondance (Tab. XVIII). Cependant, un infléchissement de la courbe de fréquentation apparaît souvent à la 4^{ème} semaine, plus particulièrement les meilleures années.

Les résultats acquis à partir des tubes collecteurs de poils paraissent apporter des informations plus pertinentes, soulignant une abondance relative en écureuils roux plus faible à 700 m dans le Massif de l'Épine qu'à 1000 et 1350 m d'altitude. Ceci semble indiquer d'une part que les forêts mixtes (feuillus dominants et plantations résineuses d'essences diverses) sont moins favorables à l'Écureuil roux que les peuplements résineux plus homogènes et, d'autre part, que la maturité du peuplement résineux traduit par la présence de gros-bois/très gros-bois, a un effet positif significatif sur leur abondance, comme l'avaient montré Verboom et Van Apeldoorn (1990).

Ce dernier point est important pour une gestion forestière conservatoire favorable à l'Écureuil roux : son besoin en vieux-gros résineux. Toutefois, ceci mériterait d'être confirmé par une estimation plus précise et sur une durée plus longue (5-7 ans) des densités en écureuils.

La surface terrière des résineux GB-TGB explique significativement le succès de fréquentation des tubes, sans qu'on ne puisse écarter un lien avec les variations annuelles de fructifications, et en particulier celles des résineux (question 1). Ainsi, les tubes du site à 700 m ont toujours été moins fréquentés que ceux d'altitude au cours de notre période d'étude, car les résineux matures sont plus rares sur ce site constitué essentiellement de feuillus. Pourtant, avec de bonnes fructifications résineuses en 2009 sur les deux sites d'altitude, il était attendu, à l'image du site à 1000 m, que le site à 1350 m présente une meilleure fréquentation. A l'inverse, l'année 2010 a été caractérisée par une mauvaise fructification mais une bonne fréquentation des tubes.

Les fructifications annuelles du Sapin sur la placette Renecofor, ont suivi une tendance en dents de scie sur la durée de l'étude, avec deux mauvaises années, 2008 et 2010. La fructification de 2008 est expliquée par un fort coup de vent le 27 mai, qui a cassé de nombreux jeunes fruits et rameaux (Claude Perrard, com. pers). Celle de 2010 pourrait avoir été limitée par des gelées tardives dans la première quinzaine du mois d'avril. Si les quantités de fruits peuvent varier localement, elles paraissent néanmoins en moyenne synchronisées à l'échelle des Alpes (Salmaso et al., 2009). Pour pallier à la variabilité locale de fructification, il aurait été nécessaire de suivre plusieurs sites.

Par ailleurs, le dénombrement pluriannuel des cônes à vue pose quelques problèmes en forêt dense : (i) à moyen-terme, le développement de la végétation peut finir par cacher une partie des houppiers échantillonnés ; (ii) les cônes de Sapin sont localisés majoritairement au sommet des houppiers, les rendant d'autant moins visibles quand ces derniers forment une « table ». Ces deux artéfacts peuvent tendre à sous-évaluer les fructifications.

Enfin, la quantification de la biomasse de fruits telle qu'elle est pratiquée sur les placettes Renecofor est critiquable pour les essences résineuses à petites graines et en particulier pour le Sapin. Les cônes dressés du sapin sont déhiscent : au fur et à mesure que les rangées "horizontales" d'écailles tombent, elles libèrent les petites graines ailées qui se dispersent au gré du vent. Or, ce qui est récolté dans les bacs d'échantillonnage est souvent majoritairement constitué d'écailles (Jacques Fay, com. pers), comme déjà observé sur *Abies grandis* (Aussenac, 1996). Dès lors, la quantification des écailles ne reflète pas forcément la quantité de graines consommables (Didier Conche, com. pers).

En conclusion, à moins d'investir beaucoup de temps sur les sites d'étude, il est extrêmement difficile d'estimer les disponibilités alimentaires pour l'Écureuil roux, et en particulier en zones montagneuses, caractérisées par une grande diversité d'essences, notamment à basse altitude.

Pour parfaire les comparaisons, il aurait été préférable de tester ces méthodes dans des types de peuplements similaires (dominance de feuillus par ex.) sur chacun des sites, éventuellement en multipliant le nombre de transects et le nombre de tubes collecteurs de poils. Par ailleurs, pour améliorer le dispositif de tubes collecteurs de poils, il paraît nécessaire en montagne de prolonger la durée de mise en œuvre, au moins jusqu'à atteindre le maximum d'occupation, voire de décaler la saison pour mieux couvrir la période de reproduction et d'élevage des jeunes où seuls les adultes sont présents.

Deux autres méthodes auraient pu être également testées : le dénombrement des cônes rongés, et celui des voies sur la neige fraîche. La première est toutefois difficilement applicable à nos sites d'étude, car cette technique des transects de cônes est efficace uniquement en peuplements purs de résineux, et principalement en pessière, pinède sylvestre et mélézin (Gurnell et al., 2004). De plus, selon Lurz et al. (2008), le suivi des populations d'Écureuils roux par cette méthode permet de détecter les fortes variations interannuelles d'effectif, à condition toutefois que la densité en Écureuils soit d'au moins 0,05 ind/ha.

La seconde, qui rejoint la technique des IKA en période enneigée, utilisée en Suède (Lurz et al., 1995), peut faire office d'indice d'abondance interannuel. A titre d'information, de tels comptages effectués en hiver 2008 et 2009 ont permis de dénombrer 9 ± 10 voies/10 km ($n=8$ passages) au cours des hivers 2008 et 2009 sur le site à 1000 m, et 12 ± 4 voies/10 km ($n=8$) sur le site à 1350 m. Ces résultats sont comparables à ceux relevés en pessières à Pin sylvestre de Russie, $4 \pm 0,7$ voies/10 km en forêt exploitée. Ils restent néanmoins indicatifs et sont essentiellement relatifs d'un habitat à un autre, car il est très difficile de dénombrer les individus sur la base de leurs traces dans la neige.

En conclusion :

- Les peuplements à résineux prépondérants, et en particulier ceux qui présentent des **gros-bois/très gros-bois matures, sont plus favorables à l'Écureuil roux** que les peuplements mixtes.
- Les 3 méthodes de suivi indirect des populations utilisées ne permettent pas d'estimer l'abondance en écureuils roux de manière comparable. Seuls **les tubes collecteurs de poils fournissent des résultats exploitables en forêt de montagne.**

5. OCCUPATION DE L'ESPACE SUR LE MASSIF DE L'ÉPINE

5.1. Introduction

Contrairement à l'Écureuil roux nord-américain (*Tamiasciurus hudsonicus*), l'Écureuil roux européen n'est pas territorial. La surface utilisée pour se nourrir, se reproduire et élever les jeunes n'est pas défendue vis-à-vis de ses congénères, et constitue son domaine vital. L'Écureuil roux présente un domaine vital de surface différente selon le type d'unité de végétation qu'il utilise, variant de 4 à 122 ha pour les mâles et entre 3 et 23 ha pour les femelles, respectivement en feuillus et résineux (Tab. XXXII chapitre 5.4).

A grande échelle un habitat peut paraître accueillant, mais à une échelle plus fine, certaines portions de la mosaïque des unités de végétation qui le composent peuvent être moins, voire non-utilisées (Fisher, 1999). La sélection des unités de végétation, basée sur la fréquence de l'activité des individus dans chacune d'elles, suppose que celles comprenant un grand nombre de localisations sont utilisées plus souvent que les autres (Don, 1983). Quels sont les facteurs qui rendent telle unité végétation préférée et telle autre évitée ? Qu'en est-il en forêts de montagne en particulier ?

Deux grands types de peuplements différents caractérisent le massif forestier de l'Épine : une futaie irrégulière composée de sapins, d'épicéas et de feuillus à 1000 m d'altitude et un peuplement à feuillus dominants et plantations de résineux à 700 m. Dans ces peuplements indépendants, nous avons testé si la variabilité des unités de végétation qui les composent influence la taille du domaine vital, les distances de déplacement, la "territorialité" intra-sexuelle et les sites d'installation des nids que choisissent les Écureuils roux adultes.

Dans ce travail, l'occupation de l'espace par l'Écureuil roux dans le Massif de l'Épine sera analysée par le suivi d'individus équipés d'un collier émetteur, et mise en parallèle avec les caractéristiques des habitats décrites sur des placettes échantillon.

Dans cette étude, nous avons souhaité répondre aux trois questions suivantes :

Question 1 : Les surfaces des domaines vitaux et des centres d'activité des individus varient-elles selon le sexe, le site, l'année ou la saison ?

Question 2 : Comment évolue le chevauchement des centres d'activité des écureuils en fonction des sexes, des saisons, des sites et des habitats ?

Question 3 : Comment évoluent les distances de déplacements des individus selon le sexe, les sites et les saisons ?

Question 4 : Comment l'Écureuil roux utilise-t-il l'espace selon la nature des peuplements forestiers ? Les peuplements de résineux et mixtes (feuillus-résineux) sont-ils plus convoités par l'Écureuil roux que les peuplements de feuillus ? Les zones ouvertes (prairies, friches et zones d'épicéas scolytés) sont-elles évitées ?

5.2. Matériel et méthodes

Description des sites d'étude

Les sites d'études sont localisés dans le massif forestier de l'Épine, à 700 m et à 1000 m d'altitude (voir chapitre 4). Les unités de végétation (notées ci-après « UV ») présentes sur les surfaces occupées par les Écureuils suivis (délimitées par le Minimum Convex Polygon de l'ensemble des localisations des individus, soit 40 ha pour le site à 700 m et 190 ha pour le site à 1000 m) ont été décrites, pour l'âge des peuplements, d'après les archives forestières. Par ailleurs, la composition (densité et diamètre moyen des arbres) et les surfaces terrières (« G ») totales (toutes essences confondues), par essence et par classes de diamètres (Petits-bois « PB » ; Bois moyen « BM », Gros bois « GB » et très gros bois « TGB », mesurées au relascope) ont été estimées sur une placette/ha, placette localisée sur une grille et rejoint à l'aide d'un GPS.

La méthode de dénombrement annuel des fructifications figure au chapitre précédent.

Piégeage

Le suivi télémétrique a été mis en œuvre simultanément pendant 3 années dans 2 sites indépendants et d'altitude contrastée du Massif de l'Épine : un pied de versant, à une altitude moyenne de 700 mètres, et un plateau à mi-versant à une altitude moyenne de 1000 m (Annexe 5). S'agissant d'une espèce protégée, les captures et manipulations se sont déroulées après obtention de l'autorisation de capture individuelle n°005 / ONF.

Les piégeages ont été effectués en 2009, 2010 et 2011, de janvier à avril et de mai à juillet respectivement sur les sites à 700 m et à 1000 m (Tab. XIX). En 2012, une session de piégeage a été organisée en hiver afin d'enlever les émetteurs des Écureuils suivis. Les individus ont été capturés en 3 à 9 jours avec des cages pièges (60 x 15 x 15 cm : pièges à porte basculante réf. 031-75-30, DUCATILLON, Cysoing, France). Les pièges ont été posés au sol à une cinquantaine de mètres les uns des autres. Selon les années et les sites d'étude, 5 à 13 pièges ont été utilisés simultanément (Tab. XIX). Ils ont été ouverts et appâtés avec du beurre d'arachide et des noix environ 3 semaines avant chacune des sessions de piégeage, un dispositif empêchant leur fermeture. Une fois armés, les pièges ont été visités régulièrement toutes les 2 heures pendant 3 à 9 matinées (6:30- 12:30, heure légale).

Lors de la capture, l'animal est récupéré à sa sortie de la cage dans un pochon en tissu. Il est pesé, avec le pochon, dans une boîte en plastique posée sur une balance électronique (Tefal easy, précision ± 1 g). Afin de limiter le stress de l'animal, ses yeux sont bandés au début de la manipulation. La longueur du pied postérieur droit est mesurée (réglette à butée, précision ± 1 mm). Son sexe et son état sexuel sont définis. Chaque individu est bague à l'aide de bagues auriculaires métalliques numérotées (model n°1005-1, National Band and Tag Compagny, Newport, USA). Ils sont équipés d'un collier émetteur VHF (RI-2DM, Holohil Systems Ltd, Carp, Canada) dont la masse (7,5 g) correspond à 2,5% du poids moyen d'un individu adulte.

Tableau XIX : Récapitulatif des sessions de capture

Sessions	Nombre de jours de pré-appâtage	Nombre de cages-pièges	Nombre de matinées de capture		Nombre d'ind différents capturés	Nombre d'ind recapturés
			Site 700 m	Site 1000 m		
Hiver 2009	28	5	9		5	3
Printemps 2009	26	13		5	6	4
Hiver 2010	21	6	5		5	2
Printemps 2010	20	12		9	2	2
Hiver 2011	11	6	3		4	4
Printemps 2011	22	11		5	6	4

Suivi des individus par radio télémétrie

Les localisations collectées par radio télémétrie ne représentent qu'un échantillon des habitudes comportementales d'un individu

(Aebischer et al., 1993). Sur la base des travaux de Wauters et al (2007a), réalisés dans les Alpes italiennes, nous avons effectué 60 à 70 relevés par individu et par année, nombre de localisations nécessaires pour estimer la surface du domaine vital d'un *Écureuil roux*. Sur les deux sites d'étude, à 700 m et à 1000 m, les *Écureuils* équipés ont été localisés de jour (entre 5:30 et 18:00 heure solaire). Quelques positions complémentaires ont été prises de nuit afin de localiser leurs nids.

A l'occasion des sessions de tracking d'été et d'automne, les animaux ont été suivis pendant une quinzaine de jours quasi-consécutifs. Cela n'a pas été forcément le cas en hiver et au printemps du fait de mauvaises conditions météorologiques. Pour garantir l'indépendance des données entre-elles, les prises de position ont été espacées de 2 heures. Ce laps de temps permet en théorie à chaque individu de pouvoir traverser son domaine vital (L. Wauters com. pers). Sur un même site, les positions de tous les individus sont prises simultanément (± 15 minutes).

Pour éviter le dérangement des individus suivis, le choix a été fait de trianguler leurs positions à distance depuis des points de base (54 sur le site à 700 m et 131 à 1000 m) fixes identifiés et géoréférencés (Trimble GeoXT handheld, Sunnyvale, USA, donnant une précision après correction différentielle de $\pm 0,5$ m). Les *Écureuils* ont été localisés par réception des émissions VHF de leurs émetteurs grâce à une antenne 3 brins (Titley Electronics, Australie) et un récepteur Régal (Titley Electronics). Les directions dans lesquelles ils se situaient ont été mesurées à l'aide d'une boussole (Suunto, en grades). Toutes les mesures ont été saisies au fur et à mesure sur le tableur Excel d'un terminal de saisie mobile (Motorola MC55 et Excel mobil). L'indication automatique de la distance de l'animal depuis chacun des deux points de base a permis aux opérateurs de ne valider des localisations que quand la distance animal-opérateur était inférieure à 100 mètres sur le site à 700 m et à 150 mètres sur le site à 1000 m. Dans certaines configurations, une localisation par "*homing in*" (animal en vue), a été prise au GPS (précision ± 10 m) et reportée sur le tableur. Ceci a été réalisé en particulier pour la localisation des individus au nid. En cas de

perte du signal d'un individu, une zone de 3 kilomètres de diamètre autour de la dernière localisation a été prospectée.

La localisation des individus au nid sur le site à 700 m d'altitude a été réalisée aléatoirement au fil des saisons de radio-tracking, soit le matin avant le lever du jour, soit le soir une fois que l'animal était installé dans son nid. Afin de présenter une description des nids utilisés sur ce site, ils ont tous été identifiés sur le terrain et décrits : (1) essence de l'arbre support, (2) hauteur totale de l'arbre support (mesurée au télémètre laser et au clisimètre, exprimée en m à $\pm 0,5$ m près) et son diamètre à 1,3m (mesuré au ruban métrique, exprimé en cm à $\pm 0,5$ cm près), (3) présence de lierre sur l'arbre et jusqu'au niveau du nid (noté 1/0), (4) hauteur du nid (mesurée au télémètre laser et au clisimètre, exprimée en m à $\pm 0,5$ m près), son exposition moyenne par rapport au tronc (mesurée à la boussole), et (5) en cas de présence d'une trouée dans la canopée au moins au niveau du nid, son exposition (mesurée à la boussole).

Analyse des données

Unités de végétation dans les sites d'étude

Plusieurs Analyses Factorielles des Correspondances (AFC, programme 'Ade4') successives ont été réalisées, basées sur les proportions d'utilisation de chaque unités de végétation par les individus, pour regrouper-dissocier les 23 UV en UV indépendantes et non-corrélées.

Analyses des données de télémétrie

Le système géodésique des coordonnées a été transformé à l'aide du logiciel Circé 2000 (version 1.3.2 ©IGN). Les données spatialement aberrantes ont été supprimées. Il s'agit : (1) des localisations trop lointaines (vis-à-vis de la capacité technique du matériel), (2) des localisations impossibles (ex : au milieu du Lac d'Aiguebelette), (3) des localisations avec erreurs de prise d'azimut.

Les données ont été rassemblées en 4 périodes au cours de l'année, en fonction des disponibilités alimentaires :

- février à avril, période pendant laquelle seules les graines des cônes d'épicéas et de pins (année n-1) sont encore disponibles dans les houppiers ;
- mai à juillet, avec l'apparition des feuilles, des fleurs, des premiers fruits (merises), cônes verts de sapins et d'épicéas ;
- août à octobre, période de maturation de la plupart des fruits ;
- novembre à janvier (n+1), période pendant laquelle les graines de feuillus et de sapins sont essentiellement tombées à terre, contrairement à celles de l'Épicéa et du Pin sylvestre, encore dans les houppiers.

Erreur de la précision « observateur »

Quatorze et 27 tests de mesure de l'erreur de précision « observateur » ont été effectués respectivement sur les sites à 700 et à 1000m. Il s'agit de tests en aveugle pendant lesquels un émetteur est posé au sol par un opérateur qui relève sa position au GPS (Trimble geo XT) pendant qu'un autre opérateur le localise par triangulation. A 100 mètres de distance de l'émetteur ($x \pm sd : 102 \pm 36m$ [14-195]) et en milieu forestier, la précision de localisation était de $21 \pm 10m$ ([1-43], $n=41$). On a admis qu'elle était identique pour les différents opérateurs, mais cela n'a pas été testé. Toutes les données présentées ci-après dans ce chapitre dépendent donc d'une précision d'une vingtaine de mètres.

Domaine vital et centre d'activité

Afin de pouvoir comparer les surfaces des domaines vitaux (DV) obtenues avec celles de la littérature, 2 méthodes ont été retenues :

- le polygone minimal convexe à 100% (Minimum Convex Polygon, MCP100% ; (Mohr, 1947), surface qui comprend 100% des points de localisation ;
- le Kernel fixé à 95% (KF95%, (Worton, 1989), qui ne prend en compte que 95% des points, en éliminant les 5% les plus extérieurs. Le facteur de lissage " h " appliqué au calcul définitif du Kernel 95% est celui proposé pour l'Écureuil roux par Wauters (2007) : pour chaque individu i d'un ensemble n ,

$$h_{adj,i} = \left(\frac{1}{n} \cdot \sum_{i=1}^n \frac{h_{LSCV}}{h_{ref}} \right) \cdot h_{ref,i}$$

Le même ratio a été utilisé pour les 2 sites et les 3 années (h_{scv} : facteur de lissage de validation croisée par moindre carrés ou "least-squares cross-validation" ; h_{ref} : facteur de lissage "de référence").

La mesure de la taille du centre d'activité (CA) est réalisée par la méthode des polygones emboîtés par incrémentation à 85 % (Incremental Cluster Polygon, ICP 85%) car plusieurs noyaux étaient présents dans les domaines vitaux chez 21 des 22 individus suivis (déterminé grâce au logiciel 'Animal Space Use' 1.3 Beta, Horne et Garton 2009).

Les domaines vitaux annuels ont été mesurés seulement pour les individus ayant fournis des localisations durant au moins 3 saisons.

Les variations de surface des domaines vitaux et des centres d'activité annuels et saisonniers (log transformées) ont été analysées en fonction de l'année, du sexe et du site, en utilisant un modèle linéaire mixte (Linear Mixed-Effects Model, LME, (Crawley, 2007) au moyen du programme 'nlme' (Pinheiro et al., 2011) dans R. Ce modèle statistique est adapté à des échantillons appariés-pseudo-répliqués dont la distribution est Normale (ou Gaussienne).

La contribution des variables à l'explication de la variation des surfaces des domaines vitaux et des centres d'activité a été calculée grâce au critère d'information d'Akaike (cf. chapitre 3.2).

La radiotélémetrie peut permettre de déterminer l'unité de végétation préféré-utilisé/évitée par différentes techniques (Aebischer et al., 1993). Celle présentée ici utilise la proportion de la surface du centre d'activité de chaque individu dans chaque unité de végétation.

Le calcul du chevauchement du centre d'activité d'un individu est basé sur le pourcentage de la surface totale de son centre d'activité, sur laquelle se superposent les CA d'autres congénères, différenciés selon les sexes.

Déplacements

Toutes les positions prises dans un intervalle de temps (Δh) compris entre 1h45 et 2h15 ont été utilisées pour les mesures de déplacements. Afin de respecter les contraintes de normalité de distribution des résidus des modèles, la variable distance a été transformée en racine carrée. Les variations des distances de déplacement (transformées en racine carré) ont été analysées en fonction de la saison, du sexe et du site, en utilisant un modèle linéarisation généralisé mixte (Generalized Linear Mixed-Effects Model, GLMM, (Bolker et al., 2009) ; (Zuur et al., 2009) au moyen du programme 'lme4' (Bates et al., 2011) dans R. Ce modèle statistique est adapté à des échantillons appariés-pseudo-répliqués dont la distribution s'ajuste à une loi de Poisson. La normalité de distribution des résidus des modèles, ainsi que l'homogénéité de la variance, ainsi que l'absence de collinéarité, ont été vérifiées (cf Chapitre précédent). Les modèles ont été sélectionnés pas à pas et de manière rétrograde (« backward stepwise selection ») au moyen de tests de ratio de vraisemblance (Likelihood ratio tests, noté LRT (Bolker et al., 2009), s'apparentant à un test de $\chi^2_{d.d.l.}$. Les modèles présentant les interactions les plus complexes sont comparés aux modèles plus simples, et sont retirés de l'analyse s'ils n'apportent pas une explication significative indiquée par le test LRT.

Nids

Leur utilisation est présentée selon le ou les individus qui y séjournent successivement. Les données seront analysées avec des tests de chi-carré, noté $\chi^2_{d.d.l.}$ ou de Wilcoxon, noté U. Sur le site à 1000 m, les nids étaient très souvent localisés dans des arbres imbriqués, rendant leur détection depuis le sol quasiment toujours impossible (Lurz et al., 2008). Les observations collectées n'ont pas été analysées.

5.3. Résultats

Description du site d'étude

Les résultats de nos prospections ont permis de caractériser la nature et la répartition des peuplements forestiers des 2 sites d'étude (Fig. 20 & 21).

Nature des peuplements sur le site à 700 m

Les peuplements forestiers à 700m d'altitude sont majoritairement composés de feuillus (Alisier blanc, bouleaux (*Betula spp.*), Charme, Châtaignier, Chêne sessile, Chêne pubescent (*Quercus*

pubescens), Erable à feuille d'obier (*Acer opalus*), Erable champêtre, Erable sycomore, Erable plane (*Acer platanoides*), Frêne élevé (*Fraxinus excelsior*), Hêtre commun, Merisier (*Prunus avium*), Peuplier tremble (*Populus tremula*), Robinier faux-acacia (*Robinia pseudoacacia*), tilleuls (*Tilia spp.*)...etc.), accompagnés de résineux (Épicéa commun, Sapin pectiné, If (*Taxus baccata*)). Le sous étage est composé principalement de Noisetier, Prunellier (*Prunus spinosa*) et de régénération de feuillus divers, ainsi que localement de Houx (*Ilex aquifolium*) et de Buis (*Buxus sempervirens*).

Dans les années 1980, 15 hectares ont été plantés en épicéas et douglas dans les zones les plus fertiles (Fig. 20). Leur densité varie entre 600 et 800 tiges/ha. Les diamètres moyens oscillent entre 10 et 25 cm (à hauteur de poitrine) selon les zones. Sur environ 9 hectares (60% de la surface plantée), la régénération naturelle feuillue et le Noisetier supplantent les résineux plantés. Les deux résineux commencent à produire des cônes, mais en très petit nombre.

Un peuplement mixte de feuillus et de résineux adultes est confiné dans une combe fertile, à proximité de 2 habitations. La présence des nombreux résineux est la conséquence de leur maintien volontaire par le propriétaire.

"L'affouage balivé" est un peuplement feuillu adulte, composé d'essences diverses, dans lequel une majorité des arbres a été exploitée, ne conservant en moyenne que 100-200 arbres/ha. Leurs houppiers sont disjoints et laissent place à une régénération plus ou moins haute, selon l'ancienneté de la dernière exploitation, et à des sapins, souvent gros, présents à l'état isolé. La châtaigneraie adulte est confinée naturellement sur des dépôts morainiques profonds. Sa densité est d'environ 1000 tiges/ha. Les arbres mesurent 20-25 cm de diamètre. Ce peuplement est régulier.

Les haies sont des corridors boisés à feuillus adultes. Elles mesurent entre 4 et 10 mètres de large et entrecourent la prairie.

La prairie, zone ouverte enherbée, suit les contours extérieurs des autres unités de végétations : c'est l'aplomb des houppiers au sol qui sert de périmètre entre-eux. Dans certains secteurs de prairie non entretenus, la fruticée (noisetier, prunellier, aubépine, frêne, saule) s'est installée. Il en est de même dans l'ancien boisement d'épicéas adultes morts (scolytés), qui a laissé sa place à une friche.

Nature des peuplements sur le site à 1000 m

A 1000 m d'altitude, la forêt est mixte, à majorité résineuse, et composée de nombreuses essences (Épicéa commun, Sapin pectiné, If, Alisier blanc, bouleaux, Chêne sessile, Erable sycomore, Erable plane, Frêne élevé, Hêtre commun, Merisier, Peuplier tremble, tilleuls...etc.). Le sous-étage est composé principalement de noisetiers et de régénération de feuillus et résineux divers.

L'affouage balivé (Fig. 21) est composé de taillis avec résineux adultes dans lequel une majorité des arbres feuillus a été exploitée récemment (3-12 ans), ne conservant en moyenne que 150-200 arbres/ha de diamètre moyen 20-40 cm. Les houppiers des arbres sont donc disjoints les uns des autres, mais dans les zones les plus anciennement coupées, la repousse du taillis et les noisetiers forment un étage de végétation continue qui mesure jusqu'à 8 m de hauteur au plus haut. Le peuplement adulte à feuillus divers est tantôt régularisé, tantôt irrégulier selon l'ancienneté de sa dernière exploitation. Des résineux, souvent gros, sont présents à l'état isolé.

Les peuplements résineux sont des sapinières à épicéas, également exploités à fréquence régulière, et dans lesquels quelques feuillus subsistent. Leur structure est irrégulière.

Les plantations d'épicéas sont disséminées dans les zones les plus fertiles. Leur densité varie entre 600 et 800 tiges/ha. Ces plantations ont entre 30 et 55 ans. Les diamètres moyens des plants oscillent entre 10 et 25 cm selon les zones. Les plus jeunes commencent à produire des cônes, en très petit nombre.

La zone d'épicéas scolytés est très localisée et caractérisée par de nombreux épicéas morts (dont les causes sont la sécheresse et la canicule de 2003) sous lesquels une végétation basse se développe (ronce, arbrisseaux, régénération feuillue).

Unités de végétation utilisées par l'Écureuil roux

Trois AFC successives (site à 700 m, site à 1000 m, puis pour la globalité des sites), réalisées à partir de l'ensemble des localisations des individus ont abouti à regrouper les unités de végétation en 4 grandes familles selon leur intérêt pour les Écureuils (Fig. 19). Les 2 premiers axes de la dernière AFC expliquent 88% de sa variance (55 et 33% respectivement pour les axes 1 et 2).

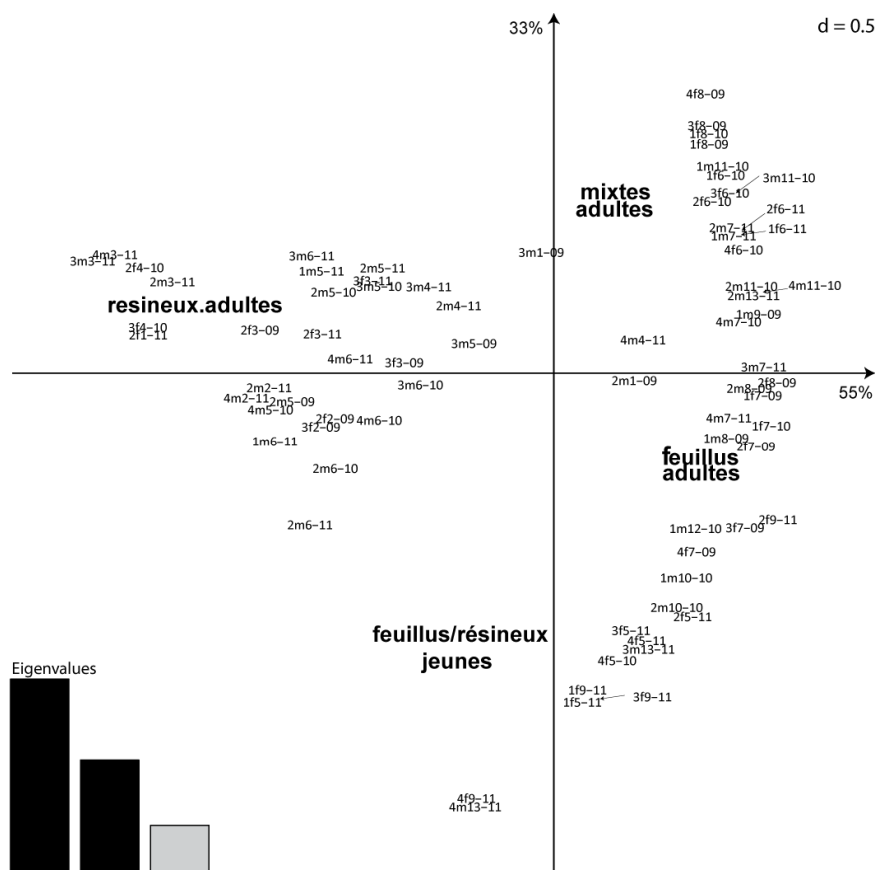


Figure 19 : Représentation graphique de l'AFC finale sur ses 2 premiers axes, selon le regroupement des unités de végétation des 2 sites et les individus. Axe 1 (gradient résineux/feuillus) et axe 2 (âge des peuplements). (Pour lire, ex: "3m2-11" pour mâle n°2, saison3, année 2011).

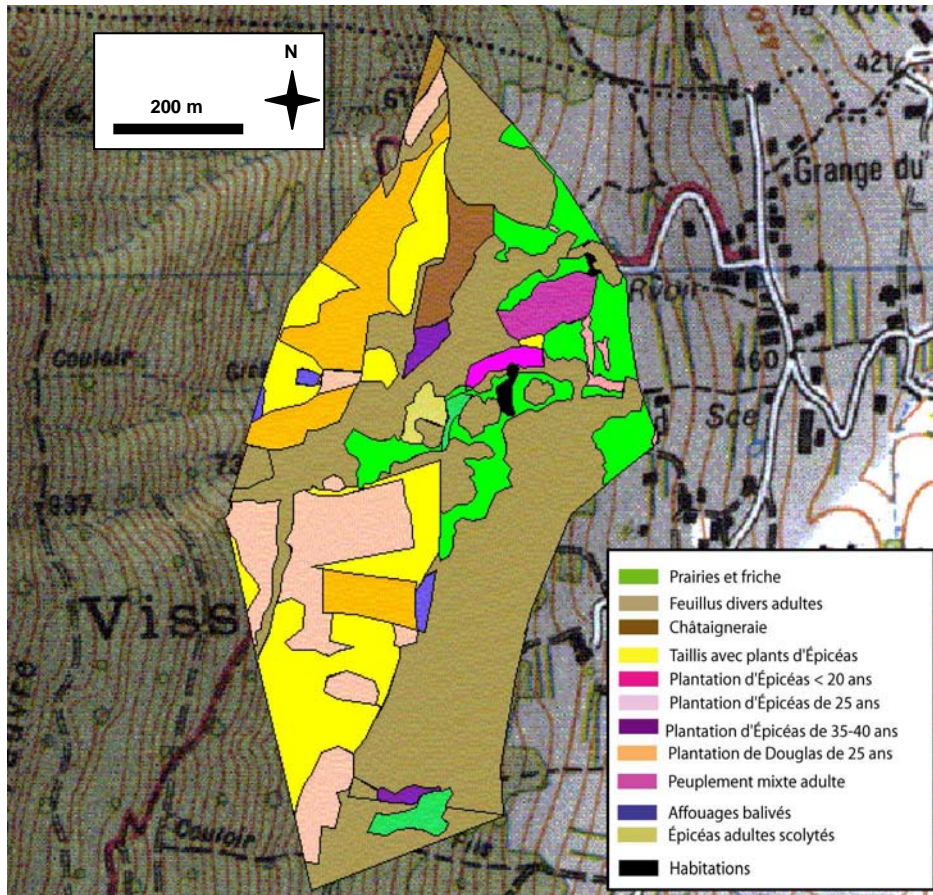


Figure 20 : Cartographie des unités de végétation sur les sites à 700 m sur fond cartographique IGN.

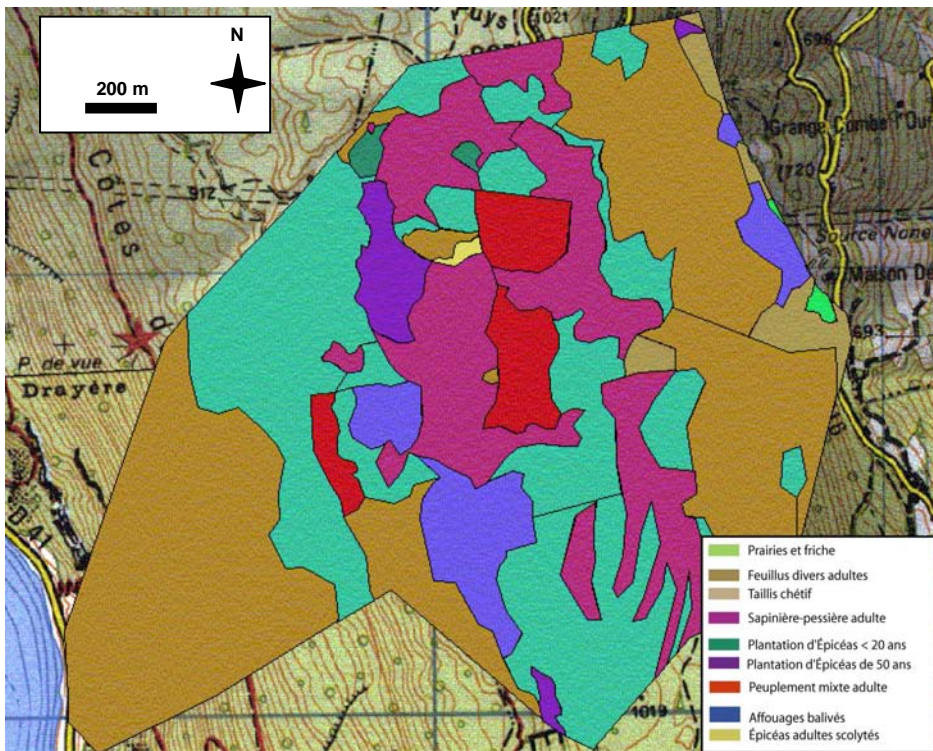


Figure 21 : Cartographie des unités de végétation sur les sites à 1000 m sur fond cartographique IGN.

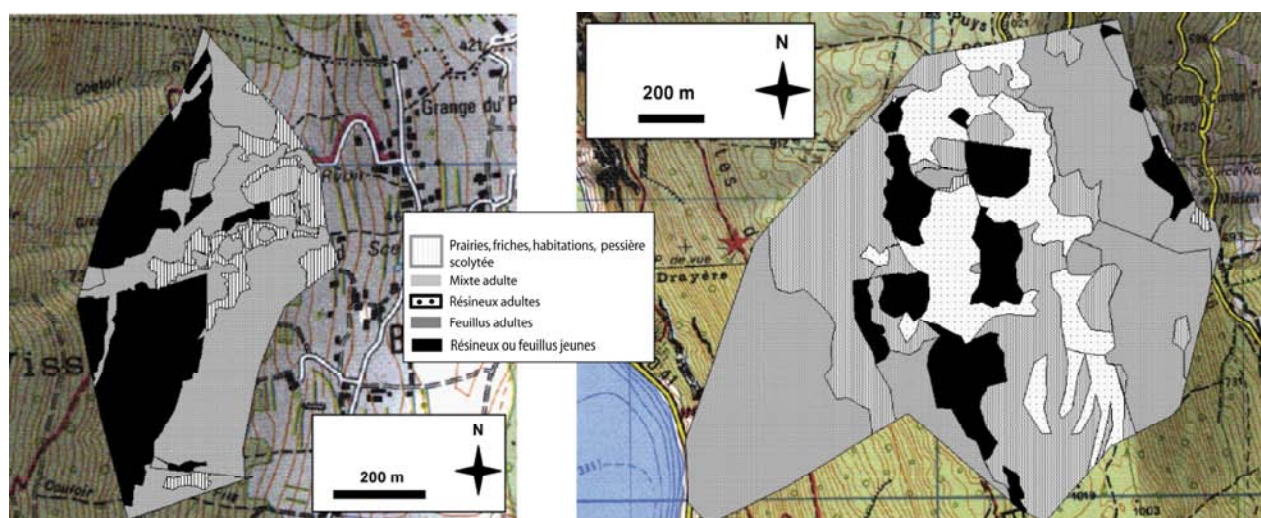


Figure 22 : Cartographie des unités de végétation regroupées sur les sites à 700 m (à gauche) et à 1000 m (à droite) sur fond cartographique IGN.

Tableau XX : Surfaces et proportions de chaque familles d'unités de végétation à 700 et 1000 m, dans les secteurs utilisés par les Écureuils roux (MCP de l'ensemble des localisations). Composition en surface terrière et pourcentages moyens de gros-bois et de très gros-bois (% GB) des principales essences ou groupes d'essences de chaque unité de végétation (n= nbre de placettes de description).

Site	Végétation	Surface			G feuillus		G épicéa		G sapin	
		ha	%	n	x ± se	%GB	x ± se	%GB	x ± se	%GB
1000 m	Résineux adulte	29	15	32	3,3 ± 0,6	15	6,3 ± 1,3	59	14,7 ± 1,6	67
	Feuillu adulte	77	41	66	2,4 ± 0,5	17	0,1 ± 0	0	0,7 ± 0,3	42
	Mixte adulte	56	30	58	4 ± 0,4	13	3,5 ± 0,7	43	6,2 ± 0,7	39
	Fs ou Rx jeune	24	13	24	4,5 ± 1	8	9,5 ± 2,6	18	3,7 ± 0,9	43
	Ouvert	2	1	1	0		5		2	75
700 m	Résineux adulte	0	0	-	-	-	-	-	-	-
	Feuillu adulte	19	46	31	18,8 ± 1,3	8	0	75	0,4 ± 0,1	0
	Mixte adulte	1	3	1	16	6	8	63	0	-
	Fs ou Rx jeune	15	37	16	0,5 ± 0,3	0	0	-	0,4 ± 0,4	0
	Ouvert	6	14	8	2 ± 1	13	0	-	0,5 ± 0,4	0

L'analyse a permis de séparer les UV de type (1) feuillus, (2) résineux, (3) de jeunes peuplements (qui ne fructifient pas ou peu) à canopée discontinue, et (4) les peuplements adultes mixtes (qui fructifient) à canopée continue.

- Le type "feuillus adultes" est caractérisé par une surface terrière (G) à feuillus prépondérants, en moyenne 75 à 98 % de G totale, respectivement sur les sites à 700 et 1000 m. Il regroupe à 1000 m les peuplements de taillis chétifs et de forêts feuillues adultes, et, sur le site à 700 m les peuplements feuillus adultes et la châtaigneraie. Ce type de végétation prédomine et couvre 41 et 46% des surfaces des zones d'études, respectivement à 1000 et 700 m (Tab. XX et Fig. 22).

- Le type "mixtes adultes" est représenté par des peuplements matures, composés de résineux et de feuillus en mélange. Il correspond à un taillis à gros-bois résineux épars à 1000 m et à un peuplement mixte à 700 m. S'il représente une surface importante à 1000 m (30%), il n'est localisé que dans une zone d'un hectare à 700 m (3%).
- Le type "résineux adultes" est composé de plus de 80% de résineux en surface terrière et n'est présent que sur le site à 1000 m sous la forme d'une sapinière à épicéas et feuillus disséminés.
- Enfin, le type "feuillus ou résineux jeunes" est composé de 50 à 75% de résineux non-matures, respectivement à 700 et à 1000 m. Il regroupe à 1000 m de jeunes plantations d'épicéas, ainsi que des peuplements feuillus balivés. A 700 m, il regroupe des jeunes plantations d'épicéas et de douglas, localement très concurrencées par un jeune taillis.

Fructification

Les fructifications des feuillus et résineux ont été mauvaises au cours des années 2008 et 2010, et bonnes en 2009 et 2011, principalement pour les résineux (Fig. 23). Pendant les mois d'août à novembre, en moyenne, près de 60% des fructifications de Sapin tombent au sol. Elles ne représentent que 35% entre décembre et mars.

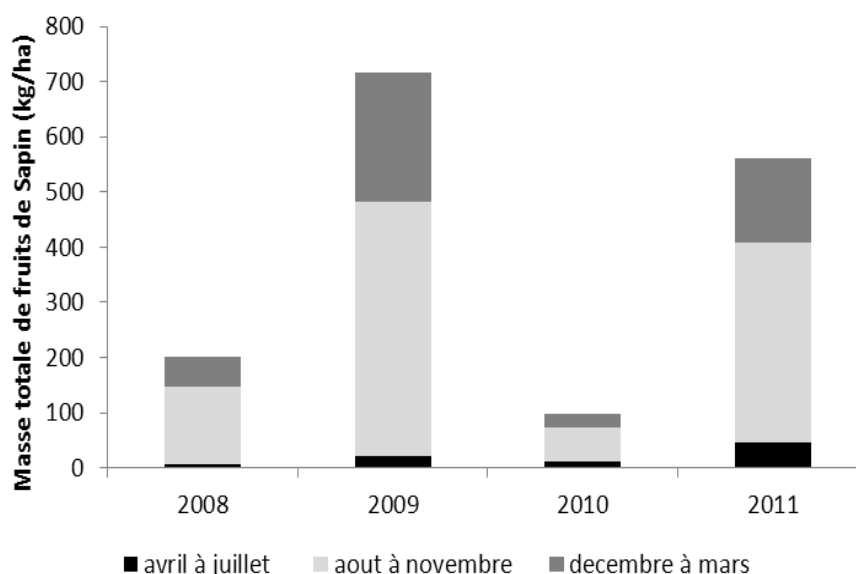


Figure 23 : Evolution quadri-mensuelle de la biomasse récoltée (en kg de fruits de Sapin/ha) sur la placette RENECOFOR SAP38 entre 2008 et 2011 (données : RENECOFOR).

Utilisation de l'espace

Individus suivis par radiotracking

Vingt-deux individus adultes et sub-adultes équipés d'émetteur VHF ont été suivis : 5 ♀ (masse moyenne \pm sd : 295 ± 37 g) et 7 ♂ (309 ± 16 g) sur le site à 700 m, et 4 ♀ (335 ± 29 g) et 6 ♂ (335 ± 9 g) sur le site à 1000 m alt. Trois femelles et un mâle ont été suivis plus d'un an à 700 m et 1 ♀ et 2 ♂ à 1000 m alt. (Annexe 7). Le poids moyen des écureuils n'est pas différent entre sites (respectivement $W = 34$, $p = 0.60$; $W = 11$, p -value = 0.33). Tous les individus n'ont pas été suivis durant une année complète. Ainsi, 4 d'entre-eux ont été retrouvés prédatés (Martre ou Autour des palombes probablement) dont 3 (2♀, 1♂) sur le site à 1000 m d'altitude dans un cercle de 20 m de rayon entre le 28 septembre et le 9 novembre 2011.

Sur les sites à 1000 m et à 700m, respectivement 2281 et 3020 localisations ont été utilisées dans cette étude. Ces observations étaient éloignées en moyenne, respectivement, de 102 ± 73 m [0-697] et de 68 ± 40 m [0-503] des points de base géoréférencés. La taille du domaine vital des individus a été estimée à partir de 68 ± 14 ($x \pm$ sd) localisations par saison [35-112] et 201 ± 59 localisations par année [98-312].

Domaine vital

La surface des **domaines vitaux annuels** (MCP100% et KF95% h_{adj}) est 4 à 5 fois plus grande sur le site à 1000 m que sur le site à 700 m.

A 700 m, le domaine vital moyen des mâles est de $12 \pm 3,2$ ha et de $9,2 \pm 2,7$ ha, selon la méthode utilisée (MCP 100% et Kernel 95%, respectivement) et celui des femelles, de $6,4 \pm 1,5$ ha et $4,6 \pm 0,9$ ha. A 1000 m, les mâles utilisent une surface de $51,6 \pm 8,5$ ha et $38,5 \pm 6,6$ ha, respectivement, et les femelles, $31,2 \pm 7,8$ ha et $21,9 \pm 4,1$ ha.

Les domaines vitaux moyens annuels des mâles sont 1,9 et 1,7 fois plus grands que ceux des femelles, à 700 m et à 1000 m respectivement (Tab. XXI).

Tableau XXI : Surfaces des domaines vitaux annuels des Écureuils roux à 700 et 1000 m, calculées sur la base du 100% MCP et du 95% Kernel h_{adj} . Certains individus ont été suivis 2 ou 3 années consécutives.

	<u>Site à 700 m</u>		<u>Site à 1000 m d'altitude</u>	
	<u>N</u>	<u>x \pm se</u>	<u>N</u>	<u>x \pm se</u>
Surface du DV (ha) MCP 100%				
mâles	6	$12,0 \pm 3,2$	9	$51,6 \pm 8,5$
femelles	7	$6,4 \pm 1,5$	5	$31,2 \pm 7,8$
Surface du DV (ha) Kernel 95% Hadj				
mâles	6	$9,2 \pm 2,7$	9	$38,5 \pm 6,6$
femelles	7	$4,6 \pm 0,9$	5	$21,9 \pm 4,1$

La surface moyenne des domaines vitaux annuels (KF95% h_{adj}) a suivi une tendance similaire entre 2009 et 2011 sur les 2 sites. L'année 2010 est par contre caractérisée par des DV plus petits ($x \pm$ sd : $4,9 \pm 3,5$ ha à 700 m, $n=4$, et $28,0 \pm 14,5$ ha à 1000 m, $n=3$) que ceux des années 2009 et 2011 (au minimum $5,8 \pm$

2,5 ha à 700 m en 2009 et $29,2 \pm 15,0$ ha à 1000 m en 2011). A 1000 m, en 2009, un mâle a présenté un domaine vital de 76 ha, étendu entre le bas de forêt sur le versant est et le haut du plateau.

Les surfaces des domaines vitaux sont significativement plus grandes chez les mâles que chez les femelles ($t=3,76$, $p = 0,02$). Elles varient également en fonction du sexe et du site, sans interaction entre ces deux facteurs (Tab. XXII, Annexe 8). Elles sont supérieures à 9 ha pour les mâles ($n=6$) et proches de 5 ha pour les femelles ($n=7$) sur le site à 700 m alors qu'elles atteignent 40 et 22 ha, respectivement (mâles, $n=9$; femelles $n=5$) à 1000 m. Par contre, les tests effectués n'ont pas révélés d'effet de l'année, tous les modèles incluant l'année présentant un $\Delta_{AICc} > 6.0$.

Tableau XXII: Sélection des variables expliquant le mieux la variation de la surface du domaine vital annuel (Kernel 95% h_{adj}) en fonction de l'année, du site et du sexe. Seuls les modèles avec un $\Delta_{AICc} < 6.0$ sont présentés. Modèles sélectionnés en caractère gras.

Sources de variations	<i>k</i>	AICc	Δ_{AICc}	w_i
Sexe+Site	5	50.00	0.00	0.64
Site	4	51.75	1.75	0.27
Sexe+Site+Sexe:Site	6	53.80	3.80	0.10

La surface des **domaines vitaux saisonniers** (KF95% h_{adj}) est toujours plus grande avant qu'après fructifications (Tab. XXIII), et principalement durant la saison mai-juillet, quel que soit le site ou le sexe. Ils sont 4 à 5 fois plus grands sur le site à 1000 m que sur le site à 700 m, quels que soient la saison et le sexe. La différence de surface de DV saisonnier entre femelles et mâles est plus importante après fructification (DV saisonniers des mâles 1,7 fois plus grands que ceux des femelles) qu'avant (1,5 à 1,6).

Tableau XXIII: Domaines vitaux saisonniers (moyenne \pm se) des femelles et des mâles sur les 2 sites d'étude (en hectares, KF95% h_{adj})

Domaine vital (ha) Kernel 95% h_{adj}	Site à 700 m d'altitude				Site à 1000 m d'altitude			
	n	mâles	n	femelles	n	mâles	n	femelles
Périodes	n	mâles	n	femelles	n	mâles	n	femelles
Février-avril	6	5,1 \pm 1,2	8*	3,1 \pm 0,6	2	28,3 \pm 19,3	-	-
Mai-juillet	5	7,8 \pm 1,7	6*	4,8 \pm 0,6	9*	37,5 \pm 11,1	5*	24,3 \pm 7,2
Février à juillet, avant fructification	11	6,3 \pm 1,0	14*	3,8 \pm 0,5	11*	35,9 \pm 9,2	5*	24,3 \pm 7,2
Août-octobre	3	6,3 \pm 2,6	5	4,5 \pm 1,2	7*	32,4 \pm 6,1	4*	15,5 \pm 1,0
Nov-janvier	4*	4,9 \pm 1,2	6*	2,2 \pm 0,5	6	21,5 \pm 4,3	-	-
Août à janvier, après fructification	7*	5,5 \pm 1,1	11*	3,2 \pm 0,7	13*	27,4 \pm 3,9	4*	15,5 \pm 1,0

* dont individus suivis plusieurs années consécutives.

La variation de la surface du domaine vital saisonnier (Tab. XXIII) est expliquée indépendamment par le sexe, le site et la saison (Tab. XXIV, Annexe 9).

Tableau XXIV : Sélection des variables expliquant le mieux la variation de la surface du domaine vital saisonnier en fonction du site, de la saison et du sexe. Seuls les modèles avec un $\Delta AICc < 6.0$ sont présentés. Modèles sélectionnés en caractère gras.

Sources de variations	<i>k</i>	AICc	$\Delta AICc$	w_i
Sexe+Site	5	130.92	0.00	0.49
Saison+Sexe+Site	8	132.77	1.85	0.19
Sexe+Site+Sexe :Site	6	133.25	2.33	0.15
Site	4	133.73	2.81	0.12
Saison+Sexe+Site+Sexe :Site	9	135.69	4.77	0.05

Centre d'activité

Le centre d'activité (CA) annuel (ICP 85%) couvre en moyenne 28% de la surface du DV KF95% h_{adj} sur les 2 sites (Tab. XXV). Il se concentre sur seulement 12 et 20% de la surface du DV, respectivement à 1000 et à 700 m d'altitude pendant la saison février-avril. Il reste de surface stable sur le site à 1000 m pour les 3 autres saisons à 23%, alors qu'il passe de 24 à 29, puis à 22% sur le site à 700 m, respectivement en mai-juillet, août-octobre et novembre-janvier.

Tableau XXV : Récapitulatif des tailles de CA annuels (ICP 85%).

Centre d'activité (ha) ICP 85%	Site à 700 m d'altitude		Site à 1000 m d'altitude	
	N	$x \pm se$	N	$x \pm se$
Mâles	6	2,7 \pm 0,6	9	10,7 \pm 1,8
Femelles	7	1,3 \pm 0,2	5	6,7 \pm 0,6

La surface du centre d'activité annuel varie significativement selon le sexe et le site (Tab. XXVI, Annexe 10).

Tableau XXVI : Sélection des variables expliquant le mieux la variation de la surface du centre d'activité annuel en fonction de l'année, du site et du sexe. Seuls les modèles avec un $\Delta AICc < 6.0$ sont présentés. Modèle sélectionné en caractère gras.

Sources de variations	<i>k</i>	AICc	$\Delta AICc$	w_i
Sexe+Site	5	47,80	0.00	0.75
Sexe+Site+Sexe : Site	6	51.38	3.58	0.13
Site	6	51.47	3.67	0.12

La variation de la surface du centre d'activité saisonnier (Tab. XXVII) est expliquée par le site et le sexe, sans pouvoir écarter une interaction entre ces deux facteurs (Annexe 11).

Tableau XXVII : Sélection des variables expliquant le mieux la variation de la surface du centre d'activité saisonnier en fonction du site, de la saison et du sexe. Seuls les modèles avec un $\Delta AICc < 6.0$ sont présentés. Modèles sélectionnés en caractère gras.

Sources de variations	<i>k</i>	AICc	$\Delta AICc$	<i>w_i</i>
Site	4	178.74	0.00	0.42
Sexe+Site	5	179.73	1.00	0.26
Sexe+Site+Sexe :Site	6	180.41	1.67	0.18
Saison+Site	7	182.73	3.99	0.06
Saison+Sexe+Site	8	182.81	4.07	0.06
Saison+Sexe+Site+Sexe :Site	9	184.39	5.65	0.03

Les chevauchements des centres d'activité (Tab. XXVIII),

- entre individus (sexes confondus), sont toujours inférieurs à 50% sur les deux sites ;
- entre les femelles, sont plus faibles ($25 \pm 5\%$) qu'entre les mâles ($39 \pm 5\%$) sur le site à 1000 m, et identiques pour les 2 sexes à 700 m ($36 \pm 5\%$ pour les mâles et $37 \pm 6\%$ pour les femelles) ;
- intra-sexe sont inférieurs sur le site à 700 m ($29 \pm 8\%$ chez les mâles et $8 \pm 2\%$ chez les femelles) que les chevauchements inter-sexe (variant de $41 \pm 7\%$ entre mâles et femelles, à $53 \pm 7\%$ entre femelles et mâles) ;
- entre mâles, et entre mâles et femelles, sont les plus importants à 1000 m, avec respectivement $40 \pm 8\%$ et $38 \pm 8\%$, alors qu'entre femelles, ils sont plus faibles ($16 \pm 10\%$).

Tableau XXVIII : Proportions (moyenne \pm se) des surfaces des centres d'activités chevauchées selon les sites et les sexes.

% du CA chevauché	Total		♂		♀	
	N	$x \pm se$	N	$x \pm se$	N	$x \pm se$
♂ 700m	30	36 ± 5	12	29 ± 8	18	41 ± 7
♀ 700m	31	37 ± 6	20	53 ± 7	11	8 ± 2
♂ 1000m	32	39 ± 5	18	40 ± 8	14	38 ± 8
♀ 1000m	16	25 ± 5	10	30 ± 12	6	16 ± 10

Exploitation des unités de végétation par les Écureuils

Certains individus paraissent utiliser plus intensivement certaines UV (Fig. 21) :

- la femelle « f 9 » et le mâle « m 13 », dans les jeunes peuplements feuillus ou résineux du site à 700 m ;

- les 2 femelles « f 6 et f 8 », dans le peuplement mixte adulte, à 700 m ;
- les 2 femelles « f 2 et f 4 » et les mâles « m 3, m 5 et m 6 » dans les peuplements résineux adultes à 1000 m. Certains autres individus utilisent plusieurs UV, tels la femelle « f 3 » et les 2 mâles « m 1 et m 4 » qui fréquentent des peuplements mixtes adultes, des peuplements de feuillus adultes et résineux adultes à 1000 m.

Sur le site à 1000 m plus de la moitié de la surface des centres d'activité, correspond à l'unité de végétation "résineux adultes" (Tab. XXIX). Les unités de végétation composées de jeunes résineux et/ou feuillus et celles constituées de feuillus ou de résineux adultes en mélange représentent le reste de la surface du CA. Les peuplements feuillus adultes ou les zones ouvertes ne sont pas inclus dans le CA. Sur le site à 700 m, les peuplements feuillus adultes et les jeunes unités de végétation composées de résineux et/ou de feuillus constituent l'essentiel de la surface des CA. La forêt mixte adulte est très fortement représentée (avec en moyenne près de 30% de la surface du CA pour les 2 sexes). Les zones ouvertes, pour la plupart des prairies, constituent une surface non-utilisées par l'Écureuil roux et représentent entre 6 et 13% de la surface du CA respectivement chez les femelles et les mâles.

Tableau XXIX : Surface moyenne des unités de végétations dans les centres d'activités selon les sexes et leur représentativité dans les sites (sur la base des CA saisonniers).

Habitats		Résineux <u>adultes</u>	Feuillus <u>adultes</u>	Mixtes <u>adultes</u>	Résineux ou <u>feuillus jeunes</u>	Ouvert – non <u>utilisable</u>
	N	x ± se (%)	x ± se (%)	x ± se (%)	x ± se (%)	x ± se (%)
Site 1000 m						
Représentativité		15	41	30	13	1
ICP 85% mâles	24	51 ± 5	0 ± 0	20 ± 5	23 ± 5	0 ± 0
ICP 85% femelles	9	61 ± 9	0 ± 0	14 ± 5	20 ± 4	0 ± 0
Site 700 m						
Représentativité		0	46	3	37	14
ICP 85% mâles	18	0	41 ± 6	19 ± 5	27 ± 6	13 ± 2
ICP 85% femelles	25	0	40 ± 6	25 ± 7	28 ± 5	6 ± 1

Sur le site à 1000 m, les CA des mâles et des femelles se recouvrent préférentiellement dans les peuplements résineux adultes (de 44 à 98%) et les jeunes peuplements (de 2 à 33%) alors que ce ne sont pas les unités de végétation les plus représentées (respectivement 15 et 13%) (Tab. XXX). A 700 m, les zones de chevauchement correspondent plus aux unités de végétation présentes, avec toutefois une nette préférence pour le peuplement mixte adulte (de 20 à 33%).

Tableau XXX : Proportions moyennes de chacune des unités de végétation dans les zones de chevauchement des centres d'activités, selon les sites et les sexes.

Habitats	Résineux		Feuillus		Mixtes		Résineux ou feuillus jeunes		Ouvert – non utilisable	
	N	x ± se (%)	N	x ± se (%)	N	x ± se (%)	N	x ± se (%)	N	x ± se (%)
Site 1000 m										
représentativité		29		41		30		13		1
ICP 85% mâles	24	51 ± 8		2 ± 1		2 ± 1		20 ± 5		0 ± 0
mâle/ mâle	12	44 ± 8		4 ± 3		2 ± 1		33 ± 7		0 ± 0
mâle / femelle	8	87 ± 8		0 ± 0		4 ± 4		9 ± 5		0 ± 0
ICP 85% femelles	9	91 ± 5		0 ± 0		0 ± 0		9 ± 5		0 ± 0
femelle/ mâle	3	98 ± 2		0 ± 0		0 ± 0		2 ± 2		0 ± 0
femelle / femelle	6	87 ± 7		0 ± 0		0 ± 0		13 ± 7		0 ± 0
Site 700 m										
représentativité		0		46		3		37		14
ICP 85% mâles	16	0 ± 0		45 ± 9		11 ± 7		29 ± 8		13 ± 2
mâle/ mâle	4	0 ± 0		75 ± 15		5 ± 3		20 ± 16		0 ± 0
mâle / femelle	12	0 ± 0		35 ± 11		13 ± 9		32 ± 10		2 ± 2
ICP 85% femelles	20	0 ± 0		35 ± 9		16 ± 7		29 ± 8		1 ± 0
femelle/ mâle	10	0 ± 0		29 ± 11		16 ± 11		33 ± 11		1 ± 1
femelle / femelle	8	0 ± 0		51 ± 17		19 ± 14		30 ± 17		0 ± 0

Déplacements

La distance effectuée par un Écureuil en 2 heures a été en moyenne de 148 ± 3 m ($x \pm se$; $n=866$) pour les femelles et de 182 ± 4 m ($n=1303$) pour les mâles toutes saisons et sites confondus (Tab. XXXI et Fig. 24). Les individus, tout sexe confondu, se sont déplacés en moyenne sur 161 ± 4 m ($n=847$) sur le site à 700 m, et sur 173 ± 4 m ($n=1322$) sur le site à 1000 m.

La distance de déplacement dépend du sexe, du site et de la saison, ces trois facteurs étant en interaction (LRT : $\chi^2_3=29.87$, $p < 0,01$). Sur le site à 700 m, les mâles se sont déplacés sur de plus grandes distances que les femelles en automne et en hiver. Sur le site à 1000 m, les mâles ont parcouru à toutes saisons plus de distance que les femelles.

Tableau XXXI : Distances moyennes ($\pm se$) parcourues (en m) selon les sexes, les sites et les saisons.

Saisons	Site à 700m d'altitude				Site à 1000m d'altitude			
	N	♂	N	♀	N	♂	N	♀
février-avril	130	121 ± 6	111	130 ± 8	83	168 ± 19	8	67 ± 22
mai-juillet	107	135 ± 8	123	162 ± 10	293	191 ± 9	217	146 ± 7
août-octobre	75	279 ± 24	116	158 ± 9	278	197 ± 9	160	156 ± 8
novembre-janvier	78	216 ± 22	107	149 ± 9	259	170 ± 9	24	106 ± 15
TOTAL	390	174 ± 8	457	150 ± 5	913	185 ± 5	409	146 ± 5

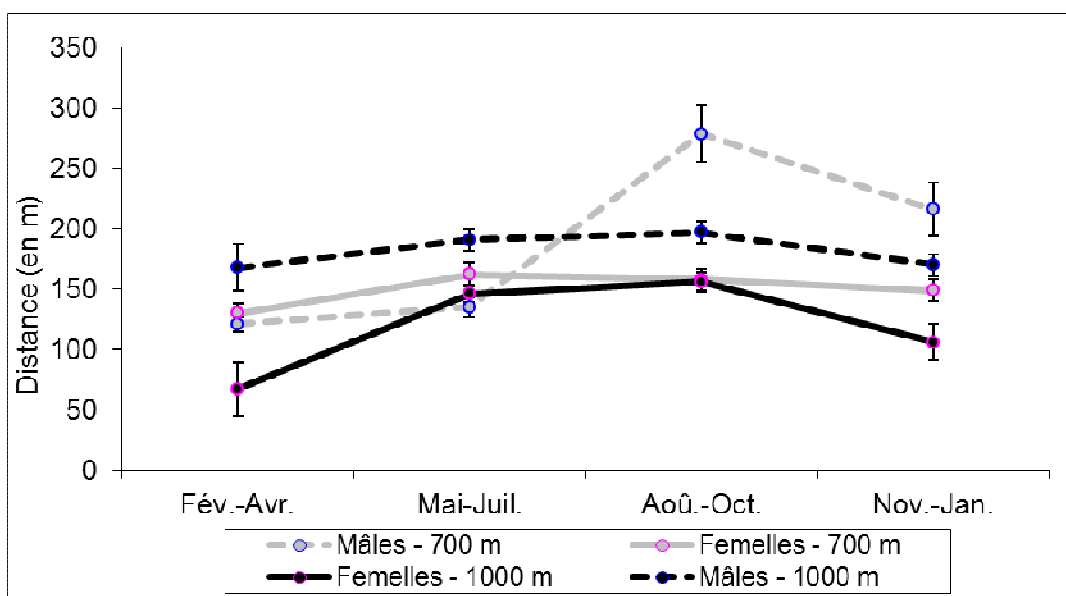


Figure 24 : Distances moyennes (\pm se) parcourues par les Écureuils (en m), en 2 heures, selon les sexes, les sites et les saisons.

La vitesse moyenne de déplacement, tout sexe, site et saison confondus, a avoisiné les 0,10 km/h (\pm 0,07 km/h). Plusieurs fois, il a été possible de mesurer des vitesses plus importantes sur une courte durée :

- deux mâles se déplaçant à 1,1 km/h (vitesse mesurée entre 2 observations inopinées espacées de 12 et 15 minutes ; individus observés en déplacement dans des arbres à 1000 m)
- un mâle dépassant à 2 reprises les 1,6 km/h (vitesse mesurée entre 2 observations inopinées espacées de 29 et 50 minutes ; individu observé en déplacement dans des arbres à 1000 m).

Nids sur le site à 700 m

Sur le site à 700 m, l'Épicéa commun (avec 35% des nids) et le Chêne sessile (25%) ont été les essences les plus utilisées pour l'installation des nids (n=49) (Fig. 25). Les résineux ont servis dans les mêmes proportions par les deux sexes ($\chi^2_1 = 0,03$, $p=0,86$). Les nids dans les chênes ont été plus fréquentés par les femelles que par les mâles (respectivement 69 et 31%). Le diamètre ($U=395$, $p=0,42$) et la hauteur ($U=426$, $p=0,73$) n'interviennent pas dans le choix de l'arbre pour la construction du nid. Ils ont été installés en moyenne à 13 m [5-21 m] sur des arbres de 18 m de hauteur moyenne (\pm 5 m). La présence-absence de lierre autour des nids ($\chi^2_1 = 0,03$, $p=0,86$) et la présence d'une trouée dans la canopée à la hauteur des nids ($\chi^2_1 = 0,25$, $p=0,62$) n'ont pas conditionné leur emplacement. Toutefois, 68% des arbres feuillus qui abritaient des nids portaient du lierre.

Les nids étaient principalement orientés au sud (200 ± 73 gd) par rapport à l'axe du tronc (Fig. 26).

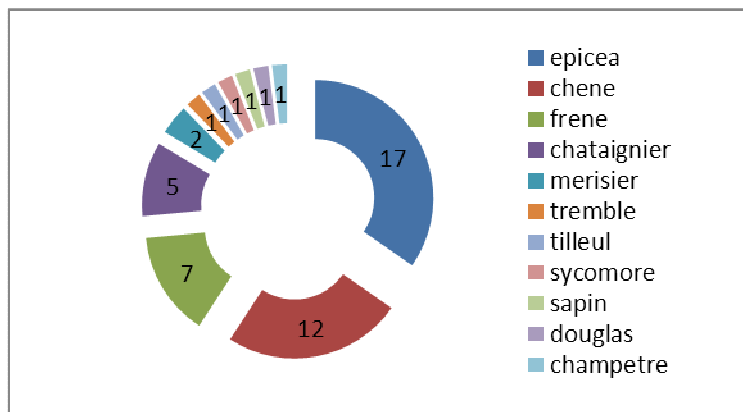


Figure 25 : Répartition des essences supports de nids d'Écureuil roux à 700 m d'altitude (n=49).

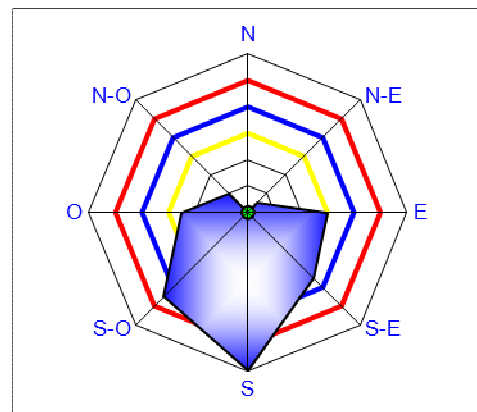


Figure 26 : Orientation des nids d'Écureuil roux du site à 700 m alt.

Les 49 nids observés ont été utilisés en moyenne par 1,3 individu [1-3] (Fig. 27). Plus de trois-quarts de ces nids ont hébergé un unique individu. Jamais plus d'un individu (équipé d'un émetteur) n'a été observé dans un nid donné (n=175 observations). Le partage alterné de nid entre deux individus a été observé 47 fois, contre 19 fois pour celui entre trois individus (Fig. 27). Quatre nids ont été réutilisés un an après l'observation du premier individu à l'intérieur (dont : les 2 nids partagés par 3 individus, 2 nids partagés par 2 individus, et un nid fréquenté par le même individu un an après). Deux nids ont été réutilisés deux ans après (une fois par le même individu, une fois par un autre individu).

Seulement deux nids ont servis à deux mâles différents durant une même saison, alors qu'aucun nid n'a été partagé entre deux femelles (Fig. 28).

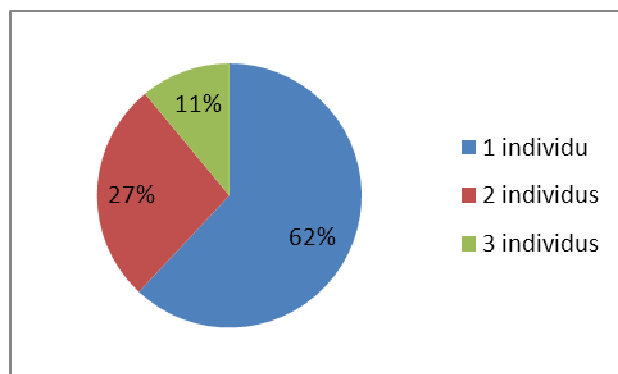


Figure 27 : Proportion d'observations de partage de nids entre plusieurs individus (n=175)

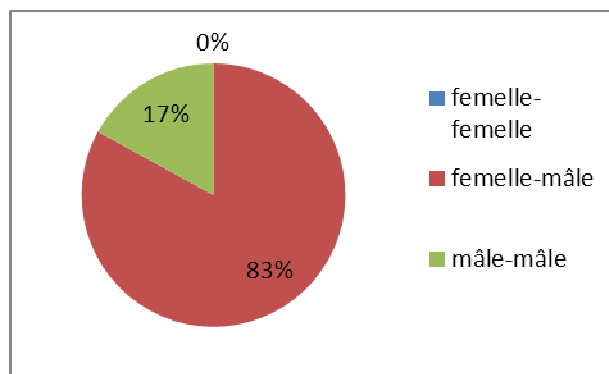


Figure 28 : Occurrence du partage de 12 nids entre individus selon les sexes.

5.4. Discussion - Conclusion

Nos résultats confirment que les forêts mélangées de feuillus et de résineux permettent à l'Écureuil roux (*Sciurus vulgaris*, Linnaeus, 1758) d'occuper de plus petits domaines vitaux et centres d'activité que

les forêts de composition plus homogènes (question 4). Ils montrent, qu'en outre, les mâles fréquentent de plus grandes surfaces que les femelles, mais que la taille des domaines vitaux n'évolue pas en relation avec l'intensité de la fructification. A l'image de son principal prédateur la Martre, les domaines vitaux des Écureuils roux du massif de l'Épine sont moins grands en milieu forestier fragmenté par les prairies, qu'en pleine forêt (Mergey, 2007).

Tableau XXXII: Surfaces moyennes (en ha) des domaines vitaux annuels de l'Écureuil roux dans différents habitats en Europe (MCP 100% : moyenne \pm sd)

Références	MCP 100% mâle	MCP 100% femelle	Habitats	Altitudes	Pays
Wauters et al. (1994)	4,0 \pm 1,4	2,8 \pm 0,5	Chênaie-hêtraie	plaine	Belgique
Wauters et al. (1994)	6,8 \pm 2,3	5,5 \pm 1,5	Chênaie-hêtraie	plaine	Belgique
<i>Cette étude</i>	12,0 \pm 7,2	6,4 \pm 3,6	Forêt mélangée	700 m	France
<i>Cette étude</i>	51,6 \pm 23,9	31,2 \pm 15,5	Sapinière-pessière-hêtraie	1000 m	France
Di Piero et al. (2008)	8,7 à 15,4	4,2 à 6,6	Pinède sylvestre (oga)	1350 m	Italie
Di Piero et al. (2008)	8,7 à 16,6	6,1 à 6,7	Sapinière-pessière (ced)	1300 m	Italie
Romeo et al. (2010)	27,2 \pm 17,4	10,8 \pm 4,5	Pinède mugo (can)	1960 m	Italie
Di Piero et al. (2008)	10,6 à 20,3	6,4 à 32,0	Cembraie à mélèze (bor)	2050 m	Italie
Andren & Delin (1994)	121,6 \pm 21,8	23,0 \pm 3,8	Pinède sylvestre-pessière	-	Suède

Cependant, la surface des domaines vitaux mesurée sur le massif de l'Épine est plus importante que celles indiquées par d'autres études (Tab. XXXII). Il ne semble pas qu'il y ait de biais méthodologiques dans notre étude, puisque (1) nous avons atteint en moyenne le nombre de localisations préconisées par Wauters (2007a) pour mesurer la surface d'un domaine vital d'Écureuil roux (68 localisations contre 70) ; (2) les localisations ont été prises à toute heure de la journée pour limiter les biais comportementaux possibles. De plus, le test de Schoener montre que nos données successives sont corrélées spatialement et temporellement, ce qui pourrait avoir comme conséquence de sous-estimer la surface du DV (Swihart et Slade, 1985).

Nos résultats ont montré également que l'abondance des ressources alimentaires, traduite par les fructifications annuelles, ne fait pas partie des variables prépondérantes dans l'explication des différences de taille de domaine vital et de centre d'activité (question 1), sans que l'on puisse l'interpréter. Il est toutefois possible que notre évaluation des disponibilités alimentaires ne soit pas suffisamment précise, notamment au regard des habitudes alimentaires locales de l'Écureuil roux.

A l'image des travaux réalisés par Edelman et Koprowski (2006) soulignant, chez *Sciurus alberti*, que l'abondance et la stabilité des ressources alimentaires contribuent à réduire la taille du domaine vital de cette espèce, on aurait pu s'attendre effectivement à des surfaces de domaines vitaux inférieures sur le site à 1000 m, par rapport aux domaines vitaux des Écureuils du site à 700 m. Toutefois nos résultats confirment les travaux sur l'Écureuil roux de Di Piero (2008) chez les 2 sexes en forêt de montagne et de Verbeylen (2009) pour les mâles en boisements fragmentés.

Dépendantes de la composition des peuplements, les ressources alimentaires de l'Écureuil sont éphémères et fluctuantes dans le temps (Tab. XXXIII), et en particulier celles associées aux feuillus. Mais

toutes ont un intérêt à un moment ou à un autre, et en particulier les résineux : le Sapin et le Mélèze, avec leurs graines matures plus précocement (Salmaso et al., 2009), peuvent être utilisés plus tôt pour pallier aux manques de nourriture en fin de printemps ; L'Épicéa et le Pin sylvestre, dont les cônes sont consommés verts dès le mois de juin (Wauters et Lens, 1995) restent de plus, disponibles dans les houppiers jusqu'aux mois de février-avril de l'année suivante (Wauters et Lens, 1995). Dotés par-ailleurs de fruits à valeur énergétique souvent élevée (Tab. XXXIII), les vastes peuplements de résineux sont souvent qualifiés d'unités de végétation source ("source-sink dynamic" (Fisher et al., 2005)). Enfin, les jeunes peuplements denses de résineux présentent un autre avantage en période enneigée, puisqu'ils limitent l'épaisseur de neige au sol, permettant à l'Écureuil de plus facilement retrouver et déterrer ses graines cachées.

Tableau XXXIII : Périodicités et apports énergétiques des principales essences forestières.

Essences	Périodicité des très bonnes fructifications en année	Apport énergétique en kJ/cône ou fruit	Références bibliographiques
Sapin	4-8	145,8 ± 10,0	(Salmaso et al., 2009)
Pin Cembro	4-10	121,4 ± 7,9	(Zong et al., 2010) ; (Salmaso et al., 2009) ; (Ulber et al., 2004)
Pin noir d'Autriche	2-4	24,2	(Cagnin et al., 2000) ; (Isajev et al., 2004)
Chêne sessile	2-5 ²	4,3 à 29,8 *	(Shuttleworth, 2000, Lurz et al., 2003) ; (Grodzinski et Sawicka-Kapusta, 1970)
Noisetier	4-8 ²	5,9 à 24,9	(Lurz et al., 2003) ; (Grodzinski et Sawicka-Kapusta, 1970)
Épicéa commun	3-10	9,6 à 51,1	Gronwall 1982, dans (Lurz et al., 2008) ; (Zong et al., 2010) ; (Salmaso et al., 2009)
Douglas	7 ^{**}	6,2 à 29,8	Smith 1968, dans (Lurz et al., 2008, Sullivan et Klenner, 1993)
Pin sylvestre	2-3	2,8 à 7,5 ± 0,5	(Wauters et al., 2000, Cagnin et al., 2000, Bryce et al., 2001, Salmaso et al., 2009)
Charme	2-4 ²	4,5 à 6,4	(Grodzinski et Sawicka-Kapusta, 1970)
Pin Laricio de Corse	3-5	3,8	(Shuttleworth, 2000) ; (Kerr, 2000)
Hêtre	2-5 ²	2,9 à 6,9	(Lurz et al., 2003) ; (Grodzinski et Sawicka-Kapusta, 1970)
Mélèze d'Europe	5-10 ²	2,3 à 9,4	Grodzinski 1970, dans (Lurz et al., 2008) ; (Zong et al., 2010) ; (Salmaso et al., 2009)

*L'Écureuil roux ne mange jamais plus de 4-6 glands par jour, même par forte glandée (Wauters et Casale, 1996) à cause de problèmes de digestion. ** (Koprowski, 2005) ; ² D. Conche com.pers. (Sécherie ONF de La Joux)

En montagne, l'incidence de l'altitude sur la quantité de fruits et la périodicité des fructifications n'est pas encore bien établie. Pour les uns la quantité de graines augmente avec l'altitude (Molinari et al., 2006), alors que pour les autres elle diminue (Salmaso et al., 2009), comme la fréquence des bonnes fructifications (Mencuccini et al., 1995). La digestibilité variable des graines (en particulier des glands), limitant leur utilisation par l'Écureuil roux, souligne qu'incisives, dents jugales et tube digestif interviennent de concert dans l'adaptation des espèces au milieu.

Sur nos sites, tous les centres d'activité des individus sont composés de noyaux multiples, contrairement aux résultats de Wauters et al. (2002) chez les Écureuils roux piémontais (22%). Leur surface ne varient pas significativement ni en fonction de l'année ni en fonction des saisons, et donc de la fructification. Aussi nous ne pouvons vérifier l'hypothèse de Di Piero (2008) selon laquelle les femelles agrandissent leur centre d'activité en présence de faibles disponibilités alimentaires. En outre, le

chevauchement des centres d'activité dans le Massif de l'Épine paraît plus important entre mâles qu'entre femelles. On observe une « territorialité » intra sexuelle des femelles qui utilisent, principalement sur le site à 700 m, un centre d'activité quasi exclusif, comme cela a été également observé par Di Piero et al. (2008) dans les Alpes italiennes.

La sélection des unités de végétation présentes dans le centre d'activité des individus du site à 1000 m, montre que les peuplements feuillus adultes sont évités par les 2 sexes, alors que certaines essences, tel le hêtre et dans une moindre mesure le noisetier, portaient des fruits en 2009 et surtout en 2011. Ils soulignent également que les peuplements résineux adultes, composés de nombreux gros et très gros bois matures, sont préférés par les mâles, et bien plus encore par les femelles, le Sapin étant une essence à graines très énergétique ($145,8 \pm 10,0$ kJ/cône contre 21 à 51 kJ/cône pour l'Épicéa (Salmaso et al., 2009) ; 2,5 à 5,7 kJ/faine (Hêtre), 18,7 à 24,9 kJ/noisette (Lurz et al., 2003) et 22,5 à 29,8 kJ/gland (Chêne sessile) (Shuttleworth, 2000) ; (Lurz et al., 2003)). Les jeunes peuplements et en particulier la pessière de 50-55 ans au centre du site d'étude sont également très convoités, surtout par les mâles, même si leurs fructifications n'ont pas été élevées et régulières durant les 3 années de suivi. Par-contre, aucun individu n'a séjourné dans la partie de jeunes peuplements à dominance de feuillus, exploités pour des coupes de bois de chauffage, dont il ne restait que 120-170 arbres/ha de diamètre moyen de 20-30 cm, et dont les houppiers étaient disjoints. Ce dernier point est probablement important pour l'Écureuil roux, qui limite ses déplacements à terre.

Sur le site à 700m, qu'ils soient résineux ou feuillus, les jeunes peuplements ne sont pas spécialement recherchés, probablement en raison de leur âge (25-30 ans) et de leur manque de maturité pour fructifier. Le petit peuplement mixte adulte, avec ses nombreux gros et très gros épicéas matures, est l'unité de végétation préférée. Elle concentre, sur les 3% de la surface qu'elle occupe, entre 19 et 25% de la surface des centres d'activités des mâles et femelles suivis. Enfin, nous n'avons pas observé d'Écureuils dans les zones d'épicéas attaquées par les scolytes (*Dendroctonus sp.* et *Ips sp.*), ne nous permettant pas de confirmer leur consommation par l'Écureuil roux européen, comme l'avaient relevé Pretzlaw et al. (2009) chez l'Écureuil roux nord-Américain (*Tamiasciurus hudsonicus*).

Le chevauchement des centres d'activités des individus suivis montre une tendance comparable à celle de la littérature pour les mâles. En revanche, pour les femelles, le chevauchement observé est plus important que ceux notés par Wauters et al. (2002) et Romeo et al. (2010) (question 2). Nous avons utilisé dans cette étude plus de données télémétriques que dans la plupart des études sur l'Écureuil roux : 25 à 40 points (Wauters et al., 2005a). Or, il a été observé que le nombre de localisations augmente le pourcentage de chevauchement (Verbeylen et al., 2009), ce qui pourrait expliquer en partie cette différence. Mais comme nous n'avons pas capturé et suivis l'ensemble des individus présents sur les 2 sites, ces données sont à prendre à minima.

Les résultats de Lemnel (1967, dans (Verboom et Van Apeldoorn, 1990) sur les distances de déplacements journaliers, avec 61 m parcourus par jour en hiver et jusqu'à 107 m par jour en été sont très inférieures aux nôtres. Les calculs de vitesse présentés dans cette étude, sont sans doute sous-estimés,

du fait qu'ils ont été calculés à partir de distances effectuées "à vol d'oiseau", sans tenir compte de l'environnement en 3 dimensions dans lequel évolue cette espèce. Aussi, nos vitesses maximales restent inférieures aux 2,8 km/h relevés aux Pays-Bas (Van Apeldoorn et al., 1994).

Sur le site à 700 m, les mâles se sont déplacés sur de plus grandes distances que les femelles pendant la période de fructification. Il faut également noter que les mâles à 700 m se sont déplacés avec une plus grande amplitude moyenne que ceux à 1000 m, alors qu'ils présentaient des domaines vitaux approximativement 4 fois plus petits. En période de fructification, les disponibilités alimentaires sur le site à 700 m nous ont paru plus dispersées que celles sur le site à 1000 m, impliquant une distribution des femelles également plus dispersée, et provoquant des déplacements plus importants des mâles vers les habitats favorables dits «de haute qualité» . Aussi, les femelles à 700 m se sont déplacées autant voir plus que les mâles durant la période où les ressources alimentaires étaient plus rares.

Sur le site à 1000 m, les mâles ont parcouru à toutes saisons plus de distance que les femelles, tentant de maximiser les rencontres, mais sans faire apparaître de période à plus grands déplacements. Les femelles quant à elles, se sont plus déplacées pendant les mois de mai à octobre, périodes d'élevage des jeunes de la première portée, et d'accouplement, d'allaitement et d'élevage des jeunes de la seconde portée (facultative), ainsi que début de la période de fructification. (question 3).

Sur le site à 700 m, 63% des nids ont été découverts sur des feuillus, dont 67% cachés dans du lierre. Les essences que l'Écureuil roux utilise pour l'installation de ses nids paraissent représentatives de la composition du peuplement, sans qu'aucune forme de préférence ne puisse être relevée.

A l'instar des résultats obtenus en Calabre (Cagnin et al., 2000) et en Espagne (Piqué et al., 2007), les nids du site de bas de versant sont, à deux exceptions près, construits aux deux-tiers ($70 \pm 15\%$) de la hauteur des arbres qui les portent, soit à plus de 6 m de hauteur comme le précise Lurz (2005). Ils sont, comme dans la pinède à Pin d'Alep espagnole (Piqué et al., 2007), orientés en moyenne à 180° par rapport à l'axe du tronc, ce qui permet de faire profiter à ses occupants de plus de chaleur et de moins de pluie, phénomène amplifié par la présence de lierre autour du nid. Alors que certains le signalent dans la littérature (Piqué et al., 2007), aucun nid n'a été découvert dans des cavités arboricoles présentes sur le site, notamment à proximité de nids (ex : présence d'un châtaignier de 70 cm de diamètre à multiples cavités à moins de 5 mètres d'un nid de mise bas). Ceci est d'autant plus étonnant que dans cette région au climat à influence montagnarde, l'abri thermique complémentaire que pourrait offrir une cavité arboricole protégée par quelques dizaines de centimètres d'épaisseur de bois n'est pas inutile en période hivernale. Il apparaît également que les gros et très gros épicéas dispersés sur le site à 700 m sont, sauf exception, évités pour la construction de nid, alors qu'ils sont très utilisés pour l'alimentation.

Si quelques observations (66/175) de partage de nids entre individus ont été faites sur le site de basse altitude, aucune observation de partage de nid n'a été relevée sur le site à 1000 m (n=83). Ceci peut être la conséquence d'un effort d'observation moindre sur le site le plus haut, ou parce que les domaines vitaux y sont plus vastes et moins chevauchants, ou enfin les nids moins visibles dans les résineux. Nos résultats concernant l'utilisation des nids, et en particulier les données de partage de nids, ne sont pas exhaustifs. Aussi, ils sont à considérer comme à minima. Par ailleurs, même si les peuplements composés majoritairement de résineux paraissent plus attractifs, la présence de feuillus porteurs de lierre permet aux

écureuils de diversifier leurs sites de nidification. Les nids d'hiver sont plus souvent construits dans les feuillus (obs. pers), dépourvus de feuilles à cette période et peut-être plus vite réchauffés par le soleil, les feuilles persistantes du lierre permettant néanmoins de les protéger correctement des intempéries, jusqu'à sa limite altitudinale de présence (environ 1200 m (Rameau et al., 1993)).

Pour conclure sur ces travaux, nous pourrions proposer plusieurs pistes d'études complémentaire : (1) préciser les surfaces des domaines vitaux et la distance réelle des déplacements journaliers en équipant les animaux avec des colliers émetteurs GPS; (2) mesurer l'effet du dérangement occasionné par une exploitation forestière sur son comportement; (3) étudier spécifiquement les interactions entre la Martre et l'Écureuil roux, par exemple ici sur le site à 1000 m d'altitude, où ces prédateurs ont été très souvent observés.

En conclusion :

- les **forêts mixtes** (feuillus et résineux en mélange) permettent à l'Écureuil roux d'occuper de **plus petits domaines vitaux** (Kernel 95% h_{adj}) que les forêts de composition plus homogènes (feuillues ou résineuses) ;
- les peuplements feuillus jeunes et adultes sont évités, alors que les **peuplements résineux jeunes et adultes et les peuplements mixtes sont préférés**, au sein des centres d'activité (ICP 85%) ;
- les prairies, friches, et les bouquets d'épicéas scolytés ne sont pas utilisés ;
- les haies, même de largeur faible (< 10 m), sont très utilisées pour limiter les déplacements à travers les zones ouvertes (prairies).
- les surfaces du domaine vital et du centre d'activité annuels varient en fonction du sexe et du site additionnés;
- les centres d'activité des femelles se chevauchent peu, ce qui reflète une certaine notion de « territorialité » ;
- la distance de déplacement des individus dépend du sexe, du site et de la saison, les individus parcourant des distances similaires quelle que soit la surface de leur domaine vital.

6. CONCLUSION EN TERMES DE GESTION FORESTIÈRE

Les résultats de notre étude ont souligné une homogénéité des caractéristiques morphométriques de l'Écureuil roux (*Sciurus vulgaris*, Linnaeus, 1758) dans les Alpes du nord, et plus largement en France, même s'il apparaît quelques différences entre populations notamment à propos de la longueur de l'oreille et la forme de la mandibule. Parallèlement, il semble que la couleur du pelage varie selon les secteurs biogéographiques, et que la fréquence du pelage noir serait plus élevée en zone de montagne, sans que l'on puisse en exprimer réellement l'origine. Par ailleurs, dans le Massif de l'Épine, l'Écureuil roux exploite des surfaces plus ou moins importantes selon le sexe des individus, la saison et selon les ressources alimentaires disponibles, en relation avec la nature des peuplements forestiers dont la répartition est fonction de l'altitude (et de l'activité sylvicole).

Dans les Alpes du Nord, et en France, l'espèce n'est pas menacée de disparition, mais ses densités restent faibles, rendant difficile l'estimation de l'effectif des populations, que ce soit par comptage sur itinéraire-échantillon, par l'utilisation de tubes collecteurs de poils ou par dénombrement des nids. De même, dans ces conditions, il serait également difficile d'analyser la biologie de population de cette espèce par capture-marquage-recapture, à moins d'investir beaucoup de temps sur le terrain, et ceci sur une dizaine d'années afin de prendre en compte les fluctuations cycliques d'abondance observées chez cette espèce.

L'Écureuil roux s'avère être une espèce dont l'état et l'évolution des populations au cours du temps sont très difficiles à appréhender. Néanmoins, afin de préserver ce rongeur, des mesures de gestion sylvicole peuvent être prises afin de fournir à l'espèce des conditions qui nous paraissent favorables à son maintien, voire au développement de ses populations.

Mesures de gestion forestière favorables

L'Écureuil roux, comme par exemple le Cassenoix moucheté (*Nucifraga caryocatactes*), contribue à la régénération forestière par l'enfouissement de fruits non consommés. Il constitue ainsi un auxiliaire du forestier dans la gestion des peuplements. Inversement, le forestier, par une gestion raisonnée, peut contribuer à maintenir voire à favoriser ce rongeur. Dans ce contexte, quelles pourraient être ces mesures à bénéfices réciproques ?

Surface et diversité des massifs forestiers

L'un des principaux facteurs intervenant sur la réduction de la densité en écureuils roux est la fragmentation de ses habitats (Delin et Andrén, 1999 ; Rodriguez et Andrén, 1999 ; Verbeylen et al., 2003b), occasionnant vraisemblablement une augmentation de la mortalité par collision sur les routes.

Ainsi, il semble primordial pour la conservation de l'espèce, de maintenir des massifs forestiers d'une superficie permettant aux individus de se maintenir en nombre suffisant pour assurer le maintien de la population sur le long terme. Dans leurs travaux, Pepper et Patterson (1998) et Lurz et al. (2004), estimaient cette surface à environ 2000 ha.

Toutefois, son habitat ne doit pas être regardé uniquement sous l'angle de la superficie des peuplements forestiers. Leur composition en essences nourricières semblerait également fondamentale.

D'une part, parmi les fruits et graines consommés par cette espèce, certains sont d'un apport nutritif très supérieur à d'autres. La variabilité de l'apport énergétique que procurent les graines de chaque essence montre que les résineux, et en particulier le Sapin et le Pin cembro, sont des espèces qui peuvent apporter une grande partie des besoins énergétiques journaliers sans être consommées en abondance (Tab. XXXIII). Épicéa, Douglas, Pin sylvestre et Mélèze d'Europe sont beaucoup moins énergétiques. Chez les feuillus, le Chêne et le Noisetier devancent le Hêtre, mais ne sont que moyennement énergétiques. L'énergie moyenne, contenue dans les rameaux de résineux et principalement dans les bourgeons avec 19 KJ/g de poids sec (Shuttleworth, 2000), peut quant à elle temporairement compenser un manque de graines. Ce type de consommation par l'Écureuil roux, concentré sur un arbre en particulier, sain d'apparence, n'est pas rare en montagne (obs. pers sur épicéa et pin sylvestre en hiver). Il empêchera toutefois la formation des cônes femelles au printemps suivant, formés dans les bourgeons terminaux, et limitera d'autant les disponibilités alimentaires durant l'année suivante.

D'autre part, outre la valeur énergétique des fruits/graines, il faut également prendre en compte l'assimilation de ces items par l'Écureuil roux. Kenward et Holm (1993) ont notamment montré que ce rongeur assimile mal les fruits des feuillus, et en particulier les glands, contrairement à l'Écureuil gris. C'est en particulier l'une des hypothèses avancées pour expliquer l'élimination de l'Écureuil roux par l'Écureuil gris en Grande-Bretagne (Kenward et Holm, 1993).

Enfin, certaines essences produisent régulièrement des fruits/graines, alors que d'autres ont une production inégale selon les années (Tab. XXXIII), ou en tous les cas limitée à une saison. Épicéa et Pins sont les seules essences à garantir aux "prédateurs de pré-dispersion" une alimentation disponible en canopée quasiment tout au long d'une année. En prévision du changement climatique annoncé, qui pourrait se traduire par un déficit de pluviométrie du printemps à l'automne et un été chaud, les fructifications exceptionnelles pourraient dès lors être plus rapprochées dans le temps (Mencuccini et al., 1995 ; Selas et al., 2002), générer une ressource alimentaire plus stable, et favoriser la dynamique des populations d'écureuils.

Dans ce contexte, il apparaît que l'habitat « idéal » de l'Écureuil roux sur le plan trophique sera celui qui est constitué d'une grande diversité d'essences, de feuillus et de résineux. Néanmoins, remarquons que certains massifs forestiers monospécifiques et résineux (Massif des Landes) paraissent abriter des populations importantes d'Écureuils. Toutefois, la présence d'individus dans ces peuplements très artificialisés est, plus qu'en forêt mélangée, soumise aux aléas naturels (attaques parasitaires, déstabilisations de grandes ampleur face au vent ou au feu) qui peuvent plus rapidement conduire à des

pertes conséquentes d'habitat. Tel a été le sort d'une partie de la population d'écureuils roux vivant dans près de la moitié de la surface des forêts traitées en ligniculture de Pin maritime (*Pinus pinaster*) dans les Landes lors de la tempête Klaus de février 2010. Tandis que les effectifs avaient seulement diminué dans la pinède irrégulière de protection, ils avaient été réduits à néant dans des parcelles adjacentes, renversées et traitées en sylviculture traditionnelle (B. Devaux com. pers.).

Il paraît ainsi primordial de gérer les peuplements forestiers de manière à garantir à l'Écureuil roux une ressource alimentaire diversifiée, échelonnée et durable, ainsi que des possibilités de gîte adaptées (Flaherty et al., 2012).

Avec le réchauffement climatique, le dépérissement et le remplacement progressif des essences, en particulier résineuses, pas toujours adaptées aux stations forestières (ex : Épicéa à basse altitude en zone de montagne, pinèdes et pessières issues des reboisements du Fond Forestier National (1950-1990) sur terrains pauvres, etc...) sont attendues. Aussi, il serait d'ores et déjà souhaitable de prévoir le maintien de résineux à fructifications durables dans ces forêts.

Aux USA, Holloway et Maccolm (2006) recommandent de conserver plus d'un arbre feuillu à forte fructification sur six en forêt décidue, pour la conservation de quatre espèces d'Écureuils. Koprowski (2005) suggère d'aménager les forêts en une mosaïque de peuplements, composés d'au moins 35% d'habitats de haute qualité. Bryce et al. (2005) proposent d'éviter les exploitations les automnes à très grosses fructifications, permettant l'année suivante une augmentation significative des populations d'Écureuil roux.

Nous pourrions proposer :

- de limiter au maximum la fragmentation des massifs et boisements forestiers : une surface de 2000 ha est nécessaire au maintien de population viable ; une surface minimale de 10-15 ha est nécessaire au maintien permanent et à la reproduction d'un couple ;
- en forêt mixte, d'assurer dans l'espace et à long terme, la présence d'au moins 5% d'habitats de haute qualité (habitat à disponibilité alimentaire de qualité, en quantité et stable dans le temps : essentiellement les peuplements matures d'Épicéa et de pins), répartis en bouquets ;
- en forêt de composition homogène, d'assurer dans l'espace et à long terme, la présence d'au moins 10% d'habitats de haute qualité, répartis en bouquets ;
- de mélanger les essences dans les peuplements, en conservant prioritairement et par ordre décroissant : les résineux, le Hêtre, le Charme, le Noisetier et le Châtaignier, surtout en chênaie (Les essences dites "secondaires" telles le Frêne, les Érables, les Bouleaux, le Tremble, le Robinier, les Tilleuls semblent être moins appréciées de l'Écureuil roux) ;
- De différer chaque fois que possible les exploitations à l'occasion des fortes fructifications, entre les mois de juillet et novembre en hêtraie et en sapinière, et de juillet à avril en pessière et pinède.

Importance des gros bois et des arbres matures

Sur le massif de l'Épine, la fréquentation des tubes collecteurs de poils, et les caractéristiques des unités de végétation présentes dans les centres d'activité des Écureuils révèlent que la présence de gros

bois et de très gros bois résineux dans les peuplements forestiers ont une importance toute particulière. Ce sont les principaux arbres nourriciers pour l'Écureuil roux. Ainsi, il paraît nécessaire de ne pas concentrer des surfaces importantes et contiguës de jeunes peuplements issus de régénération. Par ailleurs, la pratique d'éclaircies avec un faible prélèvement de gros bois limite l'impact d'une exploitation forestière sur l'Écureuil roux, en conservant la majorité des arbres matures producteurs de graines (Koprowski, 2005).

Les gros épicéas particulièrement fournis en cônes peuvent, nous l'avons observé en hiver, attirer plusieurs individus, d'autant que d'une année sur l'autre, ils ont paru être moins sujet aux grosses fluctuations de leur fructification (obs. pers). Bien que très utilisés, aucun nid n'a été observé dans ces épicéas épars de gros diamètre, peut-être afin d'éviter les conflits d'accessibilité à la ressource ou aux nids.

Nous pourrions proposer :

- de limiter le prélèvement des gros et très gros bois à 20-25% lors de chaque martelage ;
- de toujours maintenir des gros bois et très gros bois dispersés d'Épicéa, Pins, Hêtre et Sapin, répartis de manière homogène dans l'espace et dans le temps, à raison de 5 arbres/ha ;
- de veiller à ne plus couper le lierre, en particulier sur les feuillus.

Importance de la connectivité des houppiers

Comme le remarquent de nombreux auteurs, nous n'avons jamais observé, ni lors des IKA et ni en radiotracking, d'Écureuils roux dans les peuplements dont les arbres n'avaient pas de houppiers jointifs. Tel est le cas dans les affouages ou les parcelles en régénération progressives avancées (Tittensor, 1970 ; Lurz et al., 2004 ; Flaherty et al., 2012). Nous avons par contre observé, maintes fois en radiotracking, qu'ils prenaient soin de les contourner par leur lisière. Il est probable que l'Écureuil évite ces peuplements au travers desquels il serait contraint de se déplacer sur un sol à strate herbacée dense, sans visibilité, et avec un risque de prédation élevée (Martre, Hermine (*Mustela erminea*), (Carey, 2000)). A l'opposé, la futaie jardinée pied à pied, souvent dense, ne favorise pas toujours le développement et la fructification de nombreux arbrisseaux (Tittensor, 1970), comme le noisetier, espèce qu'affectionne l'Écureuil roux. Envisager une sylviculture irrégulière, basée sur la constitution de bouquets, occasionnant de plus grandes trouées que celles de la futaie jardinée, mais moins grandes que celles des coupes de régénération, pourrait favoriser le développement d'un sous-étage forestier adapté.

La fermeture du couvert est donc un facteur déterminant pour la conservation des populations d'Écureuils arboricoles, comme cela a été démontré chez des espèces nord-américaines (Koprowski, 2005).

Nous pourrions proposer :

- de conserver une lisière arborée dense (à houppiers jointifs) en bordure des parcelles voisines de celles en exploitation d'affouage ou de régénération (au moins le temps que la connectivité des houppiers soit rétablie) ;
- de préférer une sylviculture irrégulière, par bouquets, permettant aux arbrisseaux tel le Noisetier de fructifier plus régulièrement (Wästljung, 1989), et limitant le développement de la strate herbacée dans les zones plus fermées.

Importance de la continuité forestière

Les exploitations d'affouages, de coupes de régénération progressives ou systématiques, telles qu'elles peuvent être pratiquées de proche en proche, une parcelle à la suite de l'autre, sont sujettes à limiter les déplacements des Écureuils, en fragmentant leur habitat (Pepper et Patterson, 1998). Il paraît alors nécessaire, lors de la rédaction des plans de gestion forestiers, de s'en soucier ou de veiller, à minima, à toujours conserver des corridors entre ces zones exploitées.

Nous pourrions proposer :

- de prévoir des exploitations (éclaircies, affouages, régénération) dans des parcelles non-contiguës, et réparties de manière homogène dans l'espace et dans le temps au niveau des massifs ;
- de conserver une voute de houppiers jointifs qui permette à l'Écureuil roux de traverser les routes, tout en limitant les risques de collision.

Limitation du dérangement

Comme souligné dans un chapitre précédent, apercevoir un nid d'Écureuil roux en forêt de montagne n'est pas toujours aisé. D'apparence plus petit que celui de plaine (obs. pers), sa détection, par le forestier et le bûcheron lors de leur travail quotidien, n'est pas aisée, en particulier lors des opérations de martelage et d'abattage. Ainsi des nids peuvent être détruits alors que la réglementation sur la protection des sites d'abris et de reproduction des espèces protégées recommande leur conservation, d'autant plus qu'ils peuvent servir plusieurs années successives à un ou plusieurs individus.

Par-ailleurs, nous avons observé à plusieurs reprises, lors du suivi télémétrique des individus, que la présence de forestiers en martelage, puis des bûcherons et enfin celle du tracteur-débardeur, écartait toujours d'au moins une cinquantaine de mètres les 3 Écureuils suivis (1♀, 2♂). Toutefois, un individu est resté dans son nid malgré la présence du tracteur à 40 puis à 20 m de lui. Bryce et al. (2005) avaient quant à eux notés que les individus s'éloignaient de 200m de la zone en coupe d'éclaircie, avant de revenir. Comme le soulignait Lurz *et al.* (1998), un suivi plus approfondi de leurs réactions durant une exploitation forestière mériterait d'être mené.

Nous pourrions proposer :

- de conserver systématiquement, comme arbre "habitats" ou "bio", les arbres porteurs de nids d'Écureuil roux détectés.

Ainsi, une gestion forestière adaptée à l'Écureuil roux pourrait permettre, sans créer de préjudices à la gestion des peuplements, de contribuer au maintien des populations d'une espèce pouvant jouer un rôle dans la régénération des forêts.

Toutefois la préoccupation majeure concernant la conservation de l'Écureuil roux dans les Alpes est autre : l'arrivée probable, dans la décennie à venir de l'Écureuil gris d'Amérique, espèce introduite en Italie, et dont l'aire de répartition se rapproche année après année de la frontière italienne (Lurz et al., 2001 ; Bertolino et al., 2006 ; <http://ecureuils.mnhn.fr/ecureuil-roux>).

7. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AEBISCHER N., ROBERTSON P., KENWARD R. (1993). Compositional analysis of habitat use from animal radio-tracking data. *Ecology*, 74 (5), 1313–1325.
- ANDRÉN H., LEMNELL P.A. (1992). Population fluctuations and habitat selection in the Eurasian Red squirrel *Sciurus vulgaris*. *Ecography*, 15(3), 303–307.
- AUSSENAC G. (1996). Observations sur la dissémination des graines chez *Abies grandis*. *Revue Forestière Française*, 6, 431–434.
- BABINSKA-WERKA J., ZOLW M. (2008). Urban populations of the Red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in Warsaw. *Annales Zoologici Fennici*, 45, 270–276.
- BARRATT E., GURNELL J., MALARKY G. AND DEAVILLE R., RUFORD B. (1999). Genetic structure of fragmented populations of Red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in the uk. *Molecular Ecology*, 8, 55–63.
- BARTON K. (2012). Mumin: Multi-model inference. r package version 1.7.7.
- BATES D., MAECHLER M., BOLKER B. (2011). lme4: Linear mixed-effects models using s4 classes. r package version 0.999375-42.
- BERGES L., GOSSELIN F., RICHARD D., LAROUSSINE O. (2004). Rôle des coupes, de la stratification verticale et du mode de traitement dans la conservation de la biodiversité. *Biodiversité et gestion forestière: connaitre pour préserver. Synthèse bibliographique.*, Cemagref Editions.
- BERTOLINO S., GENOVESI P. (2003). Spread and attempted eradication of the Grey squirrel (*Sciurus carolinensis*) in Italy, and consequences for the Red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in Eurasia. *Biological Conservation*, 109, 351–358.
- BERTOLINO S., LURZ P., RUSHTON S. (2006). Prediction of the Grey squirrel spread from Italy into adjacent countries.
- BERTOLINO S., WAUTERS L., PIZZUL A., MOLINARI A., LURZ P., TOSI G. (2009). A general approach of using hair-tubes to monitor the European Red squirrel: A method applicable at regional and national scales. *Mammalian Biology - Zeitschrift fur Säugetierkunde*, 74(3), 210–219.
- BIANCARDI C., DO LINH SAN E. (2006). L'Ecureuil roux. Approche. *Eveil nature*, Belin, Paris, 96 p.
- BJORNSTAD O.N. (2009). ncf: spatial nonparametric covariance functions. r package version 1.1-3.
- BOLKER B., BROOKS M., CLARK C., GEANGE S., POULSEN J., STEVENS M., WHITE J.S. (2009). Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 24 (3), 127–135.
- BRUNO E. (2006). Définition de secteurs climatiques dans les Alpes du nord. *Dans Rencontres "typologies des stations : blocages et avancées"*, éd. GIP-ECOFOR, GIP-ECOFOR.
- BRYCE J., PRITCHARD J., WARAN N., YOUNG R. (1997). Comparison of methods for obtaining population estimates for Red squirrels in relation to damage due bark stripping. *Mammal Review*, 27 (4), 165–170.
- BRYCE J., CARTMEL S., QUINE C. (2005). Habitat use by Red and Grey squirrels: results of two recent studies and implications for management. *Forestry Commission information note*, 12 p.

- BRYCE J., SPEAKMAN J., JOHNSON P., MACDONALD D. (2001). Competition between Eurasian Red and introduced eastern Grey squirrels: the energetic significance of body-mass differences. *Proceedings of the Royal Society of London*, 268, 1731–1736.
- CAGNIN M., ALOISE G., FIORE F., ORIOLO V., WAUTERS L. (2000). Habitat use and population density of the Red squirrel, *Sciurus vulgaris meridionalis*, in the Sila grande mountain range (Calabria, south Italy). *Italian Journal of Zoology*, 67(1), 81–87.
- CAREY A. (2000). Effects of a new forest management strategies on squirrel populations. *Ecological Applications*, 10 (1), 248–257.
- CORNETTE R., HERREL A., COSSON J.F., POITEVIN F., BAYLAC M. (2012). Rapid morpho-functional changes among insular populations of the greater White-toothed shrew. *Biological Journal of the Linnean Society*, p. 10 pp.
- CRAWLEY M. (éd.) (2007). The R book. Wiley, 951p p.
- DELIN A.E., ANDRÉN H. (1999). Effects of habitat fragmentation on Eurasian Red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in a forest landscape. *Landscape Ecology*, 14(1), 67–72.
- DI PIERO E., MOLINARI A., TOSI G., WAUTERS L. (2008). Exclusive core areas and intrasexual territoriality in Eurasian red squirrel (*Sciurus vulgaris*) revealed by incremental cluster polygon analysis. *Ecological Research*, 23, 529–542.
- DON B. (1983). Home range characteristics and correlates in tree squirrels. *Mammal Review*, 13, 123–132.
- DOZIERES A. (2008). Conséquence de l'introduction du Tamia de Sibérie (*Tamias sibiricus*) en forêt de Sénart (Essonne). Relations tamia-rongeurs forestiers et tamia-borréliose de Lyme. Master, Université Paris-Sud 11.
- DRAY S., DUFOUR A. (2007). The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, 22 (4), 1–20.
- DUCHARME M., LAROCHELLE J., RICHARD D. (1989). Thermogenic capacity in gray and black morphs of the Grey squirrel, *Sciurus carolinensis*. *Physiological Zoology*, 62, 1273–1292.
- EDELMAN A., KOPROWSKI J. (2006). Seasonal changes in home ranges of Abert's squirrels: impact of mating season. *Canadian Journal of Zoology*, 84 (3), 404–411.
- FAYARD A.C. (1984). Atlas des mammifères sauvages de France. SFEPM, Paris, 299 p.
- FINNEGAN L., POOLE A., LAWTON C., ROCHFORD J. (2009). Morphological diversity of the Red squirrel, *Sciurus vulgaris*, in Ireland. *European Journal of Wildlife Research*, 55, 145–151.
- FISHER J. (1999). The influence of lanscape structure on the distribution of the north American Red squirrel, *Tamiasciurus hudsonicus*, in a heterogeneous boreal mosaic. Thèse de doctorat, University of Alberta.
- FISHER J., BOUTIN S., HANNON S. (2005). The protean relationship between boreal forest landscape structure and Red squirrel distribution at multiple spatial scales. *Landscape Ecology*, 20, 73–82.
- FLAHERTY S., PATENAUDE G., CLOSE A., LURZ P. (2012). The impact of forest stand structure on Red squirrel habitat use. *Forestry*, 85 (3), 437–444.
- FOURCHY P. (1968). Notes sur le Pin cembro (*Pinus cembra* L.) dans les Alpes françaises. *Revue Forestière Française*, 2, 77–94.

- GARCIA P., MATEOS I. (2008). Data on the status of the Red squirrel *Sciurus vulgaris* Linnaeus, 1758 in the sierra de Gata (Salamanca). *Galemys*, 20 (2), 35–44.
- GLOGER W.L. (1883). Das abändern der vogel durch einfluss des klimas. A Schulz, Breslau, Germany.
- GOHEEN J., SWIHART R., ROBINS J. (2003). The anatomy of a range expansion: changes in cranial morphology and rates of energy extraction for north American Red squirrels from different latitudes. *Oikos*, 102, 33–44.
- GRILL A., AMORI G., ALOISE G., LISI I., TOSI G., WAUTERS L., RANDI E. (2009). Molecular phylogeography of European *Sciurus vulgaris*: refuge within refugia ? *Molecular Ecology*, 18(12), 2687–2699.
- GRODZINSKI W., SAWICKA-KAPUSTA K. (1970). Energy values of tree-seeds eaten by small mammals. *Oikos*, 21, 52–58.
- GURNELL J., LURZ P., PEPPER H. (2001). Practical techniques for surveying and monitoring squirrels. *Forestry commission practice note*, p. 12p.
- GURNELL J., CLARK M., LURZ P., SHIRLEY M., RUSHTON S. (2002). Conserving Red squirrels (*Sciurus vulgaris*): mapping and forecasting habitat suitability using a geographic information systems approach. *Biological Conservation*, 105, 53–64.
- GURNELL J., LURZ P., SHIRLEY M., CARTMEL S., GARSON P., MAGRIS L., STEELE J. (2004). Monitoring Red squirrels *Sciurus vulgaris* and Grey squirrels *Sciurus carolinensis* in Britain. *Mammal Review*, 34 (1), 51–74.
- GUTIÉRREZ R., ZIMMERMAN G., GULLION G. (2003). Daily survival rates of Ruffed grouse *Bonasa umbellus* in northern Minnesota. *Wildlife Biology*, 9, 351–356.
- HALE M., BEVAN R., WOLFF K. (2001). New polymorphic microsatellite markers for the Red squirrel (*Sciurus vulgaris*) and their applicability to the Grey squirrel (*S. carolinensis*). *Molecular Ecology Notes*, 1(1-2), 47–49.
- HALE M.L., LURZ P.W.W. (2003). Morphological changes in a British mammal as a result of introductions and changes in landscape management: The Red squirrel (*Sciurus vulgaris*). *Journal of Zoology*, 260(02), 159–167.
- HALE M., LURZ P., WOLFF K. (2004). Patterns of genetic diversity in the Red squirrel (*Sciurus vulgaris* L.): Footprints of biogeographic history and artificial introductions. *Conservation Genetics*, 5, 167–179.
- HOLLOWAY G., MALCOLM J. (2006). Sciurid habitat relationships in forests managed under selection and shelterwood silviculture in Ontario. *Journal of Wildlife Management*, 70(6), 1735–1745.
- ISAJEV V., FADY B., SEMERCI H., ANDONOVSKI V. (2004). EuroforGen - technical guidelines for genetic conservation and use for European Black pine (*Pinus nigra*).
- JIANZHANG M., CHENG Z., QINGMING W., HONGFEI Z., YAN S., XIN Z. (2006). Hoarding habitat selection of squirrels (*Sciurus vulgaris*) in Liangshui nature reserve, China. *Acta Ecologica Sinica*, 26 (11), 3542–3548.
- KAMENOVA S. (2009). Densité et domaine vital d'un Sciuridé asiatique, l'Écureuil à ventre rouge (*Callosciurus erythraeus*), dans le Bois des Encourdoules (Vallauris, Alpes-Maritimes). Master, Université de Rennes 1.

- KENWARD R., HODDER K., ROSE R., WALLS C., PARISH T., HOLM J., MORRIS P., WALLS S., DOYLE F. (1998). Comparative demography of Red squirrels (*Sciurus vulgaris*) and Grey squirrels (*Sciurus carolinensis*) in deciduous and conifer woodland. *Journal of Zoology*, 244, 7–21.
- KENWARD R., HOLM J. (1993). On the replacement of the Red squirrel in Britain: a phytotoxic explanation. *Proceeding of the royal society of london*, 251, 187–194.
- KERR G. (2000). Natural regeneration of Corsican pine (*Pinus nigra subsp. laricio*) in Great Britain. *Forestry*, 73 (5), 479–488.
- KILTIE R. (1992). Camouflage comparisons among Fox squirrels from the Mississippi river delta. *Journal of Mammalogy*, 73(4), 906–913.
- KOPROWSKI J. (2005). Management and conservation of tree squirrels: the importance of endemism, species richness, and forest condition. *Dans USDA Forest Service Proceedings*.
- LURZ P., GARSON P., RUSHTON S. (1995). The ecology of squirrels in spruce dominated plantations: implications for forest management. *Forest Ecology and Management*, 79, 79–90.
- LURZ P.W.W., GARSON P. J. AND WAUTERS L. (1997). Effects of temporal and spatial variation in habitat quality on Red squirrel dispersal behaviour. *Animal Behaviour*, 54(2), 427–435.
- LURZ P.W.W., GARSON P., OGILVIE J. (1998). Conifer species mixtures, cone crops and Red squirrel conservation. *Forestry*, 71, 67–71.
- LURZ P., RUSHTON S., WAUTERS L., BERTOLINO S., CURRADO I., MAZZOGLIO P., SHIRLEY M. (2001). Predicting Grey squirrel expansion in north Italy: a spatially explicit modelling approach. *Landscape Ecology*, 16, 407–420.
- LURZ P., GEDDES N., LLOYD A., SHIRLEY M., RUSHTON S., BURLTON B. (2003). Planning a Red squirrel conservation area: using a spatially explicit population dynamics model to predict the impact of felling and forest design plans. *Forestry*, 76, n° 1, 93–106.
- LURZ P., GURNELL J., RUSHTON S. (2004). Managing forests for red squirrels. *Dans Managing woodlands and their Mammals*, The Mammal Society & the Forestry Commission, Forestry Commission, p. 25–30.
- LURZ P., GRUNELL J., MAGRIS L. (2005). *Sciurus vulgaris*. *Mammalian Species*, 769, 1–10.
- LURZ P., SHIRLEY M., GEDDES N. (2008). Monitoring low density populations: a perspective on what level of population decline we can truly detect. *Animal Biodiversity and Conservation*, 31 (1), 29–39.
- MADSEN C.L. (2011). Population genetics of red and black squirrels in Denmark: Prospects for conservation. Master, University of Copenhagen.
- MAGRIS L., GURNELL J. (2006). Population ecology of the Red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in a fragmented woodland ecosystem on the island of Jersey, Channel islands. *Journal of Zoology*, 256(1), 99–112.
- MEIRI S., DAYAN T. (2003). On the validity of Bergmann's rule. *Journal of Biogeography*, 30, 331–351.
- MENCUCCHINI M., PIUSSI P., ZANZI SULLI A. (1995). Thirty years of seed production in a subalpine Norway spruce forest: Patterns of temporal and spatial variation. *Forest Ecology and Management*, 76(1-3), 109–125.

- MERGEY M. (2007). Réponse des populations de Martres d'Europe (*Martes martes*) à la fragmentation de l'habitat: mécanisme comportementaux et conséquences. Thèse de doctorat, Université de Reims.
- MICHAUX J., HAUTIER L., TIENNET S., VIANEY-LIAUD M. (2008). Phylogeny, adaptation and mandible shape in Sciuridae (Rodentia, Mammalia). *Mammalia*, 72, 286–296.
- MILLER G. (1907). The Annals and magazine of natural history; zoology, botany, and geology being a continuation of the Annals combined with Loudon and Charlesworth's Magazine of Natural History, London, chapitre LX. Four new European Squirrels, p. 542.
- MITCHELL-JONES A., AMORI G., BOGDANOWICZ W., KRISTUFEK B., REIJNDERS P., SPITZENBERGER F., STUBBE M., THISSEN J., VOHRALIK V., ZIMA J. (1999). The atlas of European Mammals. Societas Europaea Mammalogica, London, 484 p.
- MOHR C. (1947). Table of equivalent populations of north American mammals. *American Midland Naturalist*, 37 (1), 223–249.
- MOLINARI A., WAUTERS L., AIROLDI G., CERINOTTI F., MARTINOLI A., TOSI G. (2006). Cone selection by Eurasian Red squirrels in mixed conifer forests in the Italian alps. *Acta oecologica*, 30, 1–10.
- MORTELLITI A., BOITANI L. (2008). Inferring Red squirrel (*Sciurus vulgaris*) absence with hair tubes surveys: a sampling protocol. *European Journal of Wildlife Research*, 54(2), 353–356.
- NEEDHAM A. (1950). The form transformation of the abdomen of the female peacrab, *Pinnotheres pisum*. *Proceeding of the royal society of london. Series B- Biological Sciences*, 137, 115–136.
- OSHIDA T., MASUDA R. (2000). Phylogeny and zoogeography of six squirrel species of the genus sciurus (Mammalia, Rodentia), inferred from cytochrome b gene sequences. *Zoological Science*, 17(3), 405–409.
- PEPPER H., PATTERSON G. (1998). Red squirrel conservation. *Forestry Commission practice note*, p. 8 pp.
- PINHEIRO J., BATES D., DEBROY S., SARKAR D., THE R DEVELOPMENT CORE TEAM (2011). nlme: Linear and nonlinear mixed effects models r package version 3.1-102.
- PIQUÉ J., DOMINGO RODRIGUEZ-TEIJEIRO J., CAMPS D. (2007). Ardilla roja (*Sciurus vulgaris* linnaeus, 1758). *Galemys*, 19 (2), 53–58.
- PRETZLAW T., TRUDEAU C., HUMPHRIES M.M., LA MONTAGNE J.M., BOUTIN S. (2009). Red squirrels (*Tamiasciurus hudsonicus*) feeding on spruce bark beetles (*Dendroctonus rufipennis*): energetic and ecological implications. *Journal of Mammalogy*, 87 (5), 909–914.
- PROVOT L. (2005). Modelling the containment of Grey squirrels (*Sciurus carolinensis*) in France. Master, University of London, London.
- RAMEAU J.C., MANSION D., DUMÉ G., LECOINTE A., TIMBAL J., DUPONT P., KELLER R. (réds.) (1993). Flore forestière Française, tome 2 : Montagne. Institut pour le Développement Forestier.
- RENVOISÉ E. (2009). Histoire des Arvicolinae (Mammalia, Rodentia) au cours des changements climatiques du Quaternaire : Evolution phénotypique, génétique et développementale. Thèse de doctorat, Université de Bourgogne.
- RIOU-NIVERT P. (2005). Les résineux. Tome II : Écologie et pathologie. Institut pour le Développement Forestier, Paris, 447 p.
- RIOU-NIVERT P. (2009). La vie agitée de l'Ecureuil roux. *Forêt-entreprise*, 188, 38–40.

- RODRIGUEZ A., ANDRÉN H. (1999). A comparison of Eurasian Red squirrel distribution in different fragmented landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 36, 649–662.
- ROMEO C., WAUTERS L.A., PREATONI D., TOSI G., MARTINOLI A. (2010). Living on the edge: Space use of Eurasian Red squirrels in marginal high-elevation habitat. *Acta Oecologica*, 36, 604–610.
- ROTH V.L. (1996). Cranial integration in the Sciuridae. *American Zoologist*, 36(1), 14–23.
- RUSHTON S., LURZ P., FULLER R., GARSON P. (1997). Modelling the distribution of the Red and Grey squirrel at the landscape scale: a combined gis and population dynamics approach. *Journal of Applied Ecology*, 34, 1137–1154.
- SAINT-GIRONS M.C. (1973). Les mammifères de France et du Benelux. Doin, Paris, 481 p.
- SALMASO F., MOLINARI A., DI PIERRO E., GHISLA A., MARTINOLI A., PREATONI D., CERABOLINI B., TOSI G., BERTOLINO S., WAUTERS L.A. (2009). Estimating and comparing food availability for tree-seed predators in typical pulsed-resource systems: Alpine conifer forests. *Plant Biosystems*, 143, 258–267.
- SARA M., VITTURI R. (1996). Crocidura populations (Mammalia, Soricidae) from the Sicilian-Maltese insular area. *Hystrix*, 8, 121–132.
- SCHMIDT A. (2011). Functional differentiation of trailing and leading forelimbs during locomotion on the ground and on a horizontal branch in the European Red squirrel (*Sciurus vulgaris*, Rodentia). *Zoology*, 114, 155–164.
- SELAS V., PIOVESAN G., ADAMS J., BERNABEI M. (2002). Climatic factors controlling reproduction and growth of Norway spruce in southern Norway. *Canadian Journal of Forest Research*, 32, 217–225.
- SHUTTLEWORTH C. (2000). The foraging behaviour and diet of Red squirrels *Sciurus vulgaris* receiving supplemental feeding. *Wildlife biology*, 6 (3), 149–156.
- SHUTTLEWORTH C. (2001). Traffic related mortality in a Red squirrel (*Sciurus vulgaris*) population receiving supplemental feeding. *Urban Ecosystems*, 5, 109–118.
- SULLIVAN T., KLENNER W. (1993). Influence of diversionary food on red squirrel populations and damage to crop trees in young Lodgepole pine forest. *Ecological Applications*, 3, 708–718.
- SWIHART R.K., SLADE N.A. (1985). Testing for independence of observations in animal movements. *Ecology*, 66 (4), 1176–1184.
- SYMONDS M., MOUSSALLI A. (2011). A brief guide to model selection, multimodel inference and model averaging in behavioural ecology using akaike's information criterion. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65, 13–21.
- TEERINK B. (1991). Hair of west-European mammals - Atlas and identification key. Cambridge University Press, Cambridge, 224 p.
- THOMPSON W., WHITE G., GOWAN C. (réds.) (1998). Monitoring vertebrate populations. Academic Press, San Diego, CA, USA, 359 p.
- THORINGTON R., DARROW K. (1996). Jaw muscles of old World squirrels. *Journal of Morphology*, 230, 145–165.
- TITTENSOR A. (1970). The Red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in relation to its food resources. Thèse de doctorat, University of Edinburgh.

- ULBER M., GUGERLI F., BOZIC G. (2004). Euroforgen - technical guidelines for genetic conservation and use for Swiss stone pine (*Pinus cembra*).
- VAN APELDOORN R., CELADA C., NIEUWENHUIZEN W. (1994). Distribution and dynamics of the Red squirrel (*Sciurus vulgaris* L.) in a landscape with fragmented habitat. *Landscape Ecology*, 9 (3), 227–235.
- VELHAGEN W., ROTH (1997). Scaling of the mandible in squirrels. *Journal of Morphology*, 232, 107–132.
- VERBEYLEN G., DE BRUYN L., ADRIAENSEN F., MATTHYSEN E. (2003a). Does matrix resistance influence Red squirrel (*Sciurus vulgaris* L. 1758) distribution in an urban landscape? *Landscape Ecology*, 18(8), 791–805.
- VERBEYLEN G., DE BRUYN L., MATTHYSEN E. (2003b). Patch occupancy, population density and dynamics in a fragmented Red squirrel *Sciurus vulgaris* population. *Ecography*, 26(1), 118–128.
- VERBEYLEN G., WAUTERS L.A., DE BRUYN L., MATTHYSEN E. (2009). Woodland fragmentation affects space use of Eurasian Red squirrels. *Acta Oecologica*, 35(1), 94–103.
- VERBOOM B., VAN APELDOORN R. (1990). Effects of habitat fragmentation on the Red squirrel, *Sciurus vulgaris* L. *Landscape Ecology*, 4 (2/3), 171–176.
- VOIPIO P. (1969). Some ecological aspects of polymorphism in the Red squirrel *Sciurus vulgaris* L. in northern Europe. *Oikos*, 20, 101–109.
- VOIPIO P., HISSA R. (1970). Correlation with fur density of color polymorphism in *Sciurus vulgaris*. *Journal of Mammalogy*, 51, 185–187.
- WÄSTLJUNG U. (1989). Effects of crop size and stand size on seed removal by vertebrates in Hazel *Corylus avellana*. *Oikos*, 54, 178–184.
- WAUTERS L., DHONDT A. (1989). Body weight, longevity and reproductive success in Red squirrels (*Sciurus vulgaris*). *Journal of Animal Ecology*, 58, 637–651.
- WAUTERS L., DHONDT A. (1992). Spacing behaviour of Red squirrels, *Sciurus vulgaris* : Variation between habitats and the sexes. *Animal Behaviour*, 43, 297–311.
- WAUTERS L., DHONDT A. (1993). Immigration pattern and success in Red squirrels. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 33(3), 159–167.
- WAUTERS L., CASALE P., DHONDT A. (1994a). Space use and dispersal of Red squirrels in fragmented habitats. *Oikos*, 69(1), 140–146.
- WAUTERS L., MATTHYSEN E., DHONDT A. (1994b). Survival and lifetime reproductive success in dispersing and resident Red squirrels. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 34(3), 197–201.
- WAUTERS L., LENS L. (1995). Effects of food availability and density on Red squirrel (*Sciurus vulgaris*) reproduction. *Ecology*, 76(8), 2460–2469.
- WAUTERS L., CASALE P. (1996). Long-term scatterhoarding by Eurasian Red squirrels (*Sciurus vulgaris*). *Journal of Zoology*, 238, 195–207.
- WAUTERS L., LURZ P., GURNELL J. (2000). Interspecific effects of Grey squirrels (*Sciurus carolinensis*) on the space use and population demography of Red squirrels (*Sciurus vulgaris*) in conifer plantations. *Ecological Research*, 15, 271–284.
- WAUTERS L., ZANINETTI M., TOSI G., BERTOLINO S. (2004). Is coat-color polymorphism in Eurasian Red squirrel (*Sciurus vulgaris*) adaptive? *Mammalia*, 68, 37–48.

- WAUTERS L., BERTOLINO S., ADAMO M., VAN DONGEN S., TOSI G. (2005a). Food shortage disrupts social organization: the case of Red squirrels in conifer forests. *Evolutionary Ecology*, 19, 375–404.
- WAUTERS L., TOSI G., GURNELL J. (2005b). A review of the competitive effects of alien Grey squirrels on behaviour, activity and habitat use of Red squirrels in mixed, deciduous woodland in Italy. *Hystrix*, 16 (1), 27–40.
- WAUTERS L., VERMEULEN M., VAN DONGEN S., BERTOLINO S., MOLINARI A., TOSI G., MATTHYSEN E. (2007). Effects of spatio-temporal variation in food supply on Red squirrel *Sciurus vulgaris* body size and body mass and its consequences for some fitness components. *Ecography*, 30, 51–65.
- WAUTERS L., PREATONI D., MARTINOLI A., VERBEYLEN G., MATTHYSEN E. (2011). No sex bias in natal dispersal of Eurasian Red squirrels. *Mammalian Biology*, 76(3), 369–372.
- WORTON B. (1989). Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-range studies. *Ecology*, 70, 164–168.
- YVRANDE P., FLACHAT B. (2009). Synthèse climatologique annuelle. année 2009. météo france.
- YVRANDE P., FLACHAT B. (2010). Synthèse climatologique annuelle. année 2010. météo france.
- YVRANDE P., FLACHAT B. (2011). Synthèse climatologique annuelle. année 2011. météo france.
- ZIZDA Y. (2007). On the question about status of the colour forms of common squirrel (*Sciurus vulgaris*) in Ukrainian carpathians. p. 92–96.
- ZONG C., WAUTERS L., VAN DONGEN S., MARI V., ROMEO C. AND MARTINOLI A., PREATONI D., TOSI G. (2010). Annual variation in predation and dispersal of arolla pine (*Pinus cembra* l.) seeds by Eurasian Red squirrels and other seed-eaters. *Forest Ecology and Management*, 260, 587–594.
- ZUUR A., LENO E., WALKER N., SVELIEV A., SMITH G. (réds.) (2009). Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer, New York, 580p p.
- ZUUR A., N LENO E., ELPHICK C. (2010). A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology & Evolution*, 1, 3–14.

Annexes

Annexe 1 :

Caractéristiques des 256 cadavres d'Écureuil roux récoltés en France (NA= non renseigné).

N°	Date	Commune	Dpt	Région	Domaine Géographique (INPN)	X	Y	Sexe	Morph e	Poids	Longueurs (en cm)			
											queue	Tête + corps	pied	oreille
5	26/08/2007	St jean d'Arvey	73	Rhône-Alpes	Alpin	885092	2072923	F	C	255	18,4	20,6	5,5	2,8
6	02/02/2008	Frogès	38	Rhône-Alpes	Alpin	882086	2037218	M	C	326	17,5	19,2	5,5	3,4
11	10/09/2007	Pussy	73	Rhône-Alpes	Alpin	922100	2069239	F	C	342	17,2	22,5	5,9	2,4
12	14/09/2007	Crest-Voland	73	Rhône-Alpes	Alpin	923219	2096513	M	C	332	17,7	22,4	5,4	3,1
13	11/02/2008	Curienne	73	Rhône-Alpes	Alpin	886722	2068938	M	C	310	16,5	22,9	6,5	2,8
19	26/05/2008	Les Allues	73	Rhône-Alpes	Alpin	932918	2050054	F	C	364	18,2	21,6	5,2	3,0
20	12/01/2008	Les Allues	73	Rhône-Alpes	Alpin	932918	2050054	F	C	340	18,2	22,4	5,8	3,1
22	01/05/2008	Les Allues	73	Rhône-Alpes	Alpin	932918	2050054	F	C	264	18,7	20,5	5,4	3,0
25	27/08/2008	Saint Ismier	38	Rhône-Alpes	Alpin	873765	2032870	M	C	340	17,5	24,6	5,7	3,0
28	26/10/2008	Frogès	38	Rhône-Alpes	Alpin	881697	2035853	F	C	329	19,4	20,6	6,0	3,0
29	15/10/2008	Crest-Voland	73	Rhône-Alpes	Alpin	924826	2096366	M	C	340	17,5	24,6	5,7	3,0
31	18/08/2008	La Chapelle en Vercors	26	Rhône-Alpes	Alpin	842664	2001603	F	C	311	19,0	20,5	5,8	3,1
33	08/10/2008	Saint Guillaume	38	Rhône-Alpes	Alpin	858486	1998239	F	C	372	18,0	22,2	6,1	3,0
35	12/10/2008	Pralognan en vanoise	73	Rhône-Alpes	Alpin	943449	2048408	F	C	341	18,5	22,2	6,1	3,1
39	05/03/2009	Montmélian	73	Rhône-Alpes	Alpin	890512	2063292	M	C	343	18,3	22,1	6,3	2,9
40	25/05/2009	Bonvillard	73	Rhône-Alpes	Alpin	911575	2072610	F	C	348	17,5	22,4	5,8	2,7
45	12/08/2009	Barberaz	73	Rhône-Alpes	Alpin	881258	2067763	M	C	350	19,2	21,3	6,1	2,9
51	23/09/2009	Theys	38	Rhône-Alpes	Alpin	888378	2039735	F	C	338	19,0	21,9	6,0	2,7
62	07/04/2010	Arillard	73	Rhône-Alpes	Alpin	900062	2052792	M	C	299	17,2	22,1	5,9	2,7
75	13/09/2010	Chambéry	73	Rhône-Alpes	Alpin	878728	2071134	M	C	299	16,6	21,4	6,0	2,8
76	21/09/2010	Macot La Plagne	73	Rhône-Alpes	Alpin	940270	2067445	F	C	286	16,5	20,0	5,3	2,8
80	14/12/2010	Aiton	73	Rhône-Alpes	Alpin	905649	2069797	M	C	268	17,7	20,4	5,8	3,1
85	25/01/2011	Saint Ismier	38	Rhône-Alpes	Alpin	874519	2035105	M	C	318	16,6	22,5	5,8	3,1
1009	05/10/2010	St Bon tarentaise	73	Rhône-Alpes	Alpin	934368	2058231	M	NA	341	17,3	19,7	5,9	2,7
1010	20/09/2010	Bozel	73	Rhône-Alpes	Alpin	935565	2058334	F	NA	316	17,6	20,8	6,0	2,8
1012	03/11/2010	Les Allues	73	Rhône-Alpes	Alpin	930395	2058480	M	NA	366	17,6	21,5	6,1	2,2
1013	11/05/2011	Allevard	38	Rhône-Alpes	Alpin	893479	2049964	M	NA	284	16,6	21,2	5,8	2,9
1014	15/03/2011	Autrans	38	Rhône-Alpes	Alpin	853915	2023447	M	NA	260	17,0	21,5	6,1	2,2
1015	27/02/2009	Grenoble	38	Rhône-Alpes	Alpin	867091	2026481	M	NA	345	15,2	23,4	5,7	2,8
1016	24/11/2005	Grenoble	38	Rhône-Alpes	Alpin	867091	2026481	M	NA	263	17,8	20,4	5,6	2,3
1017	30/05/2007	FD de la haute fillière	74	Rhône-Alpes	Alpin	936665	2111877	M	NA	320	17,7	22,3	5,6	2,2
17	02/10/2007	Samoëns	74	Rhône-Alpes	Alpin	939005	2130664	F	R	342	17,5	19,8	6,3	2,9
37	16/02/2009	La Motte-Servolex	73	Rhône-Alpes	Alpin	872922	2074093	F	R	300	17,2	21,7	5,2	2,5
46	28/09/2009	Challes les eaux	73	Rhône-Alpes	Alpin	884754	2067656	M	R	272	19,4	19,9	6,2	3,0
55	18/11/2009	St Cassin	73	Rhône-Alpes	Alpin	876719	2064069	M	R	307	19,5	19,6	6,2	3,1
57	27/02/2010	Le Montcel	73	Rhône-Alpes	Alpin	884465	2085390	F	R	344	17,8	21,3	5,5	2,8
65	05/07/2010	Crest-Voland	73	Rhône-Alpes	Alpin	923153	2096091	M	R	327	18,0	20,5	6,0	3,0
68	19/10/2009	Brignoud	38	Rhône-Alpes	Alpin	852640	2011755	F	R	297	18,2	20,6	5,8	3,0
70	14/05/2010	Valbonnais	38	Rhône-Alpes	Alpin	882276	1995012	F	R	384	17,0	21,4	5,5	3,0
71	26/08/2010	La chapelle en Valjouffrey	38	Rhône-Alpes	Alpin	895733	1993786	F	R	304	17,2	22,8	5,6	2,4
77	13/10/2010	La Motte-Servolex	73	Rhône-Alpes	Alpin	874401	2072872	F	R	294	18,7	20,1	6,0	3,6
86	19/01/2011	Les Adrets	38	Rhône-Alpes	Alpin	884639	2036825	F	R	324	18,7	21,5	5,6	2,6
1005	04/02/2011	La Motte-Servolex	73	Rhône-Alpes	Alpin	875670	2071740	M	R	310	16,0	21,2	5,1	2,9
1006	24/02/2011	Montagnole	73	Rhône-Alpes	Alpin	878816	2064025	F	R	369	17,8	22,9	5,4	2,9
1	25/01/2008	La Chapelle du Bard	38	Rhône-Alpes	Alpin	893759	2052816	M	RC	350	17,6	22,2	6,1	3,0
2	27/08/2007	Ugine	73	Rhône-Alpes	Alpin	921060	2093096	M	RC	328	17,7	21,9	6,0	2,7
4	20/08/2007	Ugine	73	Rhône-Alpes	Alpin	918466	2094064	F	RC	338	19,5	21,5	6,0	2,8
14	28/08/2007	Saint Ismier	38	Rhône-Alpes	Alpin	873618	2032750	F	RC	347	16,6	22,4	6,3	2,8
15	01/09/2007	St Gervais	74	Rhône-Alpes	Alpin	941857	2104750	M	RC	300	18,0	NA	5,7	2,6
16	03/01/2008	La Ferrière	38	Rhône-Alpes	Alpin	893436	2039626	M	RC	277	18,0	21,2	5,7	3,0
23	09/07/2008	Cohennoz	73	Rhône-Alpes	Alpin	923469	2093338	M	RC	281	12,5	22,0	6,0	3,0
24	20/08/2008	St Ismier	38	Rhône-Alpes	Alpin	874093	2033967	M	RC	340	18,8	22,8	6,0	3,0
26	31/07/2008	La Motte-Servolex	73	Rhône-Alpes	Alpin	876038	2072297	F	RC	298	17,7	21,1	5,8	2,6
27	21/08/2008	Frogès	38	Rhône-Alpes	Alpin	881697	2035853	F	RC	285	18,4	21,7	6,2	3,1
30	09/09/2008	Feissons sur salins	73	Rhône-Alpes	Alpin	930201	2061326	M	RC	308	17,1	20,4	5,8	3,0
32	21/08/2008	St Agnan en Vercors	26	Rhône-Alpes	Alpin	844350	1991369	M	RC	324	17,7	23,1	5,9	3,3
34	05/09/2008	Pralognan en vanoise	73	Rhône-Alpes	Alpin	943449	2048408	M	RC	331	18,7	20,7	6,0	3,1
36	06/10/2008	Le Planay	73	Rhône-Alpes	Alpin	942530	2056466	F	RC	333	18,1	22,3	6,0	2,7

38	26/07/2008	Samoens	74	Rhône-Alpes	Alpin	940633	2130396	M	RC	263	19,5	20,6	5,8	3,2
56	05/02/2010	La Motte-Servolex	73	Rhône-Alpes	Alpin	874401	2072872	M	RC	339	17,9	21,2	5,3	3,0
58	05/03/2010	Le Châtelard	73	Rhône-Alpes	Alpin	895377	2082754	M	RC	340	18,1	22,1	5,2	3,0
59	05/03/2010	Les Villards / Thônes	74	Rhône-Alpes	Alpin	913123	2109517	M	RC	288	18,1	22,6	5,2	3,0
60	24/03/2010	St Pancras	38	Rhône-Alpes	Alpin	875576	2039002	M	RC	374	18,1	22,9	6,1	3,0
61	29/03/2010	Chambéry	73	Rhône-Alpes	Alpin	878728	2071134	M	RC	300	17,6	22,8	6,0	2,95
66	10/08/2010	Crest-Voland	73	Rhône-Alpes	Alpin	923153	2096245	M	RC	341	17,7	21,9	5,9	3,1
67	30/12/2009	Les Adrets	38	Rhône-Alpes	Alpin	886826	2035384	M	RC	328	17,1	21,5	6,1	3,0
72	04/02/2010	Roizon	38	Rhône-Alpes	Alpin	875665	1998039	M	RC	335	17,3	22,1	5,6	3,0
74	06/09/2010	Sievoz	38	Rhône-Alpes	Alpin	877384	1995444	M	RC	338	17,1	20,9	6,0	3,0
78	30/08/2010	Ugine	73	Rhône-Alpes	Alpin	918466	2094064	F	RC	255	17,4	18,1	5,5	2,8
79	05/11/2010	Ugine	73	Rhône-Alpes	Alpin	918466	2094064	F	RC	402	18,2	22,9	6,2	3,0
82	08/09/2010	Saint martin en vercors	26	Rhône-Alpes	Alpin	845454	2008079	F	RC	311	18,1	20,5	5,6	2,6
430	07/05/2010	Messanges	40	Aquitaine	Atlantique	302039	1874811	M	R	352	19,0	21,5	6,2	2,9
432	10/04/2010	Moliets	40	Aquitaine	Atlantique	302509	1879994	F	R	380	19,0	22,1	6,0	2,6
451	01/05/2010	Sabres	40	Aquitaine	Atlantique	354058	1909795	M	R	349	17,8	21,0	6,1	2,5
413	03/04/2009	Mimizan plage	40	Aquitaine	Atlantique	313474	1916273	F	RC	358	18,9	21,3	6,0	3,0
425	10/01/2009	Biscarosse	40	Aquitaine	Atlantique	320019	1940486	M	RC	315	16,4	21,9	5,5	2,8
426	29/04/2010	Mimizan plage	40	Aquitaine	Atlantique	313474	1916273	M	RC	303	16,5	21,2	5,4	2,7
427	13/04/2009	Biscarosse	40	Aquitaine	Atlantique	320019	1940486	M	RC	349	16,0	22,5	5,8	2,6
431	15/03/2010	Caubeyres	47	Aquitaine	Atlantique	430592	1919676	F	RC	343	18,6	21,9	6,1	2,9
189	06/08/2010	Magny le desert	61	Basse-Normandie	Atlantique	403674	2400179	M	NA	296	17,1	20,7	5,4	2,67
401	09/07/2008	FD Ecouves "Le Ballu"	61	Basse-Normandie	Atlantique	433849	2383772	M	R	346	17,6	20,9	6,0	3,0
410	NA	NA	61	Basse-Normandie	Atlantique	NA	NA	F	R	321	17,1	21,4	5,9	2,5
403	15/07/2008	Baignoles de l'Orne	61	Basse-Normandie	Atlantique	396493	2398734	F	RC	336	19,0	21,8	6,0	2,6
123	08/09/2009	Belle Isle en Terre	29	Bretagne	Atlantique	177899	2407822	M	NA	291	NA	NA	NA	NA
156	12/06/2010	Rennes	35	Bretagne	Atlantique	300851	2353459	F	NA	323	NA	NA	NA	NA
157	27/08/2010	Plélo	22	Bretagne	Atlantique	211548	2408052	F	NA	345	NA	NA	NA	NA
158	03/09/2010	Plesidy	22	Bretagne	Atlantique	196048	2396557	F	NA	261	NA	NA	NA	NA
160	30/07/2010	Plélo	22	Bretagne	Atlantique	211548	2408052	F	NA	345	NA	NA	NA	NA
161	31/08/2010	Landevant	56	Bretagne	Atlantique	191842	2322175	M	NA	292	NA	NA	NA	NA
163	30/09/2010	Lanrodec	22	Bretagne	Atlantique	202602	2402576	M	NA	308	NA	NA	NA	NA
166	11/09/2010	Cesson-Sévigné	35	Bretagne	Atlantique	307200	2354126	F	NA	280	NA	NA	NA	NA
116	02/03/1999	Combleux	45	Centre	Atlantique	573833	2322400	F	NA	311	NA	NA	NA	NA
118	24/08/2004	Saint Ay	45	Centre	Atlantique	555844	2318582	M	NA	302	16,7	22,5	5,48	2,7
119	20/09/2004	Orléans	45	Centre	Atlantique	568591	2320396	F	NA	309	16,2	22,2	5,49	2,6
454	30/07/2010	Montrésor	37	Centre	Atlantique	513941	2239867	F	R	355	17,7	21,3	5,7	3,0
455	29/07/2010	Ferrière s/Beaulieu	37	Centre	Atlantique	502306	2239238	M	R	328	17,2	21,1	6,0	3,0
456	20/08/2010	La Croix en Tourraine	37	Centre	Atlantique	498473	2261953	F	R	258	17,3	19,2	5,5	1,8
457	22/01/2010	Ferrière s/Beaulieu	37	Centre	Atlantique	502306	2239238	M	RC	350	15,4	22,1	6,0	2,6
168	11/10/2010	Lillebonne	76	Haute-Normandie	Atlantique	469321	2502706	F	NA	250	NA	NA	NA	NA
169	07/10/2010	Lillebonne	76	Haute-Normandie	Atlantique	469321	2502706	M	NA	251	NA	NA	NA	NA
172	23/04/2010	Lillebonne	76	Haute-Normandie	Atlantique	471244	2506867	M	NA	315	NA	NA	NA	NA
173	14/03/2010	Mirville	76	Haute-Normandie	Atlantique	462800	2513764	F	NA	324	NA	NA	NA	NA
174	04/03/2010	Montérolier	76	Haute-Normandie	Atlantique	528349	2514392	M	NA	328	NA	NA	NA	NA
179	15/10/2010	Lillebonne	76	Haute-Normandie	Atlantique	469321	2502706	F	NA	320	NA	NA	NA	NA
180	31/03/2010	Les hogues	27	Haute-Normandie	Atlantique	532531	2491865	F	NA	398	19,0	22,5	5,74	2,67
182	05/09/2010	Nolléval	76	Haute-Normandie	Atlantique	538043	2499997	F	NA	298	17,3	NA	5,63	2,62
184	13/06/2010	Lyons la forêt	27	Haute-Normandie	Atlantique	537268	2488838	F	NA	417	16,5	24,1	5,33	2,54
185	26/07/2010	Beauficel en Lyons	27	Haute-Normandie	Atlantique	541015	2489992	M	NA	315	18,1	NA	5,59	2,56
186	14/07/2010	Beauficel en Lyons	27	Haute-Normandie	Atlantique	541015	2489992	F	NA	349	18,0	22,3	5,53	2,64
187	16/09/2010	Lyons la forêt	27	Haute-Normandie	Atlantique	537268	2488838	F	NA	310	17,7	22,1	5,58	2,52
190	29/08/2010	Hogues	27	Haute-Normandie	Atlantique	532531	2491865	M	NA	317	17,5	22,4	5,51	2,81
191	13/05/2010	Saint denis le thibout	76	Haute-Normandie	Atlantique	528650	2496196	M	NA	309	16,0	21,7	5,37	2,27
193	31/05/2010	Haye	76	Haute-Normandie	Atlantique	535488	2496320	F	NA	363	18,8	NA	5,67	2,57
194	08/05/2010	Lyons la forêt	27	Haute-Normandie	Atlantique	537268	2488838	M	NA	346	15,5	23,6	5,61	2,71
195	25/03/2010	Lyons la forêt	27	Haute-Normandie	Atlantique	537268	2488838	M	NA	357	18,0	22,0	6,1	2,85
197	31/08/2010	Tronquay	27	Haute-Normandie	Atlantique	535950	2493727	M	NA	284	17,2	NA	5,42	2,71
198	27/08/2010	Hogues	27	Haute-Normandie	Atlantique	532531	2491865	M	NA	303	17,8	21,6	5,83	2,76
110	27/07/2003	Sceaux	92	Ile-de-France	Atlantique	597075	2419776	F	NA	269	NA	NA	NA	NA
121	19/09/2009	Noisy sur Ecole	77	Ile-de-France	Atlantique	612745	2375400	F	NA	393	NA	NA	NA	2,38
122	23/09/2009	Etiolles	91	Ile-de-France	Atlantique	610853	2405707	M	NA	292	NA	NA	NA	NA
150	13/08/2010	Plessis Robinson	92	Ile-de-France	Atlantique	594364	2420189	M	NA	259	NA	NA	NA	NA
153	06/09/2010	Parc de Sceaux	92	Ile-de-France	Atlantique	597075	2419776	M	NA	265	NA	NA	NA	NA
154	21/06/2010	Plessis Robinson	92	Ile-de-France	Atlantique	594364	2420189	F	NA	383	NA	NA	NA	NA
167	08/10/2010	Parc de Sceaux	92	Ile-de-France	Atlantique	597075	2419776	M	NA	351	NA	NA	NA	NA

448	NA	Barviaires	78	Ile-de-France	Atlantique	NA	NA	M	R	320	NA	NA	NA	NA
449	NA	Auffargis	78	Ile-de-France	Atlantique	568038	2409610	M	R	336	17,4	20,9	6,1	2,8
452	01/07/2010	Perey en Yvelines	78	Ile-de-France	Atlantique	563666	2410968	M	R	311	18,1	20,8	6,0	2,5
458	01/06/2010	Gambaseuil	78	Ile-de-France	Atlantique	555015	2417732	M	R	222	17,0	18,9	5,4	2,1
407	11/05/2009	Bort les Orgues	19	Limousin	Atlantique	612163	2043666	F	RC	352	19,1	22,1	5,8	2,8
423	02/02/2009	Juillan	65	Midi-Pyrénées	Atlantique	411633	1802405	M	R	275	16,8	NA	NA	2,6
428	19/03/2009	Roquefort	9	Midi-Pyrénées	Atlantique	551512	1773318	F	R	343	18,1	21,9	NA	2,9
103	02/03/2008	Pont Saint Maxene	60	Picardie	Atlantique	619793	2478600	M	NA	322	18,3	21,8	5,4	2,6
104	02/03/2008	Pont Saint Maxene	60	Picardie	Atlantique	619793	2478600	M	NA	318	NA	NA	NA	NA
106	05/06/2009	Pont Saint Maxene	60	Picardie	Atlantique	619793	2478600	M	NA	340	17,2	22	5,77	2,9
151	21/07/2010	Pont st Maxenc	60	Picardie	Atlantique	619793	2478600	F	NA	275	NA	NA	NA	NA
152	12/03/2010	Pont st Maxenc	60	Picardie	Atlantique	619793	2478600	F	NA	353	NA	NA	NA	NA
447	08/09/2010	FD Compiègne	60	Picardie	Atlantique	637517	2489201	M	R	321	18,7	21,9	6,1	2,7
416	NA	NA	3	Auvergne	Continental	NA	NA	F	R	307	19,1	20,6	5,9	2,8
436	23/03/2010	Nebouzat	63	Auvergne	Continental	645287	2079924	M	R	288	20,4	21,4	6,0	2,7
408	24/04/2009	Menet	15	Auvergne	Continental	619030	2033036	M	RC	332	18,6	21,7	5,9	3,0
437	26/05/2010	Fournols	63	Auvergne	Continental	697917	2058654	M	RC	315	18,2	21,9	5,8	3,0
446	01/03/2010	Moullins	3	Auvergne	Continental	675905	2174097	F	RC	387	18,4	22,2	6,2	2,6
219	27/07/2008	Cuiseaux	71	Bourgogne	Continental	832353	2171617	M	R	291	18,1	20,6	6,0	3,0
280	18/04/2010	Dracy le Fort	71	Bourgogne	Continental	785778	2202531	F	R	315	21,0	19,5	5,6	2,7
424	17/02/2010	Magny	89	Bourgogne	Continental	723220	2275787	F	R	354	17,9	21,6	6,0	2,8
460	27/05/2010	Chameson	21	Bourgogne	Continental	765223	2311626	F	R	376	19,0	21,2	6,1	3,0
461	28/04/2009	La feuillée	21	Bourgogne	Continental	NA	NA	M	R	318	17,2	21,3	5,6	3,1
239	06/05/2009	Santenay	71	Bourgogne	Continental	507077	2285832	M	RC	291	15,5	22,5	6,0	1,5
462	11/12/2009	Charbonnet	71	Bourgogne	Continental	735757	2199221	F	RC	347	18,1	22,2	6,1	2,2
422	29/05/2009	NA	8	Champagne-Ardenne	Continental	NA	NA	F	R	266	17,5	21,4	6,0	2,7
406	09/06/2009	Linchamp	8	Champagne-Ardenne	Continental	780590	2548756	F	RC	416	20,1	21,5	5,9	3,1
265	11/04/2010	La Violette	25	Franche-Comté	Continental	926305	2260505	F	C	300	18,0	22,6	6,0	3,3
232	22/09/2008	Courtefontaine	25	Franche-Comté	Continental	945636	2268018	M	RC	342	18,5	19,8	5,8	3,4
234	2008	NA	25	Franche-Comté	Continental	NA	NA	M	RC	298	18,7	19,8	6,2	3,5
292	24/02/2010	Courtefontaine	25	Franche-Comté	Continental	945636	2268018	M	RC	332	17,9	21,2	6,1	2,3
200	30/07/2008	Ravilloles	39	Franche-Comté	Continental	866028	2165123	M	C	327	18,2	22,0	6,0	3,4
201	23/05/2008	Songeson	39	Franche-Comté	Continental	867366	2188955	F	C	380	19,1	22,6	6,1	3,0
238	11/05/2009	Besain	39	Franche-Comté	Continental	864062	2204269	M	C	336	17,2	21,1	6,0	2,6
255	17/11/2008	Véria	39	Franche-Comté	Continental	836965	2166625	M	C	332	17,0	21,9	5,4	3,3
107	30/06/2007	La Rivière	90	Franche-Comté	Continental	949514	2307869	M	NA	365	NA	NA	NA	NA
231	20/06/2008	Indervillers	25	Franche-Comté	Continental	950081	2267275	M	R	286	16,5	19,1	6,0	2,7
235	06/08/2008	Courtefontaine	25	Franche-Comté	Continental	945636	2268018	M	R	332	18,0	21,2	6,1	3,2
273	05/10/2009	Thise	25	Franche-Comté	Continental	883259	2260865	F	R	288	16,9	21,6	5,6	2,9
288	18/07/2010	Frasnes	25	Franche-Comté	Continental			M	R	308	15,9	20,4	5,5	2,8
203	01/05/2008	Cressia	39	Franche-Comté	Continental	841380	2174478	F	R	410	18,3	23,9	6,0	3,0
205	12/01/2008	Saint Amour	39	Franche-Comté	Continental	830437	2164107	M	R	306	16,9	22,3	6,1	2,5
206	26/03/2008	Florentia	39	Franche-Comté	Continental	837148	2159738	F	R	345	19,5	22,0	5,8	2,7
208	09/09/2008	Nevy les Doles	39	Franche-Comté	Continental	841695	2227420	M	R	330	18,0	19,1	6,0	2,9
212	26/04/2008	Chatelneuf	39	Franche-Comté	Continental	873500	2191364	F	R	382	18,1	22,4	5,6	3,0
214	27/04/2008	Voiteur	39	Franche-Comté	Continental	849493	2198926	M	R	337	18,0	22,8	5,7	3,3
215	08/03/2008	Damparis	39	Franche-Comté	Continental	833229	2234636	M	R	324	18,2	21,0	5,6	2,9
225	15/12/2008	La Vieille Loye	39	Franche-Comté	Continental	850268	2233737	M	R	363	17,7	21,3	5,8	3,0
226	06/10/2008	Fraisans	39	Franche-Comté	Continental	859430	2241743	F	R	375	19,4	22,0	6,1	2,9
227	19/02/2009	L'Aubépin	39	Franche-Comté	Continental	833694	2164269	M	R	327	16,4	20,5	5,1	3,2
252	15/08/2008	Saint Amour	39	Franche-Comté	Continental	830437	2164107	M	R	322	16,5	21,6	5,5	2,5
259	03/02/2010	St Amour	39	Franche-Comté	Continental	830437	2164107	F	R	341	20,1	23,1	6,2	3,0
260	01/01/2009	Dole	39	Franche-Comté	Continental	840245	2235442	M	R	370	18,3	21,4	6,2	3,0
262	18/06/2009	Authume	39	Franche-Comté	Continental	840538	2240979	M	R	336	18,5	NA	NA	2,7
264	NA	NA	39	Franche-Comté	Continental	NA	NA	F	R	373	17,6	21,6	6,0	2,6
294	23/08/2010	Molfans & Vacheresse	70	Franche-Comté	Continental	916417	2300539	F	R	360	18,1	20,7	6,4	3,0
297	21/09/2010	Lons le Saunier Périph ville	39	Franche-Comté	Continental	846371	2191126	M	R	354	18,4	21,2	6,0	4,4
302	01/10/2010	La Cote Foret	70	Franche-Comté	Continental	917887	2307427	F	R	373	18,5	22,1	5,8	2,8
202	15/10/2007	Cressia	39	Franche-Comté	Continental	841380	2174478	M	RC	321	16,9	20,1	5,2	2,1
209	04/04/2008	Véria	39	Franche-Comté	Continental	836965	2166625	F	RC	357	18,8	19,5	5,1	3,0
210	27/02/2008	Saint Amour	39	Franche-Comté	Continental	830437	2164107	M	RC	377	18,0	23,0	5,6	2,8
211	03/04/2008	La Chevrotaine	39	Franche-Comté	Continental	869635	2189691	M	RC	342	18,2	21,3	5,6	2,4
213	19/03/2008	Tassenières	39	Franche-Comté	Continental	841806	2218548	F	RC	293	17,3	18,5	NA	2,9
216	15/05/2008	Bracon	39	Franche-Comté	Continental	868860	2220003	F	RC	384	18,4	23,1	6,0	2,7
218	07/10/2008	Saint Amour	39	Franche-Comté	Continental	830437	2164107	F	RC	323	19,2	22,4	5,7	2,9
220	23/02/2008	Montigny les Arsures	39	Franche-Comté	Continental	861839	2220958	F	RC	303	17,5	22,7	5,8	2,9

Annexe 2 :

Prises de mesures morphométriques sur les cadavres d'écureuils roux.

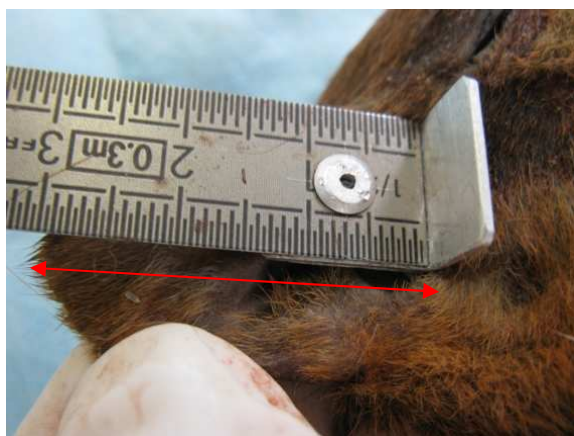


Photo 1 : Longueur de l'oreille



Photo 2 : Longueur de la queue

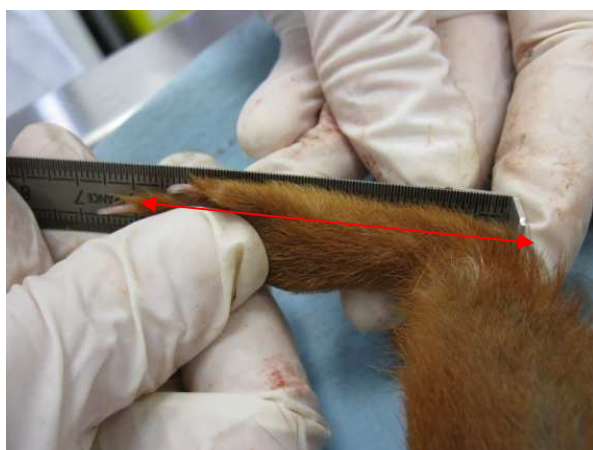


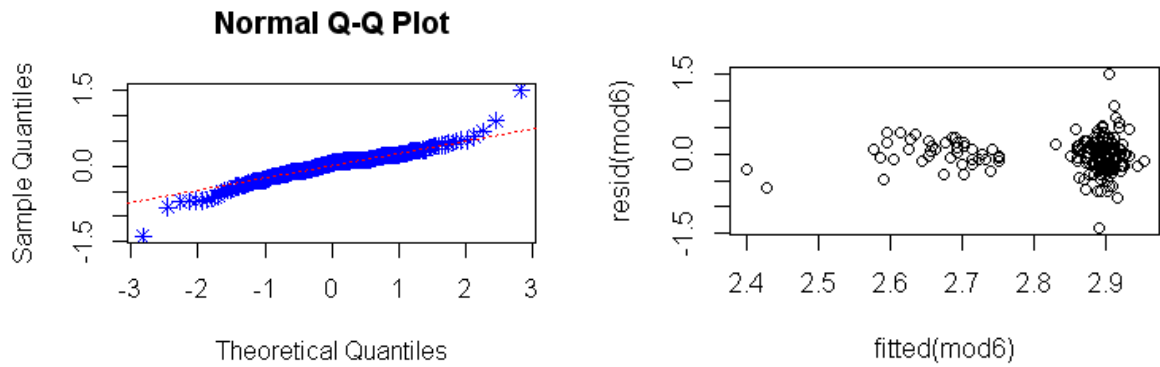
Photo 3 : Longueur du pied postérieur



Photo 4 : Longueur tête + corps

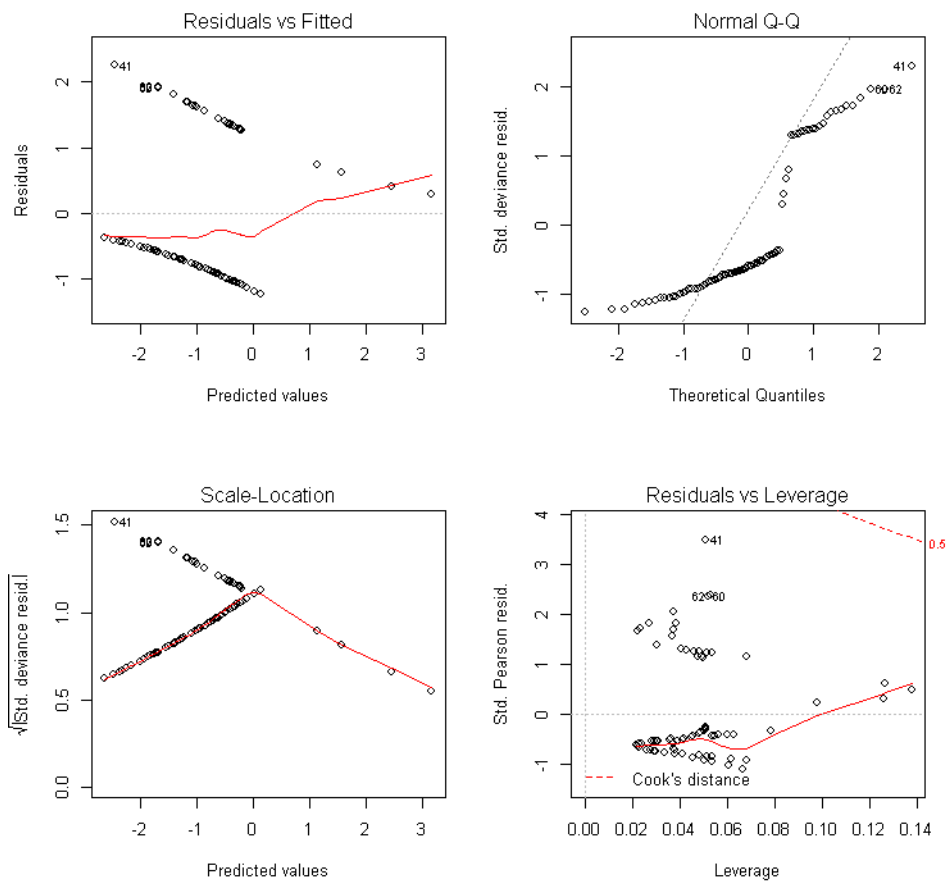
Annexe 3 :

Vérification graphique de la normalité et de l'homoscédasticité du modèle utilisé sur la longueur d'oreille.



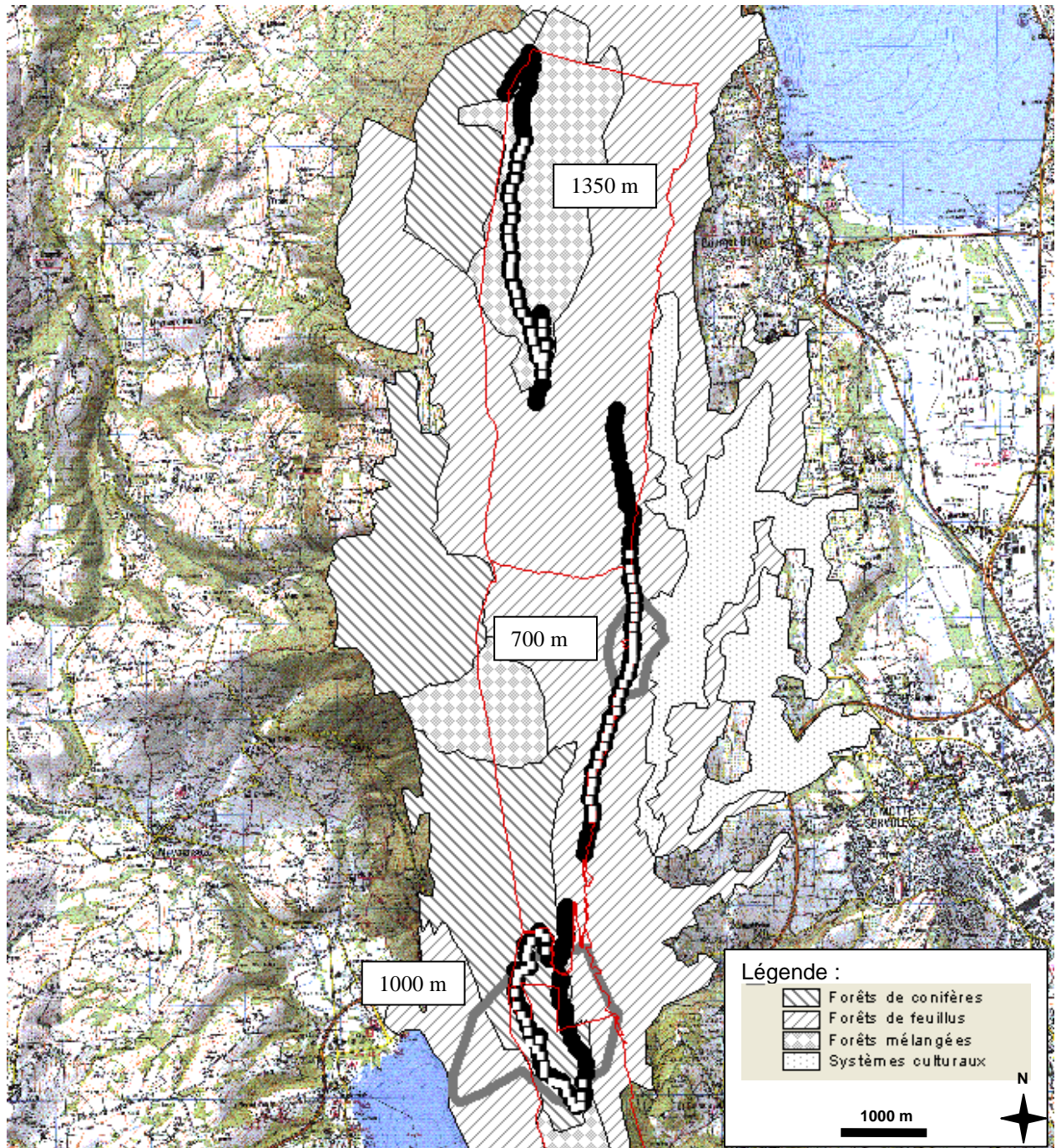
Annexe 4 :

Vérification graphique de la distance de Cook du modèle utilisé sur la fréquence du pelage noir.



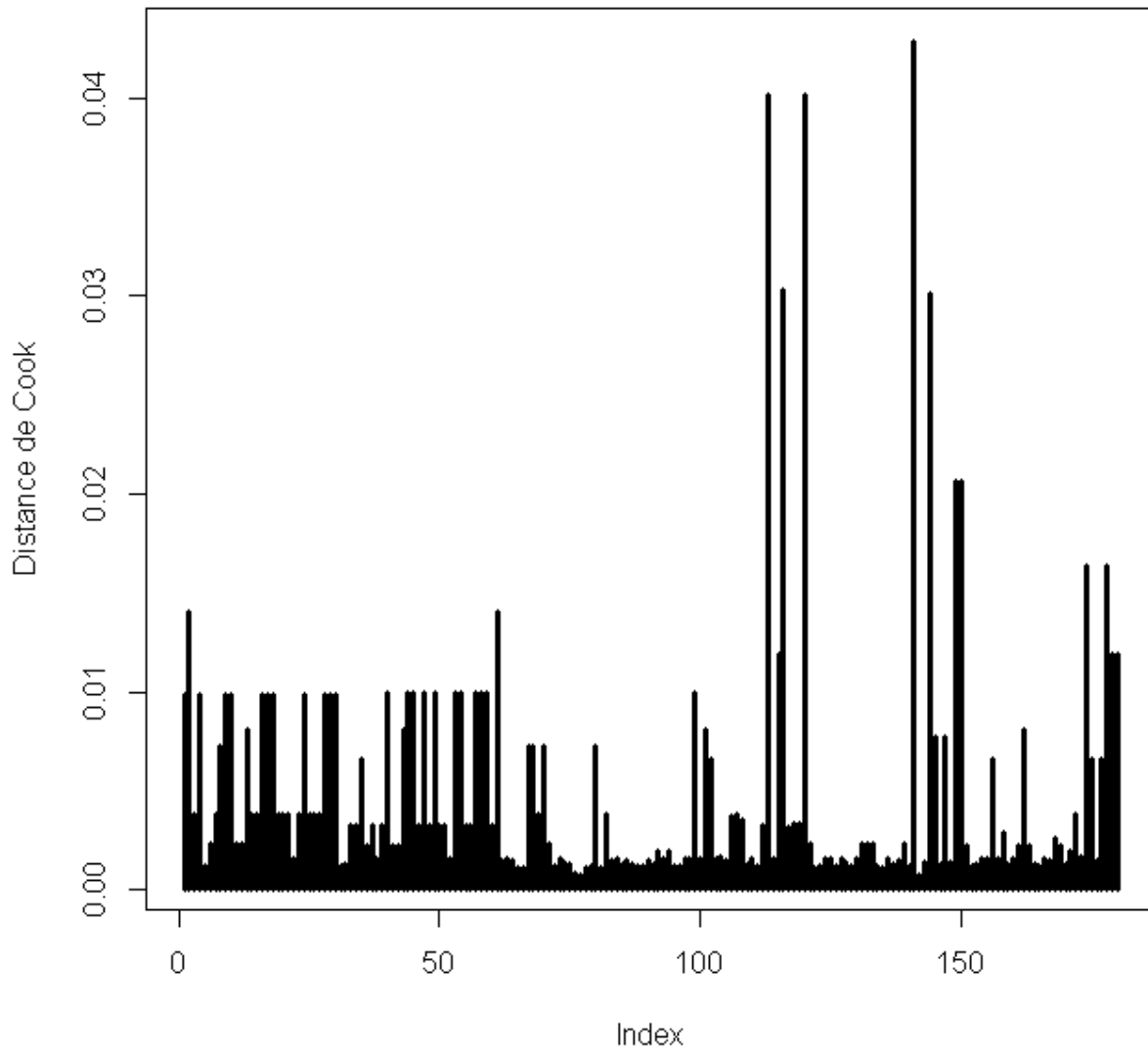
Annexe 5 :

Localisation des sites d'études. IKA (lignes noires), transects de tubes (carrés blancs), zones de tracking (polygones gris), habitats CORINE sur fond de carte IGN (Scan25).



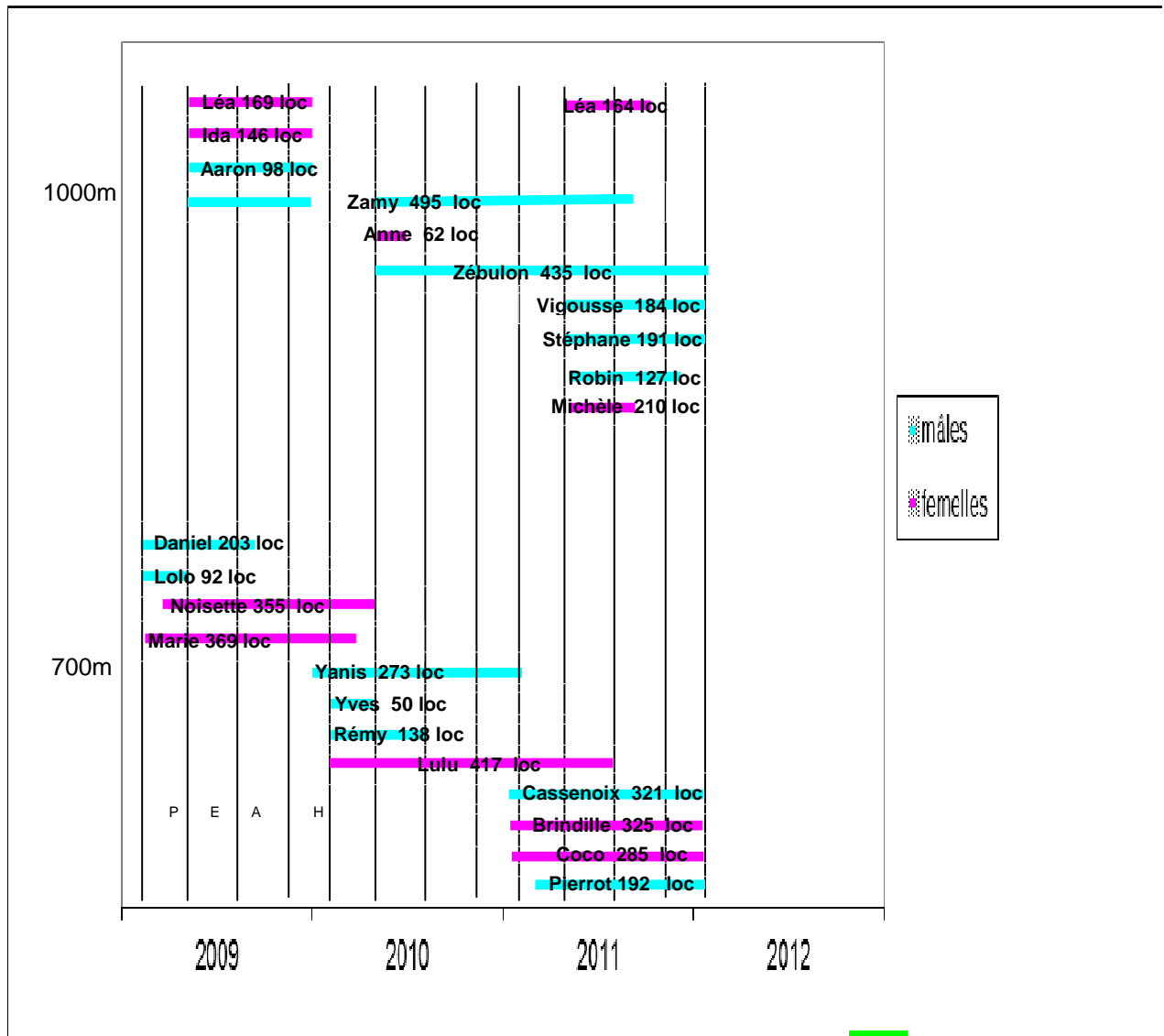
Annexe 6 :

Vérification graphique de la distance de Cook du modèle utilisé sur la fréquentation des tubes collecteurs de poils.



Annexe 7 :

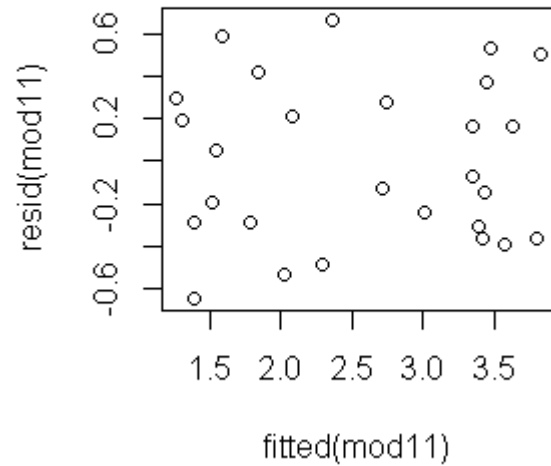
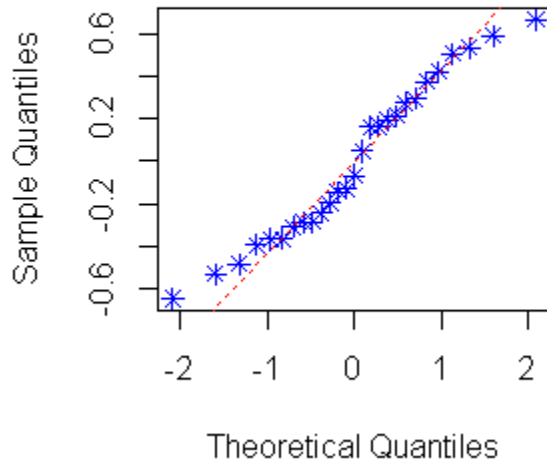
Calendrier des périodes de suivi télémétrique et du nombre de localisation de chaque individu (représenté par un trait horizontal) par site et par année (fractionnées en 4 saisons : P : printemps, E : été, A : automne, H : hiver).



Annexe 8 :

Vérification graphique de la normalité et de l'homoscédasticité du modèle utilisé sur les variations de surface de domaine vital annuel.

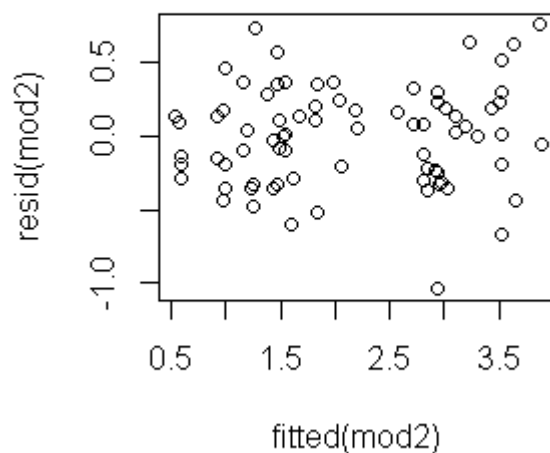
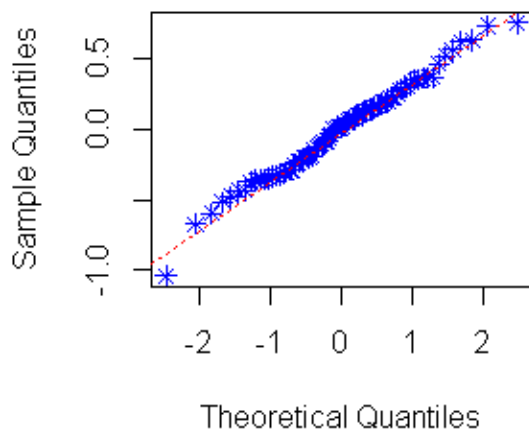
Normal Q-Q Plot



Annexe 9 :

Vérification graphique de la normalité et de l'homoscédasticité du modèle utilisé sur les variations de surfaces de domaine vital saisonnier.

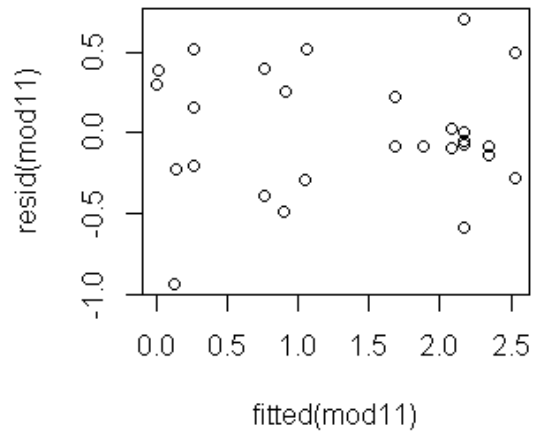
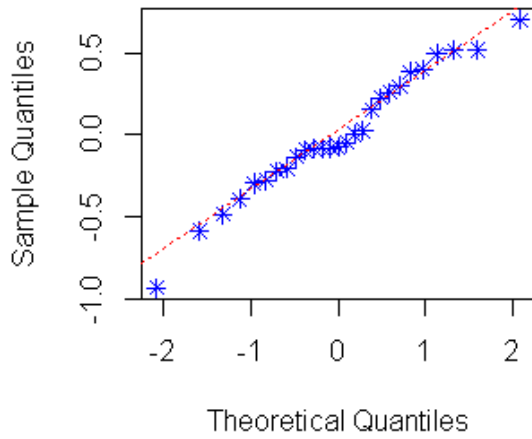
Normal Q-Q Plot



Annexe 10 :

Vérification graphique de la normalité et de l'homoscédasticité du modèle utilisé sur les variations de surface de centre d'activité annuel

Normal Q-Q Plot



Annexe 11 :

Vérification graphique de la normalité et de l'homoscédasticité du modèle utilisé sur les variations de surfaces de centre d'activité saisonnier.

Normal Q-Q Plot

