

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À CHICOUTIMI

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

**PAR
ANNIE DESROCHERS
Bachelière ès sciences (B.Sc.)**

DÉTERMINATION DE L'ÂGE DE L'ÉPINETTE NOIRE (*PICEA MARIANA*) EN SOUS-ÉTAGE DE PEUPLIERS FAUX-TREMBLES (*POPULUS TREMULOIDES*) DANS LA FORêt BORéALE, QUébec.

AVRIL 1996



Mise en garde/Advice

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

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

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

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

RÉSUMÉ

Cette étude porte sur la dynamique d'un peuplement mixte composé d'une strate dominante de peuplier faux-tremble et d'une strate d'épinette noire en sous-étage. La physionomie étagée de ce type de peuplement suggère un remplacement de type successionnel des peupliers par les épinettes. Cependant, les mécanismes de régénération après feu des deux espèces suggèrent plutôt une régénération rapide et contemporaine. Le but principal de cette étude est de déterminer la période d'établissement de l'épinette noire dans ce type de peuplement mixte, mature et issu de feu. L'objectif secondaire est de vérifier la croissance en hauteur des deux espèces afin d'en connaître plus sur la dynamique de ce genre de peuplement. L'âge des épinettes a été déterminé à l'aide d'une méthode dendrochronologique permettant de retracer les cernes de croissance s'étant formés antérieurement aux racines adventives caulinaires présentes chez l'épinette noire. Cet âge a été comparé à celui obtenu par la méthode traditionnelle de datation. La méthode d'interdation a permis de retracer entre 3 et 19 cernes n'apparaissant pas sur la section prise au niveau du sol. Cependant, les âges déterminés selon la méthode d'interdatation ne sont que des âges minimums, puisqu'il a été impossible d'interdater les arbres jusqu'au collet. Les résultats indiquent que l'épinette s'installe rapidement après feu, de façon contemporaine au peuplier. La période d'établissement semble échelonnée sur une vingtaine d'années, mais les problèmes rencontrés lors de l'interdation et la localisation du collet ainsi que les mécanismes de régénération de l'espèce suggèrent une durée d'établissement beaucoup moins longue. L'analyse des souches a permis d'identifier une période de croissance horizontale des tiges et un phénomène d'effilement inverse chez la grande majorité des épinettes échantillonnées. Les épinettes ont un taux de croissance en hauteur plus variable que celui des peupliers, ainsi qu'une croissance juvénile beaucoup plus faible, ayant pour résultat une nette stratification du peuplement. Ce type de peuplement étagé ne constitue pas un exemple de succession classique, mais est plutôt le résultat d'un établissement contemporain des 2 espèces ayant eu des taux de croissance en hauteur différents.

REMERCIEMENTS

Je tiens premièrement à remercier mon directeur de maîtrise, Réjean Gagnon, pour m'avoir transmis la petite flamme qui anime les gens qui travaillent avec l'épinette noire et pour avoir gardé le sourire lors de mes extravagances. Merci à Louis Imbeau, Sophie Hardy, Germain Savard et François Gionest pour leur travail sur le terrain et la préparation des échantillons. Pour leurs nombreuses discussions et leur aide plutôt intellectuelle, je remercie Cornelia Krause, Jean-Luc Dupouey, Jacques Filion et Jean-Martin Lussier. Je remercie aussi bien humblement les "girls", pour avoir été là lors des moments de déprime et pour avoir ri de mes farces plates.

Cette étude a été rendue possible grâce au soutien financier du Consortium de recherche sur la forêt boréale commerciale, des compagnies Alcan et Abitibi-Price du Saguenay-Lac Saint-Jean, de l'Université du Québec à Chicoutimi (Programme Pair) et du Conseil de Recherche en Sciences Naturelles et en Génie du Canada (CRSNG).

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ	II
REMERCIEMENTS.....	III
TABLE DES MATIÈRES.....	IV
LISTE DES TABLEAUX.....	VI
LISTE DES FIGURES.....	VII
CHAPITRE 1. INTRODUCTION.....	1
CHAPITRE 2. REVUE DE LA LITTÉRATURE	5
2.1. Mécanismes de régénération après feu	6
2.1.1. Peuplier faux-tremble	6
2.1.2. Épinette noire	7
2.1.2.1. Période d'établissement.....	9
2.2. Peuplements mixtes.....	14
2.3. Succession.....	14
CHAPITRE 3. AIRE D'ÉTUDE.....	16
CHAPITRE 4. MATÉRIEL ET MÉTHODE.....	19
4.1 Choix du peuplement et échantillonnage.....	20
4.2. Détermination de l'âge des arbres.....	20
4.3. Analyse de tige	23
CHAPITRE 5. RÉSULTATS	24
5.1. Peuplement	25
5.2. Établissement du peuplement	26
5.2.1. Analyse des échantillons.....	26
5.2.2. Structures d'âge	34

5.3. Analyse de tige	36
CHAPITRE 6. DISCUSSION	39
6.1. Établissement des peupliers.....	40
6.2. Établissement des épinettes	41
6.2.1. Âge minimum	43
6.2.1.1. Collet présent, mais non interdatable	44
6.2.1.2. Collet absent.....	45
6.2.2. Structures d'âge	47
6.3. Effilement inverse.....	48
6.4. Croissance.....	50
6.4.1. Croissance horizontale	50
6.4.1.2. Marcottage.....	53
6.4.2. Croissance juvénile	54
6.4.3. Épidémies.....	56
6.5. Succession.....	57
CHAPITRE 7. CONCLUSION.....	64
RÉFÉRENCES	69

LISTE DES TABLEAUX**Tableau 1:**

Proportion de tiges par espèce dans le peuplement échantillonné25

Tableau 2:

Hauteur et diamètre à hauteur de poitrine (dhp) des épinettes et des
peupliers.....26

Tableau 3:

Estimation de la date d'établissement des épinettes noires selon la méthode
utilisée27

Tableau 4:

Résultats des corrélations de Pearson (avec les valeurs de p entre
parenthèses).....36

LISTE DES FIGURES**Figure 1:**

Localisation du peuplement étudié.....17

Figure 2:

a) Moelle b) cylindre vasculaire central.....22

Figure 3:

Représentations schématiques de la position de la moelle dans l'axe normal de la tige (a) et sur le plan horizontal (b), retracée dans la souche des épinettes lors de l'interdatation afin d'identifier la zone du collet.....31

Figure 3 (suite):

Représentations schématiques de la position de la moelle de forme(c) sinuuse et (d) sur le plan horizontale avec la collet du collet englobée, retracée dans la souche des épinettes lors de l'interdatation.....32

Figure 4:

Schémas représentant la disposition des cernes de croissance et le phénomène d'effilement inverse chez les épinettes noires ayant une partie de leur tige enfouie pour les individus (a) ayant eu une croissance juvénile verticale et (b) pour les individus ayant eu une croissance juvénile horizontale

Figure 5:	
Structures d'âge des peupliers et épinettes établies selon la méthode a) classique b) interdatation dans la souche et c) interdatation dans la souche (classement réévalué).....	35
Figure 6:	
Taux moyen annuel de croissance en hauteur pour chaque espèce.....	37
Figure 7:	
Hauteur moyenne pour chaque espèce.....	38
Figure 8:	
Semis d'épinette noire démontrant une courbure de la tige, recoltés en sous- étage de peupliers faux-trembles.....	52
Figure 9:	
Modèle de succession classique.....	62
Figure 10:	
Modèle suggéré de régénération après feu des peuplements mixtes épinette noire - peuplier faux-tremble.....	63

CHAPITRE 1

INTRODUCTION

1. Introduction

Il est maintenant reconnu que le passage récurrent des feux de forêt fait partie intégrante de la dynamique de la forêt boréale, et joue un rôle fondamental dans sa structure et sa composition (Rowe et Scotter 1973; Wright et Heinzelman 1973; Zackrisson 1977; Heinzelman 1981; Viereck 1983; Cogbill 1985; Payette 1992). Ainsi, le feu est de plus en plus considéré comme étant un des principaux facteurs de renouvellement de la forêt boréale qui enclenche les mécanismes de régénération de plusieurs espèces et constitue, par le fait même, un facteur de sélection naturelle très important (Black et Bliss 1978; Viereck 1983; Heinzelman 1973; Zasada *et al.* 1992). Il devient donc primordial, lors d'études portant sur la dynamique forestière, de bien connaître les mécanismes de régénération après feu des espèces présentes dans le peuplement à l'étude.

Les peuplements matures issus de feu comprenant le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.) et l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) sont souvent étagés, suggérant le remplacement des feuillus par les conifères (Carleton et Maycock 1978; Bergeron et Dansereau 1993) en accord avec la théorie classique de la succession. Ces notions de succession ont cependant souvent été remises en question en ce qui a trait à la forêt boréale, à cause de la récurrence des feux et à une adaptation des espèces à ce type de perturbation, en particulier la réinstallation rapide de la majorité des espèces (Ahlgren 1959; Rowe 1961; Heinzelman 1973, 1981; Methven *et al.* 1975; Viereck 1983; Foster 1985; Gagnon 1989; Payette 1992; Bergeron et Charron 1994).

Il a été démontré que l'épinette noire s'installe par graine dans les trois premières années suivant un feu (St-Pierre *et al.* 1992). La difficulté à dater correctement les épinettes noires a souvent laissé croire à une installation sous couvert lente, après un certain délai (Hatcher 1963; MacArthur 1964; Gagnon 1973; Sirois et Payette 1989). Le système racinaire de l'épinette noire étant de type adventif caulinaire (Bannan 1940; LeBarron 1945), le décompte des cernes de croissance d'une section prise au niveau du sol ne révèle pas l'âge total de l'arbre (LeBarron 1945; Gagnon *et al.* 1992). Les structures d'âge établies de façon conventionnelle, à partir d'une section prise au niveau du sol, s'en trouvent donc faussées, l'erreur augmentant avec l'âge du feu (Black et Bliss 1980; Gagnon *et al.* 1992). De plus, l'épinette noire a la particularité de ne pas toujours former de cernes de croissance à la base dans des conditions de forte suppression (Carleton 1982).

Le peuplier faux-tremble, qui se régénère très rapidement et efficacement par drageonnement après feu (Horton et Hopkins 1965; Heeney 1980; Brown et Debyle 1987; Lavertu *et al.* 1994), a tôt fait de surpasser en hauteur les espèces qui lui sont associées (Ahlgren 1959; Bartos *et al.* 1991; Bergeron et Charron 1994). Malgré l'absence d'étude portant précisément sur la période d'établissement de l'épinette noire présente sous le peuplier en peuplements mixtes, quelques auteurs suggèrent une installation contemporaine des deux espèces, l'étagement étant créé par des taux de croissance différents et non par une invasion en sous-couvert de l'épinette (MacLean 1960; Dix et Swan 1971; Day et Woods 1977; Kelsah *et al.* 1977; Cogbill 1985). Cependant, aucune étude dans un peuplement mature n'a démontré une installation contemporaine

et comparé les taux de croissance des épinettes et peupliers croissant dans un même peuplement.

Le principal objectif de ce travail était donc de faire la lumière sur la période d'établissement de l'épinette noire dans un peuplement mature dominé par le peuplier faux-tremble et issu de feu. Une technique dendrochronologique permettant d'aller retracer la zone du collet et les cernes de croissance s'étant formés antérieurement aux racines adventives devrait permettre de dater correctement les épinettes noires. Notre hypothèse de travail est que les deux espèces s'installent de façon contemporaine et rapidement après le passage du feu, comme le suggèrent leurs mécanismes respectifs de régénération après feu. La croissance en hauteur des deux espèces a également été mesurée, afin d'en connaître d'avantage sur la dynamique de ce type de peuplement mixte. Les résultats de cette recherche pourraient être utiles dans la planification à long terme de l'aménagement du territoire forestier boréal.

CHAPITRE 2

REVUE DE LA LITTÉRATURE

2. Revue de la littérature

2.1. Mécanismes de régénération après feu

2.1.1. Peuplier faux-tremble

Après feu, le peuplier faux-tremble se régénère rapidement et abondamment par drageonnement (Ahlgren 1959, 1974; Page 1972; Viereck et Dyrness 1979; Heeney *et al.* 1980; Brown et Debyle 1987, 1989). La mort des tiges stimule la production de drageons en altérant l'équilibre hormonal du système racinaire ainsi que les régimes de température et de lumière au sol (Farmer 1962; Hungerford 1988). Selon Bartos *et al.* (1983), Mercier (1992) et Lavertu *et al.* (1994), l'installation des drageons est complétée en deux ans. Ils apparaissent en groupes de 1 à 15 tiges à proximité des tiges mortes, où la densité des racines est élevée (Schier 1975). Le peuplier faux-tremble est donc généralement confiné aux endroits où on le retrouvait avant le passage du feu (Lutz 1956; Ahlgren 1974; Gagnon 1989). Selon Zasada *et al.* (1992), les racines latérales pouvant s'étendre sur de grandes distances, la surface occupée par le clone pourrait augmenter immédiatement après chaque perturbation. Le drageonnement confère également un avantage au peuplier faux-tremble sur les espèces compétitrices, les drageons pouvant atteindre plus d'un mètre de hauteur dès la première année (Perala 1990), et arriver à maturité bien avant un semis du même âge grâce aux hydrates de carbone et hormones transférés par le système racinaire ayant survécu au feu (Barnes 1966). Cette forme de régénération est également peu sensible aux variations du climat, n'étant pas

influencée par une production de graines souvent irrégulière pour plusieurs espèces, et par les conditions d'humidité limitant la germination et la survie des semis.

La régénération par graine du peuplier faux-tremble est assez méconnue. Malgré le fait que l'espèce semble avoir un grand potentiel d'ensemencement, avec une production très abondante de petites graines se disséminant sur de grandes distances (Perala 1990), l'installation par graine est assez rare (MacLean 1960; Barnes 1966; Lavertu *et al.* 1994). Ceci est probablement dû au fait que les graines ne demeurent viables que pendant une très courte période de temps et qu'elles sont très sensibles aux variations d'humidité, comme les jeunes semis (Moss 1938). Selon Heeney *et al.* (1980), il serait également rare que le feu produise de bon lits de germination pour le peuplier faux-tremble. Cependant, il est clair que cette forme de régénération est nécessaire à l'envahissement de nouveaux territoires, ce à quoi le peuplier faux-tremble est souvent associé (Methven *et al.* 1975; Perala 1990). Il semble donc que des conditions particulières sont nécessaires à la germination et à l'installation par graine du peuplier faux-tremble; même si elles sont tout de même parfois rencontrées, il n'en demeure pas moins que l'établissement de peuplements après feu par semis reste difficile.

2.1.2. Épinette noire

La production de cônes chez l'épinette noire peut débuter dès l'âge de 10 à 15 ans (optimum vers 50 ans) (Fowells 1965; Vincent 1965). Ces cônes semi-

sérotineux constituent une réserve de graines dans la cime des arbres, que la chaleur dégagée par le passage d'un feu fera ouvrir, entraînant une pluie de graines (Viereck et Dyrness 1979). Les graines contenues dans ces cônes peuvent rester viables pour une durée maximale d'environ 20-25 ans (Payendeh et Haavisto 1982). Wilton (1963) a mesuré que presque la moitié des graines tombait dans les 60 premiers jours après le passage du feu et que la viabilité de celles-ci décroissait rapidement, soit de 60% tout de suite après le feu à 20% la saison suivante. La probabilité d'établissement décroît donc rapidement à la suite d'un feu, d'autant plus que les graines ne peuvent rester viables au sol que pendant 1 à 2 années (Fraser 1976; Thomas et Wein 1985). Les semis s'établissent surtout près des semenciers (Nikerson 1958; Rowe 1970). Filion (1994) a observé que plus de 90% des semis s'étaient établis à moins de deux mètres des semenciers tués par le feu. De plus, même si les cônes semi-sérotineux laissent tomber une certaine proportion de graines en l'absence de feu, l'épinette noire se régénère difficilement sur des sols non perturbés (LeBarron 1944; MacLean 1960; Bondu, *en prép.*).

À la lumière de ces informations sur les mécanismes de régénération du peuplier faux-tremble et de l'épinette noire, il semble que la régénération de ces deux espèces peut s'effectuer efficacement et rapidement suite au passage d'un feu. Plusieurs auteurs soulignent en effet que la régénération après feu des peuplements forestiers boréaux est généralement complétée rapidement (Methven *et al.* 1975; Heinselman 1981; Viereck 1983; Cogbill 1985; Payette 1992; St-Pierre *et al.* 1992).

2.1.2.1. Période d'établissement

Plusieurs chercheurs ont tenté de déterminer la période d'établissement de l'épinette noire après feu, en comparant la date de passage du feu et l'âge des arbres sur un même territoire. L'âge des arbres est généralement déterminé en faisant le décompte des cernes de croissance annuels au niveau du sol, i.e. à la jonction tige-racine, où se situe normalement le collet. La méthode usuelle est de couper une section transversale du tronc le plus près possible des premières racines et d'en compter le nombre de cernes de croissance, celui-ci devant correspondre à l'âge de l'arbre. Cependant, cette méthode traditionnelle pose un problème quant à l'épinette noire. Son système racinaire étant de type adventif caulinaire (Bannan 1940; LeBarron 1945), le collet de l'arbre ne se trouve pas au niveau du sol, et le décompte des cernes de croissance d'une section prise à ce niveau ne révèle donc pas l'âge total de l'arbre (LeBarron 1945; Gagnon *et al.* 1992; Villeneuve *en prép.*). Dans les cas où la zone du collet est rendue obscure par la formation d'un système racinaire adventif et l'enfouissement de la base de la tige, une analyse anatomique des tissus de tige et de racine peut servir à identifier avec précision la localisation du collet (Telewski et Lynch 1991). Outre la formation de racines adventives, l'enfoncement de l'arbre dans la matière organique et l'augmentation de l'épaisseur de celle-ci avec les années tendent également à enfouir le collet sous la surface du sol. Stanek (1961) a observé une élévation de la matière organique d'environ 60 cm en 74 années. Ainsi, l'âge des arbres poussant dans les milieux humides favorisant la croissance des mousses pourrait être plus facilement sous-estimé si on utilise la méthode de datation traditionnelle. Sirois

et Payette (1989) ont effectivement mesuré un âge moyen plus jeune pour les épinettes noires croissant en bas de pente, comparativement à celles en haut de pente, sur un même territoire.

Cette difficulté à localiser le collet chez l'épinette noire est à l'origine de la confusion retrouvée dans la littérature en ce qui a trait à sa période d'établissement, les résultats variant grandement selon la méthode de datation utilisée (Riverin 1994) et l'âge après feu du peuplement échantillonné (Gagnon et Morin 1992; St-Pierre *et al.* 1992).

Plusieurs auteurs affirment avoir utilisé des sections prises au collet des arbres, alors qu'en réalité celles-ci ont été prises au niveau du sol ou à la jonction du tronc et des racines adventives caulinaires, puisque rien n'est mentionné quant à l'effort déployé pour localiser le collet sous les racines adventives (Hatcher 1963; Mac Arthur 1964; Gagnon 1973; Morneau et Payette 1988; Sirois et Payette 1989; Arseneault et Sirois 1990; Bergeron et Charron 1994). Ils estiment, en moyenne, une période d'établissement de l'épinette noire pouvant s'étaler sur plus de 25 ans, avec dans la plupart des cas, un délai d'établissement d'environ 5 ans. Lieffers (1986) avait tout de même employé une méthode un peu plus précise, soit d'excaver la souche et de prendre une section pour la datation au niveau de la couronne de racines adventives la plus ancienne. Il en arrive néanmoins aux mêmes résultats que ceux énoncés précédemment, ce qui est probablement dû au fait que les cernes de croissance des dernières années ne se forment plus jusqu'à la base de la tige; l'activité cambiale au bas de la tige diminue chez certaines espèces dont la base se

trouve enfouie dans le sol (Knight 1961). Ce phénomène n'est pas encore très documenté chez les arbres forestiers, mais Fayle (1968) a démontré, après avoir enfoui les premiers 60 cm de la tige de jeunes pins gris (*Pinus banksiana*) et pins sylvestres (*Pinus sylvestris*) pendant seulement 5 ans, que le diamètre de la tige enfouie était déjà de un dixième à un quart plus petit que le diamètre de la tige juste au dessus du niveau du sol. Carleton (1982) mentionne également que l'épinette noire aurait la particularité de ne pas toujours former de cernes de croissance à la base dans des conditions de forte suppression. Il est alors nécessaire d'utiliser l'interdatation afin de retracer l'âge réel de ces arbres.

Il n'est pas rare de trouver des résultats divergents dans la même étude. Groot et Horton (1994), ayant travaillé à partir de carottes prises à une hauteur de 25 cm au-dessus du niveau du sol, trouvent des structures d'âge équiennes pour de jeunes pessières (<160 ans), et inéquiennes pour les vieilles. Une autre étude, menée par Black et Bliss (1980) a démontré que l'établissement de l'épinette noire se faisait tout de suite après feu, lorsque la datation des arbres était faite sur des semis à partir des cicatrices du bourgeon terminal, mais qu'elle se faisait de 10 à 80 ans après feu, lorsque la datation se faisait à partir d'une section prise au niveau du sol sur les arbres adultes. L'erreur sur l'âge commise avec les méthodes de datation traditionnelles augmente donc avec l'âge du peuplement. Cette augmentation de l'erreur avec l'âge du peuplement a été mise en évidence par Gagnon et Morin (1992), en comparant des structures d'âge établies pour des peuplements d'âge différent.

La méthode du décompte des cicatrices du bourgeon terminal dans les jeunes peuplements démontre que l'établissement de l'épinette noire débute tout de suite après le feu, et est pratiquement complétée dans les 3 (St-Pierre *et al.* 1992) ou 8 premières années suivant le feu (Landhäuser et Wein 1993). Ces derniers ont cependant dû utiliser une section prise au niveau du sol dans quelques cas, les cicatrices du bourgeon terminal n'étant bien visibles que sur les tiges grêles ou jeunes (Riverin 1994).

La méthode du carottage est également utilisée dans plusieurs études (Dix et Swan 1971; Cogbill 1985; Morneau et Payette 1989; Groot et Horton 1994), les carottes étant prises entre 25 cm et 1,3 m au-dessus du niveau du sol. Certains auteurs ajoutent ensuite quelques années au nombre de cernes comptés sur l'échantillon, afin de compenser la sous-estimation entraînée par un décompte de cernes de croissance au-dessus du niveau du sol (pseudo-collet). Comme l'épinette noire a des taux de croissance variables selon les individus, leur âge et leur milieu de croissance (Lieffers 1986), il est très difficile d'estimer le nombre d'années qui devrait être ajouté au nombre de cernes comptés sur une carotte. De plus, le carottage reste tout-de-même une méthode relativement imprécise, puisqu'il peut facilement y avoir des cernes non apparents sur ce petit échantillon, surtout si celui-ci n'est pas rapporté au laboratoire, poncé finement et examiné attentivement sous une loupe binoculaire.

L'âge des arbres a également été souvent estimé à partir des diamètres à hauteur de poitrine (dhp), alors que cette relation entre l'âge des arbres et leur dhp semble assez faible (Dix et Swan 1971; Heinzelman 1973; Lieffers 1986;

Tyrell et Crow 1994), et que des grosseurs différentes n'impliquent pas nécessairement des âges proportionnels (Oliver et Stephens 1977; Viereck 1983; Riverin 1994). Les modèles présentés par Carleton et Maycock (1978), basés sur le diamètre des arbres, supposent, outre que le dhp est corrélé à l'âge, que des individus d'espèces différentes et de diamètre égal ont le même âge. Ainsi, leurs conclusions quant à l'installation de l'épinette noire sont ambiguës, soit qu'elle envahit en sous-couvert dans certains cas, ou soit qu'elle agit en tant qu'espèce pionnière dans d'autres. L'épinette noire semble démontrer une assez grande plasticité dans sa croissance (Lieffers 1986; Riverin 1994); il est donc risqué de comparer les diamètres d'épinette noire entre eux et d'en tirer des conclusions quant à leur âge et encore plus de les comparer avec ceux d'individus d'une autre espèce. Il n'est pas rare, selon Zasada *et al.* (1992), de trouver des semis d'épinette noire ayant moins de 1,5 m et plus de 40 ans en sous-couvert de conifères ou de feuillus. De plus, l'épinette noire aurait la capacité de survivre plus de 100 ans en sous-étage (Heinselman 1973). Cette grande plasticité pourrait être à l'origine d'une part des contradictions existant au sujet de la période d'établissement de l'épinette noire, à savoir que l'épinette noire ne peut se réensemencer directement après perturbation que dans les sites marginaux, soit très humides ou soit très au nord de la forêt boréale (Millar 1939; Bonan et Shugart 1989).

2.2. Peuplements mixtes

Il existe beaucoup de confusion dans la littérature en ce qui a trait à la dynamique d'installation des peuplements mixtes contenant de l'épinette noire, la datation des arbres ayant été effectuée de façon classique dans la très grande majorité des cas. À titre d'exemple, Dix et Swan (1971), obtiennent une période d'établissement de 10-80 ans pour l'épinette noire, mais affirment néanmoins que sa présence en sous-étage représente une incursion initiale. Malgré les problèmes de datation des épinettes noires, plusieurs auteurs (Rowe 1970; Day et Woods 1977; Kelsall *et al.* 1977; Heinselman 1981; Gagnon 1989) soutiennent que les épinettes noires présentes en association avec le peuplier faux-tremble se sont installées en même temps que les drageons, les graines provenant des cônes situés dans la cime des arbres tués par le feu; leur croissance juvénile lente les contraignant à rester en sous-étage. Il semble donc que la présence d'épinette noire est observée immédiatement après feu, mais que la datation de celles-ci indiquerait plutôt une installation retardée et échelonnée sur plusieurs années.

2.3. Succession

À première vue, un peuplement constitué de très grands peupliers et de petites épinettes en sous-étage suggère un remplacement typique successionnel. Cependant, il n'a jamais été vérifié dans la littérature que l'épinette noire avait effectivement succédé au peuplier faux-tremble. Plusieurs

auteurs élaborent sur une transition théorique, sans toutefois l'avoir observée (Fetherolf 1917; Carleton et Maycock 1978; Cogbill 1985), ou en l'ayant modélisée à partir de données empiriques (Bergeron et Dansereau 1993) ou de mesures de dhp (El-Bayoumi *et al.* 1984; Bergeron et Dubuc 1989). Également, certains auteurs parlent de la succession en associant l'épinette noire au sapin baumier (*Abies balsamea*) (Mac Lean 1960; Foster 1985; Bergeron et Dansereau 1993; Pastor et Madlenof 1994), alors que ces deux espèces ont des mécanismes de régénération après feu complètement différents.

Un modèle selon lequel il pourrait y avoir conversion de pessières en tremblaies ou bétulaies, à la suite du passage d'un feu a été avancé par plusieurs auteurs (Richie 1958; Scotter 1964, 1965; Johnson et Rowe 1977; Viereck 1983; Bonan et Shugart 1989). Selon certains, cette conversion serait le résultat d'un feu sévère qui aurait brûlé les graines dans les cônes des épinettes noires, ainsi que l'humus, jusqu'au sol minéral, favorisant l'ensemencement du bouleau (Payette 1992) et du peuplier faux-tremble (Vincent 1965; Viereck 1983). Cependant, Gagnon et Morin (1987) et Villeneuve (1991) ont mesuré que les graines nues peuvent tolérer une température de plus de 120°C pendant 1 heure. Heeney *et al.* (1980) mentionnent également qu'il est rare que le feu produise de bon lits de germination pour l'installation du peuplier faux-tremble.

Toutefois, de plus en plus d'auteurs admettent qu'il y a absence de succession dans la forêt boréale, due à la récurrence des feux et au réétablissement rapide des espèces (Ahlgren 1959; Dix et Swan 1971; Day 1972; Heinselman 1973, 1981; Methven *et al.* 1975; Kelsah *et al.* 1977; Viereck et Dyrness 1979; Romme 1982; Viereck 1983; Gagnon 1988, 1989; Payette 1992; St-Pierre *et al.* 1992; Zasada *et al.* 1992).

CHAPITRE 3
AIRE D'ÉTUDE

3. Aire d'étude

Le peuplement à l'étude est localisé dans la réserve faunique Ashuapmushan (Canton Mornay, Québec), à 73°18' de longitude ouest et à 49°19' de latitude nord (fig. 1), dans la région forestière boréale 12b (Thibeault 1985) ou B.1b Chibougameau-Natashquan (Rowe 1972). Le relief est relativement plat et l'altitude est de 400 m. Le territoire a subi le passage d'un feu intense en 1915, date confirmée par plusieurs cicatrices de feu (Filion 1994).

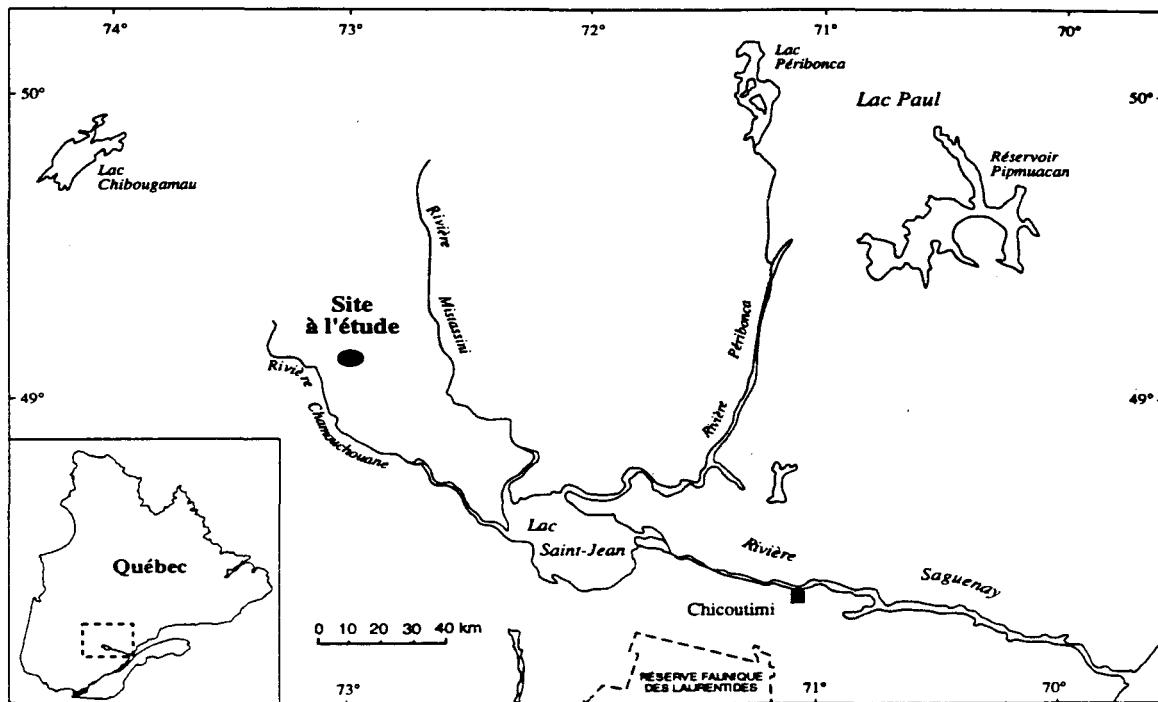


Fig.1: Localisation du peuplement étudié.

Le dépôt de surface de ce secteur est un till indifférencié mince à bon drainage. Le profil du sol est caractéristique d'un podzol humo-ferrique (Agriculture Canada 1992), l'horizon organique ayant une épaisseur moyenne de 6 cm.

Le climat régional (station Chapais 2: 49°47' N., 74°51' O.) est caractérisé par une température moyenne annuelle de -0,1°C, avec des moyennes mensuelles variant de -18,4°C en janvier à 16,1°C en juillet. Les précipitations, réparties tout au cours de l'année, sont concentrées (74%) de mai à septembre inclusivement, avec une moyenne annuelle de 648 mm sous forme de pluie et 272 mm sous forme de neige (Environnement Canada 1993).

CHAPITRE 4

MATÉRIEL ET MÉTHODE

4. Matériel et Méthode

4.1 Choix du peuplement et échantillonnage

Une dizaine de peuplements ont été visités et pré-échantillonnés dans la région du Saguenay-Lac St-Jean. Le peuplement recherché pour l'étude devait présenter les caractéristiques suivantes: (1) être mature (avoir au moins 60 ans) (2) présenter une structure bien étagée comprenant le peuplier faux-tremble à l'étage dominant et l'épinette noire en sous-étage (3) être issu de feu (4) être d'origine naturelle, i.e. ne pas avoir été perturbé par une coupe. L'échantillonnage a été effectué les 5 et 6 octobre 1994, soit après la fin de la saison de croissance des arbres. Un quadrat de 20 m X 30 m (600 m²) fut établi, dans lequel les 20 peupliers faux-tremble les plus au centre et toutes les épinettes noires, d'un diamètre à hauteur de poitrine (1,3 m) supérieur ou égal à 4 cm furent sélectionnés pour l'étude. Le dhp et la hauteur de tous les arbres sélectionnés furent notés. Les marcottes d'épinette noire étaient exclues de l'échantillonnage, celles-ci étant identifiées par la branche les reliant à l'arbre-mère.

4.2. Détermination de l'âge des arbres

Une section à été récoltée à la base du tronc (niveau du sol) des peupliers, afin de confirmer la date de passage du feu et de déterminer leur période d'établissement. Les sections ont par la suite été mises à sécher pendant une

période de deux mois, poncées finement (grain: 800) et analysées sous la loupe binoculaire à grossissement maximal de 100X.

Pour les épinettes, deux méthodes de datation furent utilisées: (1) la méthode classique, soit le décompte des cernes de croissance sur la section prise au niveau du sol et (2) l'interdatation dans la souche jusqu'au collet. Pour cette deuxième méthode, les souches furent excavées et rapportées au laboratoire. Elles ont ensuite été entièrement recoupées en sections transversales de deux (2) cm d'épaisseur, mises à sécher, poncées finement et interdatées jusqu'au collet à la loupe binoculaire pour en déterminer l'âge.

Cette méthode d'interdatation consiste à identifier des cernes repères sur la première section de la souche (niveau du sol). Chaque section du dessous est ensuite anatomiquement examinée afin de s'assurer d'être encore en présence de structures aériennes, i.e. qu'il s'agisse bien de la prolongation de la tige. S'il s'agit bien de moelle typique de tige (Esau 1965), les cernes repères identifiés sur la section précédente sont repérés sur celle-ci. En vérifiant la position des cernes repères d'une section à l'autre par rapport à la moelle, il est alors possible de retracer les cernes qui se sont formés antérieurement aux racines adventives et certains cernes manquants. Ce cheminement est effectué jusqu'à ce que la moelle se transforme en un cylindre vasculaire central racinaire, se différenciant de la moelle par sa forme allongée et ses deux canaux résinifères (fig. 2). Cette zone de transition entre la tige et la racine primaire correspond au niveau du collet. Lorsque qu'une partie de la croissance juvénile s'effectuait sur le plan horizontal, la section était recoupée longitudinalement à l'axe principal du tronc en petites sections d'environ 1 cm d'épaisseur, afin de pouvoir continuer à interdater la tige jusqu'à la zone du collet. Les petites

sections près de la zone du collet ont d'abord été poncées finement, puis recoupées à l'aide d'une lame de rasoir, les cernes de cette région étant extrêmement serrés. De la craie était également employée pour améliorer la visibilité des cernes et cellules du bois sous la loupe binoculaire.

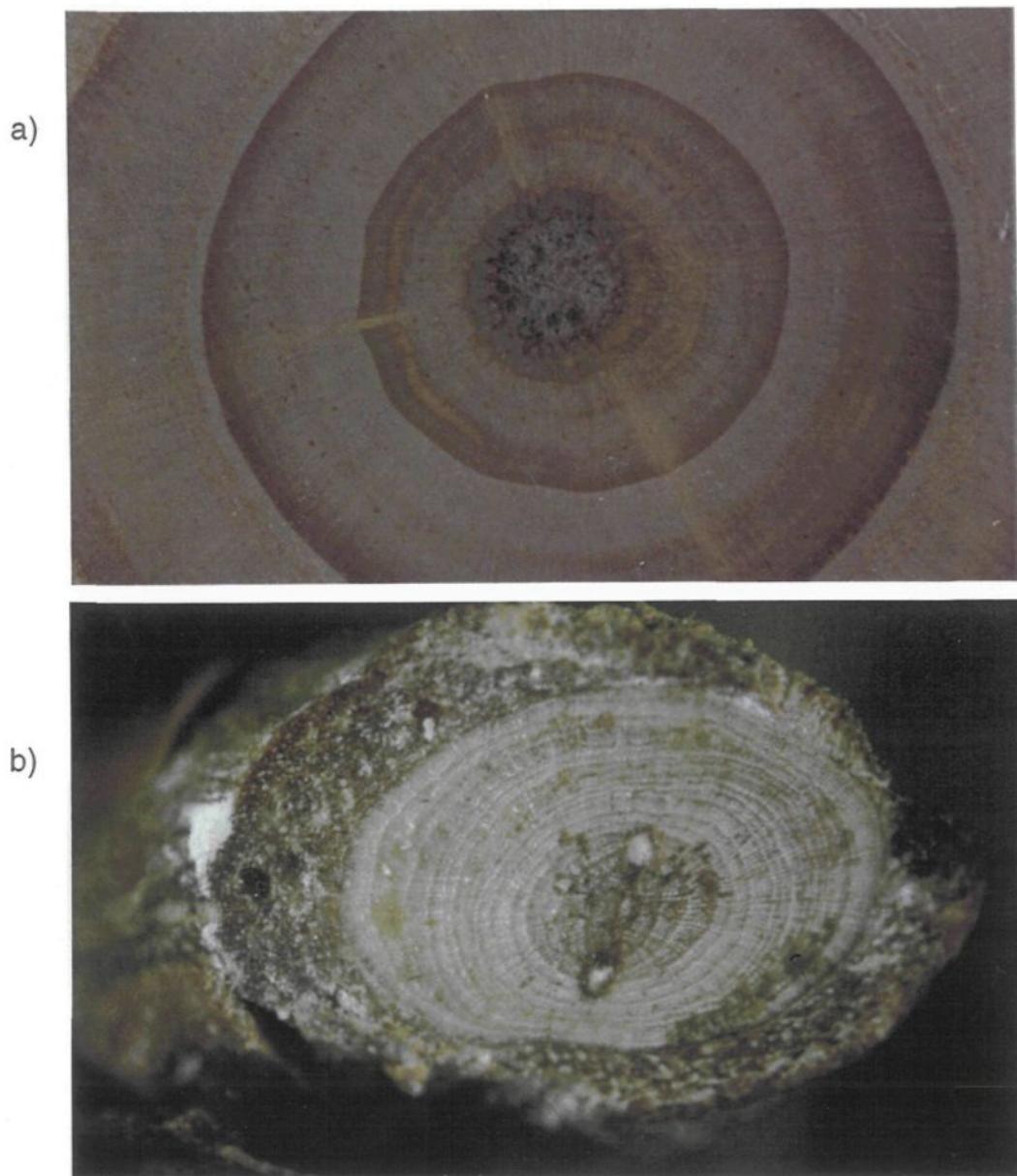


Fig. 2: a) Moelle b) cylindre vasculaire central

Les structures d'âge des épinettes ont ensuite été établies, ainsi que des corrélations de Pearson mettant en relation la taille des arbres et leur âge déterminé selon la méthode utilisée.

4.3. Analyse de tige

L'analyse de tige a été réalisée avec des sections prises au niveau du sol et à intervalles d'un mètre pour les deux espèces. Le décompte des cernes de croissance annuels a ensuite été effectué sur chaque section finement poncée, au laboratoire sous la loupe binoculaire.

Une comparaison de la croissance en hauteur des épinettes et des peupliers a par la suite été réalisée, en utilisant la méthode modifiée de Carmean (1972) pour l'estimation de la croissance annuelle à partir des sections prises à tous les mètres.

CHAPITRE 5

RÉSULTATS

5. Résultats

5.1. Peuplement

La densité estimée du peuplement échantillonné était de 1 750 tiges/ha (tiges ayant un dhp supérieur ou égal à 4 cm), et la densité marchande de 1 367 tiges/ha. Les proportions en espèces des strates dominantes sont illustrées au tableau 1. Toutes les épinettes, malgré une bonne variation entre les individus, étaient nettement plus petites que les peupliers (tab. 2), et ceux-ci ne démontraient pas de signes de sénescence. Aucun survivant au feu de 1915 n'était présent dans la parcelle étudiée.

Tab. 1: Proportion de tiges par espèce dans le peuplement échantillonné.

	Tiges dhp > 4cm (%)	Tiges marchandes dhp >10cm (%)
<i>Populus tremuloides</i>	43.81	54.88
<i>Picea mariana</i>	41.90	36.59
<i>Abies balsamea</i>	11.43	7.32
<i>Betula papyrifera</i>	2.86	1.22

Tab. 2: Hauteur et diamètre à hauteur de poitrine (dhp) des épinettes et des peupliers.

	<i>Picea mariana</i>	<i>Populus tremuloides</i>		
	hauteur (m)	dhp (cm)	hauteur (m)	dhp (cm)
Moyenne	9.20	11.70	16.81	17.24
Écart-type	3.11	4.53	0.77	2.49
Minimum	3.70	4.00	15.70	13.20
Maximum	13.90	19.60	18.50	21.30

La strate arbustive était dominée par *Kalmia angustifolia* L., et la régénération était composée principalement de marcottes d'épinette noire et de quelques sapins baumiers (*Abies balsamea* (L.) Mill.) (1-5%). La strate muscinale était occupée par un tapis continu de mousses hypnacées et de *Polytric* sp.

5.2. Établissement du peuplement

5.2.1. Analyse des échantillons

Quatre épinettes et un peuplier ont été exclus des analyses d'âge à cause de pourriture à la base et dans la souche empêchant la lecture des cernes de croissance. Une épinette a également été retirée car la tige juvénile, croissant sur le plan horizontal avait été coupée par mégardé lors de l'excavation de la

souche. Les dates d'établissement obtenues selon la méthode utilisée ainsi que certaines caractéristiques des épinettes sont indiquées au tableau 3.

Tab. 3: Estimation de la date d'établissement des épinettes noires selon la méthode utilisée.

Epinette (no)	Hauteur (m)	DHP (cm)	Date établissement		Différence Méthode classique interdatation	Observations*	Forme **
			1936	1929			
1	13,0	16,0	1936	1929	7	1	d
2	11,6	12,3	1938	1929	9	2	b
3	8,2	10,6	1944	1933	11	2	b
4	13,9	15,3	1931	1919	12	1	d
5	11,8	18,0	1930	1919	11	1	d
6	9,5	12,5	1933	1924	9	1	d
7	7,8	10,0	1946	1933	13	2	c
8	9,9	11,9	-	-	-	-	-
9	9,5	13,8	1942	1928	14	2	c
10	9,0	11,3	1940	1932	8	2	d
11	6,4	7,4	1930	1919	11	2	c
12	13,0	16,1	1933	1924	9	2	d
13	11,8	13,1	1937	1928	9	2	c
14	11,3	16,2	1934	-	-	-	-
15	10,6	11,8	1931	1925	6	2	b

Tab. 3 (suite): Estimation de la date d'installation des épinettes noires selon la méthode utilisée.

Epinette (no)	Hauteur (m)	DHP (cm)	Date installation		Différence	Observations*	Forme**
			Méthode classique	Méthode interdatation			
16	7,2	6,5	1930	1919	11	2	b
17	6,0	6,0	1943	1937	6	1	d
18	8,6	9,5	1937	1931	6	1	d
19	5,3	6,0	-	-	-	-	-
20	3,7	4,0	1942	1933	9	2	b
21	4,0	5,1	1943	1931	12	2	b
22	4,0	4,7	1955	- (coupée)	-	-	-
23	11,3	13,5	1928	1922	6	2	d
24	13,7	17,5	1930	1917	13	1	d
25	11,9	16,7	1930	1920	10	1	d
26	5,7	5,9	1945	1926	19	2	c
27	3,6 (cassée)	10,1	1939	1929	10	1	d
28	7,3	6,1	1928	1922	6	2	b
29	9,8	13,5	-	-	-	-	-
30	7,0	8,2	1945	1930	15	1	d
31	11,5	15,5	1932	1918	14	1	d
32	12,4	19,6	1929	1920	9	1	a

Tab. 3 (suite): Estimation de la date d'installation des épinettes noires selon la méthode utilisée.

Epinette (no)	Hauteur (m)	DHP (cm)	Date installation		Différence	Observations*	Forme**
			Méthode classique	Méthode interdatation			
33	5,3	7,3	1943	1937	6	1	d
34	4,1	4,6	1945	1938	7	2	d
35	13,6	19,5	1930	1920	10	1	d
36	11,8	15,0	1945	1932	13	2	c
37	11,3	14,2	1943	1931	12	2	d
38	13,1	15,8	1936	1928	8	1	a
39	6,6	8,1	1941	1927	14	1	d
40	4,0	5,5	1943	1935	8	1	d
41	8,3	14,0	1942	1930	12	1	d
42	8,4	14,5	1930	1918	12	1	d
43	9,8	13,2	1938	1934	4	2	c
44	12,6	18,1	1929	1921	8	2	c

* (1) Collet présent, non interdateable jusqu'à la racine
 (2) Collet absent

(3) Souche pourrie, interdatation impossible

** Voir les formes illustrées à la figure 3

Seulement deux épinettes ont démontré une croissance juvénile verticale (fig. 3a). La croissance juvénile des arbres étudiés s'est faite sur le plan horizontal (fig. 3b) ou de façon sinueuse, en remontant et descendant dans la souche (fig. 3c). Il n'a jamais été possible d'interdater les épinettes jusqu'au collet. Dans la plupart des cas, la petite tige, englobée dans le bois des racines adventives et contenant les premiers cernes de croissance, était retracée jusqu'à un point où elle sortait de la souche (fig. 3 b,c); à ce niveau, ce petit bout (moins de 1 cm de diamètre), était rongé par la pourriture et cassé, empêchant la suite de l'interdatation avant d'avoir atteint le collet. Dans les autres cas, le collet était visible et englobé dans le bois de la souche (fig. 3d). Il était néanmoins impossible de l'interdater avec les sections précédentes, cette zone étant formée de cernes extrêmement serrés, et dans plusieurs cas d'une accumulation de résine, de bois de compression et de pourriture.

Un phénomène d'effilement inverse a été constaté chez toutes les épinettes analysées. Les derniers cernes de croissance ne se sont pas formés jusqu'à la base de la tige, créant une forme de cone renversé de la partie enfouie de la tige. La disposition générale des cernes de croissance observée dans les souches est illustrée à la figure 4.

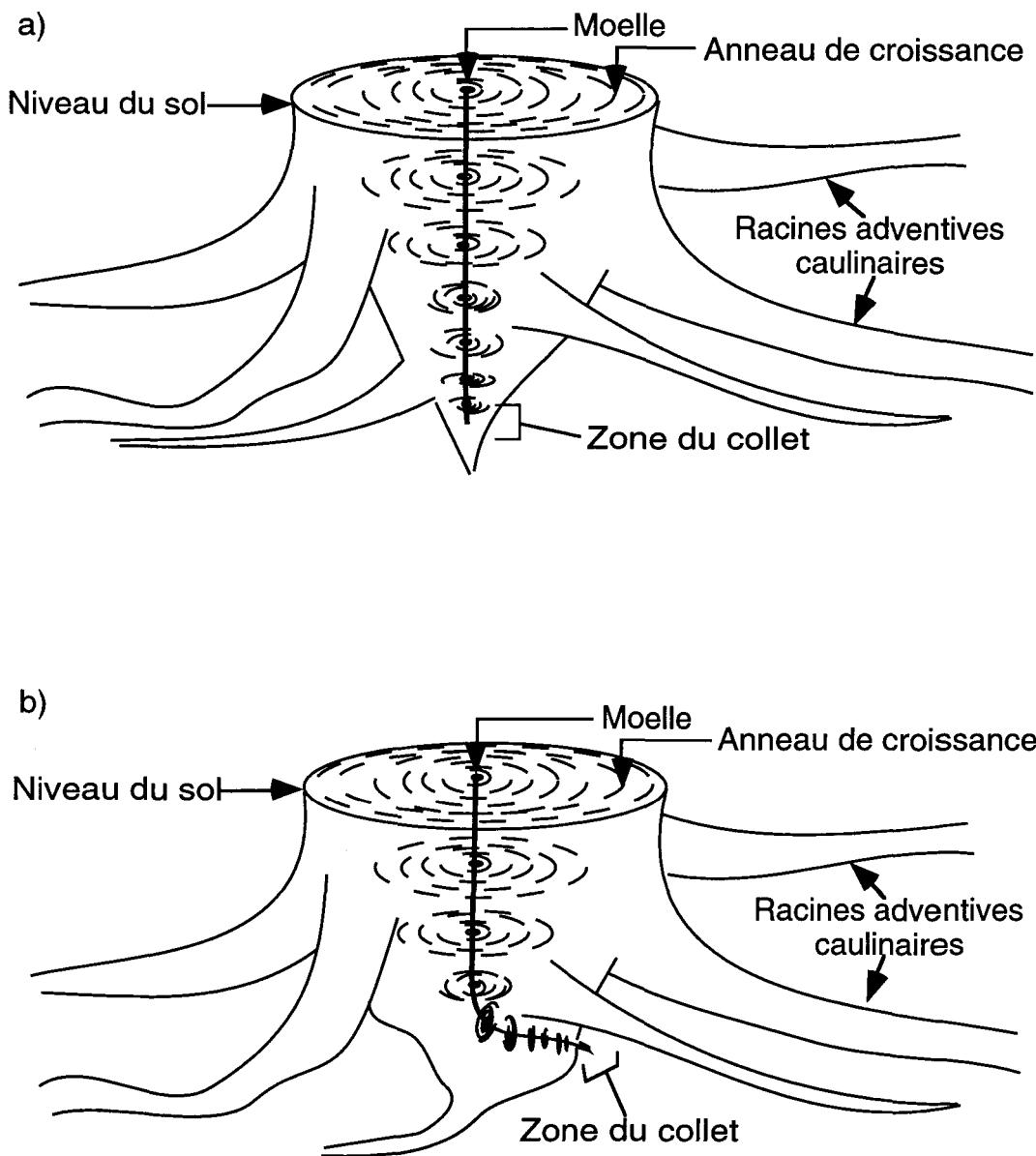


Fig. 3 : Représentations schématiques de la position de la moelle dans l'axe normal de la tige (a) et sur le plan horizontal (b), retracée dans la souche des épinettes lors de l'interdatation afin d'identifier la zone du collet.

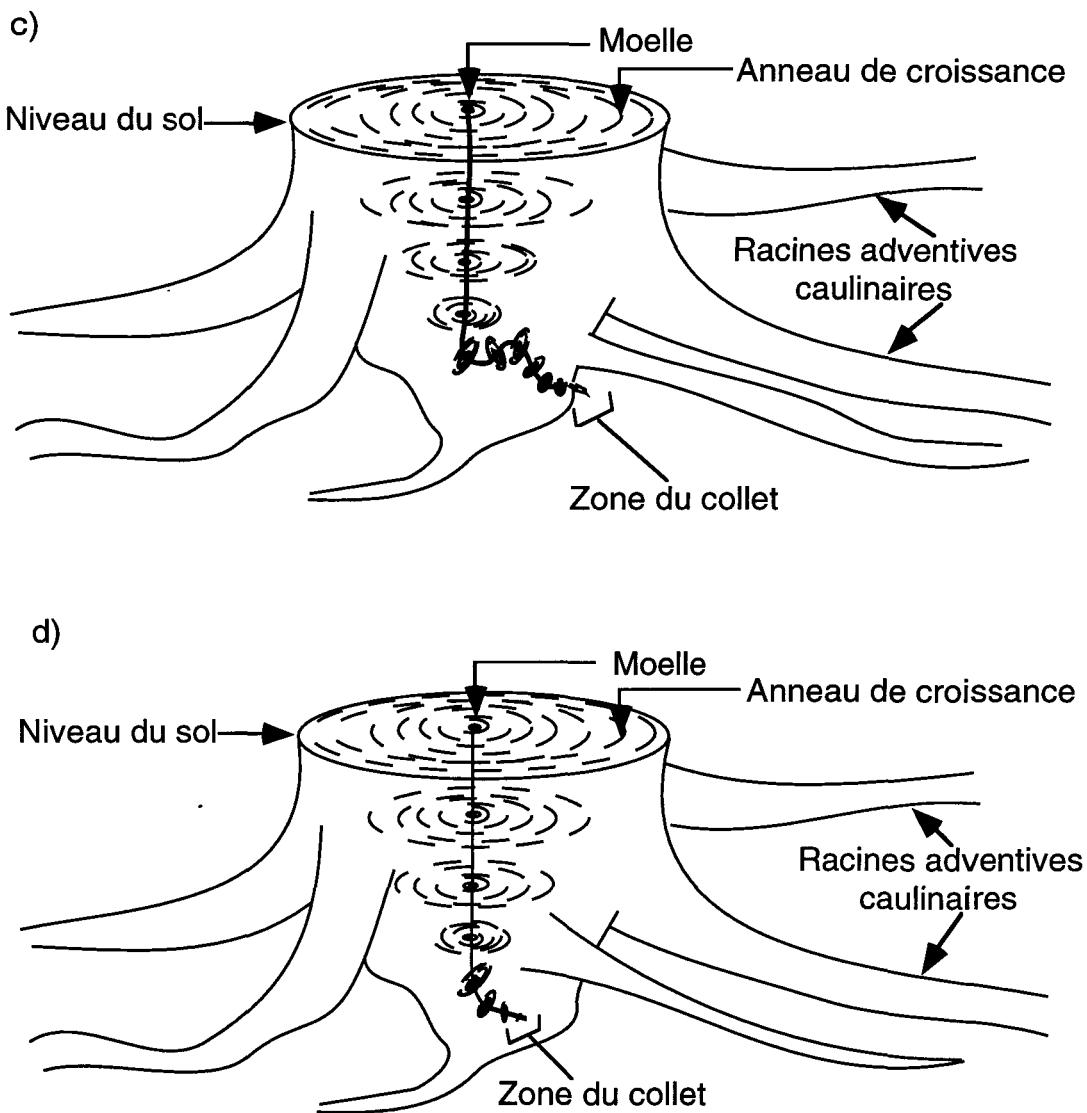


Fig. 3 (suite): Représentations schématiques de la position de la moelle de forme sinuuse (c) et sur le plan horizontal avec la zone du collet englobée (d), retracée dans la souche des épinettes lors de l'interdatation.

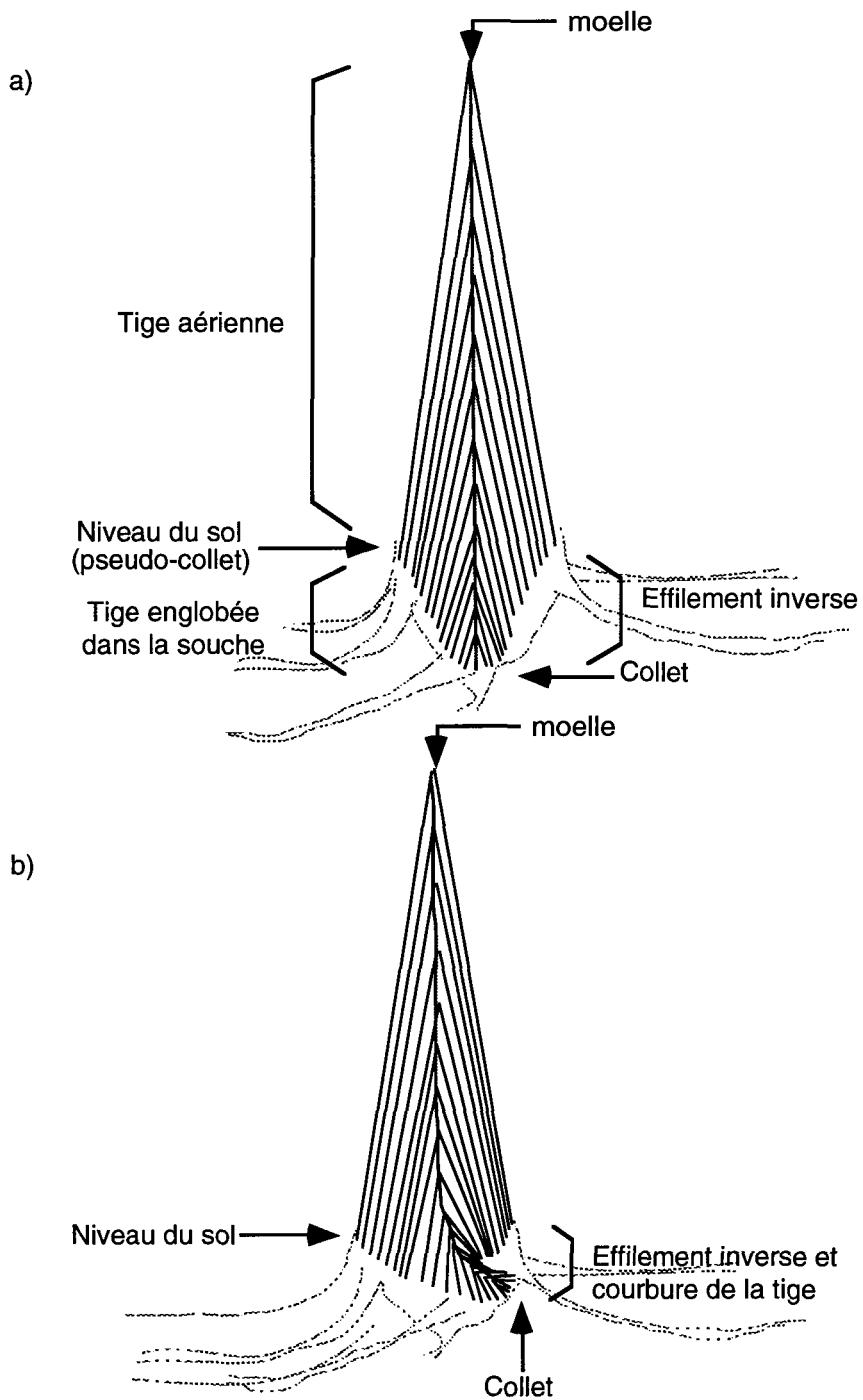


Fig. 4: Schémas représentant la disposition des cernes de croissance et le phénomène d'effilement inverse chez les épinettes noires ayant une partie de leur tige enfouie pour les individus ayant eu une croissance juvénile verticale (a) et pour les individus ayant une croissance juvénile horizontale (b).

5.2.2. Structures d'âge

Dix-sept (17) peupliers se sont installés l'année même du feu, soit en 1915. Les deux autres se sont installés la saison suivante (fig. 5).

La structure d'âge des épinettes élaborée à partir de la méthode classique (section prise au niveau du sol) (fig. 5a) suggère un délai d'installation de 10 ans, avec un maximum d'installation 20 ans après feu. La structure d'âge obtenue avec la méthode d'interdatation dans la souche (fig. 5b) démontre un établissement débutant tout de suite après feu, sans délai, et s'étalant sur une période de 20-25 ans. Comme l'interdatation dans la souche n'a pu être effectuée jusqu'au collet, l'âge obtenu pour chaque individu est un âge minimum. Pour cette raison, chaque individu a été considéré comme s'étant établi au une année auparavant (fig. 5c). La structure d'âge obtenue est équienne, avec une seule cohorte d'individus s'étant installés après le feu de 1915.

La différence d'âge moyenne des épinettes obtenue entre les deux méthodes est de $9,58 \pm 3,31$ ans de plus pour la méthode d'interdatation, avec un maximum de 19 ans et un minimum de 3 ans (tab. 3). Il n'y a pas de corrélation significative entre cette différence et le dhp, la hauteur ou l'âge obtenu par la méthode classique (tab. 4). Cependant, la corrélation entre cette différence et l'âge obtenu par interdatation dans la souche est significative (tab. 4), la différence étant plus grande pour les arbres ayant été trouvés les plus jeunes avec la méthode d'interdatation. La corrélation entre la taille des épinettes et leur âge est plus forte avec l'âge interdaté qu'avec l'âge déterminé selon la méthode classique (tab. 4).

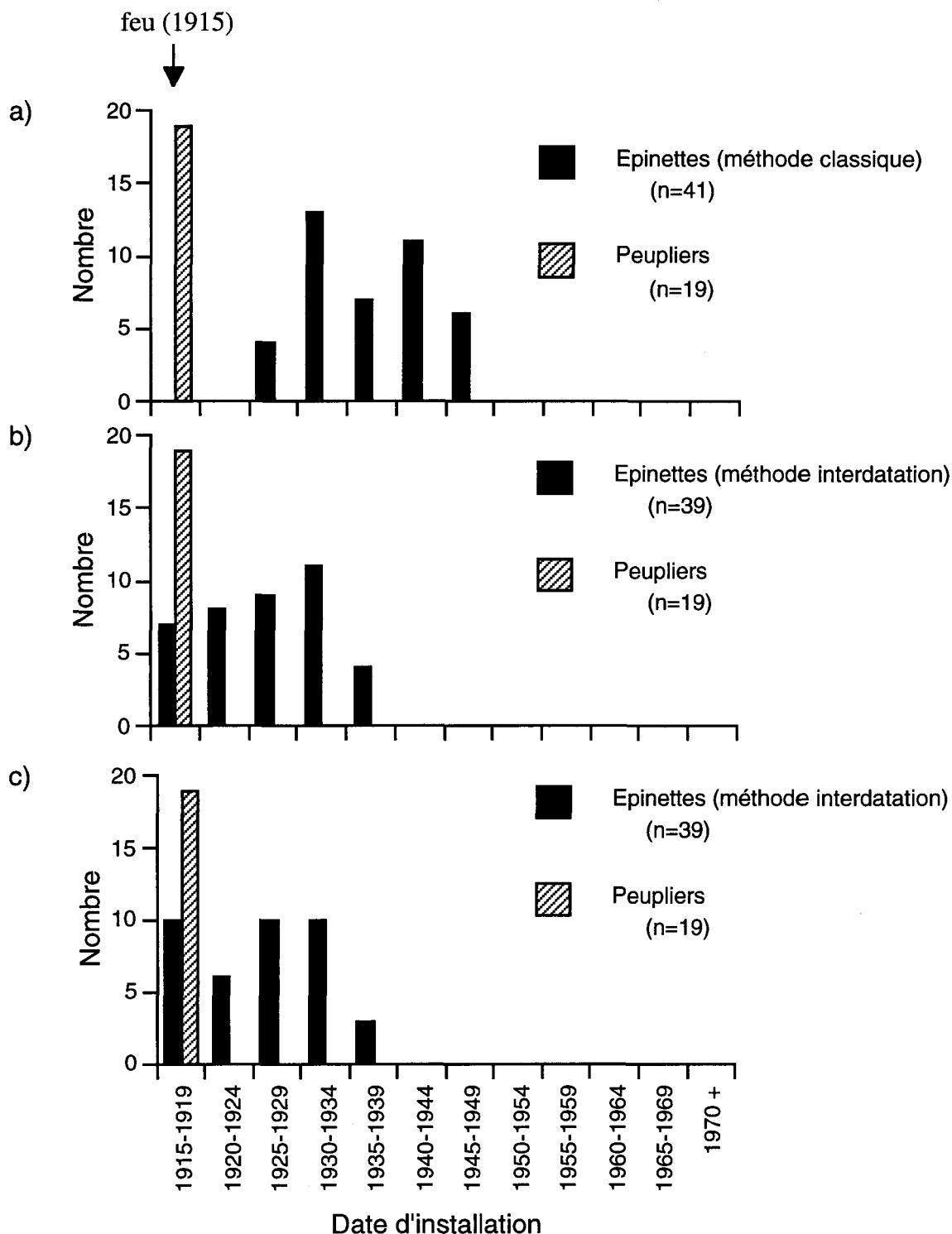


Fig. 5: Structures d'âge des peupliers et épinettes établies selon la méthode
a) classique b) interdatation dans la souche c) interdatation dans la souche
(classement réévalué).

Tableau 4: Résultats des corrélations de Pearson (avec les valeurs de p entre parenthèses).

	Hauteur	Dhp	Âge au niveau du sol	Âge interdaté	Différence
Hauteur	1	0.93 (0.0001)	0.52 (0.0001)	0.58 (0.0001)	-0.11 (0.4981)
Dhp		1	0.50 (0.0001)	0.57 (0.0001)	-0.16 (0.3232)
Âge au niveau du sol			1	0.89 (0.0001)	0.08 (0.6353)
Âge interdaté				1	-0.38 (0.0145)
Différence					1

Nota: Différence représente la différence d'âge obtenue entre les deux méthodes.

5.3. Analyse de tige

Les années de croissance retrouvées dans la souche des épinettes ont été considérées comme étant des années de croissance en hauteur nulle pour l'arbre. Les peupliers ont un taux de croissance en hauteur très élevé dès la première année d'installation, comparativement aux épinettes qui ont un taux de croissance en hauteur très faible dans les premières années suite à

l'établissement (fig. 6). La figure 6 démontre également une forte baisse du taux de croissance pour le peuplier vers 1931 et pour l'épinette vers 1974-1976.

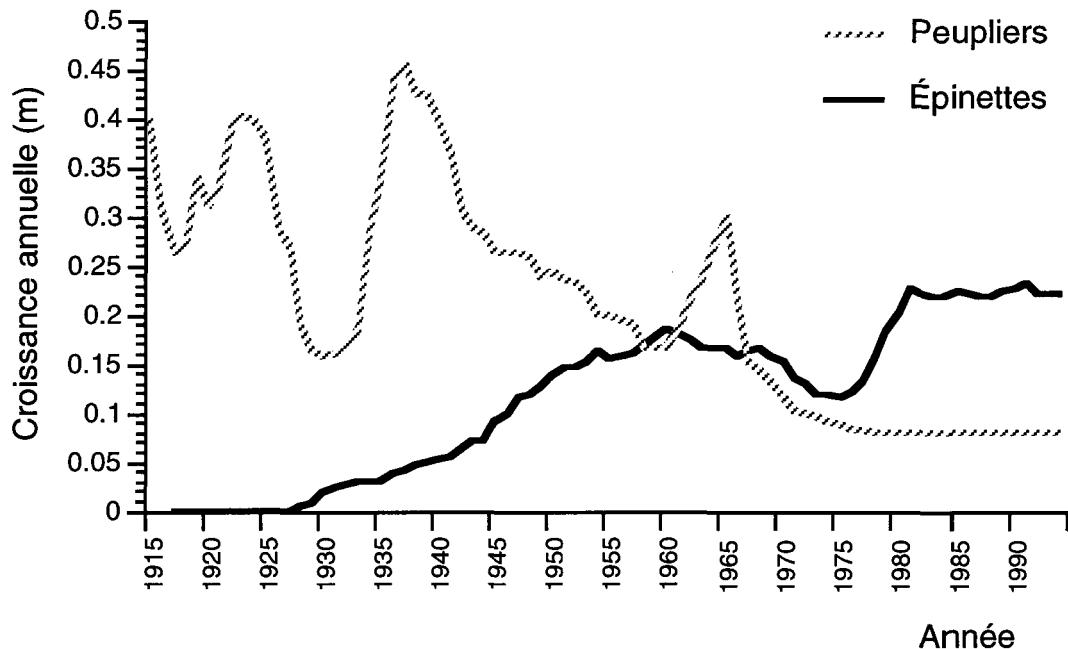


Fig. 6: Taux moyen annuel de croissance en hauteur pour chaque espèce.

Les courbes de hauteur moyenne des deux espèces, illustrées à la figure 7, montrent que les peupliers surpassent en hauteur les épinettes en tout temps et ce, dès la première année d'établissement. On peut également observer une variabilité beaucoup plus grande chez les épinettes que chez les peupliers.

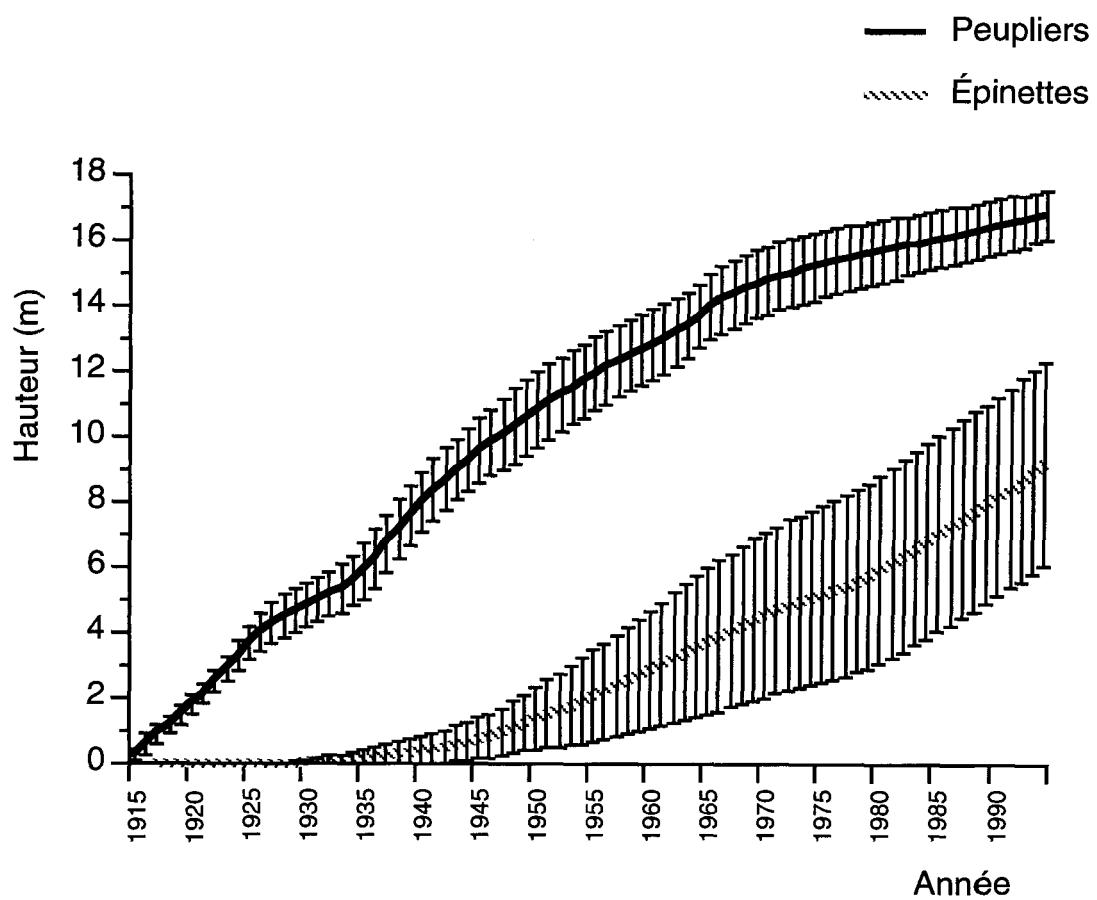


Fig. 7: Hauteur moyenne pour chaque espèce

CHAPITRE 6
DISCUSSION

6. Discussion

6.1. Établissement des peupliers

L'établissement des peupliers est complété en deux ans (fig. 5), comme démontré par les résultats de Mercier (1992) et Lavertu *et al.* (1994), pour les peupliers s'installant à partir de drageons. Cette rapidité d'installation chez les peupliers faux-tremble suggère qu'ils sont issus de drageons. Les courbes de croissance types construites par Mercier (1992) afin de déterminer l'origine (graine ou drageon) des peupliers faux-tremble sont de pente positive pour les individus s'installant par semis et de pente négative pour les drageons. Les peupliers s'installant à partir de graine ont un taux de croissance initial beaucoup plus faible que les drageons, à cause du peu de réserves contenue dans les petites graines (Fowells 1965; Heeney *et al.* 1980). Le taux de croissance en hauteur très rapide et de pente négative des peupliers (fig. 6), ainsi que leur établissement l'année même du feu (fig. 5) nous permet d'affirmer que les peupliers échantillonnés dans cette étude étaient issus de drageons. Il a d'ailleurs souvent été mentionné que les peupliers proviennent surtout de drageonnement après feu (Baker 1918; Ahlgren 1959; Farmer 1962; Page 1972; Lavertu *et al.* 1994). Cette forme de régénération à partir du système racinaire conduit à la formation d'un clone, expliquant la faible variabilité au niveau de la taille (tab. 2) et de l'âge (fig. 5) entre les individus. Barnes (1966) avait également observé une faible variabilité en taille et en âge chez les peupliers faisant parti d'un même clone.

L'établissement de 90% des peupliers en 1915 (fig. 5) nous permet de confirmer la date de passage du feu en 1915, déterminée préalablement par des cicatrices de feu récoltées sur le territoire (Filion 1994). Grâce à cette rapidité d'établissement des drageons, la date de passage d'un feu sur un territoire peut facilement être connue, en prélevant une section à la base du tronc d'un peuplier faux-tremble. Une sous-estimation de l'âge des arbres qui serait entraînée par l'augmentation de l'épaisseur de la matière organique ou par l'enfouissement de l'arbre sous son poids est compensée, chez le peuplier, par une croissance juvénile très rapide des drageons (fig. 6). La datation des peupliers à partir de la méthode classique fournit donc des résultats précis sur leur période d'établissement.

6.2. Établissement des épinettes

Contrairement aux peupliers, la régénération par graine de l'épinette noire implique un peuplement formés d'individus uniques sur le plan génétique, amenant ainsi beaucoup plus de variabilité entre les individus du peuplement (tab. 2). On observe aussi une grande plasticité dans la croissance de l'épinette noire, soulignée par Lieffers (1986). Une extrapolation de l'âge des individus à partir de leur diamètre ou leur hauteur entraîne alors beaucoup plus d'imprécision lors de la datation des arbres. Les corrections sur l'âge que l'on applique parfois pourraient être assez précises chez les espèces ayant un taux de croissance juvénile similaire dans l'ensemble des tiges (Palik et Pregitzer 1995), ce qui n'est pas le cas pour les épinettes de cette étude (tab. 2).

L'interdatation dans la souche des épinettes noires a permis d'éliminer une partie du délai d'établissement qu'entraîne la méthode classique de datation sur les arbres adultes (fig. 5). La formation d'un système racinaire de type adventif caulinaire chez l'épinette noire (Banan 1940; LeBarron 1945) rend la méthode de datation traditionnelle inadéquate, le collet ne se trouvant pas au niveau du sol, mais plutôt sous le système racinaire adventif (LeBarron 1945; Gagnon *et al.* 1992; Riverin 1995; Villeneuve *en prép.*). L'enfouissement progressif du collet est également causé par le poids de l'arbre et l'augmentation de l'épaisseur de la matière organique (Stanek 1961; Gagnon *et al.* 1992). Ainsi, la datation précise des épinettes noires matures ne devrait jamais s'effectuer par le décompte des cernes de croissance sur une section prise au niveau du sol ou à la jonction de la tige et des racines.

La méthode d'interdatation aura donc servi à retracer dans la souche plusieurs années de croissance n'apparaissant pas sur la section au niveau du sol (fig. 5). La différence entre l'âge interdaté et l'âge au niveau du sol n'est pas corrélée à la taille (dhp) ou à la hauteur de l'arbre (tab. 4). On ne peut donc pas estimer le nombre d'années qu'il faudrait rajouter pour combler la sous-estimation de l'âge entraînée par les méthodes classiques de datation en se basant sur ces paramètres, comme il est parfois suggéré dans la littérature (Cogbill 1985; Morneau et Payette 1989). Il n'y a pas non plus de corrélation entre l'âge au niveau du sol et la différence d'âge entre les deux méthodes (tab. 4); il ne faudrait donc pas non plus conclure que plus l'âge retrouvé au niveau du sol est élevé, plus la sous-estimation de l'âge réel de l'arbre sera grande. Il y a, par contre, une corrélation négative entre l'âge interdaté dans la souche et la

différence d'âge entre les deux méthodes (tab. 4). C'est donc dire que plus l'arbre était jeune, selon la méthode d'interdatation, plus la différence d'âge entre les deux méthodes était grande. Ces individus étaient également les plus petits en hauteur ou en dhp (tab. 4), suggérant qu'ils ont eu un taux de croissance plus lent, ce pourquoi il y aurait eu plus d'années de retrouvées dans la souche pour ces individus. Ces petits arbres n'étaient pas nécessairement plus jeunes que les autres, puisque l'occurrence de cernes manquants est habituellement plus élevée pour les petits individus supprimés (Carleton 1982, 1985). Toutes les épinettes de cette étude étaient en sous-étage de peupliers; l'incidence de cernes manquants a pu être relativement élevée, si l'on se remarque les cernes de croissance très serrés et la taille réduite des arbres malgré leur âge. (tab. 3). Par exemple, une section de 0,5 cm de diamètre près du collet contenait plus de 30 cernes de croissance.

Il semble normal que les coefficients de corrélation entre la taille et l'âge des épinettes selon la méthode de datation soient plus élevés pour les âges obtenus selon la méthode d'interdatation (tab. 4), puisqu'elle tient compte de plusieurs années de croissance juvénile qui n'apparaissent pas sur une section prise au niveau du sol (méthode classique).

6.2.1. Âge minimum

Même si la méthode d'interdatation employée aura permis de retracer plusieurs années de croissance dans les souches, elle n'a pas permis de déterminer une période d'établissement courte après feu (fig. 5b), comme

suggéré par quelques auteurs (Methven *et al.* 1975; Day et Woods 1977; St-Pierre *et al.* 1992) et par les mécanismes de régénération après feu de l'espèce. Cependant, les âges interdatés dans la souche (tab. 3) ne sont encore que des âges minimums, puisqu'il n'a jamais été possible d'interdater les tiges jusqu'au collet.

6.2.1.1. Collet présent, mais non interdatable

Dans 19 cas, (tab. 3(1)), la zone de transition entre la moelle et le cylindre vasculaire central racinaire était bien visible, mais il a été impossible d'interdater avec certitude les différentes sections de la tige jusqu'à la racine. Le nombre de cernes de croissance de cette zone est très restreint; cette méthode nécessitant l'identification de quelques cernes repères, il est assez délicat d'interdater les sections près du collet entre elles, encore plus lorsqu'il y a présence de bois de compression, de pourriture et de résine. Les cernes de cette région étaient également très serrés, à cause de la croissance juvénile très lente. Les années de croissance retrouvées dans la souche des épinettes noires n'étaient rajoutées que lorsque l'interdatation ne laissait planer aucun doute. Alors, même si des années supplémentaires semblaient être présentes, nous avons retenu l'âge minimum.

De plus, comme mentionné précédamment, les épinettes noires en sous-étage semblent avoir une croissance stagnante (Carleton et Maycock 1978), et il serait fréquent qu'elles ne forment pas de cernes de croissance à la base du tronc (Black et Bliss 1980; Carleton 1982, 1985). Takaoka (1993), ayant travaillé

avec le bouleau d'Erman (*Betula ermanii*), mentionne que les individus petits et sous la strate dominante sont plus enclins à ne pas former de cernes de croissance à la base. Ce phénomène a également été observé chez le pin gris, plus particulièrement chez les individus ayant un taux de croissance plus faible (O'Neil 1963). Les cernes manquants contribuent à rendre l'interdatation difficile ou impossible dans certains cas, surtout lorsque le nombre de cernes disponibles est restreint.

6.2.1.2. Collet absent

Pour 20 épinettes (tab. 3(2)), le collet n'a pas du tout été localisé. Dans la majorité de ces cas, l'interdatation s'est poursuivie vers le collet jusqu'à un point où la tige juvénile enfouie sort de la souche (fig. 3b,c). L'extrémité de la tige mesurant généralement moins de 1 cm de diamètre, elle pourrit facilement et/ou se brise lors de l'excavation de la souche. Si on suppose que les épinettes noires échantillonnées se sont installées durant les 5 premières années suivant le feu (Methven *et al.* 1975; Day et Woods 1977; St-Pierre *et al.* 1992), elles seraient donc restées à la surface du sol durant une période d'une quinzaine d'années (fig. 7). Il est normal que le bois de la souche n'ait pu englober la totalité de la tige qui peut être relativement longue. De plus, l'activité cambiale y étant arrêtée, ces petites tiges enfouies sont très susceptibles à la pourriture si elles ne sont pas englobées dans le bois des racines adventives. Le collet de l'arbre étant absent des souches analysées, l'âge obtenu est nécessairement un

âge minimum, puisque les premières années de croissance sont absentes des sections récoltées.

Il est impossible de prédire la courbure de la tige juvénile lors de l'examen morphologique des souches. Parfois, lors de la coupe des souches en sections transversales de 2 cm d'épaisseur, le trait de scie a été fait dans l'axe de la tige juvénile, croissant à l'horizontale, rendant la suite de l'interdatation impossible. Si le découpage en sections n'a pas été effectué sur la tige juvénile, la courbure de celle-ci s'annonce souvent sur le dessus ou le dessous d'une section par le changement d'orientation des fibres du bois; dans les cas où ce changement d'orientation n'est pas visible parce qu'englobé dans une section transversale, la localisation de la tige englobée est plus difficile. Le redécoupage de la section en petites sections longitudinales à l'axe de la tige aérienne n'a pas toujours permis de retracer la suite de la tige afin de localiser le collet. Encore une fois, en l'absence de la localisation du collet, la méthode ne permet que la détermination d'un âge minimum pour les épinettes noires.

Tous ces facteurs, la croissance juvénile horizontale et lente, les cernes manquants, l'accumulation de bois de compression, de résine et de pourriture, ainsi que l'absence du collet pour certains individus, rendent l'interdatation difficile et la datation exacte des arbres souvent impossible. Dans les cas où l'interdatation était douteuse, les années qui auraient pu s'y retrouver n'ont pas été rajoutées. La méthode utilisée n'a donc pas été suffisamment précise pour retracer la totalité des cernes jusqu'au collet, par conséquent, l'âge calculé des

épinettes noires est minimum (fig. 5b). L'analyse d'un peuplement âgé d'une quinzaine d'années aurait peut-être permis de mieux cerner la période d'établissement de l'épinette noire en sous-étage de peupliers faux-trembles, la partie enfouie et rampante étant probablement encore visible et non pourrie, permettant une localisation plus précise du collet. Les problèmes de datation reliés aux cernes manquants seraient tout de même présents.

6.2.2. Structures d'âge

Puisqu'il a été établi que l'âge interdaté est un âge minimum, la structure d'âge obtenue (fig. 5b) ne correspond pas à la réalité.; il est certain que chaque individu s'est installé au moins une année auparavant. Afin d'avoir une représentation de la période d'établissement de l'épinette noire s'y rapprochant un peu plus, une année a été ajoutée à l'âge de chaque individu (fig. 5c). Cette structure d'âge est certes la plus précise dans les circonstances, mais il reste que le nombre d'années manquantes jusqu'au collet est inconnu. La période d'établissement étalée sur plus d'une vingtaine d'années (fig. 5) au lieu de trois ans (St-Pierre *et al.* 1992) serait encore faussée.

Plusieurs facteurs suggèrent une période d'établissement courte après feu: l'ouverture des cônes provoquée par le passage d'un feu entraîne un ensemencement massif et rapide du territoire. Cette chute de graine diminue rapidement dans le temps (Wilton 1963) et les graines ne restent pas longtemps viables au sol (Fraser 1966; Thomas et Wein 1985), favorisant ainsi un établissement rapide du peuplement. De plus, comme le soulignent (LeBarron

1944; MacLean 1960; Bondu, *en prép.*), l'épinette noire a de la difficulté à s'installer sur un sol non perturbé. Ainsi, un établissement sur plus de vingt ans (fig. 5c) nous apparaît peu probable. Selon Bondu (*en prép.*), on ne retrouve pas de semis d'épinette noire en sous-étage d'un peuplement mature de peuplier faux-tremble ou de bouleau à papier, les tiges de petite taille semblant être des semis étant quand même assez âgées.

6.3. Effilement inverse

Également intéressant au point de vue dendrochronologique, un phénomène d'effilement inverse [reverse taper] (Knight 1961) a pu être observé chez toutes les épinettes noires analysées. Le développement d'un système racinaire adventif caulinaire chez l'épinette noire implique qu'une partie de la tige se retrouve enfouie sous le niveau du sol. Fayle (1968) a démontré que des tiges de pin sylvestre et de pin gris enfouies pendant seulement 5 ans avaient déjà un diamètre de un dixième à un quart plus petit que la tige juste au dessus du niveau du sol. Ce phénomène a bien été observé dans cette étude. On peut voir à la figure 3, l'allure de cône renversé de la tige enfouie dans le sol et englobée dans la souche. Les tiges enfouies dans le sol ont un diamètre croissant, de la base vers le niveau du sol.

Ce phénomène d'effilement inverse a bien été expliqué par Knight (1961), sur des pommiers dont on enterre un bout de la tige pour la formation des racines adventives lors de la propagation végétative; on doit savoir tout d'abord que l'activité cambiale responsable de la formation des cernes de croissance annuelle débute au sommet de l'arbre et progresse vers le bas jusqu'à la base de la tige (Kozlowski *et al.* 1991; Telewski et Lynch 1991). Selon Knight (1961), il

y a un retard considérable dans cette vague de formation du cerne lorsqu'elle atteint la partie enfouie de la tige, la vitesse de l'activité cambiale n'étant plus qu'une petite fraction de celle de la partie supérieure. Cette forme de cône renversé s'accentue avec les années, la partie basale démontrant très peu ou pas du tout d'épaississement. Toujours selon Knight (1961), la cause immédiate de ce phénomène est évidemment la répression de l'activité cambiale de la tige enfouie, due en partie aux conditions nutritionnelles, la tige enfouie étant en-dessous de plusieurs racines, elle est située en deçà de l'échange d'éléments nutritifs entre les feuilles et les racines. Selon Heikkinen (1994), l'effilement inverse serait également dû au stress mécanique imposé par le vent sur la tige; l'activité cambiale est stimulée au point de stress, et celui-ci est absent de la partie enfouie de la tige et plus fort au niveau du sol.

Souvent, la vague de formation du cerne de croissance ne progresse pas assez rapidement pour atteindre le bas de la tige enfouie avant la fin de la saison de croissance. Il en résulte une absence de formation de xylème secondaire, et le nombre de cernes de croissance à la base de la tige est inférieur à celui retrouvé au niveau du sol (Knight 1961). L'interdatation dans la souche est donc essentielle pour la datation de l'épinette noire; sur une section qui serait récoltée près du collet, on ne retrouve pas les derniers cernes de croissance car ils ne se forment plus jusqu'à la base de la tige enfouie à cause de ce ralentissement de l'activité cambiale (fig. 4a). Sur une section qui serait récoltée au niveau du sol, l'interdatation dans la souche est nécessaire afin de retracer les cernes de croissance juvénile qui n'apparaissent pas sur celle-ci (fig. 4a). La considération de ce phénomène d'effilement inverse chez l'épinette noire explique bien pourquoi la méthode de datation classique n'est pas adéquate pour la datation

de cette espèce, puisqu'en aucun endroit n'est retrouvée la totalité des cernes de croissance.

6.4. Croissance

6.4.1. Croissance horizontale

Les cernes de croissance juvénile n'apparaissant pas sur la section au niveau du sol (fig. 4a) sont relativement nombreux (tab. 3), à cause de la croissance juvénile lente des épinettes (fig. 6); ces cernes de croissance ont tôt fait de se retrouver sous le niveau du sol, avec l'enfouissement progressif de l'arbre sous son poids, l'augmentation de l'épaisseur de la matière organique et la formation du système racinaire adventif caulinaire. Cependant, il ne faudrait pas supposer que la majorité des années de croissance retracées dans la souche se retrouvaient sous le niveau du sol à cause de cet enfouissement ou dû à la croissance des mousses, puisque l'épaisseur de la matière organique sur le territoire à l'étude n'était en moyenne que de 6 cm.

Le phénomène ayant considérablement contribué à ce que les cernes de croissance juvénile se retrouvent sous le niveau du sol est qu'une partie de celle-ci s'est effectuée sur le plan horizontal. En effet, pour toutes les épinettes à l'exception de deux, une période de la croissance juvénile s'est accomplie sur le plan horizontal (fig. 3b,c,d). Les coupes dans les souches ont permis de découvrir que la croissance des semis ne s'est pas effectuée de la façon attendue (fig. 3a), i.e. la tige succédant à la racine primaire dans l'axe principal.

Les sections transversales de 2 cm ont permis de localiser, dans les souches, la tige enfouie sur laquelle les racines adventives se sont formées. La partie de la tige la plus vieille est recourbée, et c'est à ce moment que des coupes tangentialles ou longitudinales sont nécessaires afin de poursuivre l'interdatation. Le schéma de la fig. 4b démontre la disposition des cernes de croissance de la tige enfouie ainsi que le phénomène d'effilement inverse pour les individus ayant poussé à l'horizontale lors de la croissance juvénile.

Ces recourbements de la tige favorisent la formation de bois de compression. Selon Fayle (1964) la production de bois de compression cesse dans les tiges enfouies pour beaucoup d'espèces. L'abondante présence de bois de compression observée dans les tiges juvéniles démontrerait alors qu'elles ont crû pendant une certaine période de temps à la surface du sol, sur le plan horizontal.

Le phénomène de gauchissement de la tige chez les semis d'épinette noire est fréquent en serres (Lapierre 1989; Lord 1990; Béland et Lapierre 1992), et peut également être observé dans la nature (fig. 8). Les tiges se redressent après un certain temps, mais la courbure de la tige reste (Lapierre 1989) et peut ensuite être retracée dans la souche. On a même pu observer chez certains arbres une période de croissance horizontale, un redressement suivi d'une autre période de croissance à l'horizontale, produisant une tige sinuuse (fig. 3c). Selon Lord (1991) le phénomène de gauchissement serait plutôt un phénomène d'absence de redressement plutôt que de semis tombant. Le phénomène est probablement relié à la formation du système racinaire adventif, puisque le système racinaire des arbres matures récoltés est exclusivement adventif (Banan 1940; *cette étude*) et que le gauchissement permet à la tige d'être en contact

avec le sol, ce qui favorise la formation de racines adventives caulinaires (Aubin 1996).



Fig. 8: Semis d'épinette noire démontrant une courbure de la tige, recoltés en sous-étage de peupliers faux-trembles.

6.4.1.2. Marcottage

À la lumière de ces résultats sur la croissance horizontale et la courbure de la tige, certaines méthodes d'identification de marcottes chez les épinettes noires devraient être remises en question. Ainsi, il ne doit pas être assumé que parce que la tige est recourbée ou qu'une structure aérienne sort de la souche d'une épinette noire (Stanek 1961), que celle-ci provient automatiquement de marcottage. Ce phénomène pourrait également expliquer pourquoi on a parfois de la difficulté à identifier des arbres issus de graine, le critère de distinction entre les semis et les marcottes étant souvent la courbure de la base de la tige (Sirois et Payette 1989).

On peut supposer qu'une certaine proportion des épinettes installées plus tardivement (fig. 5) pour lesquelles la tige juvénile sortait de la souche (fig. 3 b,c) pourraient provenir de marcottage. Cependant, malgré le fait que les âges énoncés sont des âges minimums, la structure d'âge obtenue avec la méthode d'interdatation (fig. 5) est équienne, résultant d'un établissement suite à une perturbation majeure (Lorimer 1980; Groot et Horton 1994), en l'occurrence le passage du feu de 1915. Les arbres échantillonnés provenaient donc de semis, puisque l'épinette noire s'installe par graine après feu (Carleton 1982; Viereck 1983; Gagnon 1988; St-Pierre *et al.* 1992). De plus, les souches des arbres sélectionnés pour l'étude ont complètement été excavées et examinées attentivement, et aucune structure pouvant constituer un lien entre l'individu et un arbre mère n'a pu être retracée (Stanek 1961). Selon Stanek (1961), ce lien entre l'arbre-mère et la marcotte resterait visible sur plusieurs décennies lorsque l'arbre-mère n'est pas mort. Le découpage des souches en petites sections et

l'examen anatomique de chaque section n'a pas permis d'identifier de marcottes parmi les arbres analysés.

6.4.2. Croissance juvénile

La croissance juvénile rapide du peuplier faux-tremble (fig. 6) lui confère un avantage certain en peuplements mixtes avec des conifères s'installant par graine. Les espèces arborescentes se régénérant à partir de graines ont habituellement une croissance juvénile plus lente, les contraignant à rester en sous-étage jusqu'à l'ouverture du couvert (Wilson 1968 *dans* Palik et Pregitzer 1995; Bartos *et al.* 1991). Toutes les épinettes de cette étude étaient effectivement sous le couvert du peuplier, même 80 années après le passage du feu (fig. 7). Cet avantage du peuplier lui vient du fait que les réserves du système racinaire fournissent aux drageons la possibilité de croître très vite les premières années (Barnes 1966). Selon Barnes (1966), les nouvelles racines qui se développent sur le drageon contribuent très peu à sa croissance pendant au moins 6 ans, période durant laquelle il puise dans les réserves du système racinaire préétabli. Le nombre de drageons qui se développent à la suite d'un feu pourrait atteindre jusqu'à 25 000-75 000 tiges/ha (Brown et Debyle 1989; Perala 1990). Ce nombre décroît ensuite très rapidement pendant quelques années (Brown et Debyle 1989). Selon Barnes (1966), les nombreux drageons éphémères fournissent probablement nourriture et hormones au système racinaire, ce qui lui permet de peut se maintenir sur plusieurs années. On peut voir à la figure 6 que les taux de croissance en hauteur des deux espèces pour

les 80 années suivant le feu sont inverses, soit que les peupliers ont une croissance en hauteur très élevée dès la formation du peuplement, alors que les épinettes n'atteignent un mètre qu'après une trentaine d'années.

Les épinettes noires ont donc un taux de croissance juvénile beaucoup plus lent que les peupliers (fig. 6). Comme l'expliquent Palik et Pregitzer (1995), des taux de croissance juvénile variables auront une très grande importance lors de l'interprétation de la dynamique et des structures d'âge des peuplements mixtes, selon la méthode de datation employée. Les structures d'âge construites à partir de l'âge au dhp, par exemple, ne tiennent pas compte des taux de croissance juvénile. Les interprétations découlant de ce genre de distribution en sont nécessairement biaisées, les individus ayant le taux de croissance juvénile le plus faible étant ceux dont l'âge sera le plus sous-estimé. Dans la présente étude, si l'âge au niveau du sol avait été utilisé, l'âge des épinettes noires aurait été sous-estimé d'un minimum 3 à 19 ans (tab. 3). Cette sous-estimation non négligeable biaise ensuite les interprétations quant à la dynamique naturelle de l'espèce. Il devient donc nécessaire, dans plusieurs cas et spécifiquement dans ceux où les taux de croissance juvénile sont variables entre les individus ou les espèces à l'étude, de se questionner sur la précision de la méthode datation et de chercher à obtenir un âge se rapprochant le plus près possible de la réalité.

Les années de croissance retrouvées dans la souche des épinettes ont été considérées comme étant nulles en hauteur (fig. 7), le niveau de référence étant le niveau du sol. Les épinettes ont quand même eu une croissance durant ces années, mais étant donné qu'elle s'effectuait en partie sur le plan horizontal, elles n'ont pas contribué à l'accroissement en hauteur de l'arbre. On pourrait

même penser que la croissance juvénile horizontale pourrait servir à installer un système racinaire adventif permettant une bonne croissance verticale ultérieure, plutôt qu'à assurer une position dans la strate dominante le plus rapidement possible, celle-ci étant déjà occupée par le peuplier (fig. 7).

6.4.3. Épidémies

La baisse du taux de croissance de 1970 à 1977 chez les épinettes (fig. 6) est reliée à l'épidémie de Tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* (Clem.)) de 1974-1976 ayant affecté le nord du Saguenay Lac St-Jean (Morin et Laprise 1989). Il est intéressant de constater que cette épidémie a affecté les épinettes noires de cette étude, même si elles étaient petites et en sous-étage. Elles mesuraient en moyenne 5,07 m en 1974, comparativement à l'étage dominant de peuplier qui mesuraient en moyenne 15,21 m (fig. 7). Selon MacLean (1985) les semis et les gaules établis sous couvert seraient beaucoup moins défoliés que les arbres dominants. Ces résultats démontrent également que la protection contre les ravageurs par un couvert feuillu ne serait pas toujours efficace.

La forte baisse du taux de croissance en hauteur enregistrée par les peupliers dans les années 1930-1935 (fig. 6) est probablement reliée à une épidémie d'insectes affectant cette espèce. Martineau (1985) mentionne une invasion de livrée des forêts (*Malacosoma disstria* Hbn.) vers la fin des années '30 en Ontario et vers 1932-1935 dans les Maritimes. Selon Martineau (1985), cette épidémie aurait affecté le Québec à peu près à la même époque. On

dénote également une baisse régulière de croissance pour le peuplier se terminant en 1960 (fig. 6). Il y aurait eu une invasion de tordeuse du tremble (*Choristoneura conflictana* [Wlk.]) de 1955 à 1960 en Ontario et vers 1951 au Québec (Martineau 1985). Cependant, le manque de données historiques et de relevés entomologiques précis pour les différentes régions du Québec ne permet pas d'associer avec certitude ces baisses de croissance aux épidémies mentionnées.

6.5. Succession

L'interprétation classique de la dynamique de ce genre de peuplement mixte est souvent que l'espèce en sous-étage s'est installée graduellement sous couvert, alors qu'il est possible que ce genre de peuplement résulte d'une installation contemporaine, l'espèce ayant le taux de croissance le plus faible demeurant sous la strate dominante (Oliver et Stephens 1977). Il a effectivement été démontré dans cette étude que l'épinette noire s'est installée de façon contemporaine au peuplier (fig. 5). Le taux de croissance juvénile des épinettes beaucoup plus lent que celui des peupliers (fig. 6) fait en sorte que le peuplement reste bien étagé (fig. 7).

La physionomie d'un peuplement tel que celui à l'étude laisse entrevoir un remplacement éventuel des peupliers par les épinettes dans l'étage dominant. Les taux de croissance décroissants des peupliers et croissants des épinettes (fig. 6), leur longévité différente et surtout l'absence de régénération préétablie de peuplier laissent en effet supposer qu'il y aura un remplacement. Cependant,

plusieurs caractéristiques biologiques et écologiques du peuplier faux-tremble rendent cette prévision classique vis-à-vis ce type de peuplement mixte peu probable.

La rareté de la régénération sous les tremblaies n'est pas reliée à la capacité de drageonner du clone (Schier 1975); le drageonnement est négligeable dans les forêts non perturbées (Barnes 1966; Maini et Horton 1966; Bondu *en prép.*), car les tiges survivantes de peuplier produisent des auxines qui inhibent le développement des drageons (Farmer 1962; Heeney *et al.* 1980). Même si la majorité des tiges du clone sont mortes, il a déjà été observé que le peuplement se régénérât très bien par drageonnement. Barnes (1966) et Schier (1975) ont observé que des clones très mal en point produisaient de bons peuplements, grâce au système racinaire fonctionnel.

La longévité du peuplier faux-tremble a souvent été discutée, beaucoup de chercheurs la considérant plutôt comme faible (Kittredge 1934; Fowells 1965; Viereck 1983). Elle serait néanmoins supérieure au cycle de feu (Heinselman 1981), lui permettant ainsi de subsister en se régénérant par drageonnement. La peupleraie échantillonnée par Gagnon (1989) dans la région du Saguenay-Lac Saint-Jean était âgée de plus de 120 ans, et selon Bergeron et Dubuc (1989), le peuplier faux-tremble pourrait dominer la strate arborescente sur plus de 200 ans. De plus, on ne sait pas vraiment combien de temps peut subsister leur système racinaire. Selon Schier (1975), le système racinaire des clones pourrait se maintenir pendant des centaines d'années s'il est relié à des tiges ou des drageons. Il est aussi bien reconnu maintenant que le feu est un phénomène récurrent dans la forêt boréale; au passage du prochain feu, le peuplement se régénérera presqu'immanquablement en peuplier faux-tremble.

Selon Horton et Hopkins (1965), il est impossible d'empêcher le drageonnement du peuplier faux-tremble lors du passage d'un feu.

Ces caractéristiques propres au peuplier faux-tremble font que l'espèce est beaucoup plus permanente qu'il ne le semble à première vue. Le remplacement dans la strate dominante par les épinettes ne semble être qu'une interprétation classique et théorique, ces changements potentiels risquant peu de se produire dû à la récurrence des feux de forêt (Zoladeski et Maycock 1990). Plusieurs auteurs admettent effectivement ne pas avoir pu observer ce remplacement (Dix et Swan 1971; Carleton et Maycock 1978; Cogbill 1985).

Des prévisions basées sur les mécanismes de régénération des espèces peuvent être faites au lieu de prédire ce remplacement successional théorique et classique. En effet, dans quelques décennies, les épinettes auront une production de graines suffisante pour assurer leur régénération. Alors, au passage du prochain feu, elles pourront se régénérer par graine en même temps que le peuplier, qui se régénérera par drageonnement. La composition du peuplement futur risque donc d'être sensiblement la même que celle du peuplement brûlé, avec un étage dominant de peuplier et de l'épinette en sous-étage. Ce phénomène de maintien d'un peuplement semblable a déjà été observé dans la forêt boréale par plusieurs auteurs (Dix et Swan 1971; Methven *et al.* 1975; Viereck 1983; Gagnon 1989; Payette 1992). Il n'y aurait donc pas de succession, mais le réétablissement des mêmes espèces après feu.

Le succès de la régénération de l'épinette noire est cependant beaucoup moins assuré et prévisible que celui du peuplier faux-tremble. L'espèce se régénère certes très bien par graines après feu, mais le succès de cette

régénération est variable et dépend de la quantité et de la qualité des graines présentes dans les arbres au moment du passage du feu. La régénération de l'épinette reste de ce fait beaucoup plus hypothétique que la régénération par drageon du peuplier. Deux feux rapprochés dans le temps risqueraient d'éliminer l'épinette sur un territoire, les jeunes individus ne possédant pas encore la quantité de graines nécessaires à leur régénération (Black et Bliss 1978). S'il y avait passage d'un feu intense dans les années à venir, le peuplement à l'étude deviendrait constitué en majorité de peupliers car, malgré l'âge des épinettes, peu étaient porteuses de cônes.

La possibilité d'une conversion des pessières en peupleraie suite à un feu, énoncée dans quelques études (Scotter 1964; Johnson et Rowe 1977; Viereck 1983; Bonan et Shugart 1989), pourrait provenir d'un événement de ce genre; on n'a jamais vraiment pu expliquer clairement pourquoi une telle conversion se produisait parfois. En connaissant bien les mécanismes de régénération naturelle des deux espèces, on peut supposer qu'une vieille pessière comprenant quelques tiges résiduelles de peuplier pourrait très bien se transformer en peupleraie s'il y avait un manquelement dans la régénération de l'épinette noire. Le feu aurait brûlé un peuplement dans lequel les épinettes ne possédaient pas suffisamment de graines viables dans les cônes. Quelques tiges seulement de peuplier suffisent à maintenir le système racinaire (Barnes 1966; Schier 1975). Après le passage du feu, le système racinaire des peupliers étant fonctionnel et l'inhibition des drageons étant levée par la mort des tiges résiduelles (Farmer 1962; Heeney *et al.* 1980), une bonne quantité de drageons serait produite et ainsi, la pessière serait remplacée.

Cette conversion a ensuite été représentée dans un modèle de succession classique voulant que la pessière transformée en peupleraie suite au feu se retrouve ensuite en pessière (fig. 9). Il est maintenant clair que la première conversion n'est possible que (1) si la pessière qui va brûler contient déjà des peupliers supportant un système racinaire fonctionnel permettant un bon drageonnement et (2) si les épinettes présentes ne se régénèrent pas, par manque de semences viables dans la cime des arbres ou des conditions ne permettant pas la germination et/ou la survie des semis. Cette conversion requérant des conditions bien particulières, elle ne devrait pas être considérée comme étant la règle.

Cette étude suggère que la deuxième conversion voulant que la peupleraie se retrouve en pessière ne semble guère possible, puisque l'épinette noire s'installe rapidement après la perturbation (St-Pierre et al. 1992, *cette étude*) et ne s'établit pas sous couvert (Bondu *en prep.*) ou sans perturbation (LeBarron 1944; MacLean 1960); elle ne pourrait donc pas envahir une peupleraie. Cette vue classique de la succession ne s'applique pas pour le peuplement étudié, même si ce type de peuplement mixte et étagé d'épinette noire et de peuplier faux-tremble le suggère fortement. La présente étude a très bien démontré que le peuplement provient d'un établissement initial et contemporain des deux espèces (fig 5), et que leur physionomie étagée est due à des taux de croissance juvénile différents (fig 6 et 7). La petite taille relative des épinettes favorise une interprétation de succession classique et d'établissement sous couvert. La datation des épinettes étant généralement sous-estimée, de nombreuses études n'ont donc pu suggérer qu'un établissement non contemporain et étalé sur plusieurs décennies (MacArthur

1964; Carleton et Maycock 1978; Cogbill 1985). Le schéma de la figure 10 représente le modèle suggéré de la dynamique de régénération après feu de ce type de peuplement mixte, plutôt basé sur les mécanismes de régénération de l'épinette noire et du peuplier faux-tremble.

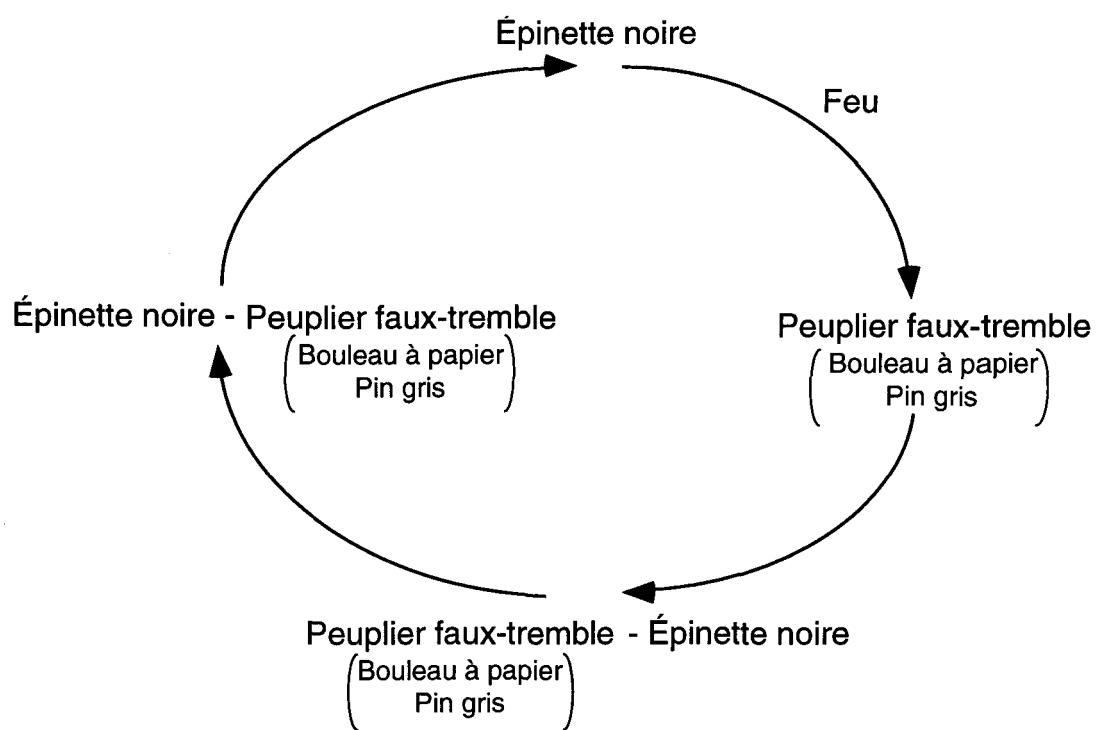


Fig. 9: Modèle de succession classique (adapté de Richie 1958, Scotter 1964; 1965, Johnson et Rowe 1977, Viereck 1983 et Bonan et Shugart 1989).

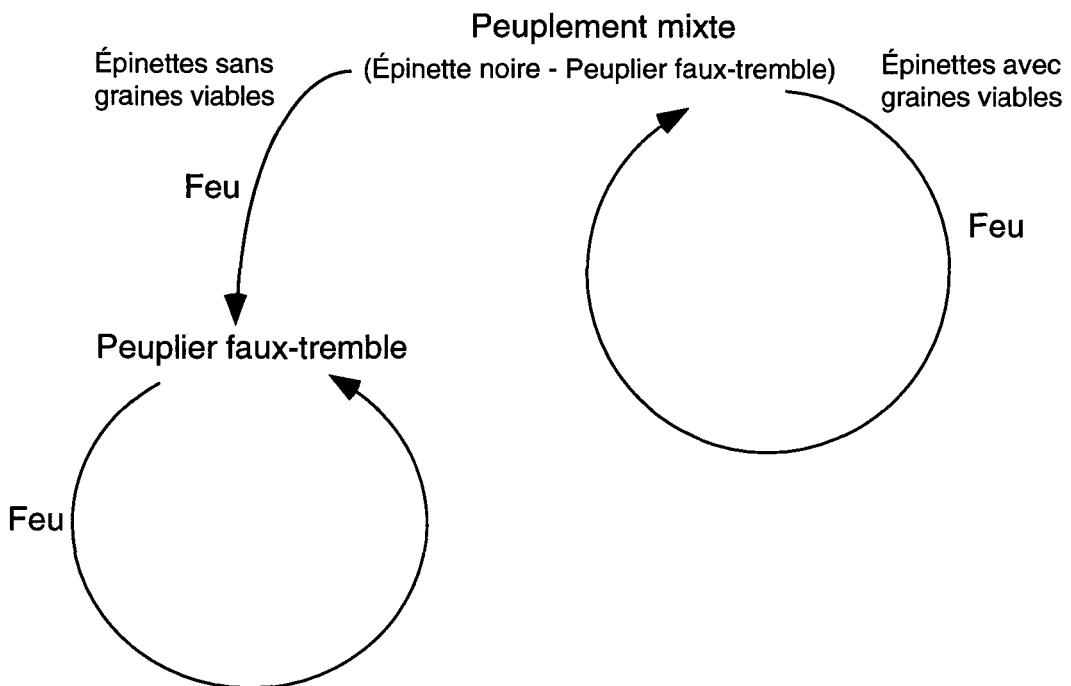


Fig. 10: Modèle suggéré de régénération après feu des peuplements mixtes épinette noire - peuplier faux-tremble.

Alors, si on accepte le fait que le feu fait partie intégrante de la dynamique forestière boréale, les concepts de succession et de climax (Clements 1936) n'auraient plus de raison d'être en ce qui a trait aux peuplements d'épinette noire et de peuplier faux-tremble, puisqu'ils se régénèrent directement et rapidement après feu. Ainsi, on retrouvera du peuplier faux-tremble et de l'épinette noire aux endroits où ils étaient présents avant le passage du feu, et ce, sans aucun stade successionnel.

CHAPITRE 7

CONCLUSION

7. Conclusion

Il a été démontré dans cette étude que l'épinette noire s'installe de façon contemporaine au peuplier faux-tremble après feu, et que l'étagement de ces peuplements mixtes est créé par un taux de croissance en hauteur juvénile beaucoup plus faible chez l'épinette noire.

Des difficultés rencontrées lors de l'interdatation ont empêché de localiser le collet ou d'interdater les sections jusqu'à celui-ci, empêchant par le fait même la datation exacte des arbres; les cernes disponibles pour l'interdatation étaient peu nombreux et très serrés, et cette zone renfermait de plus beaucoup de bois de compression, de résine et de pourriture. Aussi, dans la moitié des cas, le collet était totalement absent des souches récoltées. Les âges interdatés dans les souches sont donc des âges minimums, expliquant la période d'établissement obtenue échelonnée sur une quinzaine d'années plutôt que sur quelques années seulement, comme le suggèrent les mécanismes de régénération de l'espèce.

Malgré le fait que la méthode d'interdatation n'ait permis la détermination que d'un âge minimum, cette méthode est beaucoup plus précise que la méthode classique pour la datation des épinettes noires matures. La méthode classique aurait entraîné une sous-estimation de l'âge des épinettes d'au moins 3 à 19 ans. Cette sous-estimation de l'âge produit des structures d'âge biaisées, à partir desquelles on pourrait caractériser l'épinette noire comme étant une espèce de fin de succession pouvant s'installer sous couvert et sur une longue période de temps après le passage du feu.

Un phénomène d'effilement inverse dans la souche a été observé chez toutes les épinettes noires analysées. Ce phénomène se produit chez les individus ayant une partie de leur tige enfouie. L'épinette noire a la base de sa tige enfouie, dû à l'enfouissement de l'arbre causé par son poids, l'augmentation de l'épaisseur de la matière organique et la croissance des mousses.

Toutes les épinettes à l'exception de 2 ont démontré une période de croissance juvénile horizontale, phénomène qui a également contribué à ce qu'une partie de la tige soit sous le niveau du sol lors de l'échantillonnage des arbres matures. La tige juvénile horizontale englobée dans le bois de la souche a pu être observée grâce au découpage des souches en sections transversales et longitudinales. Cette croissance horizontale serait reliée à la formation du système racinaire adventif, puisqu'elle permet à la tige d'être en contact avec le sol, facteur qui favorise la formation de racines adventives.

Des études dendrochronologiques sur la formation du système racinaire adventif et du phénomène d'effilement inverse chez l'épinette noire nous permettraient d'approfondir nos connaissances sur l'espèce et également d'en améliorer la méthode de datation. La méthode d'interdatation serait probablement utile pour la datation d'autres espèces développant un système racinaire adventif et démontrant un phénomène d'effilement inverse, espèces pour lesquelles les méthodes classiques de datation ne peuvent fournir un âge exact.

Implications en aménagement

Les données de cette étude pourraient provoquer la remise en question de plusieurs résultats d'études dans lesquelles la datation des épinettes était faite de façon classique et sur lesquelles des interprétations de la dynamique naturelle de l'espèce étaient basées. La sous-estimation de l'âge entraînée par les méthodes classiques de datation amène des interprétations biaisées quant à la période et aux capacités d'établissement après feu de l'épinette noire.

Les épinettes noires analysées dans cette étude ne doivent pas être considérées comme étant arrivées en fin de succession et s'étant installées sous couvert et sur une longue période de temps suivant le passage d'un feu. Les résultats ont démontré qu'elles se sont installées immédiatement et rapidement par graines après feu, donc qu'elles se comportent comme une espèce pionnière. Ainsi, les peuplements semblables desquels l'espèce est absente après feu, risquent de ne pas être colonisés plus tard.

L'âge de l'épinette noire étant sous-estimé par les méthodes de datation classiques, il est clair que l'espèce met beaucoup plus de temps à atteindre un volume donné que le laissent supposer les courbes de croissance construites à partir de cet âge sous-estimé. De plus, l'épinette noire passant par une phase de croissance horizontale dans les peuplements mixtes (fig. 7), son accroissement en hauteur est grandement ralenti durant la croissance juvénile de l'arbre.

Le moyen le plus fiable d'évaluer rapidement l'âge des épinettes noires matures sans l'interdatation, serait de connaître la date de passage du feu, plutôt que de se fier à la hauteur, au diamètre ou à l'âge au niveau du sol. Les taux de croissance très variables entre les individus (tab 2) rendent l'estimation de l'âge

ou l'ajout d'une correction sur l'âge au niveau du sol ou au dhp à partir de ces paramètres assez imprécis.

Les semis d'épinette noire démontrant une période de croissance horizontale en sous-étage de peuplier faux-tremble ne doivent pas être confondus avec des marcottes. L'identification de celles-ci ne devrait pas se faire selon la courbure de la base de la tige ou sur la présence de structures aériennes dans la souche.

Grâce à son système racinaire, le peuplier faux-tremble a pu se régénérer très rapidement par drageonnement suivant le passage du feu. Comme ceux-ci sont récurrents dans la forêt boréale, l'espèce pourrait être beaucoup plus permanente qu'il ne le semble à première vue. Cette grande capacité de se régénérer par drageonnement chez le peuplier devrait être considérée et exploitée à son maximum.

RÉFÉRENCES

- AGRICULTURE CANADA. 1992. Le système canadien de classification des sols.
2^{ème} éd., Ottawa, 170 p.
- AHLGREN, C. E. 1959. Some effects of fire on forest reproduction in northeastern Minnesota. *J. For.* **57**: 194-202.
- AHLGREN, C. E. 1974. Effect of fires on temperate forests: North Central United States. *Dans Fires and ecosystems.* T. T. Kozlowski, *Editeur.* Academic Press, New York, p. 195-219.
- ARSENEAULT , D., et SIROIS, L. 1990. Forme et croissance de l'épinette noire [*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.] avant-feu et après-feu en toundra forestière (Québec subarctique). *Nat. Can.* **117**: 1-7.
- AUBIN, N. 1996. Influence du contenu en eau du substrat et de la profondeur de plantation sur la formation de racines adventives caulinaires, la croissance et l'allocation glucidique de semis d'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.). Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, Québec.
- BAKER, F. S. 1918. Aspen reproduction in relation to management. *J. For.* **16**: 389-398.
- BANNAN, M. W. 1940. The root systems of northern Ontario conifers growing in sand. *Am. J. Bot.* **27**: 108-114.

- BARNES, B.V. 1966. The clonal growth habit of american aspens. *Ecology* **47**(3): 439-447.
- BARTOS, D. L., WARD, F .R, et INNIS, G. S. 1983. Aspen succession in the Intermountain West: a deterministic model. U.S.D.A., Forest service, Intermountain Research Station, Ogden, UT. Gen. Tech. Rep. INT-153, 60 p.
- BÉLAND, M., et LAPIERRE, J. 1992. Influence du gauchissement de semis d'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) produits en serre sur leur performance en plantation. *For. Chron.* **68**(3): 365-370.
- BERGERON, Y., et CHARRON, D. 1994. Postfire stand dynamics in a southern boreal forest (Québec): a dendroecological approach. *Ecoscience* **1**(2): 173-184.
- BERGERON, Y., et DANSEREAU, P. 1993. Predicting the composition of Canadian southern boreal forest in different fire cycles. *J. Veg. Sci.* **4**: 827-832.
- BERGERON, Y., et DUBUC, M. 1989. Succession in the southern part of the Canadian boreal forest. *Vegetatio* **79**: 51-63.
- BLACK, R. A., et BLISS, L. C. 1978. Recovery sequence of *Picea mariana* -*Vaccinium uliginosum* forests after burning near Inuvik, Northwest Territories, Canada. *Can. J. Bot.* **56**: 2020-2030.
- BLACK, R. A., et BLISS, L. C. 1980. Reproductive ecology of *Picea mariana* (Mill) BSP. at tree line near Inuvik, Northwest Territories. *Ecol. Mon.* **50**: 331-354.
- BONAN, G.B. et SHUGART, H. H. 1989. Environmental factors and ecological processes in boreal forest. *Ecology* **20**: 1-28.

- BROWN, J. K., et DEBYLE, N. V. 1987. Fire damage, mortality, and suckering in aspen. *Can. J. For. Res.* **17**: 1100-1109.
- BROWN, J. K., et DEBYLE, N. V. 1989. Effects of prescribed fire on biomass and plant succession in western aspen. U.S.D.A., Forest service, Intermountain Research Station, Ogden, UT, Res. Pap. INT-412, 16 p.
- CARLETON, T. J. 1982. The pattern of invasion and establishment of *Picea mariana* (Mill) BSP. into the subcanopy layers of *Pinus banksiana* Lamb. dominated stands. *Can. J. For. Res.* **12**: 973-984.
- CARLETON, T. J. 1985. Postdisturbance stand structure and composition in the Ontario clay belt. Rapport soumis au ministère des Richesses Naturelles de l'Ontario, Ottawa.
- CARLETON, T. J., et MAYCOCK, P. F. 1978. Dynamics of the boreal forest south of James Bay. *Can J. Bot.* **56**: 1157-1173.
- CARMEAN, W. H. 1972. Site index curves for upland oaks in the Central States. *Forest Sci.* **18**: 109-120.
- CLEMENTS, F. E. 1936. Nature and structure of the climax. *J. Ecol.* **24**: 252-284.
- COGBILL, C. V. 1985. Dynamics of the boreal forest of the Laurentian Highlands, Canada. *Can. J. For. Res.* **15**: 252-261.
- DAY, R. J. 1972. Stands structure, succession and use of southern Alberta's rocky mountain forest. *Ecology* **53**: 472-478.
- DAY, R. J., et WOODS, G. T. 1977. The role of wildfire in the ecology of jack and red pine forest in Quetico Provincial Park. Ministère des Ressources Naturelles de l'Ontario, Atikokan, rapport no. 5., 79 p.

- DIX, R. L., et SWAN, J. M. A. 1971. The roles of disturbance and succession in upland forest at Candle Lake, Saskatchewan. *Can. J. Bot.* **49**: 657-676.
- EL-BAYOUMI, M. A., SHUGART, H. H., et WEIN, R. W. 1984. Modelling succession of eastern canadian mixedwood forest. *Ecol. Model.* **21**: 175-198.
- ENVIRONNEMENT CANADA. 1993. Normales climatiques au Canada: 1961-1990, Québec. Environnement Canada, Service de l'environnement atmosphérique, Ottawa.
- ESAU, K. 1965. Plant anatomy. 2^{ème} éd., John Wiley & Sons Inc., New York, 767 p.
- FARMER, R. E. 1962. Aspen root sucker formation and apical dominance. *For. Sci.* **8**: 403-410.
- FAYLE, D. C. F. 1968. Radial growth in tree roots; distribution-timing-anatomy. Faculty of Forestry, University of Toronto, tech. rep. no.9, 183 p.
- FETHEROLF, J. M. 1917. Aspen as a permanent forest type. *J. For.* **15**: 757-760.
- FILION, J. 1994. Distribution spatiale de la régénération d'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) 8 ans après un feu de forêt. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, 72 p.
- FOSTER, D. R. 1985. Vegetation development following fire in *Picea mariana* (Black spruce)-*Pleurozium* forests of south-eastern Labrador, Canada. *J. Ecology* **73**: 517-534.
- FOWELLS, H. A. 1965. Silvics of the forest trees of the United States. USDA Forest service, Washington. Agriculture Handbook no. 271, p. 523-534.

- FRASER, J. W. 1976. Viability of black spruce seed in or on a boreal forest seedbed. *For. Chron.* **52**: 229-231.
- GAGNON, J. D. 1973. Le grand brûlé de 1938-1941 de la rivière York: Son histoire, son évolution naturelle et sa restauration forestière. Environnement Canada, Service des Forêts, Inf. Rep. LAU-X-7, 57 p.
- GAGNON, R. 1988. La dynamique naturelle des peuplements équiennes d'épinette noire. Comptes rendus du colloque "Les mécanismes de régénération de l'épinette noire: applications pratiques en aménagement". Ordre des Ingénieurs Forestiers du Québec, Sainte-Foy, Québec, 11 p.
- GAGNON, R. 1989. Maintien après feu de limites abruptes entre des peuplements d'épinette noire (*Picea mariana*) et des formations de feuillus intolérants (*Populus tremuloides* et *Betula papyrifera*) dans la région du Saguenay Lac St-Jean, (Québec). *Nat. Can.* **116**: 117-124.
- GAGNON, R., et MORIN, H. 1987. Germination de graines de *Picea mariana* et de *Pinus banksiana* soumises à des températures de 120°C pendant 1 heure. *Bulletin de l'Association botanique du Canada*, **20**(3): 1-13.
- GAGNON, R., et MORIN, H. 1992. Establishment period of black spruce (*Picea mariana*) after fire. Proceedings of the International Dendrochronological Symposium, Ystad, South Sweden, 3-9 september 1990, p.112-114.
- GAGNON, R., VILLENEUVE, G., MORIN, H., et ST-PIERRE, H. 1992. Dating mistake of mature black spruce (*Picea mariana*) after fire and their impact on population dynamics studies. Proceedings of Disturbance Dynamics in Boreal Forest Workshop, 10-14 août 1992, Umeå, Suède.
- GROOT, A., et HORTON, B. J. 1994. Age and size structure of natural and second-growth peatland *Picea mariana* stands. *Can. J. For. Res.* **24**: 225-233.

- HATCHER, R. J. 1963. A study of black spruce forests in northern Quebec. Forêts Canada, Direction de la Recherche Forestière, Ottawa. Publ. no. 1018, 37 p.
- HEENEY, C. J., KEMPERMAN, J.A., et BROWN, G. 1980. A silvicultural guide to the Aspen Working Group in Ontario. Ministry of Natural Resources, Forest Resources Branch, Ontario, 47 p.
- HEIKKINEN, O. 1994. Using dendrochronology for the dating of land surfaces. *Dans* Dating in exposed and surface contexts. C. Beck *Éditeur*, University of New Mexico Press, Albuquerque, p. 213-235.
- HEINSELMAN, M. 1973. Fire in the virgin forests of the Boundary Waters Canoe Area, Minnesota. *Quat. Res.* 3: 329-382.
- HEINSELMAN, M. 1981. Fire and succession in the conifer forests of northern North America. *Dans* Forest succession. D.C. West, H. H. Shugart et D.B. Botkin, *Editeurs*. Springer Verlag, New York, p. 374-405.
- HORTON, K. W. et, HOPKINS, E. J. 1965. Influence of fire on aspen suckering. Department of forestry Canada, Forest Research Branch, publ. n°1095, 19 p.
- HUNGERFORD, R. D. 1988. Soil temperatures and suckering in burned and unburned aspen stands in Idaho. U.S.D.A., Forest Service, Intermountain Research Center, Ogden, UT. Res. Note INT-378, 6 p.
- JOHNSON, E. A., et ROWE, J. S. 1977. Incendies et changements floristiques dans l'ouest de la zone subarctique. Ministère des Affaires Indiennes et du Nord, Direction des Ressources Naturelles et de l'Environnement du Nord, RUTA 75-76-61, 58 p.

- KELSALL, J. P., TELFER, E. S., et WRIGHT, T. D. 1977. The effects of fire on the ecology of the boreal forest, with particular reference to the canadian north: a review and selected bibliography. Pêches et Environnement Canada, Service Canadien de la Faune, rap. occ. no. 32, 44 p.
- KITTREDGE, J. Jr 1934. Evidence of the rate of succession on Star Island, Minnesota. *Ecology* **15**(1): 24-35.
- KNIGHT, R.C. 1961. Taper and secondary thickening in stems and roots of the apple. East Malling Research Station, rapport annuel 1960: 65-71.
- KOZLOWSKI, T. T., KRAMER, P. J., et PALLARDY, G. P. 1991. The physiological ecology of woody plants. Academic Press, New York, 657 p.
- LANDHÄUSSER, S. M., et WEIN, R.W. 1993. Postfire vegetation recovery and tree establishment at the arctic treeline: climate-change-vegetation response hypothesis. *J. Ecol.* **81**: 665-672.
- LAPIERRE, J. 1989. Développement de plants forestiers étiolés en serre et dans des plantations comparatives. Unité de recherche et de développement forestier de l'Abitibi-Témiscamingue, Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, Rouyn-Noranda, 9 p.
- LAVERTU, D., MAUFFETTE, Y., et BERGERON, Y. 1994. Effects of stand age and litter removal on the regeneration of *Populus tremuloides*. *J. Veg. Sci.* **5**: 561-568.
- LEBARRON, R. K. 1944. Influence of controllable environmental condition on regeneration of jack pine and black spruce. *J. Agric. Res.* **68**(3): 97-119.
- LEBARRON, R. K. 1945. Adjustment of black spruce root system to increasing depth of peat. *Ecology* **26**(3): 309-311.

- LIEFFERS, V. J. 1986. Stand structure, variability in growth and intraspecific competition in a peatland stand of black spruce *Picea mariana* Holarct. Ecol. 9: 58-64.
- LORD, D. 1990. Le point sur le gauchissement *dans* Compte-rendu du 3^e atelier québécois sur la culture de plants forestiers en récipients. Chicoutimi, novembre 1988, p. 93-113.
- LORD, D. 1991. Compréhension et recherche de solutions au problème du gauchissement de la tige de l'épinette noire: Rapport final. Programme de Recherche et Développement coopérative (RDC), Conseil de Recherche en Sciences Naturelles et en Génie, Projet RDC-661-067/86, 23 p.
- LORIMIER, C. G. 1980. Age structure and disturbance history of a southern appalachian virgin forest. Ecology 61:1169-1184.
- LUTZ, H. J. 1956. Ecological effects of forest fires in interior Alaska. USDA Forest Service, Alaska Research Center, Tech. Bull. no.1133, 121 p.
- MACARTHUR, J. D. 1964. A study of regeneration after fire in the Gaspé region. Forêts Canada, Direction de la Recherche Forestière, Ottawa, Publ. no. 1074, 20 p.
- MACLEAN, D. W. 1960. Some aspects of the aspen-birch-spruce-fir type in Ontario. Forêts Canada, Division de la Recherche Forestière, Ottawa, Note tech. no. 94, 24 p.
- MACLEAN, D. A. 1985. Effects of spruce budworm outbreaks on forest growth and yield. *Dans* Recent advances in spruce budworm research. Proceedings of the CANUSA Spruce budworm Research Symposium, Bangor, Maine, 16-20 septembre 1984. C. J. Sanders, R. W. Stark, E. J. Mullins et J. Murphy, Service Canadien des Forêts/U.S.D.A., Forest service, *Editeurs*. Ottawa, Ontario, p. 148-175.

- MAINI, J.S., et HORTON, K. W. 1966. Vegetative propagation of *Populus spp.* I. Influence of temperature on formation and initial growth of aspen suckers. Can. J. Bot. **44**: 1183-1189.
- MARTINEAU, R. 1985. Insectes nuisibles des forêts de l'est du Canada. Service Canadien des Forêts, Ministère des Approvisionnements et Services Canada, Ottawa et Éditions Marcel Broquet, La Prairie, 283 p.
- MERCIER, R. 1992. Développement et application d'une méthode dendrométrique permettant de caractériser l'origine (graine ou drageon) du peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.). Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Montréal, Montréal, 51 p.
- METHVEN, I. R., VAN WAGNER, C. E., et STOCKS, B. J. 1975. The vegetation on four burned areas in northwestern Ontario. Petawawa Forest Experiment Station, Inf. Rep. PS-X-60, 10 p.
- MILLAR, J. B. 1939. Spruce regeneration in Northern Ontario. For. Chron. **15**(2): 93-96.
- MORIN, H., et LAPRISE, D. 1989. Histoire récente des épidémies de la Tordeuse des bourgeons de l'épinette au nord du lac St-Jean (Québec): une analyse dendrochronologique. Can. J. For. Res. **20**: 1-8.
- MORNEAU, C. et PAYETTE, S. 1989. Postfire lichen-spruce woodland recovery at the limit of the boreal forest in northern Québec. Can. J. Bot. **67**: 2770-2782.
- MOSS, E. H. 1938. Longevity of seed and establishment of seedlings in species of *Populus*. Bot. Gaz. **99**: 529-542.
- NICKERSON, D. E. 1958. Studies of regeneration on burnt forest land in Newfoundland. Newfoundland Res. Comm., publ. n°1: 11-18.

- OLIVER, C. D., et STEPHENS, E. P. 1977. Reconstruction of a mixed-species forest in central New England. *Ecology* **58**: 562-572.
- O'NEIL, L. C. 1963. The suppression of growth rings in jack pine in relation to defoliation by the swaine jack-pine sawfly. *Can. J. bot.* **41**: 227-235.
- PAGE, G. 1972. The occurrence and growth of trembling aspen in Newfoundland. Service Canadien des Forêts, dép. de l'environnement, Ottawa, publ. no.1314, 15 p.
- PALIK, B. J., et PREGITZER, K.S. 1995. Variability in early height growth rate of forest trees: implications for retrospective studies of stand dynamics. *Can. J. For. Res.* **25**: 767-776.
- PASTOR, J., et MADLENOFF, D. J. 1992. The southern boreal-northern hardwood forest border. *Dans A system analysis of the global boreal forest.* H. H. Shugart, R. Leemans et G. B. Bonan, *Editeurs.* Cambridge University Press, New York, 565 p.
- PAYANDEH, B., et HAAVISTO, V. F. 1982. Prediction equations for black spruce seed production and dispersal in northern Ontario. *For. Chron.* **58**: 96-99.
- PAYETTE, S. 1992. Fire in the North American boreal forest. *Dans A system analysis of the global boreal forest.* H. H. Shugart, R. Leemans et G. B. Bonan, *Editeurs.* Cambridge University Press, New York, pp. 144-169.
- PERALA, D. A. 1990. *Populus tremuloides* Michx. Quaking Aspen *dans Silvics of North America*, vol. 2 hardwoods. U.S.D.A., Forest service, Washington. Agriculture Handbook no. 654, p. 555-569.
- RITCHIE, J. C. 1958. A vegetation map from the southern spruce forest zone of Manitoba. *Geo. Bull.* **12**: 39-46.

- RIVERIN, S. 1994. Dynamique d'installation de la régénération dans une pessière ouverte à cladonie localisée dans la zone de la pessière noire fermée, nord du Saguenay-Lac St-Jean (Québec). Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, 66 p.
- ROMME, W. H. 1982. Fire and landscape diversity in subalpine forest of Yellowstone National Park. *Ecol. Mon.* **52**: 199-221.
- ROWE, J. S. 1970. Spruce and fire in northwestern Canada and Alaska. 10^{ème} Conférence Ann. Tall Timbers Ecol., Frédéricton, N.B., 20-21 août, **10**: 245-254.
- ROWE, J. S. 1972. Les régions forestières du Canada. Environnement Canada, Service Canadien des Forêts, Ottawa, publ. no. 1300F.
- ROWE, J. S., et SCOTTER, G. W. 1973. Fire in the boreal forest. *Quat. Res.* **3**: 444-464.
- SCHIER, G. A. 1975. Deterioration of aspen clones in the middle Rocky Mountains. U.S.D.A., Forest service, Intermountain Research Station, Ogden, UT, Res.Pap. INT-170, 14 p.
- SCOTTER, G. W. 1964. Effects of forest fires on the winter range of barren ground caribou in northern Saskatchewan. Service Canadien de la Faune, Affaires du Nord et Ressources Nationales, bull. gestion de la faune, Ottawa, série 1 no 18, 111 p.
- SCOTTER, G. W. 1964. Study of the winter range of barren-ground caribou with special reference to the effects of forest fires. Canadian Wildlife Service, progress rep. n° 3, Edmonton, Alberta, 81 p.
- SIROIS, L., et PAYETTE, S. 1989. Postfire black spruce establishment in subarctic and boreal Québec. *Can. J. For. Res.* **19**: 1571-1580.

- STANEK, W. 1961. Development of black spruce layers in Quebec and Ontario. *For. Chron.* **44**: 25-28.
- ST-PIERRE, H., GAGNON, R., et BELLEFLEUR, P. 1992. Régénération après feu de l'épinette noire (*Picea mariana*) et du pin gris (*Pinus banksiana*) dans la forêt boréale, Québec. *Can. J. For. Res.* **22**: 474-481.
- TAKAOKA, S. 1993. The effect of missing rings on stand-age estimation of even-aged forests in northern Hokkaido, Japan. *Ecol. Res.* **8**: 341-347.
- TELEWSKI, F. W., et LYNCH, A. M. 1991. Measuring growth and development of stems. *Dans Techniques and approaches in forest tree ecophysiology*. J. P Lassoie et T. M. Hinckley, éditeurs. CRC Press inc, Boston, p. 503-555.
- THIBEAULT, M. 1985. Les régions écologiques du Québec méridional; deuxième approximation. Ministère de l'Énergie et des Ressources Service de la Cartographie, Québec.
- THOMAS, P. A., et WEIN, R. W. 1985. Delayed emergence of four conifer species on postfire seedbeds in eastern Canada. *Can. J. For. Res.* **15**: 727-729.
- TYRELL, L. E., et CROW, T. R. 1994. Structural characteristics of old-growth hemlock-hardwood forests in relation to age. *Ecology* **75**(2): 370-386.
- VIERECK, L. A. 1983. The effects of fire in black spruce ecosystems of Alaska and northern Canada. *Dans The role of fire in northern circumpolar ecosystems*, R.W. Wein et D. A. Maclean, Editeurs. SCOPE 18. John Wiley & Sons Inc., New York, p. 201-221.
- VIERECK, L. A., et DYRNESS, C.T. 1979. Ecological effects of the Wickersham Dome fire near Fairbanks, Alaska. U.S.D.A., Forest service, Pacific Northwest Forest and Range Experiment Station, Gen. Tech. Rep. PNW-90, 71 p.

- VILLENEUVE, J. 1991. Influence des hautes températures sur la germination de graines de six espèces de conifères au Québec. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, 63 p.
- VINCENT, A. B. 1965. Black spruce. A review of its silvics, ecology and silviculture. Canadian Department of Forestry, publ. no.1100.
- WILSON, B. F. 1968. Red maple stump sprouts: development the first year. Harv. For. Pap. 18.
- WILTON, W.C. 1963. Black spruce seedfall immediately following fire. For. Chron. **26**: 477-479.
- WRIGHT, H. E., et HEINSELMAN, M. L. 1973. Ecological role of fire. Quat.Res. **3**: 319-328.
- ZACKRISSON, O. 1977. Influence of forest fires on the North Swedish boreal forest. Oikos **29**: 22-32.
- ZASADA, J C., SHARIK, T. L., et NYGREN, M. 1992. The reproductive process in boreal forest. *Dans A system analysis of the global boreal forest.* H. H. Shugart, R. Leemans et G. B. Bonan, *Editeurs.* Cambridge University Press, New York, p. 85-125.
- ZOLADESKI, C. A., et MAYCOCK, P. F. 1990. Dynamics of the boreal forest in northwestern Ontario. Am. Mid. Nat. **124**: 289-300.