

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

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

**PAR
NATHALIE PERRON
B.Sc. en biologie**

**DYNAMIQUE DES POPULATIONS DE SAPINS BAUMIERS
ET SUIVI DE LEUR RÉGÉNÉRATION APRÈS UN FEU DANS UN
SECTEUR DU PARC DES GRANDS JARDINS AFFECTÉ PAR LA
TORDEUSE DES BOURGEONS DE L'ÉPINETTE**

Février 1994



Mise en garde/Advice

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

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

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

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

RÉSUMÉ

Une étude de la dynamique naturelle d'une sapinière a été entreprise en 1991 dans le parc des Grands-Jardins afin d'évaluer l'impact de deux perturbations successives sur le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.). Le parc des Grands-Jardins a été touché par plusieurs épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* Clem.) et, en mai 1991, un incendie forestier y a dévasté une superficie de 630 hectares. L'analyse dendrochronologique d'échantillons d'arbres hôtes de la tordeuse a permis de reconstituer l'historique détaillé des épidémies récentes de la tordeuse des bourgeons de l'épinette. L'origine et le développement des peuplements de sapins ont été mis évidence par des structures d'âge et des structures de mortalité. Finalement, l'ensemencement naturel à l'intérieur du brûlis a été estimé grâce à un dispositif permanent de trappes à graines visité à toutes les deux semaines, de la mi-août à la mi-novembre 1992, ainsi qu'à la mi-mai 1993. Trois épidémies majeures de la tordeuse ont eu lieu au cours du XX^e siècle dans le parc des Grands-Jardins. Elles débutèrent approximativement en 1974, en 1948 et en 1909. Les épidémies de la tordeuse enregistrées chez les arbres hôtes sont étroitement associées à celles décrites pour la réserve faunique des Laurentides. La plupart des sapins baumiers adultes étudiés étaient préétablis au moment de l'épidémie de 1909 et ils présentaient une structure d'âge équiennne. La mortalité de ces arbres débuta vers 1956 et elle fut massive (71% des sapins) plus particulièrement entre 1975 et 1984. En 1989, tous les sapins baumiers avaient succombé aux défoliations par la tordeuse. La régénération, quant à elle, était abondante et constituée principalement de sapins baumiers (77%) et de bouleaux à papier (*Betula papyrifera* Marsh.) (23%). L'installation du sapin s'est effectuée principalement (74% des semis) de 1974 à 1982. Il n'y eut aucun établissement de plantules après 1984. L'installation de la majorité des bouleaux (80% des semis) s'est faite de 1978 à 1984. Après cette date, aucune installation ne fut observée. La dernière épidémie de la tordeuse a eu pour conséquences de décimer la totalité des sapins adultes étudiés et de favoriser la croissance de la régénération préétablie en sous-étage. L'incendie forestier de 1991 n'a laissé sur le site que trois survivants de bouleaux à papier, trois survivants d'épinettes blanches (*Picea glauca* (Moench) Voss) ainsi que quelques îlots de jeunes sapins baumiers en régénération. Un total de 4 325 graines a été récolté; comprenant 12 espèces de plantes dont 6 espèces herbacées (16%) et 6 espèces arborescentes (84%). Chez l'épinette sp. (7,6 graines/m²), c'est de la fin septembre jusqu'à la mi-octobre que la pluie de graines fut maximale tandis que chez le sapin baumier (1,4 graines/m²) et le bouleau à papier (316,3 graines/m²), ce fut au cours de l'hiver. La régénération des espèces arborescentes après feu à l'intérieur du brûlis dépendra de la colonisation par les survivants et celle des arbres semenciers des secteurs adjacents non-incendiés. De façon générale, la dispersion des graines des espèces arborescentes était associée à la proximité des semenciers et à la direction des vents dominants. Finalement, la recolonisation par le sapin devrait être lente, mais elle sera accrue, dans une quinzaine d'années, au moment où les îlots de sapins baumiers, épargnés par le feu, débiteront leur production de graines.

REMERCIEMENTS

Tout d'abord, je désire exprimer ma gratitude à monsieur Hubert Morin Ph. D., directeur de ce projet de recherche, pour tout le soutien logistique et financier offert au cours de la réalisation de cette étude ainsi que pour sa grande disponibilité et ses précieux conseils.

Je tiens également à remercier tous ceux et celles qui ont collaboré de près ou de loin à ce projet. Je remercie particulièrement messieurs Steven Bouchard biol., Germain Savard ing. for., Jasmin Villeneuve biol., Jean-Pierre Bargiel biol. et madame Sonia Lemieux étudiante qui ont participé avec enthousiasme à la cueillette des données ainsi qu'à une partie de l'analyse des échantillons en laboratoire.

Cette étude a été rendue possible grâce à la collaboration des autorités du parc des Grands-Jardins, qui m'ont permis d'entreprendre des travaux sur leur territoire, ainsi qu'au support financier accordé par le Laboratoire d'écologie végétale et le programme d'aide institutionnelle à la recherche (PAIR) de l'Université du Québec à Chicoutimi.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ.....	ii
REMERCIEMENTS	iii
TABLE DES MATIÈRES	iv
LISTE DES TABLEAUX	vii
LISTE DES FIGURES	viii
CHAPITRE I. INTRODUCTION.....	1
CHAPITRE II. RÉGION ÉTUDIÉE.....	5
2.1 Situation géographique	6
2.2 Géomorphologie	6
2.3 Climat	8
2.4 Végétation	8
2.5 Perturbations	9
CHAPITRE III. MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	11
3.1 Reconstitution de l'historique des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette.....	12
3.1.1 Données recueillies.....	12
3.1.2 Analyse des échantillons en laboratoire.....	13
3.2 Dynamique naturelle d'une sapinière après une épidémie.....	16
3.2.1 Sélection des places-échantillons et récolte des données.....	16
3.2.2 Relevé floristique.....	17

3.2.3 Analyse des échantillons en laboratoire.....	17
3.3 Régénération du sapin baumier après un feu	18
3.3.1 Sélection de la place-échantillon	18
3.3.2 Dispositif expérimental	18
3.3.3 Données recueillies.....	22
3.3.4 Analyse des échantillons en laboratoire.....	22
CHAPITRE IV. RÉSULTATS	24
4.1 Reconstitution de l'historique des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette.....	25
4.2 Dynamique naturelle d'une sapinière	30
4.2.1 Description des sites	30
4.2.2 Arbres adultes	31
4.2.3 Régénération	33
4.2.3.1 Sapin baumier.....	33
4.2.3.2 Bouleau à papier.....	36
4.3 Régénération d'une sapinière après un incendie forestier	36
4.3.1 Description du site	36
4.3.2 Pluie de graines.....	43
CHAPITRE V. DISCUSSION	47
5.1 Reconstitution de l'historique des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette.....	48
5.1.1 Épidémie de 1974	49
5.1.2 Épidémie de 1948	49
5.1.3 Épidémie de 1909	50
5.1.3 Période précédant 1909.....	51

5.2 Dynamique naturelle d'une sapinière	51
5.2.1 Arbres adultes	51
5.2.2 Régénération	53
5.2.2.1 Résineuse	53
5.2.2.2 Feuillue	55
5.3 Régénération d'une sapinière après un incendie forestier	56
5.3.1 Pluie de graines	58
5.3.1.1 Sapin baumier	58
5.3.1.2 Épinette	60
5.3.1.3 Bouleau à papier	61
CHAPITRE VI. CONCLUSION	63
CHAPITRE VII. LITTÉRATURE CITÉE	65

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Relevé floristique des strates muscinale, herbacée et arbustive du site JAR-92-01.....	31
Tableau 2. Relevé floristique des strates herbacée et arbustive des quadrats contenant des trappes à graines (site JAR-FEU).....	40
Tableau 3. Pluie de graines de douze espèces de plantes du parc des Grands-Jardins pour la période s'échelonnant de la mi-août 1992 à la mi-mai 1993.....	43

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Localisation de la région d'étude.....	7
Figure 2. Localisation de l'incendie forestier de mai 1991	10
Figure 3. Sapinière du parc des Grands-Jardins incendiée en mai 1991 (site JAR- FEU)	19
Figure 4. Dispositif expérimental du site JAR-FEU	20
Figure 5. Trappes à graines du site JAR-FEU	21
Figure 6. Courbes dendrochronologiques indicées des sapins et des épinettes (a et c) à partir d'une droite, (b et d) à partir d'une polynomiale, des pins blancs et des pins rouges (e et f) à partir d'une polynomiale. Sous les chronologies apparaissent les graphiques des variations de l'effectif dans le temps	26
Figure 7. Histogrammes pondérés (a) des débuts de réduction de croissance, (b) des années de croissance les plus faibles et (c) des reprises de croissance pour les sapins baumiers des deux sites étudiés (n=231)	27
Figure 8. Histogrammes pondérés (a) des débuts de réduction de croissance, (b) des années de croissance les plus faibles et (c) des reprises de croissance pour les épinettes blanches (n=15).....	29
Figure 9. Sapinière du site JAR-91-01, une dizaine d'années après avoir été affectée par une épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette	32

Figure 10. Structures d'âge des sapins baumiers des sites (a) JAR-91-01 (n=131), (b) JAR-92-01(n=130) et structures de mortalité des sites (c) JAR-91-01 et (d) JAR-92-01	34
Figure 11. Structure d'âge de la régénération de sapins baumiers des sites (a) JAR- 91-01, (b) JAR-92-01 et de bouleaux à papier des sites (c) JAR-91-01 et (d) JAR-92-01.....	35
Figure 12. Cartographie des arbres survivants et des jeunes sapins baumiers survivants de l'incendie forestier de mai 1991 (site JAR-FEU).....	37
Figure 13. Régénération survivante de sapin baumier du site JAR-FEU	39
Figure 14. Patron temporel de dispersion des graines (a) de sapins baumiers, (b) d'épinettes sp. et (c) de bouleaux à papier dans le parc des Grands- Jardins (site JAR-FEU)	45
Figure 15. Patron spatial de dispersion des graines (a) de sapins baumiers, (b) d'épinettes sp. et (c) de bouleaux à papier dans le parc des Grands- Jardins (site JAR-FEU)	46

CHAPITRE I

INTRODUCTION

Les forêts de la zone boréale sont affectées par diverses perturbations naturelles et anthropiques. Les épidémies d'insectes en sont une d'envergure qui influencèrent les peuplements de sapins baumiers au cours des siècles derniers (Blais 1961). La tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* Clem.) est un insecte forestier, indigène de l'est de l'Amérique du Nord (Blais 1983), considéré comme le plus grand fléau des forêts conifériennes (Hudack 1991). En période épidémique, cet insecte entraîne, par sa défoliation, une diminution de la croissance et de la productivité ainsi qu'une mortalité parfois considérable des arbres dans les peuplements de sapins et d'épinettes (MacLean 1984; Blais 1984, 1985). Le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill) est l'hôte privilégié de cet insecte (Blais 1961). Celui-ci s'attaque également à l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moech) Voss) mais de façon moins prononcée (Blais 1954). Cette préférence est attribuable au meilleur synchronisme entre l'élongation des pousses de l'année du sapin et le développement larvaire de la tordeuse (Gagnon et Chabot 1988). Blais (1954, 1965, 1983) rapporte que trois épidémies eurent lieu au XX^e siècle dans la réserve faunique des Laurentides, secteur adjacent au parc des Grands-Jardins, débutant respectivement vers 1972, 1947 et 1910. Ces épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette constituent un élément important de la dynamique des sapinières (Ruel et Huot 1993). Elles sont un phénomène de renouvellement permettant à la régénération préétablie de sapins et d'épinettes de remplacer l'étage dominant tué au moment d'une épidémie (Baskerville 1975; MacLean 1984). Des études détaillées de la dynamique de sapinières situées au nord du Saguenay—Lac-St-Jean en font état (Morin et Laprise 1990; Morin 1994).

Les incendies forestiers sont des événements récurrents naturels en forêt boréale et ce, à travers toute l'Amérique du Nord (Sirois et Payette 1989). Ils sont un facteur important de perturbations (Wein et Moore 1977) entraînant des changements qui peuvent marquer

profondément l'évolution du paysage végétal (Dion 1986). Généralement, le passage d'un incendie a tendance à favoriser la régénération des espèces ayant des adaptations spécifiques au feu (MacArthur 1964; Baskerville 1975). Le sapin baumier n'est pas reconnu pour être une espèce très bien adaptée à se régénérer après un incendie (Gagnon 1988). Sa réinstallation dépendra du nombre de semenciers survivants ou de la proximité d'une source de graines externe au brûlis (MacArthur 1964; Bélanger *et al.* 1993). La stratégie de reproduction du sapin baumier est basée presque exclusivement sur la présence d'une banque de semis en sous-étage plutôt que sur une banque de graines (Morin 1991). Cette banque de plantules est alimentée, de façon abondante et continue, par une véritable pluie bisannuelle de graines (Morris 1951; Ghent 1958; Hatcher 1960; Fowells 1965). Le sous-étage de sapins baumiers est facilement détruit par le feu à cause de sa susceptibilité aux dommages occasionnés par la chaleur (Methven et Murray 1974). La possibilité que des graines enfouies de sapins soient encore viables est pratiquement nulle (Thomas et Wein 1985; Morin 1986). Selon Dix et Swan (1971), après un incendie, la probabilité d'un retour rapide à une composition floristique identique à celle qui prévalait avant dans le peuplement est faible lorsque le couvert végétal était principalement composé de sapins baumiers.

Le secteur étudié dans le parc des Grands-Jardins fut sévèrement affecté par la dernière épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette, qui sévit à la fin des années '70. La presque totalité des sapins baumiers fut tuée. Toutefois, la régénération des sapinières de cette zone du parc est bien amorcée. En mai 1991, une partie de ce secteur fut la proie d'un incendie forestier qui détruisit sur son passage la régénération abondante de sapins. Cet événement pourrait compromettre la régénération en sapin baumier de ce secteur.

Les objectifs de cette étude étaient i) de déterminer l'histoire récente des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette pour le secteur du parc des Grands-Jardins à l'aide de la dendrochronologie, ii) d'évaluer l'impact de ces épidémies sur la dynamique naturelle d'une sapinière et finalement, iii) d'entreprendre une étude détaillée de la régénération d'une sapinière après le passage de deux perturbations majeures successives, une épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette et un incendie forestier.

L'avènement de ces deux perturbations majeures, dans un court laps de temps, nous donne l'opportunité d'étudier la recolonisation du milieu par le sapin baumier. Nous posons les hypothèses suivantes: les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette du parc des Grands-Jardins devraient correspondre à celles de la réserve faunique des Laurentides, mises en évidence par Blais (1954, 1965, 1983), la dynamique des sapinières de ce secteur devrait être déterminée par ces épidémies et finalement, la recolonisation par le sapin baumier devrait être très lente dans le brûlis au cours des deux saisons de croissance suivant l'incendie et elle devrait dépendre de la proximité des survivants.

CHAPITRE II

RÉGION ÉTUDIÉE

2.1 Situation géographique

La présente étude a été menée dans la partie orientale de l'ancien parc des Laurentides, dénommée aujourd'hui parc des Grands-Jardins. Depuis sa création en 1981, ce parc provincial, d'une superficie de 310 km², assure la protection permanente d'un site à caractère exceptionnel du patrimoine naturel québécois (Boisclair 1990).

Les sites d'étude sont localisés à environ 115 km au sud de la ville de Chicoutimi et 120 km au nord de la ville de Québec (47° 41' de latitude et 70° 51' de longitude) (figure 1). Les places-échantillons sont réparties le long de la route 381, route secondaire reliant les régions de Charlevoix et du Saguenay. Ce secteur fait partie de la région écologique des Hautes Laurentides de la rivière Malbaie (9c) (Thibault 1987).

2.2 Géomorphologie

Le parc des Grands-Jardins est situé sur la bordure sud-est du massif des Laurentides. Selon Boisclair (1990), la zone étudiée fait partie de l'unité physiographique appelée le contrefort. Cette unité est composée de montagnes aux sommets élevés et d'échancrures profondes empruntées par des cours d'eau. Les pentes y sont très prononcées, ce qui confère au contrefort un relief agressif. Le parc des Grands-Jardins se caractérise également par des dépôts meubles d'origine glaciaire. De façon plus spécifique, ceux de la zone étudiée sont constitués de till mince sur roche en place et/ou de roche en place. Le principal sol rencontré dans le parc des Grands-Jardins est le podzol humo-ferrique. Le niveau de fertilité de ce type de sol est considéré comme moyen, tout comme le drainage. Le climat rigoureux caractérisant ce territoire limite également le niveau de fertilité.

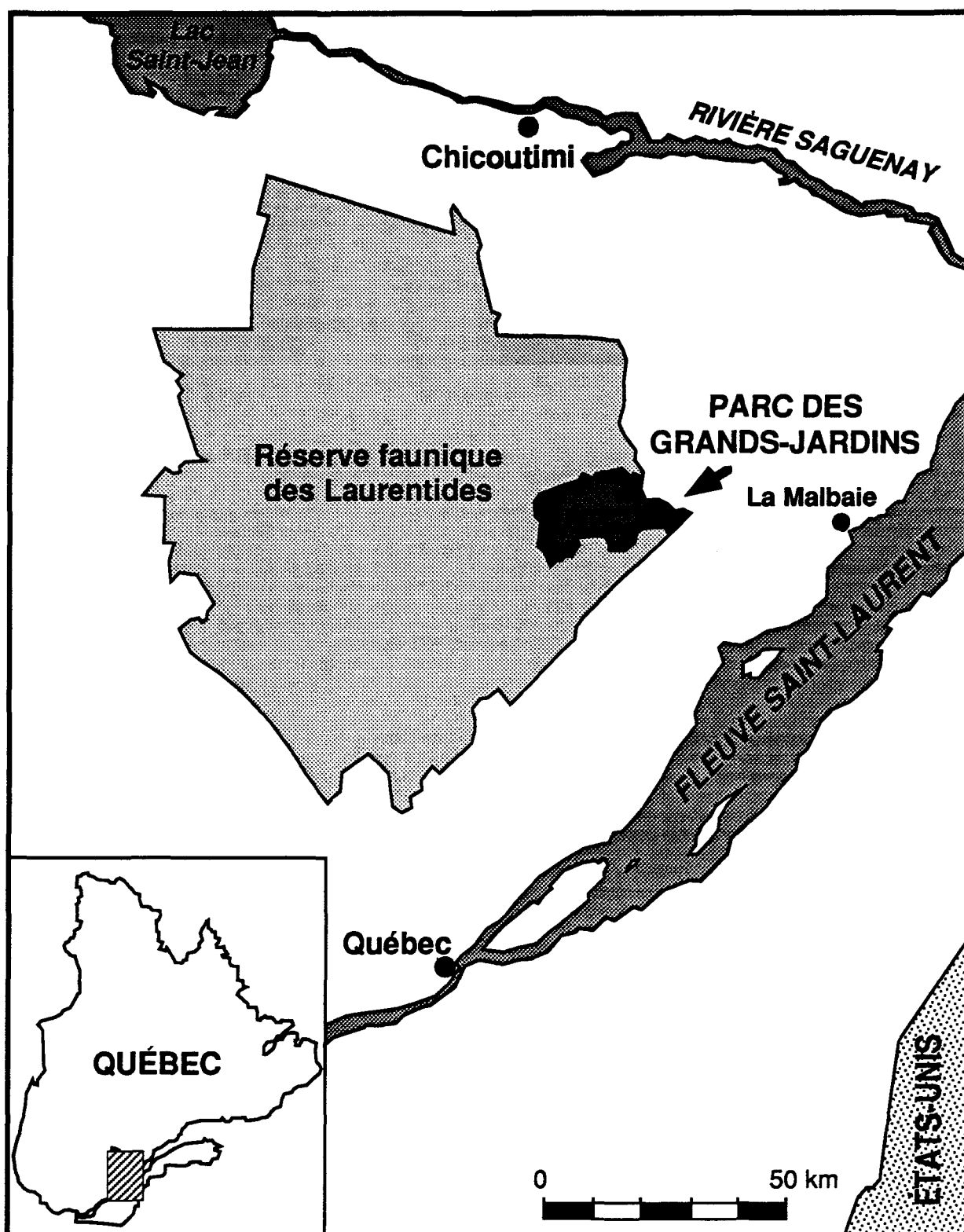


Figure 1. Localisation de la région d'étude

2.3 Climat

Les hautes altitudes de ce territoire font en sorte que les conditions climatiques sont souvent extrêmes par rapport à l'ensemble du Québec méridional (Boisclair, 1990). Le climat du secteur d'étude est du type bas-boréal perhumide (Comité Canadien de la Classification Écologique du Territoire 1989). Les précipitations moyennes annuelles enregistrées sont d'environ 1 300 mm. La température moyenne annuelle est légèrement inférieure à 0°C (-0,09°C) et la longueur moyenne de la saison sans gel est de 51 jours. Les données mentionnées sont une moyenne de celles enregistrées par les trois stations météorologiques du massif des Laurentides (Forêt-Montmorency, Lac-Jacques-Cartier et La Galette) (Boisclair 1990).

2.4 Végétation

La végétation forestière du parc des Grands-Jardins est de caractère boréal (Grandtner 1966). Selon la carte des régions forestières du Canada, ce secteur fait partie de la section Laurentides-Onatchiway (B.1a) (Rowe, 1972). Les peuplements de la région étudiée sont principalement résineux, dominés par le sapin baumier. Les essences compagnes sont l'épinette blanche, l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP), le bouleau à papier (*Betula papyrifera* Marsh.), le pin blanc (*Pinus Strobus* L.) et le pin rouge (*Pinus resinosa* Ait.).

2.5 Perturbations

De façon générale, les perturbations naturelles ou anthropiques, telles les épidémies récurrentes d'insectes, les chablis et les incendies, ont eu et ont toujours un rôle important à jouer dans la dynamique de la sapinière boréale. Le parc des Grands-Jardins n'a pas échappé à ces perturbations au cours des siècles derniers. Il a été touché par plusieurs épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (Blais 1954, 1965, 1983) et par au moins trois incendies forestiers dont un vers 1807, un autre vers 1915 (Dion 1986) et le plus récent en mai 1991. Ce dernier incendie forestier, d'origine humaine, y a dévasté une superficie de 630 hectares (figure 2).

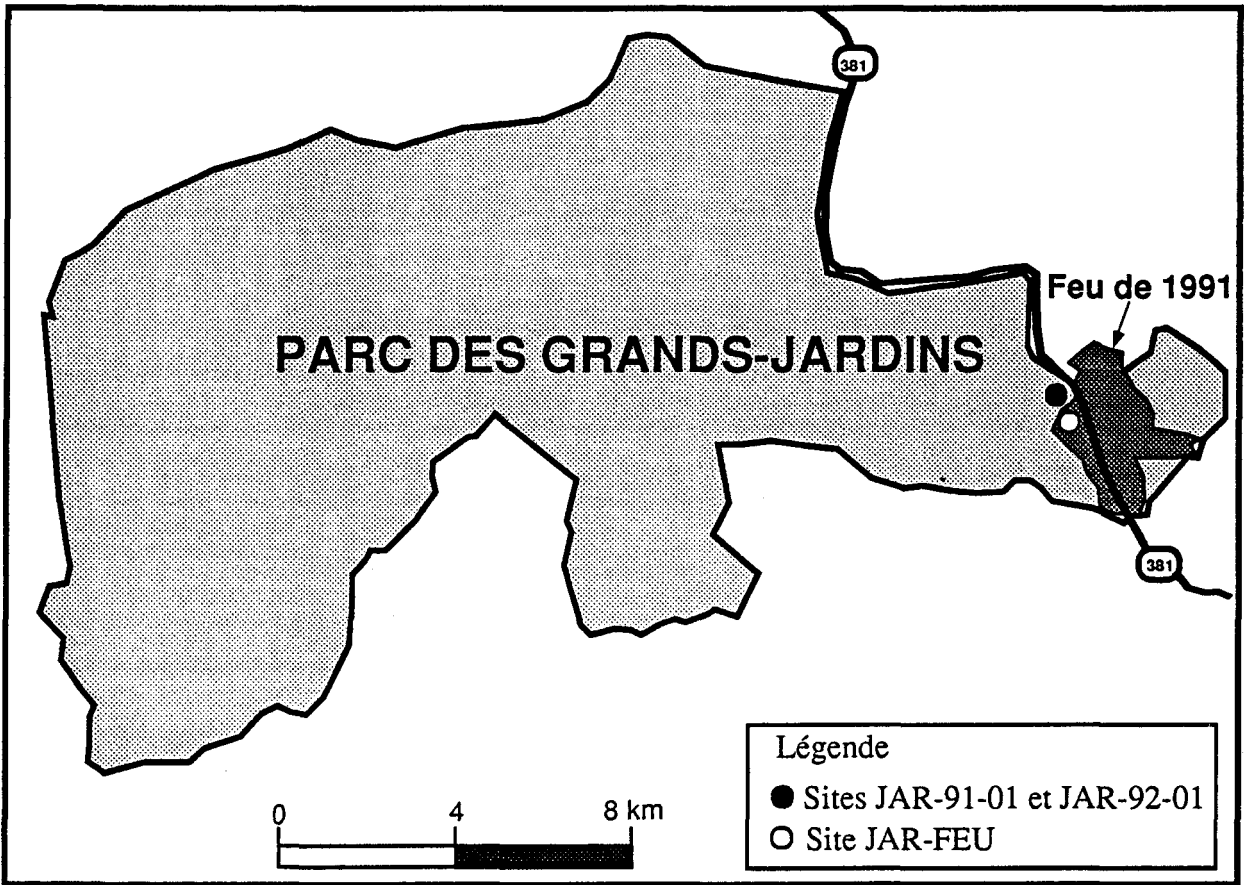


Figure 2. Localisation de l'incendie forestier de mai 1991

CHAPITRE III

MATÉRIEL ET MÉTHODES

3.1 Reconstitution de l'historique des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette

3.1.1 Données recueillies

L'établissement d'une chronologie détaillée des épidémies récentes de la tordeuse des bourgeons de l'épinette est basé sur la comparaison de courbes de croissance d'arbres hôtes et d'arbres non-hôtes de la tordeuse (Blais 1962; Swetnam *et al.* 1985; Morin et Laprise 1990). Le sapin baumier et l'épinette blanche furent retenus comme arbres hôtes de l'insecte. La défoliation est plus clairement exprimée dans les cernes de croissance du sapin baumier, par contre, l'épinette blanche vit généralement plus longtemps, ce qui permet une reconstitution plus complète de la chronologie (Blais 1962). Le pin blanc et le pin rouge furent choisis comme arbres non-hôtes de la tordeuse. Ces espèces sont reconnues pour être de bons témoins puisqu'ils vivent longtemps et qu'ils se retrouvent dans la plupart des zones où l'épinette et le sapin sont affectés par la tordeuse (Blais 1954, 1962, 1964, 1965). De plus, ces espèces non-hôtes répondent aux mêmes signaux que les espèces hôtes dans les périodes interépidémiques, de sorte que la seule différence entre les deux groupes est attribuable à la défoliation en périodes épidémiques (Blais 1962).

La récolte des données s'est effectuée au cours des automnes 1991 et 1992. Vingt sapins arborescents, parmi les plus gros et présumément les plus âgés, dans un bon état de conservation, qu'ils soient encore debout ou couchés au sol, furent récoltés à l'intérieur de deux parcelles-échantillons choisies pour l'étude de la dynamique naturelle d'une sapinière (section 3.2.1). Ces arbres avaient un diamètre à hauteur de poitrine (d.h.p.) supérieur à 2,5 cm. Chacun de ces arbres fut coupé à la base où une section transversale a été prélevée au

niveau du sol. Finalement, les plus gros individus d'épinettes blanches, de pins blancs et de pins rouges, provenant des peuplements attenants au secteur d'étude furent carottés à l'aide d'une sonde de Pressler ou sectionnés à la base¹.

3.1.2 Analyse des échantillons en laboratoire

L'analyse des échantillons s'est effectuée selon la méthode proposée par Blais (1962) et Swetnam *et al.* (1985). Chaque échantillon fut finement sablé et l'âge fut estimé en comptant le nombre de cernes de croissance à l'aide d'une loupe binoculaire. De plus, furent notées de façon subjective, pour chaque arbre hôte, toutes les variations et toutes les anomalies de croissance visibles comme: les cernes annuels exceptionnellement étroits ou larges et les changements brusques des patrons de largeur des cernes. Ces informations aidèrent à déterminer par interdatation la date de formation du premier cerne chez les individus morts (Blais 1954; Morin et Laprise 1990; Morin 1990). Cette méthode permet de faire correspondre, d'un individu à l'autre, les cernes diagnostiques préalablement notés. Par la suite, la largeur des cernes annuels de croissance des arbres hôtes et non-hôtes fut mesurée sur deux rayons opposés, lorsque cela était possible, à l'aide d'un micromètre Henson (précision 0,01 mm) ou du système MacDendro^{MC} (Guay *et al.* 1992). Les patrons de croissance de ces arbres ont servi à établir une courbe moyenne pour chaque espèce (Blais 1962).

La comparaison des courbes de croissance de chaque espèce est facilitée lorsque les mesures de largeur des cernes de croissance annuelle de chacun des individus sont transformées en indice de croissance (Morin et Laprise 1990). L'indice de croissance est le

¹ Seulement les individus morts, tués par la dernière épidémie ou par l'incendie de 1991, furent sectionnés à la base.

quotient de la largeur mesurée d'un cerne de croissance sur la largeur calculée d'après une courbe théorique. Dans la présente étude, nous avons utilisé à la fois l'indice obtenu à partir d'une ligne droite et celui issu d'un modèle de régression polynomiale (Schweingruber 1989; Morin et Laprise 1990). Ces modèles sont utilisés afin de détecter les épisodes passés de défoliation par les insectes (Swetnam et Lynch 1989) aussi bien que ceux de croissance ralentie en sous-étage (Morin et Laprise 1990; Morin *et al.* 1993). Pour faire ressortir les variations de basses fréquences de la croissance radiale associées aux perturbations majeures comme l'ouverture du peuplement au cours d'une épidémie sévère de la tordeuse, la ligne droite est recommandée (Veblen *et al.* 1991). Toutefois, le modèle de régression polynomiale est préférable pour les séries complexes susceptibles d'inclure une variété de signaux (Graybill 1982; Morin et Laprise 1990).

Le principal objectif de cette opération, appelée standardisation, est d'éliminer les effets de facteurs bio-écologiques (âge de l'arbre, différences de microsite) ayant influencé la croissance radiale des arbres (Schweingruber 1989; Morin et Laprise 1990). La standardisation appliquée aux arbres ayant subi l'attaque d'insectes défoliateurs est décrite en détail dans le travail de Swetnam *et al.* (1985). La moyenne des indices annuels des courbes donne la courbe dendrochronologique indicée ou standardisée.

La chronologie des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette fut reconstituée à partir de 20 sapins baumiers (40 rayons) et de 15 épinettes blanches (30 rayons). Les courbes de croissance des arbres non-hôtes furent produites à l'aide de 5 pins blancs (10 rayons) et de 10 pins rouges (20 rayons).

Afin de mieux faire ressortir l'impact des épidémies sur la croissance radiale des arbres hôtes, les réponses suivantes furent notées pour le sapin et l'épinette: (i) les années du début de ralentissement de la croissance (années où la largeur de cernes successifs diminuait, graduellement ou abruptement, pendant au moins 5 ans), (ii) les années de croissance les plus faibles (années où les cernes étaient extrêmement étroits) et (iii) les années de reprise de croissance (années où les cernes étaient revenus à la même largeur qu'avant la période de réduction de croissance).

L'information tirée de l'ensemble des échantillons fut compilée selon la méthode proposée par Shroder (1978) et Morin et Laprise (1990) et elle fut présentée sous forme d'histogrammes de fréquences pondérés où un indice I fut calculé pour chaque année, suivant la formule ci-dessous:

$$I_t = \frac{\sum R_t}{\sum A_t} \times 100$$

où R représente la réponse enregistrée pour l'année t et A les arbres échantillonnés, existant et ayant enregistré une reprise de croissance cette même année; I représente le pourcentage des arbres échantillonnés, vivants et ayant enregistré une reprise de croissance (susceptibles d'enregistrer une réduction de croissance) à chaque année, qui ont enregistré une réponse (Morin et Laprise 1990).

Finalement, une analyse visuelle des courbes de croissances indicées et des histogrammes pondérés fut faite afin de comparer la similarité des réponses de croissance des différentes espèces pour une même période de temps et pour mettre en évidence les épidémies passées de la tordeuse des bourgeons de l'épinette et leur durée.

3.2 Dynamique naturelle d'une sapinière

3.2.1 Sélection des places-échantillons et récolte des données

Pour cette expérience, des sapinières ayant une forte proportion de sapins avant la dernière épidémie étaient recherchées. De plus, elles devaient être situées à la fois à proximité de la route, de façon à ce qu'elles soient facilement accessibles, ainsi qu'à proximité du brûlis, afin de bien représenter la dynamique des sapinières brûlées. Une reconnaissance sur le terrain a permis de circonscrire les sites répondant aux critères mentionnés. Finalement, deux parcelles-échantillons furent localisées aléatoirement dans le peuplement et identifiées par les symboles suivants: JAR-91-01 et JAR-92-01. Chaque parcelle-échantillon était carrée et avait une superficie de 100 m². Ces deux sites étaient séparés par une distance approximative d'un kilomètre.

Un inventaire de tous les sapins arborescents, dans un bon état de conservation qu'ils soient encore debout ou couchés au sol, fut fait pour chacune des parcelles-échantillons. Ces arbres devaient avoir un d.h.p. supérieur à 2,5 cm. Chacun de ces arbres fut coupé suivant la méthode énoncée à la section 3.1.1. Un inventaire de la régénération fut également fait à l'intérieur d'une sous-parcelle de 25 m² (JAR-91-01) et de 8 m² (JAR-92-01) où tous les semis résineux et feuillus, dont le d.h.p. était inférieur à 2,5 cm, furent recueillis. Les dimensions des parcelles et des sous-parcelles furent préalablement déterminées pour avoir un nombre suffisant d'individus pour l'obtention d'une structure d'âge représentative des peuplements, soit plus d'une centaine d'individus.

3.2.2 Relevé floristique

Un relevé floristique fut réalisé seulement pour la place-échantillon JAR-92-01 parce que la place-échantillon JAR-91-01 était couverte de neige au moment de l'échantillonnage. Le relevé comprenait une évaluation de l'abondance des différentes espèces présentes à l'intérieur d'un quadrat de 4 m², par strates (muscinale, herbacée et arbustive), selon les classes de recouvrement suivantes: < 1% (+), 1-5% (1), 6-25% (2), 26-50% (3), 51-75% (4) et 76-100% (5) (Braun-Blanquet 1965). La nomenclature utilisée fut celle de Marie-Victorin (1964).

3.2.3 Analyse des échantillons en laboratoire

L'analyse des échantillons s'est faite suivant la méthode déjà décrite à la section 3.1.2. Cependant, un soin particulier fut accordé à la détermination de la date de formation du premier et du dernier cerne de chaque individu. Chez les semis récoltés, l'âge fut déterminé par le décompte des cernes de croissance au niveau du collet. Pour certains semis de feuillus, l'application d'une coloration rouge (safranine) et d'une couche de craie fut nécessaire afin d'accentuer le contraste entre les différentes cellules du bois et ainsi faciliter la détermination de l'âge (Schweingruber 1989).

L'origine et le développement des peuplements de chaque site furent mis en évidence par l'élaboration de structures d'âge des arbres et de la régénération de chacune des espèces. La mortalité des sapins fut mise en évidence de la même façon. Les structures d'âge et de mortalité des sapins adultes sont présentées sous forme d'histogrammes de fréquence ayant des classes d'âge de 5 ans. La régénération, quant à elle, est présentée avec des classes d'âge

de 2 ans. L'utilisation de classes d'âge a pour but de réduire l'imprécision relative à la détermination de l'âge des individus. Des tests statistiques (test G et test Kolmogorov-Smirnov) furent faits afin de vérifier si la distribution des structures d'âge des adultes et de la régénération se conformait à une courbe normale (Sherrer 1984; SAS Institute Inc 1988).

3.3 Régénération du sapin baumier après un feu

3.3.1 Sélection de la place-échantillon

Cette expérience s'est déroulée à l'intérieur du secteur incendié en mai 1991 (figure 3). Une reconnaissance sur le terrain a permis de délimiter une zone de 1200 m² à l'intérieur de laquelle il y avait, avant l'incendie, une forte proportion de sapins baumiers. De plus, elle devait être accessible de la route principale. Cette place-échantillon permanente, identifiée par le symbole JAR-FEU, fut par la suite divisée en deux parties égales de 60 X 100 mètres. La première partie, située près de la limite nord du feu, a été quadrillée à tous les 10 mètres et la seconde à tous les 20 mètres (figure 4).

3.3.2 Dispositif expérimental

Les semences en dispersion furent capturées à l'aide des trappes à graines (figure 5) fabriquées à partir de chaudières en acier galvanisé de 28 cm de diamètre par 25 cm de hauteur. Une poche de tissus, d'une profondeur approximative de 15 cm, fut disposée à l'intérieur et était maintenue en place par un élastique. Chaque trappe à graines fut perforée



Figure 3. Sapinière du parc des Grands-Jardins incendiée en mai 1991 (site JAR-FEU).

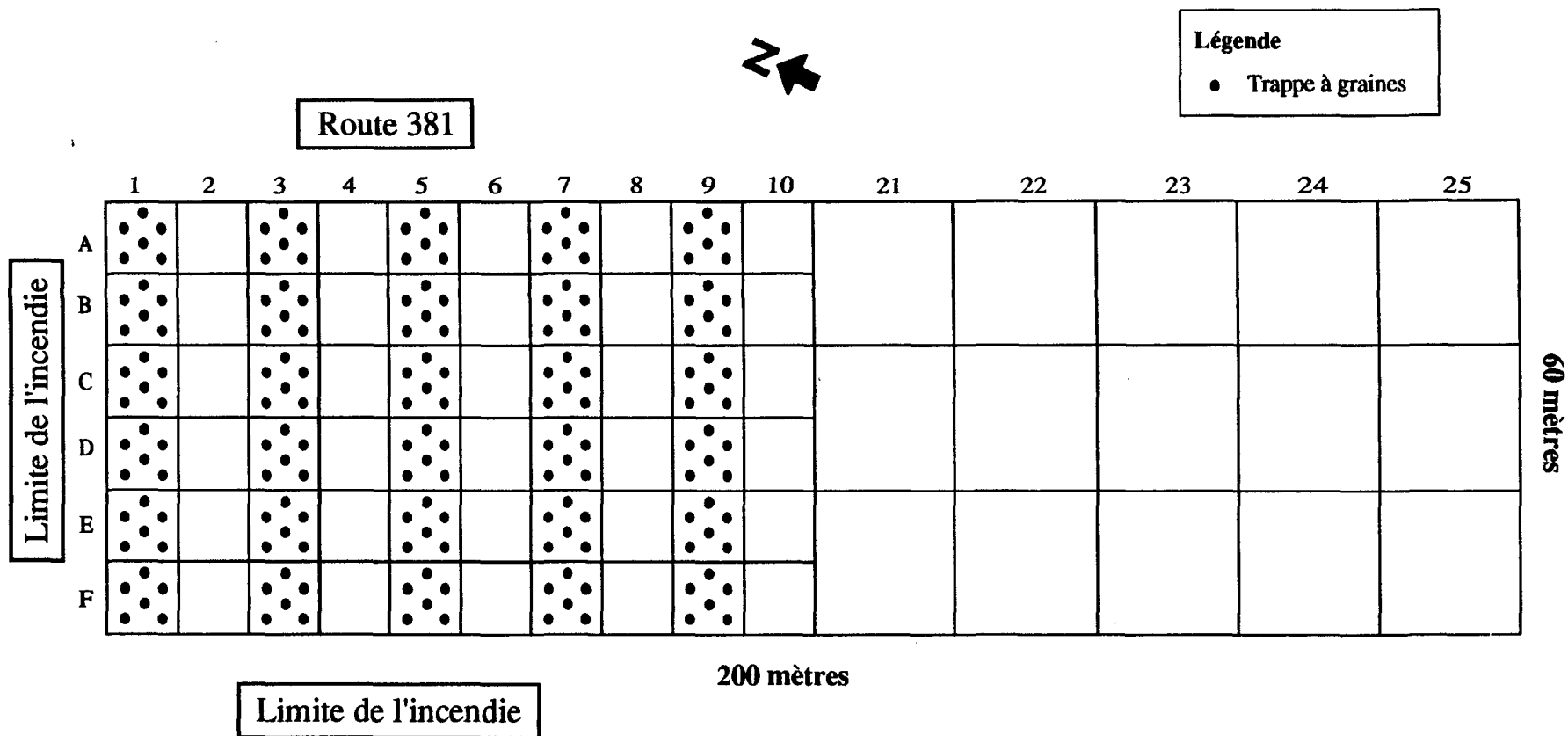


Figure 4. Dispositif expérimental du site JAR-FEU.



Figure 5. Trappes à graines du site JAR-FEU.

au fond afin de laisser s'écouler l'eau, recouverte d'une "broche à poule" (maille de 12 mm) pour empêcher la prédation par les rongeurs et maintenue directement au sol par un clou de 30 cm enfoncé dans la chaudière. Six trappes à graines furent placées par quadrat de 10 X 10 mètres (0,37 trappe à graines/m²). Cent quatre-vingts trappes à graines (surface totale d'échantillonnage = 1 108,35 m²) furent distribuées à l'intérieur du quadrat de 6 000 m², de façon à ce qu'elles soient à une distance égale les unes des autres et à couvrir la plus grande surface (figure 4). Les quadrats échantillons furent disposés en cinq rangées de six quadrats afin de faciliter la récolte des graines.

3.3.3 Données recueillies

Au cours de l'été 1992, une cartographie des arbres survivants et de la régénération de sapins non-brûlée fut faite pour l'ensemble de la place échantillon. Un relevé floristique fut également réalisé pour chacun des quadrats contenant des trappes à graines sur une surface de 4 m². Chaque relevé comprenait une évaluation de l'abondance des différentes espèces présentes suivant la méthode déjà énoncée à la section 3.2.1. Finalement, les 180 trappes à graines furent visitées et les graines furent ramassées à toutes les deux semaines de la fin du mois d'août à la mi-novembre 1992. De plus, une récolte eut lieu au printemps 1993.

3.3.4 Analyse des échantillons en laboratoire

Le contenu de chacune des trappes à graines fut examiné sous une loupe binoculaire et les graines furent extraites et identifiées. Elles furent séchées à l'air et entreposées à l'obscurité à une température de 5 °C pendant environ cinq mois. Par la suite, ces graines furent soumises à un test de germination dans des chambres à environnement contrôlé. Les

techniques et les conditions de germination de cette partie furent adaptées à partir des méthodes standards décrites par Edwards (1987) et Schopmeyer (1974). Les graines furent placées sur deux couches de papier filtre (Whatman Qualitative 1) dans un plat de pétri de 10 cm ou 15 cm, selon le nombre de graines. Elles furent ensuite arrosées d'une solution aqueuse contenant un fongicide (10% Captan, 2% Benomyl) (Houle et Payette 1990). Les conditions de germination consistaient en une alternance jour-nuit: soit un jour de huit heures de lumière avec une température de 30 °C et une nuit de seize heures avec une température de 20 °C. Les tests de germination durèrent un minimum de 28 jours. À la fin de cette période, les graines n'ayant pas germé furent soumises à un test de viabilité selon la méthode standard décrite par Edwards (1987). Les graines furent coupées en deux afin de vérifier si l'embryon et l'endosperme étaient complets. Une moitié de ces dernières fut immergée dans une solution aqueuse de chlorure de tétrazolium 1% pendant 36 heures à l'obscurité (Houle et Payette 1990). Seulement les embryons complètement colorés en rouge furent classés comme étant viables. La viabilité finale estimée incluait le test de germination et le test de viabilité (Houle et Payette 1991).

CHAPITRE IV

RÉSULTATS

4.1 Reconstitution de l'historique des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette

La chronologie des sapins baumiers s'étend sur une période de 158 ans, soit de 1825 à 1982. L'âge des arbres variait de 65 à 156 ans. L'âge moyen de ces individus était de 85 ans. La courbe de croissance indicée à partir d'une droite (figure 6a) indique une croissance très variable jusqu'en 1876. Cependant, cette période n'est couverte que par un seul individu. Elle est suivie d'une croissance lente des individus jusqu'en 1920. Ce n'est qu'après cette date que la majorité des individus montrent une reprise de croissance marquée. La période du XX^e siècle est plus fiable parce qu'elle est représentée par la majorité des individus. Des réductions de croissance apparaissent entre 1975 et 1979, entre 1940 et 1954, entre 1931 et 1938 ainsi qu'entre 1910 et 1920. Ces périodes défavorables se retrouvent de façon plus prononcée sur la courbe indicée à partir d'une régression polynomiale (figure 6b). On remarque également plusieurs périodes où l'indice de croissance était supérieur à un, c'est-à-dire supérieur à la moyenne, notamment entre 1969 et 1976, entre 1954 et 1960, entre 1938 et 1942 ainsi qu'entre 1921 et 1932.

Le premier histogramme pondéré montrant le début des périodes de réduction de croissance chez le sapin, nous indique que pour plusieurs années la fréquence fut supérieure à 40% : entre 1985 et 1987, entre 1980 et 1981, en 1976 ainsi qu'en 1952 (figure 7a). Les deux autres histogrammes mettent en évidence les années de croissance les plus faibles (figure 7b) et celles de reprise de croissance (figure 7c). Les périodes de très faible croissance furent enregistrées entre 1976 et 1979, en 1952, entre 1912 et 1915 ainsi qu'entre 1886 et 1897. Quant à elles, les périodes de reprise de croissance se retrouvaient après ces périodes, soit en 1980, en 1953 et en 1915.

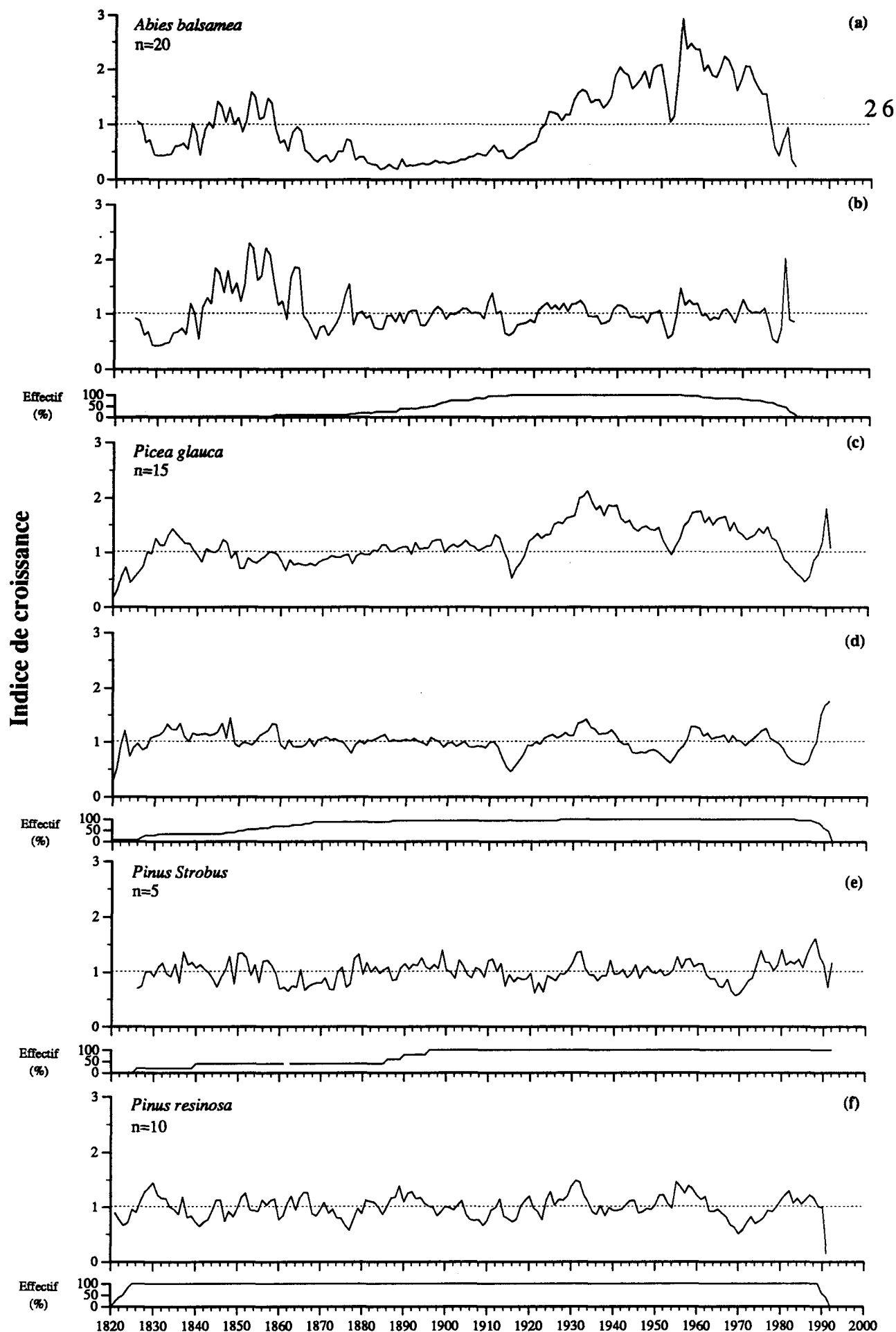


Figure 6. Courbes dendrochronologiques indicées des sapins et des épinettes (a et c) à partir d'une droite, (b et d) à partir d'une polynomiale, des pins blancs et des pins rouges (e et f) à partir d'une polynomiale. Sous les chronologies apparaissent les graphiques des variations de l'effectif dans le temps.

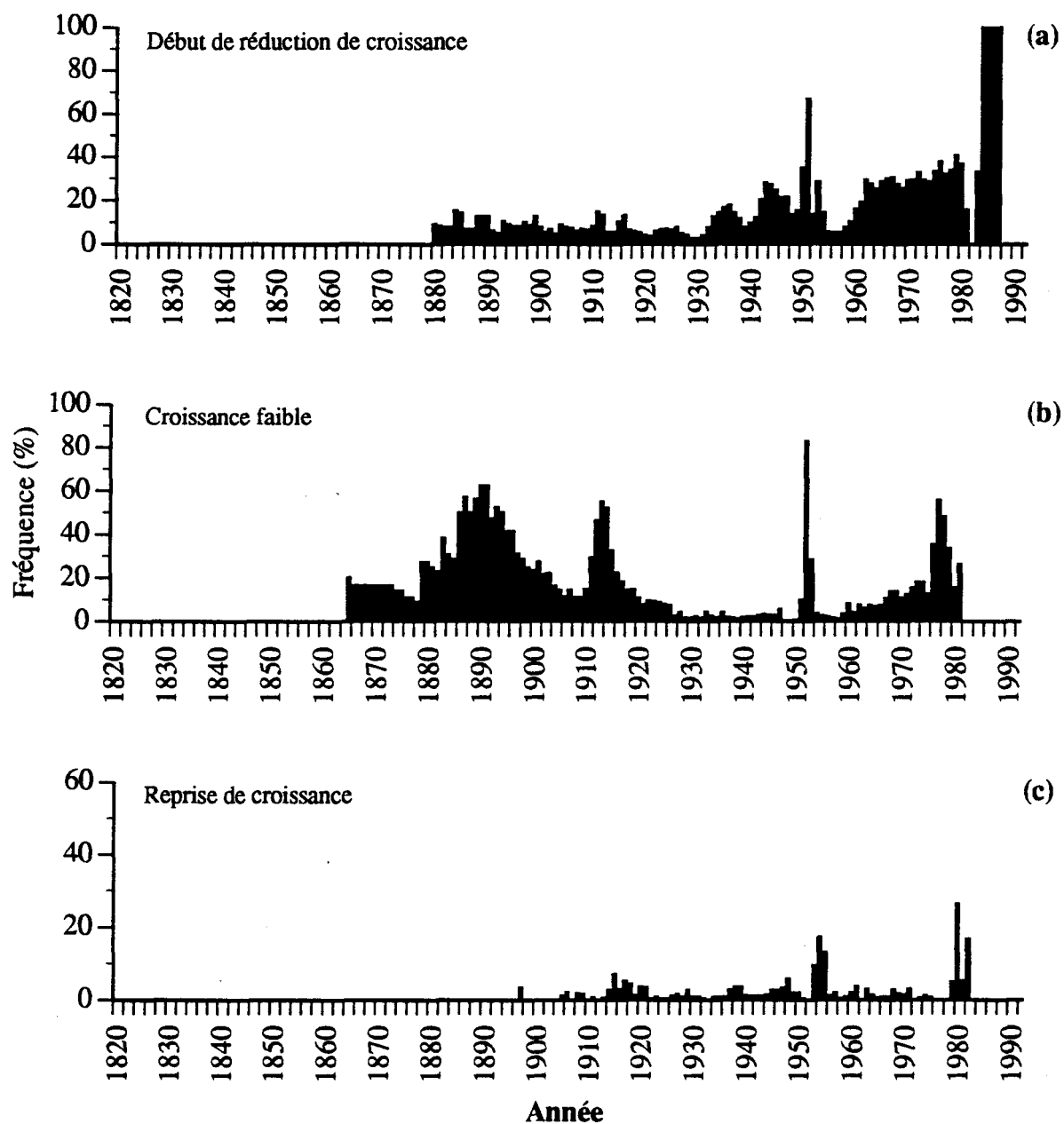


Figure 7. Histogrammes pondérés (a) des débuts de réduction de croissance, (b) des années de croissance les plus faibles et (c) des reprises de croissance pour les sapins baumiers des deux sites étudiés (n=231).

Chez les épinettes blanches, la chronologie s'étale sur une période de 172 ans, soit de 1820 à 1991. L'âge moyen des arbres récoltés était de 139 ans. L'âge des individus variait de 67 à 215 ans. La courbe de croissance indicée à partir d'une droite indique d'importantes réductions de croissance chez cette espèce, notamment entre 1976 et 1988, entre 1939 et 1957, entre 1911 et 1922, entre 1860 et 1880 ainsi qu'entre 1837 et 1840 (figure 6c). On retrouve aussi ces périodes sur la courbe indicée à partir d'une régression polynomiale (figure 6d). De plus, il y a plusieurs époques où la croissance radiale fut supérieure à la moyenne, soit entre 1972 et 1978, entre 1958 et 1969, 1922 et 1942 ainsi qu'entre 1881 et 1893.

L'histogramme pondéré des débuts de réduction de croissance montre trois périodes où la fréquence fut supérieure à 40%: entre 1977 et 1979, entre 1952 et 1953 et en 1912 (figure 8a). On retrouve également trois périodes où la croissance fut faible, soit entre 1979 et 1988, en 1953, ainsi qu'en 1914 et 1915 (figure 8b). Les reprises de croissance des épinettes blanches se produisirent en 1989, en 1955 et en 1924 (figure 8c).

La chronologie des pins blancs s'échelonne sur une période de 167 ans et celle des pins rouges de 171 ans, soit pour les deux espèces environ de 1821 jusqu'à 1992. L'âge moyen des arbres non-hôtes était respectivement de 125 ans pour les pins blancs et de 168 ans pour les pins rouges. Les courbes de croissance indicées de ces arbres montrent plusieurs variations interannuelles importantes (figures 6e et 6f). On remarque des variations de croissance prononcées, périodiques et relativement synchrones entre les deux espèces. Chez les pins blancs, les périodes où l'indice de croissance fut inférieur à la moyenne sont entre 1962 et 1973, entre 1951 et 1954, entre 1945 et 1947, entre 1932 et 1938, entre

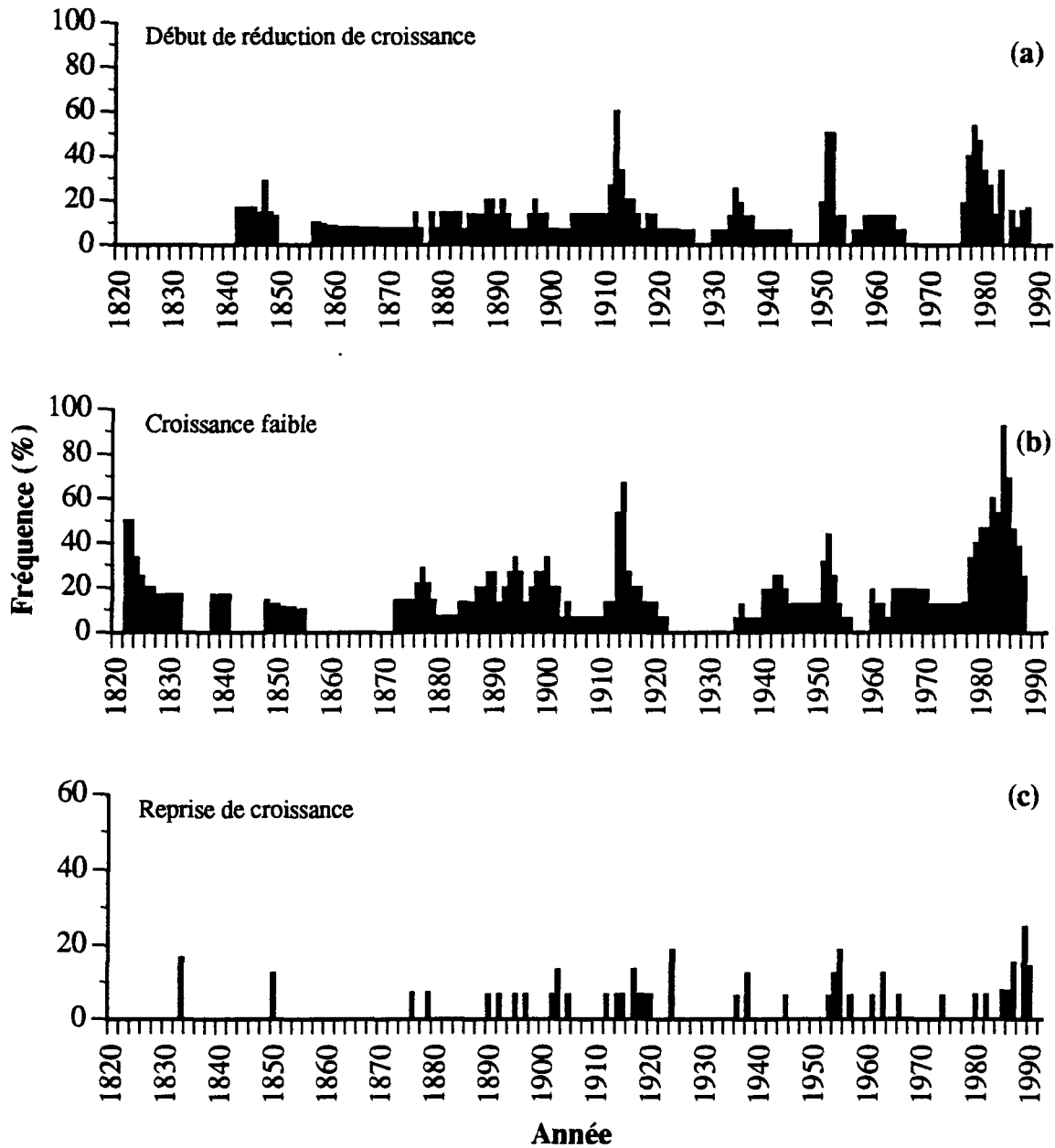


Figure 8. Histogrammes pondérés (a) des débuts de réduction de croissance, (b) des années de croissance les plus faibles et (c) des reprises de croissance pour les épinettes blanches (n=15).

1913 et 1928 ainsi qu'entre 1859 et 1874. La croissance fut supérieure à la moyenne entre 1973 et 1990, entre 1954 et 1962, entre 1940 et 1950 mais, entrecoupée par des réductions de croissance de quelques années, entre 1928 et 1934 ainsi qu'entre 1889 et 1901. Chez les pins rouges, les périodes où l'indice de croissance fut inférieur à la moyenne se situent entre 1962 et 1978, entre 1952 et 1954, entre 1945 et 1950, entre 1932 et 1942, entre 1920 et 1924, entre 1913 et 1918, entre 1904 et 1912, entre 1871 et 1880 ainsi qu'entre 1838 et 1844. La croissance fut supérieure à la moyenne entre 1980 et 1990, entre 1954 et 1963, entre 1942 et 1946, entre 1924 et 1935, entre 1886 et 1897 ainsi qu'entre 1826 et 1834.

4.2 Dynamique naturelle d'une sapinière

4.2.1 Description des sites

Les sapinières sélectionnées avaient une forte proportion de sapins baumiers avant la dernière épidémie (pratiquement 100 % du peuplement). Ces sapinières avaient une densité moyenne de 13 050 tiges/ha. La flore des sapinières étudiées était essentiellement boréale et caractéristique de la forêt de conifères. Le tableau 1 présente le relevé floristique du site JAR-92-01.

Tableau 1. Relevé floristique des strates muscinale, herbacée et arbustive du site JAR-92-01.

	Classes de recouvrement ²
<u>Strate muscinale</u>	
<i>Dicranum</i> sp.	+
<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.	+
<u>Strate herbacée</u>	
<i>Clintonia borealis</i> (Ait.) Raf.	1
<i>Coptis groenlandica</i> (Oeder) Fern.	1
<i>Cornus canadensis</i> L.	4
<i>Dryopteris</i> sp.	+
<i>Linnaea borealis</i> L.	1
<i>Lycopodium obscurum</i> L.	1
<i>Oxalis montana</i> Raf.	1
<i>Rubus idaeus</i> L.	1
<u>Strate arbustive</u>	
<i>Abies balsamea</i> (L.) Mill.	3
<i>Betula papyrifera</i> Marsh.	3

4.2.2 Arbres adultes

Les deux sites échantillonnés contenaient presque exclusivement du sapin baumier. Seulement une épinette blanche fut retrouvée à l'intérieur du site JAR-91-01 et un bouleau à papier dans le site JAR-92-01. Le nombre de sapins récoltés pour une superficie de 100 m² fut de 131 tiges pour le premier site et de 130 tiges pour le second. La densité moyenne des arbres pour les deux sites était de 13 050 tiges/ha. L'ensemble des sapins baumiers était mort et avait la tête cassée au moment de la récolte (figure 9). L'âge moyen de ces populations était de 70 ans.

² Classes de recouvrement: < 1% (+), 1-5% (1), 6-25% (2), 26-50% (3), 51-75% (4) et 76-100% (5).



Figure 9. Sapinière du site JAR-91-01, une dizaine d'année après avoir été affectée par une épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette.

Ces arbres ont une structure d'âge équiennne (figures 10a et 10b) dont la distribution est conforme à la courbe normale pour la période de 1890 à 1925 d'après le test G (site JAR-91-01: $G_c = 3,39 < \chi^2_{0,01} = 18,48$; site JAR-92-01: $G_c = 6,04 < \chi^2_{0,01} = 18,48$) et le test Kolmogorov-Smirnov (site JAR-91-01: $D = 0,0428 < D_{0,01} = 0,0945$; site JAR-92-01: $D = 0,0222 < D_{0,01} = 0,0953$). La période d'installation de ces populations s'échelonne de 1825 à 1949. Toutefois, la période où l'on observe le maximum d'établissement (72% des sapins) se situe de 1900 à 1919. L'établissement des sapins cessa à partir de 1949. La période de mortalité de ces sapins s'étala de 1956 à 1988 (figures 10c et 10d). La mortalité fut massive (71% des sapins) plus particulièrement de 1975 à 1984. En 1989, tous les sapins baumiers des deux sites étudiés avaient succombé aux défoliations par la tordeuse.

4.2.3 Régénération

Un nombre total de 266 semis fut récolté. Parmi les espèces présentes, on retrouvait principalement du sapin baumier (77%), du bouleau à papier (23%) et quelques épinettes blanches. La densité variait de 36 000 à 136 300 tiges/ha pour le sapin et de 14 400 à 36 300 tiges/ha pour le bouleau.

4.2.3.1 Sapin baumier

La régénération de sapins baumiers était abondante pour les deux sites. Les structures d'âge de ces jeunes sapins sont équiennes (figures 11a et 11b). Pour la période de 1974 à 1982, celle des semis du site JAR-91-01 est conforme à la courbe normale d'après le test G ($G_c = 8,59 < \chi^2_{0,01} = 13,28$) et le test de Kolmogorov-Smirnov ($D = 0,0549 < D_{0,01} = 0,0591$), contrairement à celle du site JAR-92-01 ($G_c = 17,18 > \chi^2_{0,01} = 13,28$; $D = 0,0453$

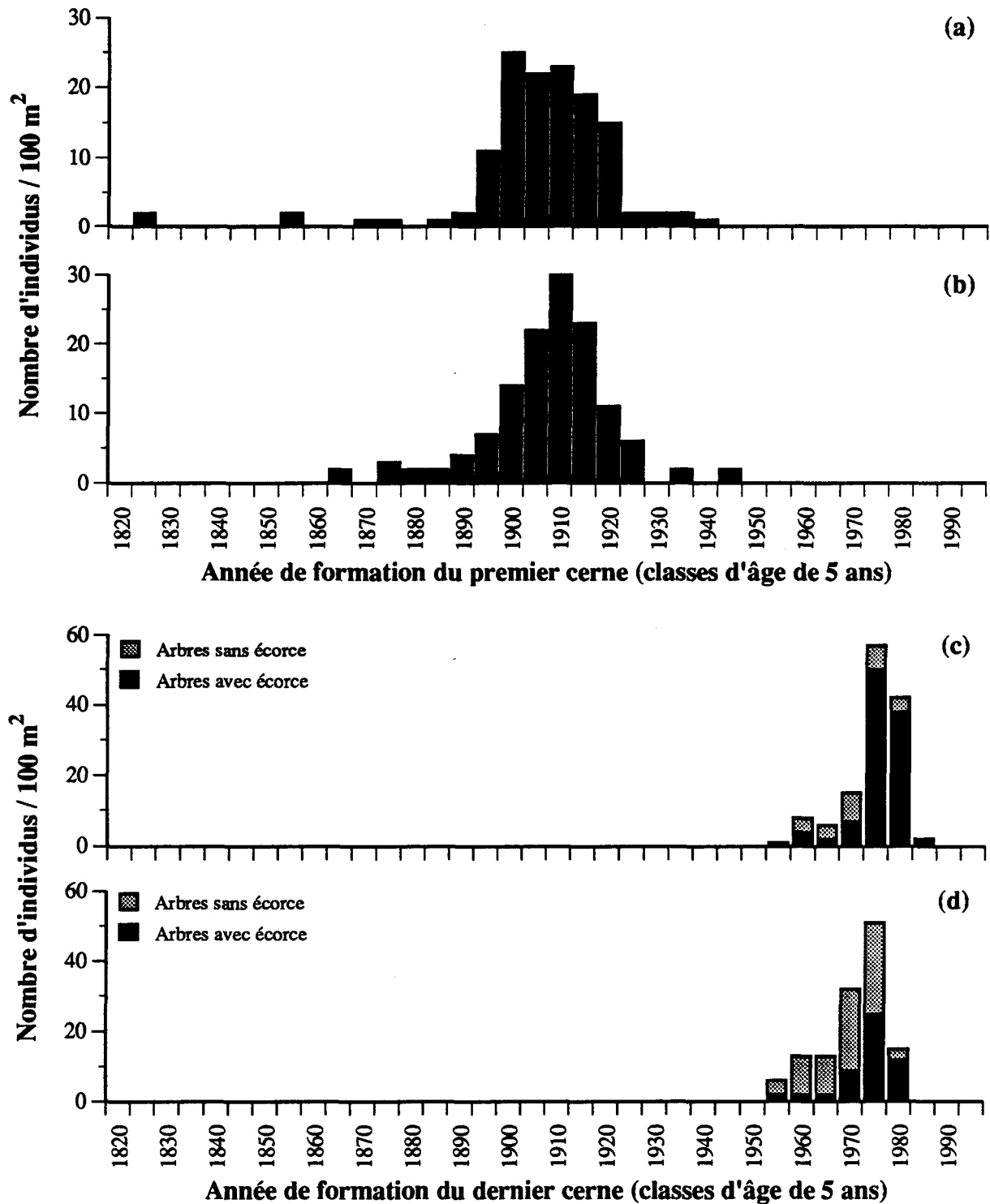


Figure 10. Structures d'âge des sapins baumiers des sites (a) JAR-91-01 (n=131), (b) JAR-92-01 (n=130) et structures de mortalité des sites (c) JAR-91-01 et (d) JAR-92-01.

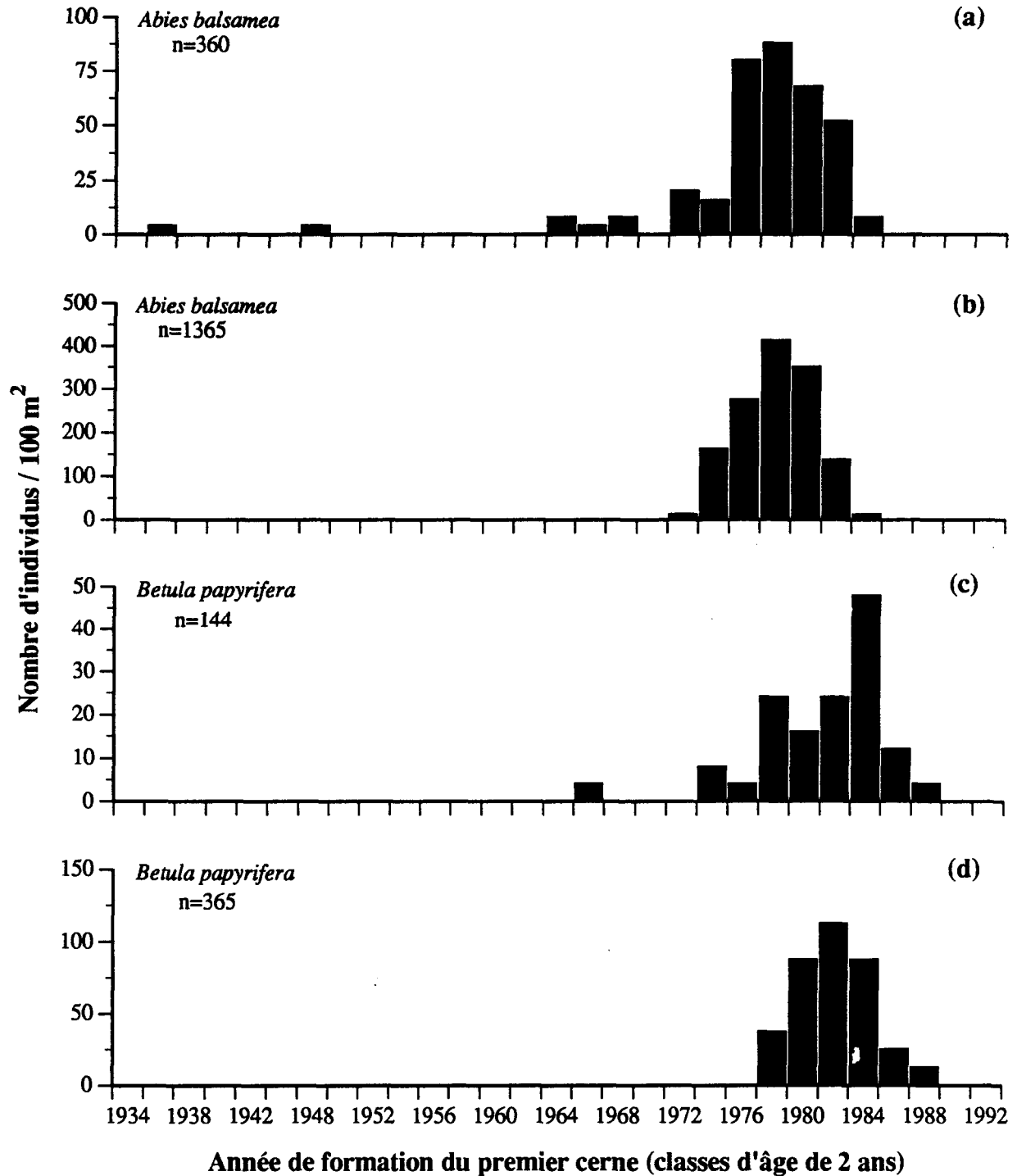


Figure 11. Structures d'âges de la régénération de sapins baumiers des sites (a) JAR-91-01, (b) JAR-92-01 et de bouleaux à papier des sites (c) JAR-91-01 et (d) JAR-92-01.

$> D_{0,01} = 0,0282$). L'âge moyen de cette régénération était de 15 ans. Leur installation s'est faite de 1964 jusqu'à 1984. La période où l'installation fut maximale (74% des semis de sapins) s'étend de 1974 à 1982. Aucune installation ne fut observée après 1984 pour les sites d'étude.

4.2.3.2 Bouleau à papier

La régénération de bouleaux à papier était abondante mais dans des proportions moindres que celle de sapins baumiers. Les jeunes bouleaux ont des structures d'âge équiennes (figures 11c et 11d). Pour la période de 1974 à 1988, celle du site JAR-91-01 se conforme à la courbe normale d'après le test G ($G_c = 16,62 < \chi^2_{0,01} = 18,48$) mais pas selon le test de Kolmogorov-Smirnov ($D = 0,1077 > D_{0,01} = 0,0871$). Pour la période de 1978 à 1988, celle du site JAR-92-01 se conforme à la courbe normale d'après les deux tests ($G_c = 4,04 < \chi^2_{0,01} = 15,09$; $D = 0,0357 < D_{0,01} = 0,0540$). Les bouleaux se sont installés à partir de 1966 jusqu'à 1989. Toutefois, l'installation de la plupart des individus (80% des semis de bouleaux) s'est faite de 1978 à 1984. La période d'établissement se termina vers 1989.

4.3 Régénération d'une sapinière après un incendie forestier

4.3.1 Description du site

Un an après l'incendie, il y avait peu d'arbres survivants sur le site d'étude (figure 12); seulement trois bouleaux à papier et trois épinettes blanches furent retrouvés encore vivants. Aucun semencier de sapins baumiers ne fut repéré sur le site ou à proximité.

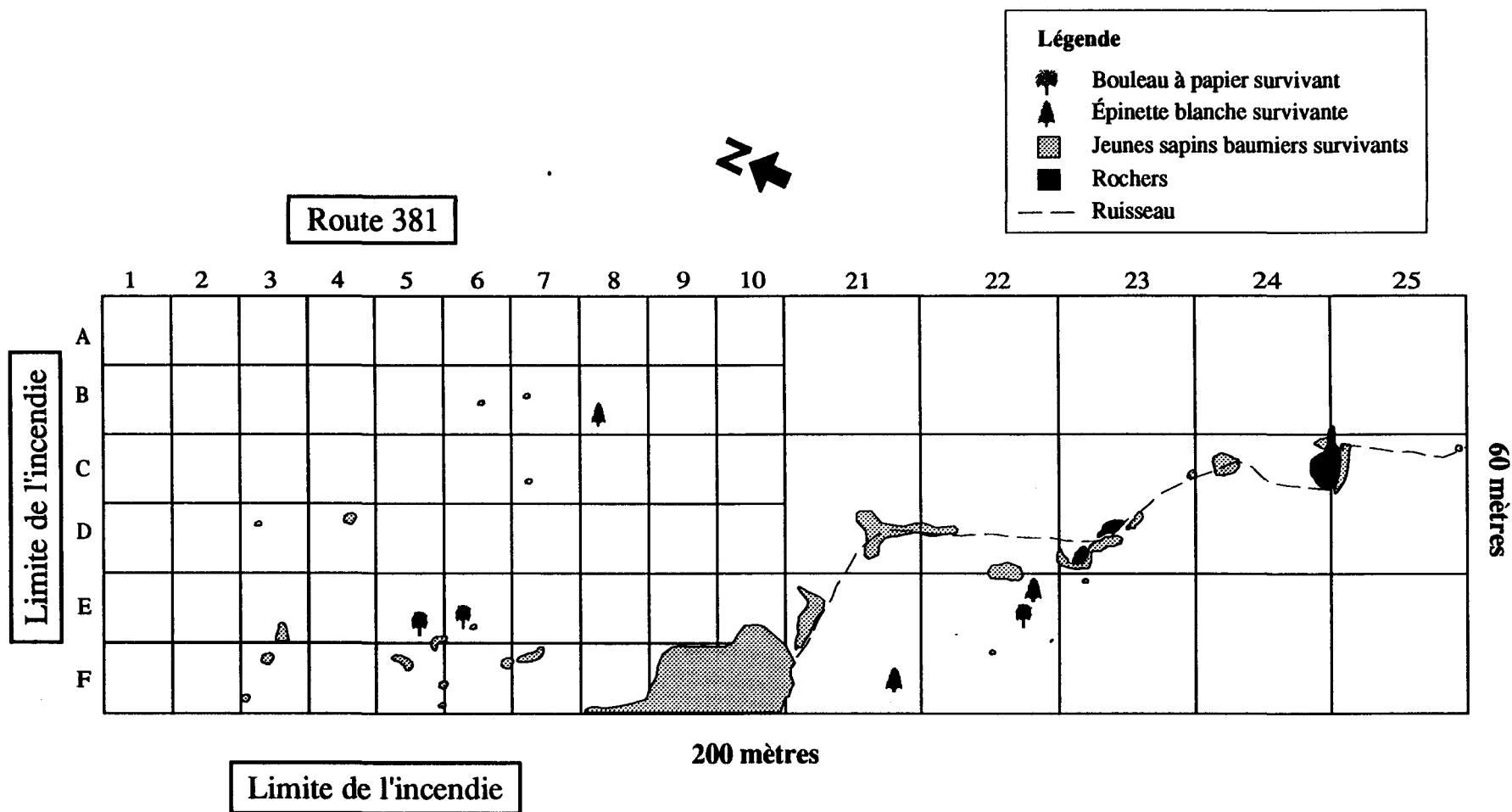


Figure 12. Cartographie des arbres survivants et des jeunes sapins baumiers survivants de l'incendie forestier de mai 1991 (site JAR-FEU).

Toutefois, la présence de souches et de tronc de sapins confirma la présence antérieure d'une sapinière sur cet emplacement. De plus, il y avait une quantité importante de "squelettes" de jeunes sapins à l'intérieur du brûlis. Certaines zones, de faible dimension, furent épargnées par les flammes et présentaient des îlots de jeunes sapins survivants (figure 13). Finalement, la flore retrouvée à l'intérieur du site JAR-FEU est présentée dans le tableau 2. Elle était principalement constituée de régénération végétative de *Betula papyrifera*, *Cornus canadensis*, et *Maianthemum canadense*. Il y avait également d'importantes colonies d'*Epilobium angustifolium* et de *Rubus idaeus*.



Figure 13. Régénération survivante de sapins baumiers du site JAR-FEU.

Tableau 2. Relevé floristique des strates herbacée et arbustive du site JAR-FEU.

	Classes de recouvrement*											
	A1	B1	C1	D1	E15	F1	A3	B3	C3	D3	E3	F3
<u>Strate herbacée</u>												
<i>Abies balsamea</i> (L.) Mill.												
<i>Aster acuminatus</i> Michx.												
<i>Betula papyrifera</i> Marsh.			1	1						+		
<i>Clintonia borealis</i> (Ait.) Raf.					+							
<i>Coptis groenlandica</i> (Oeder) Fern.												+
<i>Cornus canadensis</i> L.			1		3	5		+		3	1	3
<i>Dryopteris disjuncta</i> (Ledeb) Morton							1		+			
<i>Epilobium angustifolium</i> L.a.n.		1	1	+	+	1		1		2	1	
<i>Linnaea borealis</i> L.												+
<i>Lycopodium obscurum</i> L.	+				+			+			+	+
<i>Maianthemum canadense</i> Desf.						+						+
<i>Oxalis montana</i> Raf.		+					1	+				
<i>Panax quinquefolius</i> L.												
<i>Prunus pensylvanica</i> L.f.	+	+	+			+					1	
<i>Pyrola</i> sp.										+		
<i>Ribes glandulosum</i> Grauer												
<i>Rubus idaeus</i> L.	5	2	1	3	3	1		2	1	3	2	2
<i>Sambucus canadensis</i> L.						+						
<i>Solidago macrofila</i> Pursh		2						1				
<i>Trientalis borealis</i> Raf.			+		+			+			3	
<i>Vaccinium</i> sp.												
<u>Strate arbustive</u>												
<i>Abies balsamea</i> (L.) Mill.												
<i>Betula papyrifera</i> Marsh.				1			1	1	2	1		1
<i>Epilobium angustifolium</i> Lam.								1				
<i>Prunus pensylvanica</i> L.f.												
<i>Rubus idaeus</i> L.				3			5	3	4	1	1	1
<i>Sorbus americana</i> Marsh.												

* Classes de recouvrement: <1% (+), 1-5% (1), 6-25% (2), 26-50% (3), 51-75% (4) et 76-100% (5).

	Classes de recouvrement*											
	A5	B5	C5	D5	E5	F5	A7	B7	C7	D7	E7	F7
<u>Strate herbacée</u>												
<i>Abies balsamea</i> (L.) Mill.												2
<i>Aster acuminatus</i> Michx.								1				
<i>Betula papyrifera</i> Marsh.			1	1	1	2	1	2	2			1
<i>Clintonia borealis</i> (Ait.) Raf.				1					1	1		+
<i>Coptis groenlandica</i> (Oeder) Fern.			1	+								
<i>Cornus canadensis</i> L.		2	3	3	2	2		3	2	5	2	4
<i>Dryopteris disjuncta</i> (Ledeb) Morton						+						
<i>Epilobium angustifolium</i> Lam.	+	1	+						1		1	
<i>Linnaea borealis</i> L.				1		1					1	+
<i>Lycopodium obscurum</i> L.				+								
<i>Maianthemum canadense</i> Desf.			2	1		+		2	+	3	1	+
<i>Oxalis montana</i> Raf.												1
<i>Panax quinquefolius</i> L.				1								
<i>Prunus pensylvanica</i> L.f.		+					1			+		
<i>Pyrola</i> sp.												
<i>Ribes glandulosum</i> Grauer				+								
<i>Rubus idaeus</i> L.	3	3	1		5	2	5		2		+	2
<i>Sambucus canadensis</i> L.			1									
<i>Solidago macrofila</i> Pursh												
<i>Trientalis borealis</i> Raf.			1	1				1	+	1		
<i>Vaccinium</i> sp.								1		+		
<u>Strate arbustive</u>												
<i>Abies balsamea</i> (L.) Mill.												
<i>Betula papyrifera</i> Marsh.	1		1									
<i>Epilobium angustifolium</i> Lam.												
<i>Prunus pensylvanica</i> L.f.			1									
<i>Rubus idaeus</i> L.	3											
<i>Sorbus americana</i> Marsh.												

* Classes de recouvrement: <1% (+), 1-5% (1), 6-25% (2), 26-50% (3), 51-75% (4) et 76-100% (5).

	<u>Classes de recouvrement*</u>					
	A9	B9	C9	D9	E9	F9
<u>Strate herbacée</u>						
<i>Abies balsamea</i> (L.) Mill.						
<i>Aster acuminatus</i> Michx.						
<i>Betula papyrifera</i> Marsh.					1	+
<i>Clintonia borealis</i> (Ait.) Raf.	1					+
<i>Coptis groenlandica</i> (Oeder) Fern.						
<i>Cornus canadensis</i> L.	2	2	3	2		2
<i>Dryopteris disjuncta</i> (Ledeb) Morton						
<i>Epilobium angustifolium</i> Lam.		+	1	3	+	1
<i>Linnaea borealis</i> L.						
<i>Lycopodium obscurum</i> L.						
<i>Maianthemum canadense</i> Desf.	1	1	1	1	+	+
<i>Oxalis montana</i> Raf.						
<i>Panax quinquefolius</i> L.						2
<i>Prunus pensylvanica</i> L.f.				+	1	
<i>Pyrola</i> sp.	+					
<i>Ribes glandulosum</i> Grauer						
<i>Rubus idaeus</i> L.	3	3	1	2		1
<i>Sambucus canadensis</i> L.						1
<i>Solidago macrofila</i> Pursh						
<i>Trientalis borealis</i> Raf.	1	1	1		1	
<i>Vaccinium</i> sp.				1		
<u>Strate arbustive</u>						
<i>Abies balsamea</i> (L.) Mill.						
<i>Betula papyrifera</i> Marsh.						
<i>Epilobium angustifolium</i> Lam.						
<i>Prunus pensylvanica</i> L.f.						
<i>Rubus idaeus</i> L.						
<i>Sorbus americana</i> Marsh.		1				

* Classes de recouvrement: <1% (+), 1-5% (1), 6-25% (2), 26-50% (3), 51-75% (4) et 76-100% (5).

4.3.2 Pluie de graines

Au cours de cette étude, une quantité totale de 4 325 graines fut récoltée, comprenant 12 espèces de plantes dont 6 espèces herbacées (16 % des graines récoltées) et 6 espèces arborescentes (84 % des graines récoltées) (tableau 3).

Tableau 3. Pluie de graines de douze espèces de plantes du parc des Grands-Jardins pour la période s'échelonnant de la mi-août 1992 à la mi-mai 1993.

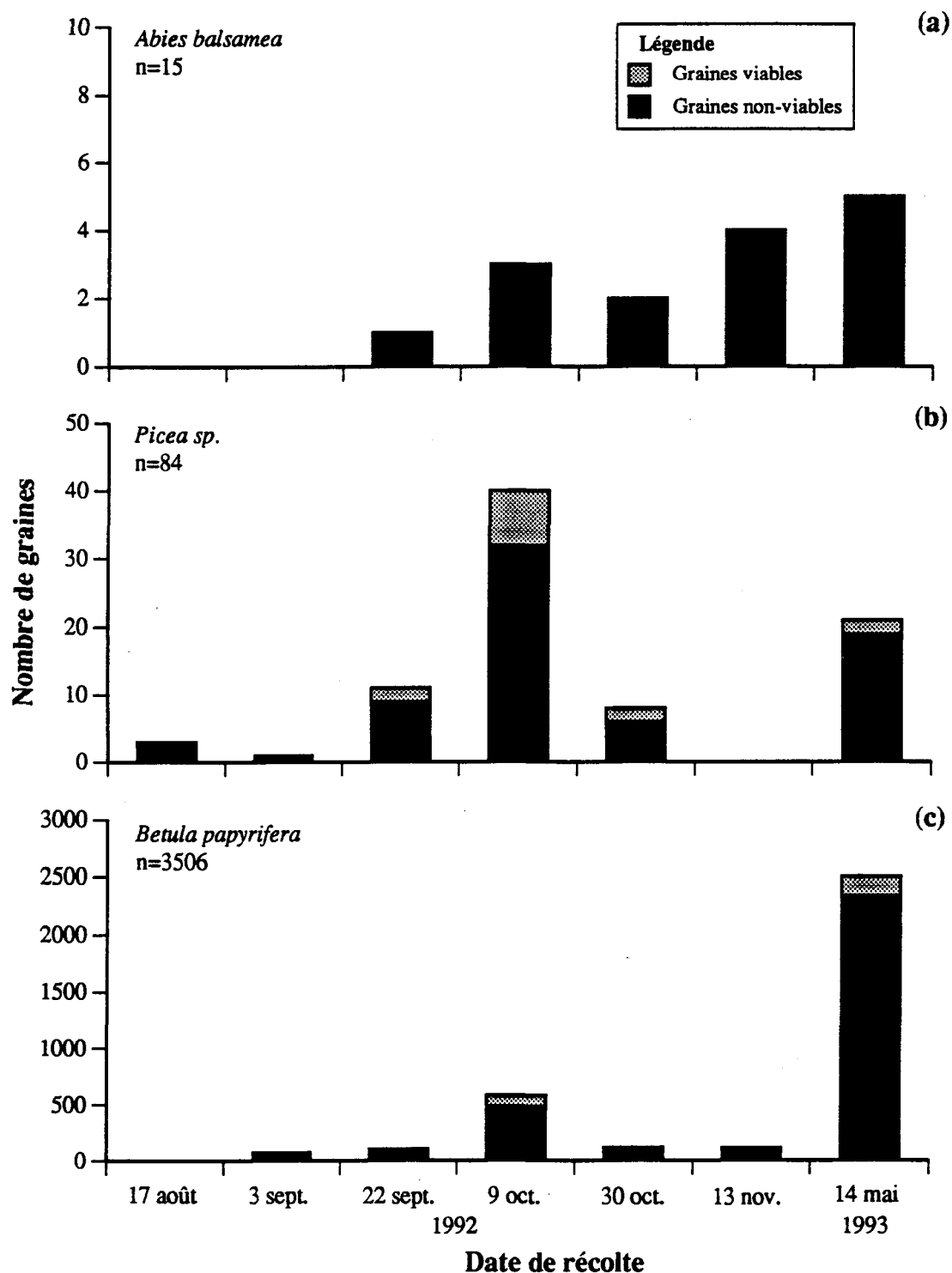
	Nombre total de graines récoltées	Nombre de graines/m ²	Viabilité totale ³ des graines (%)	Dispersion hivernale ⁴ (%)
<i>Abies balsamea</i> (L.) Mill.	15	1,4	0	33
<i>Acer spicatum</i> Lam.	10	0,9	60	20
<i>Alnus</i> sp.	5	0,5	20	100
<i>Aster acuminatus</i> Michx.	221	19,9	31	4
<i>Betula papyrifera</i> Marsh	3506	316,3	9	71
<i>Epilobium angustifolium</i> Lam.	191	17,2	28	4
<i>Galeopsis Tetrahit</i> L.	4	0,4	100	0
<i>Oxalis montana</i> Raf.	5	0,5	100	0
<i>Picea</i> sp.	84	7,6	17	25
<i>Rubus idaeus</i> L.	277	25,0	22	9
<i>Sambucus pubens</i> Michx.	1	0,1	0	0
<i>Vaccinium</i> sp.	5	0,5	20	20

Nous nous attarderons plus particulièrement sur ces trois espèces arborescentes: le sapin baumier, l'épinette et le bouleau à papier. Pour ces trois espèces, la période de

³ La viabilité totale comprend: les résultats du test de germination et ceux du test de viabilité.

⁴ Période s'échelonnant de la mi-novembre 1991 à la mi-mai 1993.

dispersion des graines (pluie de graines) s'échelonna de la fin du mois d'août 1992 jusqu'au printemps 1993 (figure 14). Chez l'épinette, c'est de la fin septembre jusqu'à la mi-octobre que la pluie de graines fut maximale tandis que chez le sapin et le bouleau, ce fut au cours de l'hiver. Finalement, le patron spatial de dispersion des graines de ces espèces est présenté à la figure 15. Les graines de sapins ne présentent pas un patron précis de dispersion à l'intérieur du site. Par contre, chez l'épinette et le bouleau, les graines se retrouvent principalement à proximité des semenciers survivants et des limites de l'incendie.



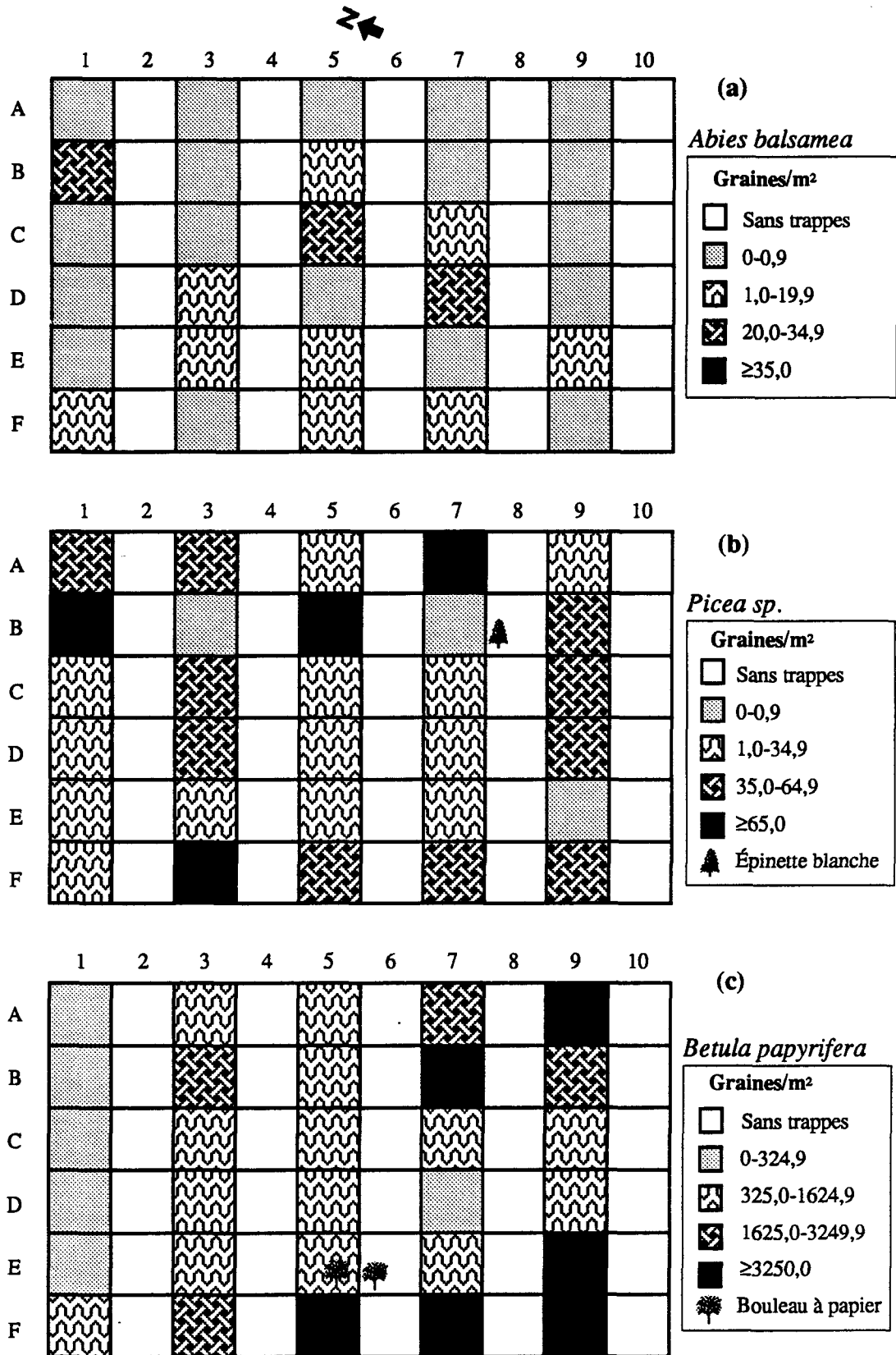


Figure 15. Patron spatial de dispersion des graines (a) de sapins baumiers, (b) d'épinettes sp. et (c) de bouleaux à papier dans le parc des Grands-Jardins (site JAR-FEU).

CHAPITRE V

DISCUSSION

5.1 Reconstitution de l'historique des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette

La reconstitution de l'historique des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette, pour le secteur du parc des Grands-Jardins, a mis en évidence trois épidémies majeures de la tordeuse au cours du XX^e siècle. Ces épidémies de la tordeuse sont enregistrées chez les arbres hôtes par des ralentissements de la croissance, absents chez les arbres non-hôtes (Blais 1962; Swetnam *et al.* 1985). Ces ralentissements de la croissance chez les arbres hôtes sont typiques: ils sont graduels au début, ils atteignent le point le plus bas puis, les arbres reprennent une croissance normale (Blais 1962). Les histogrammes pondérés des réponses des arbres hôtes illustrent bien ce phénomène. De plus, ces derniers sont fiables puisqu'ils sont le reflet de l'ensemble des échantillons.

L'analyse des courbes de croissance des arbres hôtes a permis de situer les périodes de ralentissement de la croissance entre 1975 et 1988, entre 1939 et 1954, entre 1931 et 1938 entre 1910 et 1922, entre 1860 et 1880 ainsi qu'entre 1837 et 1840. Cependant, certaines de ces périodes sont synchrones avec celles retrouvées chez les arbres non-hôtes de la tordeuse, notamment entre 1945 et 1950, entre 1932 et 1942 ainsi qu'entre 1860 et 1880. Ces périodes de ralentissement peuvent avoir été causées par des conditions climatiques défavorables comme l'avait souligné Blais (1954). On doit être prudent quant à l'interprétation de la période précédant 1876 puisque les conifères présents étaient à l'époque très jeunes et probablement supprimés sous la canopée. Les périodes où la réduction de croissance fut intense chez les arbres hôtes sont de 1976 à 1979, de 1952 à 1953 et de 1912 à 1915. Les premières années de réduction de croissance prononcée furent 1976, 1950 et 1911. Habituellement, la première année de réduction importante de croissance est enregistrée 2 à 4

ans après le début de l'infestation (Blais 1958, 1962, 1965). Donc, pour la zone d'étude du parc des Grands-Jardins, les épidémies débutèrent approximativement en 1974, en 1948 et en 1909.

5.1.1 Épidémie de 1974

Selon l'historique de la dernière épidémie de la tordeuse survenue dans l'est de l'Amérique du Nord, la défoliation aurait atteint le parc des Grands-Jardins vers 1974 (Hardy *et al.* 1983, 1986; Kettela 1983), ce qui correspond avec nos résultats. Blais (1985) quant à lui, mentionne qu'elle atteignait la réserve faunique des Laurentides en 1972. Le décalage de quelques années observé entre ces deux secteurs pourtant adjacents est explicable par le fait que l'épidémie se déplaçait d'ouest en est et que l'actuel parc des Grands-Jardins est situé à l'extrémité est du territoire échantillonné par Blais (1985).

Cette épidémie fut bien enregistrée dans les courbes de croissance indicées des arbres hôtes comparativement à celles des arbres non-hôtes. Les histogrammes pondérés des espèces hôtes en témoignent également. La période de réduction de croissance dura environ 13 ans. Cette épidémie semble avoir été aussi longue et aussi intense que celle sévissant, à la même époque, dans la réserve faunique des Laurentides (Blais 1985) et dans le nord du lac St-Jean (Morin et Laprise 1990).

5.1.2 Épidémie de 1948

D'après Blais (1964), Brown (1970) et Hardy *et al.* (1986), l'invasion aurait atteint la zone d'étude vers 1948, ce qui correspond à nos résultats. Toutefois, cette épidémie ne

semble pas s'être déroulée en deux vagues dans la région, contrairement à ce que Blais (1964) avait observé pour la réserve faunique des Laurentides. Les réductions de croissance furent bien enregistrées dans les courbes de croissance indicées des arbres hôtes par rapport aux arbres non-hôtes de même que dans les histogrammes pondérés. La période de ralentissement de croissance fut d'environ de 6 ans. Ce ralentissement fut de moins grande amplitude que pour l'épidémie de 1974, suggérant une moins grande mortalité.

5.1.3 Épidémie de 1909

Cette épidémie atteignait la province en 1909 (Brown 1970) et l'infestation était enregistrée en 1910 dans le parc des Grands-Jardins. Elle correspond à celle qui a frappé la quasi totalité du Québec ainsi que le Nouveau-Brunswick et Terre-Neuve (Blais 1983). Elle aussi fut bien enregistrée dans les courbes des arbres hôtes. Elles montrent, comme Blais (1965) ainsi que Morin et Laprise (1990) l'avaient observé, deux périodes successives de ralentissement de la croissance mais de façon bien moins prononcée. Toutefois, ces arbres étaient bien jeunes à l'époque, ce qui explique en partie la faiblesse du signal.

Les histogrammes pondérés montrent également la réduction de croissance associée à cette épidémie. La période de ralentissement de croissance fut d'environ 12 ans. L'intensité de cette épidémie semble aussi importante que celle de 1974. On peut donc supposer que la mortalité fut aussi grande que dans la réserve faunique des Laurentides (Blais 1965). D'ailleurs, les peuplements de sapins étudiés ont probablement bénéficié de l'ouverture du couvert végétal, associée à la défoliation, pour se développer à l'instar d'autres peuplements au Québec (Blais 1965; Morin 1994) et au Nouveau-Brunswick (Baskerville 1986; Baskerville et MacLean 1979; MacLean 1979; 1984).

5.1.4 Période précédant 1909

D'après Blais (1965), il y aurait eu, pour la réserve faunique des Laurentides, deux épidémies au cours du XIX^e siècle, débutant vers 1837 et 1811. La chronologie des arbres hôtes nous permet de remonter seulement jusqu'en 1820. La chronologie des sapins ne comptait qu'un seul individu à cette époque. Celle des épinettes est plus fiable puisqu'elle comptait déjà quatre individus. On remarque, chez les épinettes blanches, un faible ralentissement de la croissance radiale débutant en 1836. Cependant, nous ne pouvons affirmer avec certitude que cela soit attribuable à une épidémie puisque ces individus étaient très jeunes et qu'ils étaient probablement sous couvert. De plus, cette période de ralentissement est également observable chez les arbres non-hôtes.

5.2 Dynamique naturelle d'une sapinière

5.2.1 Arbres adultes

La plupart des sapins baumiers étudiés étaient préétablis au moment de l'épidémie de 1909. Leur distribution était conforme à la courbe normale, comme l'avait observé Morin (1990) au nord du Sagueny—Lac-St-Jean. L'établissement des semis fut synchrone pour les deux sites d'étude. Près de 70% des tiges étaient présentes en 1914, au moment du ralentissement maximal de la croissance. Ces tiges devaient provenir, comme c'est généralement le cas, de la banque de plantules déjà en place sous le couvert végétal mais dont la croissance était supprimée (Ghent 1958; Hatcher 1960; Morin 1990). Cette banque de plantules est généralement abondante et elle est alimentée de façon continue par une pluie bisannuelle de graines provenant des cônes se décortiquant après leur maturation (Ghent

1958). D'après LeBarron (1939), Hatcher (1960) et Morin (1994), la majorité des populations équiennes de sapins s'est régénérée après d'importantes perturbations.

L'ouverture du couvert végétal, provoquée par l'épidémie du début du siècle, favorisa la croissance de ces semis et elle leur permit de remplacer le peuplement tué par cette dernière (Hatcher 1960). Le même phénomène fut mis en évidence pour la réserve faunique des Laurentides au Québec (Blais 1965), pour le nord du Saguenay—Lac-St-Jean (Morin 1994) et pour le Nouveau-Brunswick (Baskerville 1986; Baskerville et MacLean 1979; MacLean 1979, 1984). Toutefois, on constate qu'une proportion non-négligeable de semis s'établit au moment même de l'épidémie ainsi qu'après.

La détermination de l'âge chez le sapin baumier n'est jamais une certitude (Gagnon et Morin 1990). Chez ce dernier, il existe une période de croissance juvénile ralentie, pouvant être longue dans certains cas (Ghent 1958; Fowells 1965, Zarnovican 1981). C'est pourquoi, au moment de la récolte des individus, il est facile, si la coupe est effectuée quelques centimètres trop hauts, de perdre certains cernes de croissance. Grâce à une meilleure détermination de l'âge, on pourrait probablement réduire la période d'installation des tiges et décaler la courbe dans le temps vers le début de l'épidémie. On peut donc penser que certains de ces individus étaient plus âgés que ce que l'analyse indique.

La mortalité des sapins baumiers débuta en 1956, soit 4 ans après la première année de défoliation sévère. Toutefois, la plupart des arbres n'avaient plus leur écorce au moment de la récolte. Une recrudescence de la mortalité fut observée à partir de 1970 avec un maximum de mortalité durant la dernière épidémie. Finalement, la mortalité des arbres

adultes fut complète en 1990, soit un peu plus d'une dizaine d'années après le début de l'épidémie (MacLean 1980).

Comme on l'a déjà mentionné auparavant, la détermination de l'âge chez le sapin est problématique. La distinction entre les arbres ayant encore leur écorce et ceux ne l'ayant plus fut faite afin de préciser l'année de formation du dernier cerne, sachant que cela nous rapprochait de l'année de mortalité. De plus, certains arbres ont pu être moribonds pendant quelques années et ne pas avoir produit de cernes de croissance à la base de l'arbre, entraînant une sous-estimation de la date de mortalité. Ceci pourrait donc décaler la cloche de mortalité de quelques années vers la fin de l'épidémie et expliquer la mortalité précoce de certains individus.

5.2.2 Régénération

5.2.2.1 Résineuse

Pour les deux sites étudiés, le sapin baumier était l'essence la mieux représentée dans la strate en régénération; elle comptait pour 77% des semis. Les semis d'épinettes blanches étaient quasiment absents. Bien qu'il y ait des différences d'amplitudes, les structures d'âge des sapins baumiers avaient des formes relativement similaires. La plupart des semis de sapins étaient âgés de moins de 20 ans au moment de la récolte. L'établissement des semis semble s'être effectué principalement avant la dernière épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette. Cependant, quelques individus se seraient installés pendant celle de 1948. Une installation fut également observée pendant la dernière période épidémique. D'autre part, l'installation des semis a cessé complètement depuis la fin de cette dernière. On peut

remarquer aussi que l'établissement de ces semis s'est fait sur une plus courte période que pour le peuplement mère. De plus, la distribution des structures d'âge d'un des sites n'était pas conforme à la courbe normale.

La régénération résineuse est généralement abondante et prédominante dans les peuplements tués par la tordeuse (Baskerville 1975), la stratégie de reproduction du sapin baumier étant basée sur une banque de plantules plutôt que sur une banque de graines (Morin 1990). Au même titre que Marchand (1991) et que Bélanger *et al.* (1993), des distributions normales de fréquences furent généralement observées. Batzer et Popp (1985) ainsi que Marchand (1991) observèrent un faible taux d'installation des plantules de sapins baumiers en période épidémique. Le faible taux d'installation pendant l'épidémie et l'absence d'installation après l'épidémie seraient liés au fait que les insectes provoquent, par leur défoliation, un arrêt de la formation des fleurs femelles (Ghent 1958, Woodwell 1962; Schooley 1978) et qu'ils consomment en plus les jeunes cônes (Powell 1973). La proportion non négligeable de semis installés en période épidémique peut être attribuable au fait que les graines qui ont germé une année proviennent des cônes de l'année précédente qui eux dépendaient de la production, deux ans auparavant, des bourgeons floraux (Ghent 1958). Toutefois, elle est surtout liée à la sous-estimation de la date de mortalité des adultes et de l'âge des semis.

La différence entre la période d'installation de la régénération actuelle et celle du peuplement mère est probablement associée aux difficultés de déterminer l'âge exact, à la sévérité et à l'intensité des épidémies ainsi qu'à la densité du peuplement mère. Comme déjà mentionné auparavant, l'année de formation du premier cerne est toujours un estimé conservateur de l'âge exact. La très grande tolérance à l'ombre du sapin baumier et la

présence des racines adventives sur la tige rendent difficile l'estimation de l'âge au niveau du collet (Ghent 1958; Gagnon et Morin 1991). Il est possible que le peuplement actuel ait été plus dense que celui décédé pendant l'épidémie de 1909. Cela aurait entraîné un rajeunissement continu de la banque de semis. Les semis installés juste avant la dernière épidémie auraient mieux survécu et ils auraient bénéficié de l'ouverture de la canopée. Vézina (1971) démontra que l'installation de semis était possible, même sous un couvert très dense, mais qu'il y avait une inhibition de la croissance. Côté et Bélanger (1991) démontrèrent à leur tour que l'établissement, la survie et la croissance des semis de sapins étaient possibles dans des semblables, mais que cette dernière serait plus lente que dans les milieux plus ouverts. Finalement, une meilleure connaissance des stades juvéniles du sapin baumier et de la dynamique de ces populations ne pourra qu'apporter une meilleure compréhension de ce phénomène.

5.2.2.2 Feuillue

Pour les deux sites étudiés, l'unique essence feuillue présente dans la strate en régénération était le bouleau à papier; elle comptait pour 23% des semis. Pourtant, il n'y avait pratiquement pas de bouleaux arborescents sur les sites ni à proximité. La présence d'essences feuillues parmi la régénération des sapinières affectées par la tordeuse des bourgeons de l'épinette est un phénomène répandu (MacLean 1988; Côté et Bélanger 1991; Marchand 1991) et ce, dans des proportions beaucoup plus importantes que celles retrouvées dans le couvert forestier (Marchand 1991). Cela est sans doute attribuable au fait que le bouleau produit beaucoup de graines (Archibold 1980), qu'elles peuvent parcourir des distances considérables (Fowells 1965) et qu'elles demeurent viables dans le sol plusieurs années après leur dispersion (Marquis 1975).

En plus des différences d'amplitudes, les structures d'âge des bouleaux à papier avaient des formes de distribution quelque peu différentes. Ces différences se situent principalement au niveau de la durée de la période d'établissement; plus longue et plus hâtive pour le site JAR-91-01 que pour le site JAR-92-01. Toutefois, la plupart des semis de bouleaux à papier étaient âgés de moins de 15 ans au moment de la récolte. Leur établissement s'est effectué majoritairement vers la fin de la dernière épidémie de la tordeuse, au moment où le couvert forestier a commencé à s'ouvrir suite à plusieurs années de défoliation par les insectes. Ceci vient confirmer les résultats obtenus par Marchand (1991). Cependant, quelques individus du site JAR-91-01 se sont établis dès le début de l'épidémie, même si le couvert devait être relativement fermé à l'époque.

Selon Marquis (1966, 1969), la germination des graines de bouleaux serait favorisée par l'ombre et les hauts taux d'humidité qui y sont associés. Le bois en décomposition constitue de plus un excellent lit de germination pour cette espèce (Fowells 1965). Cependant, le caractère d'intolérance à l'ombre du bouleau résulterait en un faible taux de survie des plantules (Côté et Bélanger 1991), ce qui expliquerait qu'habituellement on retrouve peu de régénération préétablie de bouleaux (Ruel et Huot 1993). De plus, compte tenu de la petite taille des semences, les nouveaux semis seraient très fragiles (Fowells 1965). L'établissement des semis de bouleaux à papier diminua considérablement en 1986 et cessa complètement à partir de 1990.

5.3 Régénération d'une sapinière après un incendie forestier

L'incendie forestier du parc des Grands-Jardins eut lieu en mai 1991. Selon Wein et Moore (1979), plus de 30% des feux se produisent à cette époque. On ne retrouve sur le site

que trois bouleaux à papier et trois épinettes blanches survivants mais moribonds. Toutefois, cet incendie fut d'intensité très variable puisqu'il épargna, dans certaines zones, des îlots de jeunes sapins baumiers en régénération. L'âge de ces semis est probablement le même que celui des sites adjacents non-incendiés dont nous avons parlé auparavant (section 5.2.2.1).

Les incendies forestiers étant habituellement des événements imprévisibles, il est difficile d'obtenir les informations exactes prévalant avant l'incendie. Il faut donc comparer ces milieux avec des sites non-brûlés similaires, situés à proximité (Ahlgren 1960). Ces incendies, qu'ils soient d'origine humaine ou naturelle, sont un facteur important de perturbation (Wein et Moore 1977). Les caractéristiques qui prévalaient avant l'incendie, l'intensité variable de celui-ci et les modes de régénération des espèces présentes et environnantes influenceront les patrons d'installation (Ahlgren 1960; Moore et Wein 1977; Dion 1986). Un feu pourra, selon son intensité, détruire toutes les couches de matière organique ou seulement les couches supérieures ainsi qu'une plus ou moins grande proportion de son réservoir de graines (Archibold 1979). Cela aura pour effet de réduire l'épaisseur de la matière organique du sol et de permettre à certaines graines enfouies de germer (Moore et Wein 1977).

D'après Stickney (1986), les espèces composant la végétation initiale après un feu proviendraient de trois origines: les survivants, les colonisateurs résiduels et les envahisseurs initiaux (initial offsite colonizer). Les survivants constituent habituellement le groupe le plus important retrouvé après la première année et il est représenté par de nombreuses espèces. Ce groupe se régénérera soit par voie végétative, comme les rejets de souche ou le drageonnement, ou par voie sexuée. Les colonisateurs résiduels sont des espèces accumulant une banque de graines dans le sol ou dans la cime des arbres. Le dernier groupe, quant à lui,

est constitué de semenciers situés dans les secteurs adjacents non-incendiés. Leurs graines sont habituellement véhiculées par le vent jusqu'au brûlis (Ahlgren 1960).

Comme l'avait fait Ahlgren (1960), nous avons observé une végétation, tant herbacée qu'arbustive, abondante et diversifiée après seulement deux saisons de croissance. Ce phénomène résulterait selon lui du fait que certaines plantes possèdent des parties végétatives très résistantes à la chaleur. Le feu provoque, de façon accrue, la reproduction végétative de certaines plantes comme: *Betula papyrifera*, *Clintonia borealis*, *Cornus canadensis*, *Lycopodium obscurum*, *Maianthemum canadense*, *Rubus idaeus* et *Vaccinium angustifolium* (Ahlgren 1960; Foster et King 1986). Malgré l'importance de la reproduction végétative sur le site, il ne faut surtout pas négliger la reproduction sexuée. Elle est assurée par la banque de graines le sol et les quelques semenciers survivants présents à l'intérieur du brûlis, mais surtout par l'apport extérieur provenant des secteurs non-incendiés.

5.3.1 Pluie de graines

5.3.1.1 Sapin baumier

Chez le sapin baumier, la pluie de graines fut restreinte à 15 graines (1,4 graines/m²) de la mi-septembre 1992 jusqu'au printemps 1993. Au cours de cette année semencière, aucune graine viable de sapins ne fut récoltée. La dispersion hivernale compta pour 33% de la dispersion totale. De plus, ces graines ne semblent pas avoir un patron particulier de dispersion à l'intérieur du site.

Il est difficile de comparer les résultats obtenus concernant le nombre de graines récoltées/m² avec ceux retrouvés dans la littérature pour deux raisons: premièrement, le sapin

baumier a de bonnes années semencières à tous les deux ans, avec une production légère les années intermittentes (Morris 1951; Powell 1977) et deuxièmement, il n'y avait aucun semencier ni à l'intérieur ni à proximité du site, exception faite des îlots de survivants trop jeunes pour produire des graines. Houle et Payette (1991) ont obtenu entre 92,5 graines/m² en 1988 et 0 graine/m² en 1989, pour une surface d'échantillonnage tout à fait comparable (0,35 trappe à graines/m²). Cependant, ces résultats proviennent d'une sapinière non-perturbée comprenant 9 semenciers à proximité, ce qui n'était pas du tout le cadre de notre étude. Le sapin est un producteur prolifique de graines et leur viabilité est habituellement assez élevée (Fowells 1965; Houle et Payette 1991). Cependant, ces graines doivent germer le printemps suivant leur dispersion puisqu'elles ne restent pas viables plus d'un an au sol ou dans le sol (Thomas et Wein 1985; Morin 1986). Le nombre de graines de sapins retrouvé sur un site ne dépend que du nombre de semenciers à proximité (Fowells 1965; Ghent 1969) puisque la plupart des graines de sapins baumiers sont dispersées par le vent mais seulement sur de courtes distances de sorte que beaucoup d'entre elles tombent à la base des semenciers (Fowells 1965). Toutefois, en absence de végétation, comme c'est le cas pour un brûlis, les semences peuvent parcourir de grandes distances (Dion 1986; Maltack 1989). En période hivernale, cette distance est accrue par la couverture de neige qui est moins restrictive pour leur déplacement au niveau du sol (Maltack 1989).

Le sapin baumier semble suivre le modèle de banque de graines transitoire durant l'hiver. Thompson et Grime (1979) décrivent la banque transitoire de graines comme étant une accumulation de graines ne persistant dans le milieu pas plus d'un an sous forme viable. Dans ce cas particulier, il s'agirait en plus d'une dormance hivernale suivie par une germination hâtive des graines au printemps (Thompson et Grime 1979). La dispersion hivernale des graines de sapins du parc des Grands-Jardins a joué un rôle important. Elle fut

supérieure à celle observée en 1988 (22,1%) dans la réserve écologique de Tantaré (Houle et Payette 1991). Finalement, l'existence d'une dispersion associée aux semenciers est difficile à établir puisque le nombre et la position des semenciers extérieurs potentiels ne furent pas déterminés. Toutefois, on peut penser que les graines proviennent des secteurs non-incendiés limitrophes et qu'elles ont été transportées par les vents d'ouest dominants. De plus, les flots de jeunes sapins survivants à l'intérieur du brûlis ainsi que l'abondante régénération de sapins des sites adjacents non-incendiés devraient débiter, d'ici une quinzaine d'années, leur production de graines (Morris 1951).

5.3.1.2 Épinette

Quatre-vingt-quatre graines d'épinettes furent récoltées (7,6 graines/m²) pour la période s'échelonnant de la mi-août 1992 jusqu'au printemps 1993. Le maximum de dispersion de graines est survenu à la fin du mois de septembre. On a tout de même observé une dispersion hivernale de l'ordre de 25%. La viabilité des graines d'épinettes fut supérieure à celle du sapin baumier et du bouleau à papier. Selon le patron spatial de dispersion des graines, il semblerait y avoir deux zones d'accumulation de graines plus prononcées, liées à la proximité des semenciers et à la direction des vents dominants.

Les épinettes, blanches ou noires, sont généralement de bonnes productrices de graines (Fowells 1965; Archibold 1980). Tout dépendant de l'espèce à laquelle on fait face, les stratégies de reproduction ne sont pas les mêmes. L'épinette blanche se comporte sensiblement de la même façon que le sapin baumier (Fowells 1965). La plupart de ses graines sont dispersées à l'automne mais certaines sont retenues dans les cônes jusqu'au printemps suivant (Fowells 1965; Archibold 1980). Lutz (1956) suggère que la majorité de

la régénération en épinettes blanches après un feu provienne des graines soufflées par le vent des secteurs adjacents non-brûlés.

D'après Fowells (1965), la présence de cônes semi-sérotineux persistants chez l'épinette noire ferait en sorte qu'elle maintiendrait un réservoir de graines au sommet de l'arbre. Ces graines auraient la capacité de demeurer viables pendant plusieurs années et ce, même après le passage d'un feu. La chaleur provoquerait l'ouverture des cônes causant par la suite la chute des graines (Fowells 1965). On sait cependant que la viabilité des graines d'épinettes noires contenues dans les cônes diminue graduellement après l'incendie (Wilton 1963; Zasada *et al.* 1979). De plus, il semblerait que même en absence de feu, une légère pluie de graines peut être observée tout au long de l'année (Fowells 1965). Leur dispersion ne s'effectue que sur de courtes distances (LeBarron 1939).

5.3.1.3 Bouleau à papier

Le bouleau à papier fut l'espèce dont la pluie de graines fut la plus importante avec un total de 3 506 graines récoltées (316,32 graines/m²). La dissémination des graines débuta dès le début de septembre 1992 et elle se poursuivit jusqu'au printemps 1993. La dispersion hivernale fut très importante chez cette espèce (71% de la dispersion totale). La viabilité des graines récoltées fut quant à elle de 8,7%. Finalement, il semble y avoir une relation entre la dispersion et la proximité des semenciers.

Le bouleau à papier est habituellement un producteur prolifique de graines (Archibold 1980). Il peut également se régénérer par rejets de souches lorsque la mortalité des tiges est rapide (Lutz 1956; Heinselman 1981). Après un feu, il peut s'établir rapidement par graines à condition d'avoir des semenciers à proximité; la reproduction végétative servant seulement

de mécanisme restreint pour l'expansion de cette espèce (Lutz 1956; Foster et King 1986). La pluie de graines débute rapidement en automne, après la maturation des graines (Fowells 1965), et se poursuit jusqu'au début de l'hiver (Archibold 1980).

Les résultats concernant la dispersion suggèrent que le bouleau à papier, à l'instar du sapin baumier, puisse avoir une banque de graines transitoire en période hivernale (Tompson et Grime 1979), mais ce dans une plus grande proportion. D'après Marquis (1975), les graines de bouleaux germent normalement sur une période de plusieurs années après leur dispersion; leur accumulation dans la couverture d'humus, pendant 2 à 5 ans, serait commune; cependant, leur viabilité diminuerait au fil des ans (Archibold 1980). Il est donc possible que parmi la régénération de bouleaux à papier retrouvée à l'intérieur du brûlis, il y ait, en plus des rejets de souche, des semis provenant du réservoir de graines enfouies dans le sol et d'autres provenant de l'ensemencement après feu. Fowells (1965) mentionne que malgré le fait que certaines graines puissent être transportées sur des distances considérables, la plupart des graines tombent près des semenciers. La distance de dispersion serait, dans ce cas, probablement moins de 100 mètres (Archibold 1980). On peut donc penser que la majorité des graines récoltées proviendrait principalement des semenciers survivants et aurait été transportée par les vents d'ouest dominants. Cependant, on remarque que les survivants sont situés à proximité de la limite ouest de l'incendie. Il est donc impossible de déterminer, avec exactitude, la provenance des graines.

CHAPITRE VI

CONCLUSION

Au cours du XX^e siècle, le parc des Grands-Jardins fut l'hôte de trois épidémies sévères de la tordeuse des bourgeons de l'épinette. Ces épidémies débutèrent vers 1974, 1948 et 1909. Dans l'ensemble, ces épidémies correspondent à celles mises en évidence par Blais (1954, 1965, 1985) pour la réserve faunique des Laurentides. Ces épidémies de la tordeuse eurent un impact considérable sur la dynamique des sapinières étudiées dans le secteur. L'épidémie de 1909 permit à la régénération préétablie de former le peuplement mère actuel. La dernière défoliation des arbres entraîna la mort de la totalité de ces sapins baumiers en quelques années. Elle favorisa toutefois, via l'ouverture du couvert végétal, la croissance de la régénération préétablie en sous-étage. On peut donc affirmer qu'il y a actuellement, dans le parc des Grands-Jardins, une régénération de sapins baumiers abondante qui remplacera éventuellement le peuplement mère tué par la tordeuse au cours de la dernière épidémie.

Pour le secteur du parc des Grands-Jardins, la recolonisation du brûlis par les espèces herbacées, arbustives et arborescentes est déjà amorcée. Elle se fait par le biais de la régénération végétative et sexuée des survivants ainsi que par l'envahissement des espèces des secteurs adjacents non-incendiés. La pluie de graines s'échelonna de la mi-août 1992 à la mi-mai 1993 selon les différentes espèces. La dispersion hivernale a joué un rôle important chez le sapin mais plus particulièrement chez le bouleau. De façon générale, la dispersion des graines était associée à la proximité des semenciers et à la direction des vents dominants. Finalement, la recolonisation par le sapin devrait être lente, mais elle sera accrue, dans une quinzaine d'années, au moment où les îlots de sapins baumiers, épargnés par le feu, débiteront leur production de graines.

CHAPITRE VII

LITTÉRATURE CITÉE

- Ahlgren, C.E. 1960. Some effects of fire on reproduction and growth of vegetation in northeastern Minnesota. *Ecol.* 41 (3): 431-445.
- Archibold, O.W. 1979. Buried viable propagules as a factor in postfire regeneration in northern Saskatchewan. *Can. J. Bot.* 57: 54-58.
- Archibold, O.W. 1980. Seed input into a postfire forest site in northern Saskatchewan. *Can. J. For. Res.* 10: 129-134.
- Baskerville, G. 1986. Understanding forest management. *For. Chron.* 62: 339-347.
- Baskerville, G.L. 1960. Mortality in immature balsam fir following severe budworm defoliation. *For. Chron.* 36: 342-345.
- Baskerville, G.L. 1975. Spruce budworm: super silviculturist. *For. Chron.* 51: 138-140.
- Baskerville, G.L. et D.A. MacLean. 1979. Budworm-caused mortality and 20-year recovery in immature balsam fir stands. *Can. For. Serv. Marit. For. Res. Cent. Inf. Rep.* M-X-102.
- Batzer, H.O. et M.P. Popp. 1985. Forest succession following a spruce budworm outbreak in Minnesota. *For. Chron.* 61: 75-80.
- Bélanger, L., D. Allard et P. Meek. 1993. Dynamique d'établissement d'un peuplement bi-étagé de bouleau blanc et de sapin baumier en zone boréale. *For. Chron.* 69(2): 173-177.
- Blais, J.R. 1954. The recurrence of spruce budworm infestations in the past century in the Lac Seul area of northwestern Ontario. *Ecol.* 35: 62-71.
- Blais, J.R. 1958. Effects of defoliation by spruce budworm (*Choristoneura fumiferana* Clem.) on radial growth at breast height of balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) and white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss.). *For. Chron.* 34: 39-47.
- Blais, J.R. 1961. Spruce budworm outbreaks in the lower St. Lawrence and Gaspé Region. *For. Chron.* 37: 192-202.

- Blais, J.R. 1962. Collection and analysis of radial growth data from trees for evidence of past spruce budworm outbreaks. *For. Chron.* 38: 474-483.
- Blais, J.R. 1964. Account of a recent spruce budworm outbreak in the Laurentides park region of Quebec and measures for reducing damage in future outbreaks. *For. Chron.* 40: 313-323.
- Blais, J.R. 1965. Spruce budworm outbreaks in the past three centuries in the Laurentides Park, Québec. *For. Sci.*, 11: 130-138.
- Blais, J.R. 1983. Trends in the frequency, extent, and severity of spruce budworm outbreaks in eastern Canada. *Can. J. For. Res.* 13: 539-547.
- Blais, J.R. 1984. Réflexions sur l'épidémiologie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* Clem.) suite à 40 années d'études. *Revue d'entomologie du Québec*, 29(1): 27-34
- Blais, J.R. 1985. Répercussions des invasions de la tordeuse des bourgeons de l'épinette sur le sapin baumier et l'épinette blanche dans la réserve des Laurentides (Rapport d'étape). *Cent. rech. for. Laurentides, Ste-Foy, Qc., Rapp. Inf. LAU-X-68F*, 16 p.
- Boisclair, J. 1990. Parc des Grands-Jardins: le plan directeur. Service des études et des politiques, Direction du plein air et des parcs, Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Québec, 255 p.
- Braun-Blanquet, J. 1965. Plant sociology: the study of plant communities. *Édité par* Fueller, C.D. et H.S. Conard, Hafner, London, 439 p. *Tiré de* Mueller-Dombois, D. et H. Ellenberg. 1974. Aims and method of vegetation ecology. John Wiley & Sons, New York, p. 60.

- Brown, C.E. 1970. A cartographic representation of spruce budworm, (*Choristoneura fumiferana* Clem.), infestation in eastern Canada, 1909-1966. Can. For. Serv. Publ. 1263.
- Comité Canadien de la Classification Écologique du Territoire. 1989. Régions éoclimatiques du Canada. Première approximation. Serv. Can. Faune, Dir. Dév. Durable, Série de la classification écologique du territoire, No. 23. 119 p.
- Côté, S. et L. Bélanger. 1991. Variations de la régénération préétablie dans les sapinières boréales en fonction de leurs caractéristiques écologiques. Can. J. For. Res. 21: 1779-1795.
- Dion, L. 1986. La dynamique forestière des hauts sommets de Saint-Urbain (Charlevoix). Thèse de maîtrise, Univ. laval, Québec, 109 p.
- Dix, R.L. et J.M.A. Swan. 1971. The roles of disturbance and succession in upland forest at Candle Lake, Saskatchewan. Can. J. Bot. 49: 657-676.
- Edwards, D.G.W. 1987. Méthode de contrôle des semences forestières au Canada (Rapport technique de foresterie 36). Centre de foresterie du Pacifique (Victoria), Service Canadien des forêts, Ottawa. 34 p.
- Foster, D.R. et G.A. King. 1986. Vegetation pattern and diversity in S.E. Labrador, Canada: *Betula papyrifera* (Birch) forest development in relation to fire history and physiography. J. Ecol. 74: 465-483.
- Fowells, H.A. 1965. Silvics of Forest Trees of the United States. Division of Timber Management Research Forest Service. U.S.D.A. Washington, D.C. Agriculture Handbook No. 271.
- Gagnon, R. 1988. La dynamique naturelle des peuplements équiennes d'épinette noire. *Compte rendu Colloque Les mécanismes de régénération de l'épinette noire:*

- applications pratiques en aménagement, Août 1988. Chicoutimi, Ordre des ingénieurs forestiers du Québec, 11 p.*
- Gagnon, R. 1989. Maintien après feu de limites abruptes entre des peuplements d'épinettes noires (*Picea mariana*) et des formations de feuillus intolérants (*Populus tremuloides* et *Betula papyrifera*) dans la région du Saguenay-Lac Saint-Jean (Québec) Nat. Can. 116: 117-124.
- Gagnon, R. et H. Morin. 1991. Establishment period of black spruce (*Picea mariana*) after fire. *Compte rendu Tree rings and Environment, International Symposium, Lund, Sweden.*
- Gagnon, R. et M. Chabot. 1988. Un système d'évaluation de la vulnérabilité des peuplements à la tordeuse des bourgeons de l'épinette: ses fondements, son implantation et son utilisation en aménagement forestier. L'aubelle, octobre-novembre, p. 7-14.
- Ghent, A.W. 1958. Studies of regeneration in forest stands devastated by the spruce budworm. II. Age, height growth, and related studies of balsam fir seedlings. For. Sci. 4(2): 135-146.
- Ghent, A.W. 1969. Studies of regeneration in forest stands devastated by the spruce budworm. IV. Problem of stocked-quadrat sampling. For. Sci. 15: 417-430.
- Grandtner, M. 1966. La végétation forestière du Québec méridional. Presses de l'Université Laval, Québec, 216 p.
- Graybill, D.A. 1982. Chronology development and analysis. Dans *Climate from tree rings. Édité par M.K. Hughes, J.R. Pilcher et V.C. LaMarche, Jr., Cambridge University Press, Cambridge, pp. 21-231.*
- Guay, R., Gagnon, R. et H. Morin. 1992. A new automatic and interactive tree ring measurement system based on a line scan camera. For. Chron. 68 (1): 138-141.

- Hardy, Y., Lafond, A. et L. Hamel. 1983. The epidemiology of the current spruce budworm outbreak in Quebec. *For. Sci.* 29: 715-725.
- Hardy, Y., M. Mainville et D.M. Schmitt. 1986. An atlas of spruce budworm defoliation in eastern North America, 1938-80. U.S.D.A. For. Serv. Misc. Publ. 1449.
- Hatcher, R.J. 1960. Croissance du sapin baumier après une coupe rase dans le Québec. Direction des Forêts, Environnement Canada, Mémoire technique No. 87, 24 p.
- Heinselman, M.L. 1981. Fire and succession in the conifer forest of northern North America. *Dans Forest Succession. Édité par D.C. West, H.H. Shugart et D.B. Botkins.* Springer-Verlag, New York. pp. 374-405.
- Houle, G. 1992. The reproductive ecology of *Abies balsamea*, *Acer saccharum* and *Betula alleghaniensis* in Tantaré Ecological Reserve, Québec. *J. Ecol.* 80: 611-623.
- Houle, G. et S. Payette. 1991. Seed dynamics of *Betula alleghaniensis* in a deciduous forest of north-eastern North America. *J. Ecol.* 78: 677-690.
- Houle, G. et S. Payette. 1991. Seed dynamics of *Abies balsamea* and *Acer saccharum* in a deciduous forest of northeastern North America. *American J. Bot.* 78(7): 895-905.
- Hudak, J. 1991. Integrated Pest Management and the Eastern Spruce Budworm. *For. Ecol. Manag.* 39: 313-337.
- Kellman, M.C. 1970. On the nature of secondary plant succession. *Proc. Can. Assoc. Geog., Department of Geography, University of Manitoba, Winnipeg, Man., p.* 193-198.
- Kettela, E.G. 1983. Historique en cartes de la défoliation causée par la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans l'est de l'Amérique du Nord de 1967 à 1981. *Serv. Can. For. Cent. Rech. For. Marit. Rapp. Inf. DPC-X-14.*
- LeBarron, R.K. 1939. The role of forest fire in the reproduction of black spruce. *Minn. Acad. Sci. Proc.* 7: 10-14.

- Lutz, H.J. 1956. Ecological effects of forest fires in interior Alaska. Tech. Bull. U.S. Dep. Agric., No. 1133, 173 p.
- MacArthur, J.D. 1964. A study of regeneration after fire in the Gaspé region. Dep. of Forestry publication No. 1074, Forest Research Branch, Canada, 20 p.
- MacLean, D.A. 1979. Spruce budworm-caused balsam fir mortality on the Cape Breton Highlands 1974-1978. Can. For., Marit. For. Cent., Fredericton, N.B., Canada. Inf. Rep. M-X-97.
- MacLean, D.A. 1980. Vulnerability of Fir-spruce stands during uncontrolled spruce budworm outbreaks: a review and discussion. For. Chron. 56: 213-221.
- MacLean, D.A. 1984. Effects of spruce budworm outbreaks on the productivity and stability of balsam fir forests. For. Chron. 60: 273-279.
- MacLean, D.A. 1990. Impact of forest pests and fire on stand growth and timber yield: implications for forest management planning. Can. J. For. Res. 20: 391-404.
- Maltack, M.R. 1989. Secondary dispersal of seed across snow in *Betula lenta*, a gap-colonizing tree species. J. Ecol. 77: 853-869.
- Marchand, S. 1991. Dynamique de la régénération de jeunes sapinières boréales du centre du Québec. Thèse de maîtrise, Université Laval, Québec, 79 p.
- Marie-Victorin, F. 1964. Flore laurentienne. Deuxième édition revue par E. Rouleau. Les Presses de l'Université de Montréal. 925 p.
- Marquis, D.A. 1966. Germination and growth of paper birch and yellow birch on simulated strip cuttings. U.S.D.A., For. Serv. Res. Pap. NE-39.
- Marquis, D.A. 1969. Silvical requirements for natural birch regeneration. Dans Birch Symposium Proceedings. U.S.D.A. Northeast Forest Experimental Station, Upper Darby.

- Marquis, D.A. 1975. Seed storage and germination under northern hardwood forests. *Can. J. For. Res.* 5: 478-484.
- Methven, I.R. et W.G. Murray. 1974. Using fire to eliminate understory balsam fir in pine management. *For. Chron.* 2: 77-79.
- Moore, J.M. et R.W. Wein. 1977. Viable seed populations by soil depth and potential site recolonization after disturbance. *Can. J. For. Res.* 55: 2408-2412.
- Morin, H. 1986. La régénération de l'épinette blanche dans les étages montagnard, subalpin et alpin du mont Jacques-Cartier, Québec. *Nat. Can.* 113: 347-354.
- Morin, H. 1990. Analyse dendroécologique d'une sapinière issue d'un chablis dans la zone boréale, Québec. *Can. J. For. Res.* 20: 1753-1758.
- Morin, H. 1994. Dynamics of balsam fir forests in relation to spruce budworm outbreaks in the boreal zone, Québec. *Can. J. For. Res.*, sous presse.
- Morin, H. et D. Laprise. 1990. Histoire récente des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette au nord du lac Saint-Jean (Québec): une analyse dendrochronologique. *Can. J. For. Res.* 20: 1-8.
- Morin, H., Laprise D. et Y. Bergeron. 1993. Chronology of spruce budworm outbreaks near Lake Duparquet, Abitibi region, Quebec. *Can. J. For. Res.* 23: 1497-1506.
- Morris, R.F. 1951. The effects of flowering on the foliage production and growth of balsam fir. *For. Chron.* 27: 40-57.
- Powell, G.R. 1973. The spruce budworm and megasporangiate strobili of balsam fir. *Can. J. For. Res.* 3: 424-429.
- Powell, G.R. 1977. Biennial strobilus production in balsam fir: a review of its morphogenesis and a discussion of its apparent physiological basis. *Can. J. For. Res.* 7: 547-555.

- Rowe, J.S. 1972. Les Régions forestières du Canada. M. Environ., Ser. Can. For., Publ. n° 1300F, 172 p.
- Ruel, J.C. et M. Huot. 1993. Impact de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* Clem.) sur la régénération des sapinières après la coupe à blanc. For. Chron. 69(2): 163-172.
- Ruel, J.C. 1992. Impact de la compétition exercée par le framboisier (*Rubus ideaus* L.) et les feuillus de lumière sur la croissance du sapin (*Abies balsamea* (L.) Mill.) en régénération. Can. J. For. Res. 22: 1408-1416.
- SAS Institute Inc. 1988. SAS/STAT User's guide, release 6.03 edition. Cary, NC, 1028 p.
- Schopmeyer, C.S. 1974. Seeds of woody plants in the United States. U.S.D.A, Forest Service Handbook No. 450. U.S. Government Printing Office, Washington, D.C.
- Schweingruber, F.H. 1989. Tree rings basics and application of dendrochronology. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Hollande, 276 p.
- Sherrer, B. 1984. Biostatistique. Gaëtan Morin éditeur, Boucherville, Québec, 850 p.
- Shooley, H. O. 1978. Effects of spruce budworm on cone production by balsam fir. For. Chron. 54: 298-301.
- Shroder, J.F. 1978. Dendrogeomorphological analysis of mass movement on Table Cliffs Plateau, Utah. Quat. Res. 2: 168-185.
- Sirois, L. et S. Payette. 1989. Postfire black spruce establishment in subarctic and boreal Quebec. Can. J. For. Res. 19: 1571-1580.
- Stickney, P.F. 1986. First decade plant succession following the Sundance forest fire, northern Idaho. U. S. Dep. of Agric., Forest Service, Intermountain Research Station, Ogden, UT 84401, General Technical Report INT-197.

- Swetnam, T.W. et A.M. Lynch. 1989. A tree-ring reconstruction of western spruce budworm history in the southern Rocky Mountains. *For. Sci.* 35(4): 962-986.
- Swetnam, T.W., Thompson, M.A. et E.K. Sutherland. 1985. Spruce budworm handbook. Using dendrochronology to measure radial growth of defoliated trees. U.S.D.A. Agric. Handb. 639.
- Thibault, M. 1987. Les régions écologiques du Québec méridional. Deuxième approximation. Carte, Service de la recherche, Ministère de l'Énergie et des ressources, Québec.
- Thomas, P. A. et R.W. Wein. 1985. Delayed emergence of four conifer species on postfire seedbeds in eastern Canada. *Can. J. For. Res.* 15: 727-729.
- Thompson, K. et J.P. Grime 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *J. Ecol.* 67: 893-921.
- Veblen, T.T., Hadley, K.S., Reid, M.S. et A. Rebertus. 1991. Methods of detecting past spruce beetle outbreak in Rocky Mountains subalpine forests. *Can. J. For. Res.* 21: 242-254.
- Vézina, P.É. 1971. Sylviculture appliquée. I. Les forêts de conifères. Presses de l'Université Laval, Sainte-Foy.
- Wein, R.W. et J.M. Moore. 1977. Fire history and rotations in the New Brunswick Acadian Forest. *Can. J. For. Res.* 7: 285-294.
- Wein, R.W. et J.M. Moore. 1979. Fire history and recent rotation periods in the Nova Scotia Acadian Forest. *Can. J. For. Res.* 9: 166-178.
- Wilton, W.C. 1963. Black spruce seedfall immediately following fire. *For. Chron.* 26: 477-479.
- Woodwell, G.M. 1962. Effects of DDT on cone production, germination and seedling survival in the boreal forest. *Ecol.* 43: 396-403.

- Zarnovican, R. 1981. A propos de l'âge du sapin baumier et de sa détermination. Can. J. For. Res. 11: 805-811.
- Zasada, J.C., Viereck, L.A. et M.J. Foote. 1979. Black spruce seedfall and seedling establishment. *Dans* Ecological effects of the Wichersham Dome fire near Fairbanks, Alaska. *Édité par* L.A. Viereck et C.T. Dyrness. U.S.D.A., For. Serv., Gen. Tech. Rep. No. PNW-90, pp. 42-50