

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

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

**PAR
JACQUES IBARZABAL
B.Sc. en biologie**

**RÉSERVOIR DE GRAINES DES SOLS DE SAPINIÈRES BORÉALES
AU NORD DU LAC SAINT-JEAN**

Janvier 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

L'examen du réservoir de graines des sols de parcelles perturbées et de parcelles non perturbées provenant de quatre sapinières boréales d'âge et de structure différents a permis de décrire la distribution en profondeur de la flore de graines enfouies. Les échantillons ont d'abord été tamisés sous une douche d'eau et les graines en ont été extraites sous une loupe stéréoscopique (6X). La viabilité des graines a été évaluée par un test de germination dans une chambre à environnement contrôlé suivi d'un test au tétrazolium. La partie de sol non traitée de chaque échantillon a été mise en serre pour quantifier l'émergence de semis. Les graines du sol sont distribuées suivant un patron qui correspond à la stratégie de reproduction des espèces. Les plantes qui constituent des populations relativement stables (*Picea sp.*, *Abies balsamea*, *Oxalis montana*) présentent une diminution du nombre de graines (viables et mortes) avec la profondeur. Peu de graines demeurent viables dans le sol. Bien que souvent considérée comme une espèce pionnière, *Betula papyrifera* demeure en petite quantité dans la canopée dominée par *Abies balsamea* et alimente constamment un réservoir de graines dans le sol. Il semble que les graines de cette espèce peuvent conserver leur viabilité pendant plusieurs années (possiblement plus de 10 ans) et le nombre de graines viables décroît avec la profondeur. Les espèces dites "pionnières" comme *Rubus idaeus*, *Prunus pensylvanica*, *Sambucus pubens* et *Diervilla lonicera* sont localisées à des profondeurs précises. La distribution de *Rubus idaeus* est relativement homogène dans le profil de sol et l'on suggère l'hypothèse qu'elle est le reflet de la récurrence des épidémies de la Tordeuse des bourgeons de l'épinette. La concentration des graines de *Prunus pensylvanica*, de *Sambucus pubens* et de *Diervilla lonicera* au contact du minéral indique que ces plantes ont déjà fait partie de la végétation de surface, malgré qu'elles y soient actuellement absentes. La présence de graines viables au contact de l'horizon minéral est expliquée par une résistance à la décomposition et l'accumulation de ces graines est expliquée par leur inertie à participer au processus pédogénique d'humification. Plusieurs indices laissent croire que le sol enregistre fidèlement les événements d'accumulation de la matière organique. Une correspondance entre les espèces dominantes du réservoir de graines du sol et des espèces dominantes de la végétation de surface peut être établie pour les deux premiers centimètres de sol. Les espèces ne présentant pas de correspondance produisent peu de graines ou ont une distribution

contagieuse. Le nombre de graines dans le sol est variable d'un site à l'autre et il n'est pas en relation avec l'âge du couvert ni avec le recouvrement des espèces. Le nombre de graines viables est plus faible dans les parcelles perturbées que dans les parcelles non perturbées, ce qui peut être attribué au succès de la germination de *Betula papyrifera* dans les parcelles perturbées (milieu ouvert). L'histoire récente des peuplements d'*Abies balsamea*, obtenue par la dendrochronologie, a été comparée à la distribution en profondeur des graines de *Rubus idaeus*, un marqueur résistant à la décomposition et sensible aux ouvertures du milieu (ex: épidémie d'insectes défoliateurs). L'omniprésence des graines de cette espèce dans le profil de sol est le témoin d'ouvertures récurrentes du couvert forestier. *Rubus idaeus* s'est révélé inefficace pour marquer avec précision le nombre ou l'âge des ouvertures du milieu à cause de la distribution contagieuse de ses graines et à la faible épaisseur de matière organique. L'âge du réservoir de graines de *Prunus pensylvanica* a été évalué à au moins 124 ans en utilisant les courbes de croissance et les structures d'âge des populations d'*Abies balsamea*.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier très sincèrement le Dr Hubert Morin pour tout le soutien logistique et financier qu'il m'a offert au cours de cette recherche. Son jugement, ses précieux conseils et sa grande disponibilité ont permis plusieurs discussions qui ont aiguillé ce travail et je lui en suis profondément reconnaissant. Je ne peux passer sous silence l'aide de M. Alayn Larouche du laboratoire de palynologie de l'Université de Montréal qui a contribué à l'élaboration de la technique d'extraction des graines des sols et à l'identification de certains spécimens. Je remercie également M. Réjean Thibeault, directeur de la foresterie chez Donohue Saint-Félicien Inc., pour le généreux support fourni lors des travaux sur le terrain. Je désire exprimer ma reconnaissance envers Mme Sonia Lemieux, M. Germain Savard, M. Jasmin Villeneuve et M. Luis Ibarzabal qui ont participé aux récoltes de données sur le terrain ainsi qu'aux analyses en laboratoire. Finalement, j'aimerais remercier M. Adalbert Bouchard et Mme Hélène Saint-Pierre pour avoir lu et corrigé une version préliminaire de ce texte.

Ces travaux ont pu être réalisés grâce au support financier du Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada et du laboratoire d'écologie végétale de l'Université du Québec à Chicoutimi.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ.....	ii
REMERCIEMENTS.....	iv
TABLE DES MATIÈRES	v
LISTE DES TABLEAUX	vii
LISTE DES FIGURES	viii
CHAPITRE I. INTRODUCTION.....	1
CHAPITRE II. RÉGION ÉTUDIÉE.....	4
CHAPITRE III. MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	7
3.1 Choix des sites.....	8
3.2 Végétation de surface.....	8
3.2.1 Relevés de végétation.....	8
3.3 Charbons de bois	9
3.4 Population de graines des sols	9
3.4.1 Récolte des échantillons	9
3.4.1.1 Parcelles non perturbées	9
3.4.1.2 Parcelles perturbées	10
3.4.1.3 Échantillonnage supplémentaire des sols pour la présence de graines de <i>Prunus pensylvanica</i>	10
3.4.2 Traitement des échantillons de sol	10
3.4.2.1 Les classes de profondeur	11
3.5 Tests de viabilité	12
3.5.1 Test de germination	12
3.5.2 Test au tétrazolium	13
3.5.3 Test de germination en serre	13
CHAPITRE 4. RÉSULTATS.....	14
4.1 Sols des sites	15
4.2 Végétation de surface.....	15
4.3 Charbon de bois.....	18
4.4 Graines des sols.....	19

4.4.1 Comparaison des sites et des espèces.....	19
4.4.2 Parcelles perturbées et non perturbées.....	21
4.4.2.1 Nombre d'espèces	21
4.4.2.2 Nombre de graines par espèce	25
4.4.3 Distribution verticale dans le profil organique	28
4.4.3.1 Espèces regroupées.....	28
4.4.3.2 Espèces prises séparément.....	28
4.4.3.3 Sites pris séparément	34
4.5 Germination des sols en serre	34
CHAPITRE V. DISCUSSION.....	37
5.1 Graines des sols	38
5.1.1 Espèces présentes uniquement dans la végétation de surface	38
5.1.2 Espèces exclusivement dans le sol	39
5.1.3 Correspondance entre la végétation de surface et les graines dans le sol	39
5.1.4 Comparaison de la méthode par extraction et d'émergence de semis	41
5.1.5 Comparaison entre les parcelles perturbées et non perturbées	43
5.2 Distribution verticale des graines dans le sol	45
5.2.1 Classification des espèces	45
5.3 Comparaison avec la dynamique récente.....	50
5.3.1 Fiabilité de la chronoséquence du sol	50
5.3.2 Sensibilité des graines du sol comme outil pour décrire la dynamique récente de la végétation	51
5.3.3 Datation des graines de <i>Prunus pensylvanica</i>	52
CHAPITRE VI. CONCLUSIONS	55
RÉFÉRENCES	57
ANNEXE 1	67
ANNEXE 2	69

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1.	Pourcentage de recouvrement des espèces arbustives et herbacées dans les parcelles perturbées et non perturbées.....	17
Tableau 2.	Âge radiocarbone des charbons de bois récoltés dans les sols des sites échantillonnés	18
Tableau 3.	Nombre de graines par mètre carré des différentes espèces en fonction du site	20
Tableau 4.	Nombre de graines par mètre carré pour la population totale de graines, la population de graines viables et la population de graines viables actives des espèces récoltées avec la méthode par extraction	22
Tableau 5.	Germination des graines de <i>Prunus pensylvanica</i> en fonction des sites et de leur flottabilité.....	23
Tableau 6.	Comparaison entre le nombre de graines extraites des parcelles non perturbées et celui des parcelles perturbées pour les espèces retrouvées dans les deux premiers centimètres du sol	26
Tableau 7.	Nombre de graines par mètre carré pour les espèces ayant germé avec la méthode d'émergence de semis dans les parcelles perturbées et non perturbées.....	36

LISTE DES FIGURES

Figure 1.	Localisation de la région étudiée.	6
Figure 2.	Relation entre la porosité de la matière organique et les classes de profondeur.....	16
Figure 3.	Nombre d'espèces de graines présentes dans les sols des parcelles perturbées et non perturbées.....	24
Figure 4.	Comparaison des populations de graines dans les parcelles perturbées et non perturbées.....	27
Figure 5.	Distribution de la population de graines en fonction de la profondeur.	29
Figure 6.	Distribution des graines viables et mortes d' <i>Abies balsamea</i> (a), de <i>Picea sp.</i> (b), et d' <i>Oxalis montana</i> (c) en fonction de la profondeur.....	30
Figure 7.	Distribution des graines de <i>Betula papyrifera</i> en fonction de la profondeur.....	31
Figure 8.	Distribution des graines de <i>Rubus idaeus</i> en fonction de la profondeur.	32
Figure 9.	Distribution des graines viables et mortes de <i>Diervilla lonicera</i> (a), de <i>Sambucus pubens</i> (b), et de <i>Prunus pensylvanica</i> (c) en fonction de la profondeur.....	33
Figure 10.	Distribution des graines de <i>Rubus idaeus</i> en fonction de la profondeur dans les quatre sites.....	35

CHAPITRE I

INTRODUCTION

Le sol sert de site d'entreposage de graines ou de spores de plusieurs végétaux (Grime, 1989). Le réservoir de graines du sol est l'ensemble des graines viables présentes en tout temps sur ou dans le sol et la litière qui lui est associée (Simpson, Leck et Parker, 1989). Les premiers travaux traitant des graines des sols ont été entrepris en milieu agricole dans le but de contrôler les populations de mauvaises herbes (Brenchley et Warington, 1930, 1933; Champness, 1949a). Aujourd'hui, on se sert également des réservoirs de graines pour orienter l'exploitation et la conservation des populations végétales en milieu naturel (van der Valk et Pederson, 1989; Keddy *et al.*, 1989).

La majorité des travaux effectués en milieu naturel signalent une absence de correspondance entre la végétation présente en surface et la flore de graines enfouies (Hayashi et Numata, 1971; Thompson et Grime, 1979; Brown et Oosterhuis, 1981; Hill et Stevens, 1981; Fenner, 1985; Nakagoshi, 1985). On suppose généralement que le réservoir de graines des sols est composé d'espèces végétales d'un stade précédent de la succession (Oosting et Humphreys, 1940; Olmstead et Curtis, 1947; Livingston et Allesio, 1968; Kellman, 1970; Marks, 1974; Marquis, 1975; Moore et Wein, 1977; Elliot, 1979; Morash et Freedman, 1983; Hirabuki, 1988). Si la flore de graines enfouies ne correspond pas à la végétation de surface à un moment précis, la distribution en profondeur de cette flore devrait refléter les changements de végétation survenus au cours du temps. Les genres *Prunus*, *Betula*, *Rubus*, *Carex* et *Juncus* sont réputés avoir une grande densité de graines viables dans le sol (Oosting et Humphreys, 1940; Marquis, 1975; Moore et Wein, 1977; Hill et Stevens, 1981) et parce qu'ils sont associés aux premiers stades de la succession, leurs graines devraient se retrouver plus profondément que les genres associés à des stades plus tardifs de la succession.

Dans le milieu forestier, peu de chercheurs se sont penchés sur la distribution des semences dans le sol en fonction de la profondeur. De façon générale, la littérature mentionne une diminution du nombre de graines en fonction de la profondeur du sol (Kellman, 1970; Strickler et Edgerton, 1976; Moore et Wein, 1977; Pratt *et al.*, 1984; Pickett et McDonnell, 1989). Ces études ont été réalisées en utilisant une méthode d'émergence des semis plutôt que d'extraction des graines sous binoculaire. Cette dernière méthode est réputée produire un dénombrement plus précis des graines, sans présenter l'inconvénient de

devoir satisfaire aux conditions de germination favorables pour l'ensemble des espèces (Moore et Wein, 1977; Brown, 1992).

Les sapinières jouent un rôle économique important au Québec. Leur recolonisation et leur régénération suite à une perturbation naturelle ou anthropique passent généralement par un envahissement d'espèces dites pionnières (Hall, 1955; Moore et Wein, 1977; Morash et Freedman, 1983). Ces milieux perturbés sont colonisés par *Prunus pensylvanica* L.f., *Rubus idaeus* L., *Epilobium angustifolium* L. et *Betula papyrifera* Marsh. avec des densités de population élevées (Graber et Thompson, 1978) qui suggèrent la présence des graines dans le sol (Marks, 1974). Étant donné que les sapinières boréales ont des sols généralement acides caractérisés par un lent processus de décomposition, il serait plausible d'y observer la chronologie de l'accumulation de la matière organique. Des variations, tant parmi les espèces de semences que leur viabilité, devraient s'observer en fonction de la profondeur.

Notre hypothèse de travail suggère une hétérogénéité de la distribution des graines en fonction de la profondeur et présume que les graines des espèces de début de succession sont majoritairement en profondeur. La vérification de cette hypothèse peut avoir une forte incidence sur les techniques actuelles d'aménagement forestier, car dans bien des cas, ces techniques (mise en andins, scarifiage, brûlage dirigé, préparation de terrain pour la plantation) favorisent une perturbation des premiers horizons du sol, remettant ainsi en surface plusieurs graines d'espèces dites indésirables.

Les objectifs de ce travail étaient, premièrement, de décrire la distribution verticale des graines dans le sol; deuxièmement, de comparer la végétation de surface de sites naturels et de sites perturbés avec la végétation présente dans les sols sous forme de graines; et enfin, d'évaluer l'impact de l'histoire récente de quatre sapinières boréales sur le réservoir de graines.

CHAPITRE II

RÉGION ÉTUDIÉE

La région à l'étude est située près du 50^e parallèle (72° 35'; 49° 48'), à une centaine de kilomètres au nord du Lac Saint-Jean (figure 1). En se référant à la carte des régions écologiques de Thibault (1987), cette région se situe dans la zone boréale, dans le domaine de la pessière noire à mousses (#12b). Le secteur est dominé par des populations de *Picea mariana* (Mill.) BSP. comportant plusieurs vastes îlots d'*Abies balsamea* (L.) Mill. localisés principalement en terrain montagneux. Les feux de forêt sont fréquents malgré les interventions de la "Société de conservation du Québec" au cours des dix dernières années. Les sites étudiés sont constitués de peuplements vierges d'*Abies balsamea* qui n'ont pas subi de coupes forestières et n'ont pas été protégés des épidémies de la Tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* Clemens). Cette absence d'activités anthropiques justifie que ces sapinières soient à l'étude depuis plusieurs années (Morin et Laprise, 1990; Morin, 1990, 1994). Le couvert forestier, qui a une hauteur moyenne de 14 mètres, est presque exclusivement constitué d'*Abies balsamea*, avec quelques *Picea glauca* (Moench) Voss, *Betula papyrifera* et quelquefois *Picea mariana*. Les strates arbustives, herbacées et muscinales sont colonisées par *Abies balsamea*, *Acer spicatum* Lam., *Oxalis montana* Raf., *Cornus canadensis* L., *Gaultheria hispidula* (L.) Bigel., *Clintonia borealis* (Ait) Raf., *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. et *Hylocomium splendens* (Hedw.) B.S.G.. La végétation de ces sapinières se compare à celle des sapinières de la zone de la sapinière à bouleau blanc (Grandtner, 1966).

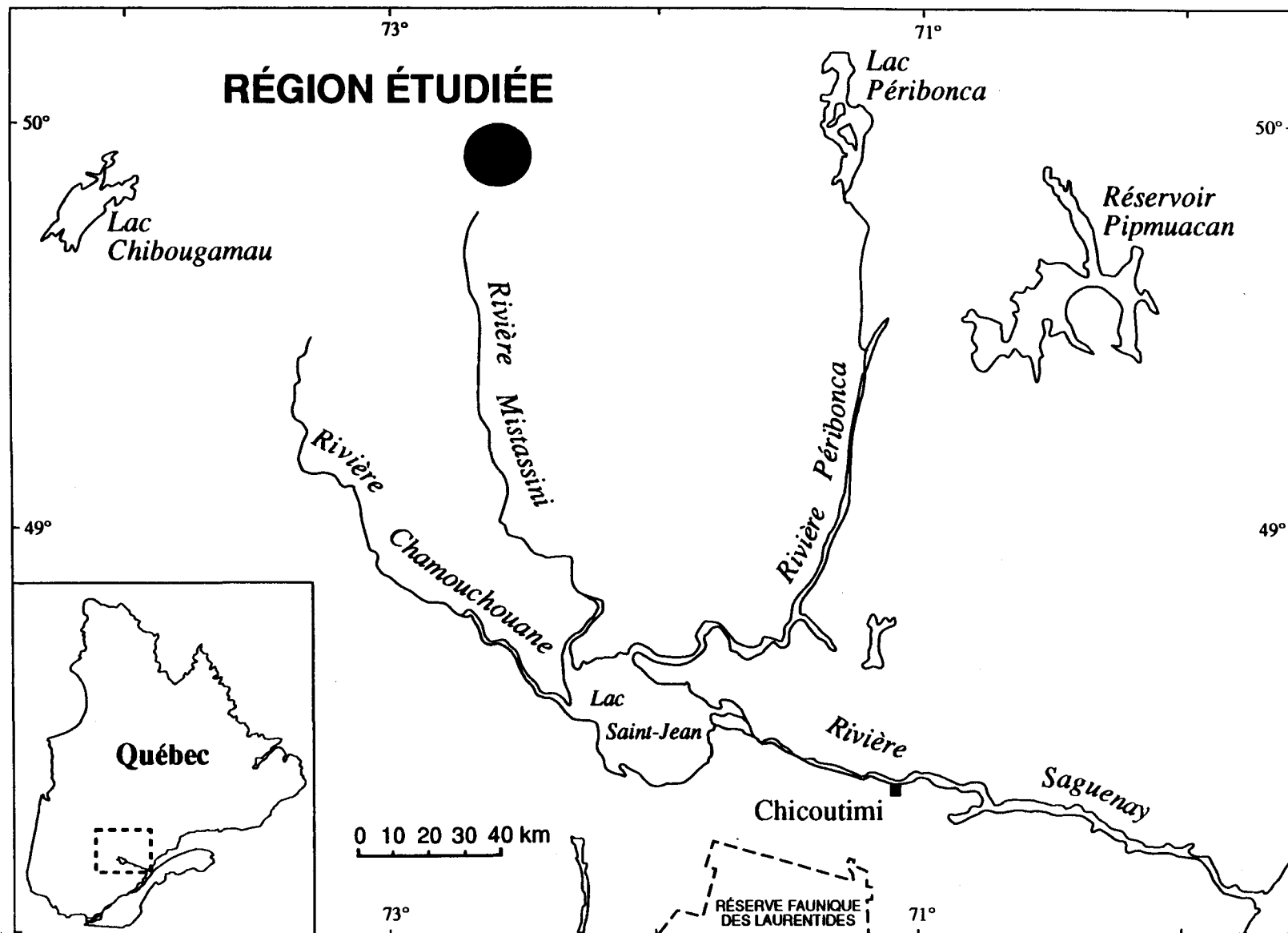


Figure 1. Localisation de la région étudiée.

CHAPITRE III

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les méthodes utilisées dans ce travail se subdivisent en quatre parties. La première concerne le choix des sites et les relevés de végétation. La deuxième partie traite de la récolte et de l'analyse des charbons de bois. La troisième partie décrit les techniques utilisées pour l'étude des populations de graines des sols. Enfin, la quatrième partie décrit les tests utilisés pour vérifier la viabilité des graines.

3.1 Choix des sites

Dans le sol, les graines sont soumises aux processus de décomposition et avec le temps se dégradent et disparaissent. Pour décrire adéquatement les réservoirs de graines des sapinières boréales, il est nécessaire de considérer le temps écoulé depuis la dernière perturbation majeure ayant engendré l'apparition du peuplement, car elle est susceptible d'y avoir causé des modifications importantes. On s'est servi des groupes définis par Morin (1994) pour le choix des sapinières. Nous avons sélectionné deux sapinières à structure d'âge unimodale: l'une installée entre 1815-1850 (Lib23); l'autre, entre 1875-1900 (Lib24). Deux autres sapinières à structure d'âge bimodale ont été choisies: les arbres de la première sapinière se sont installés entre 1890 et 1910 et entre 1918 et 1957 (Lib20); ceux de la seconde se sont installés entre 1830 et 1890 et entre 1890 et 1930 (Lib21).

3.2 Végétation de surface

Sur les quatre sites étudiés, l'inventaire de la végétation a été réalisé dans deux parcelles-échantillons de 10 m x 20 m. La première a subi une coupe totale en 1986 (partie perturbée) et la seconde a été localisée dans un site homogène de la forêt intacte située une dizaine de mètres plus loin (partie non perturbée).

3.2.1 Relevés de végétation

Ces relevés incluent une liste des espèces présentes ainsi que leur pourcentage de recouvrement. La strate arborescente a été inventoriée sur l'ensemble du quadrat et comprend toutes les espèces dont le diamètre à hauteur de poitrine (DHP) excède 2,5 cm. La strate arbustive comprend les individus ayant un DHP inférieur à 2,5 cm et dont la hauteur est

supérieure à 0,5 m. Elle a été répertoriée dans un sous-quadrat de 5 m x 10 m. Enfin, les strates herbacées (moins de 0,5 m de hauteur) et muscinales (lichens, mousses et hépatiques) ont été recensées à l'intérieur de cinq sous-quadrats de 2 m x 2 m disposés systématiquement dans la parcelle-échantillon. Ces relevés ont été effectués à l'automne 1991 et au printemps 1992, de façon à recenser un maximum d'espèces.

3.3 Charbons de bois

La présence de charbons de bois dans le sol indique le passage du feu. L'âge de cette perturbation peut être évalué à l'aide de la datation radiocarbone des charbons de bois. Des échantillons ont été récoltés dans chaque site. Le sol a été creusé au hasard à différents endroits jusqu'à ce qu'on décèle leur présence. Pour un site donné, les charbons étaient recueillis dans un espace limité de sorte que l'échantillon semblait toujours provenir d'un même morceau de bois calciné. Ainsi, on favorise la datation d'un seul événement. Les échantillons ont été séchés et les impuretés (racines, terre) ont été enlevées.

3.4 Population de graines des sols

3.4.1 Récolte des échantillons

3.4.1.1 Parcelles non perturbées

Onze échantillons carrés de 20 cm de côté ont été prélevés suivant un plan d'échantillonnage systématique à l'intérieur de chaque parcelle-échantillon. L'épaisseur des échantillons variait, car le sol a été récolté jusqu'au premier horizon minéral, lequel est généralement reconnu pour ne plus participer au réservoir de graines (Kellman, 1970; Moore et Wein, 1977; Graber et Thompson, 1978). Chaque échantillon a été récolté en prenant soin de ne pas modifier sa stratigraphie. Le sol a été découpé avec une petite scie à main, guidée par un cadre de bois, et a été prélevé par le dessous après avoir été dégagé sur les côtés. Les échantillons ont été récoltés au cours de deux journées d'octobre 1991, quelques jours avant les premières neiges. Les sols ont été congelés à une température de -13°C sur une période de neuf à quatorze mois.

3.4.1.2 Parcelles perturbées

L'échantillonnage des parcelles perturbées a été réalisé de la même manière que les parcelles non perturbées, mais les sols ont été récoltés en octobre 1992 et la durée de l'entreposage au congélateur fut de 3 à 4 mois.

3.4.1.3 Échantillonnage supplémentaire des sols pour la présence de graines de *Prunus pensylvanica*

Pour détecter la présence de graines de *Prunus pensylvanica* dans le sol forestier, quatre échantillons de sol de 50 cm de côté par site ont été récoltés, deux dans chaque parcelle perturbée et deux dans chaque parcelle non perturbée.

3.4.2 Traitement des échantillons de sol

Quatre sous-échantillons de 10 cm x 10 cm et sept de 5 cm x 5 cm ont été analysés pour chaque parcelle du milieu non perturbé. Le total des espèces contenues dans ces parcelles a permis d'établir que 80% des espèces se retrouvaient dans cinq sous-échantillons de 5 cm x 5 cm. Les parcelles perturbées ont donc été sous-échantillonnées de cette façon en utilisant les sols récoltés au centre de la parcelle pour minimiser l'effet de bordure. Les sous-échantillons ont été coupés à tous les centimètres pour l'analyse en fonction de la profondeur. Cette coupe a été réalisée à l'aide d'une scie à ruban alors que les sols étaient encore gelés. Le volume de chaque étage a été obtenu par déplacement d'eau, ce qui renseignait sur le volume d'espace vide servant à déterminer la porosité du sol. La porosité est exprimée par le rapport du volume d'espace vide sur le volume apparent (volume théorique) (Métro, 1975). Le volume apparent correspond, selon les échantillons, à un carré de 10 cm ou de 5 cm de côté sur 1 cm de profondeur. Une porosité de un (1) équivaut à un volume d'espace vide égal au volume apparent.

Pour réaliser l'extraction des graines, chaque tranche de sol a été déposée sur un ensemble de tamis de maille variable (4,96 mm; 2,0 mm; 1,0 mm; 0,5 mm et 0,250 mm)

et a été arrosée abondamment sous une douche d'eau, de façon à désagréger complètement le sol (Larouche, 1979). Le choix des tamis était défini par la taille des graines de la flore cible (flore inventoriée) fournie par Montgomery (1977). Le matériel récolté sur chaque tamis a été examiné sous un stéréomicroscope à des grossissements variant de 6 à 16X. Les graines ont été extraites et identifiées par comparaison à une collection de référence (Larouche, 1979) comprenant 60 espèces productrices de graines, susceptibles d'être rencontrées dans les sapinières boréales. Cette collection a été réalisée en récoltant les graines matures sur des spécimens vivants. L'analyse du matériel dont la taille était inférieure à 0,500 mm a été abandonnée après le tamisage de plus de 60% des échantillons, car aucune graine n'y avait été décelée. De plus, le tamisage de 90 graines de *Gaultheria hispidula*, la plus petite graine de la flore cible, ne laissa passer qu'une seule graine.

Les échantillons supplémentaires de sols récoltés pour l'extraction de graines de *Prunus pensylvanica* ont été traités immédiatement après leur récolte. L'échantillon, placé sur un vaste tamis de 2 mm de maille, a été arrosé abondamment pour en dégager les fines particules. Toutes les graines entières (non brisées) ont été recueillies.

Les graines extraites ont été séchées à l'air à la température de la pièce (18-22°C) en absence de lumière. Par la suite, elles ont été entreposées à la noirceur dans des vials de verre à une température variant entre 1 et 4°C pour ne pas stimuler la levée de dormance (Bevington et Hoyle, 1981; Baskin et Baskin, 1990, 1989). La durée de l'entreposage a varié de 2 à 6 mois pour les sols récoltés en 1991 et de 1 à 2 mois pour les sols récoltés en 1992.

3.4.2.1 Les classes de profondeur

L'épaisseur de matière organique est variable à l'intérieur d'un site et entre les sites. Pour pouvoir comparer les sols entre eux et vérifier si les espèces étaient présentes à des profondeurs relatives précises (par exemple au contact avec le premier horizon minéral), chaque sol a été divisé en dix classes de profondeur. Ainsi, il devient possible de comparer une dixième classe de profondeur d'un sol mince avec une dixième classe d'un sol plus épais, correspondant à une même position stratigraphique.

Les sols dont nous possédions la surface et le début de l'horizon Ae (représentant 100% du profil désiré) ont été sélectionnés. Les sols exclus étaient ceux qui comportaient un tronc mort sur plusieurs centimètres de leur profil ou ceux qui n'ont pu être récoltés jusqu'à l'horizon Ae à cause d'obstacles (pierre, racine, etc.). La transformation de la mesure de profondeur (cm) en classes de profondeur a été effectuée telle que présentée à l'annexe 1 pour chaque sol sélectionné.

3.5 Tests de viabilité

3.5.1 Test de germination

Les graines ont été nettoyées dans une solution aqueuse d'hypochlorite de sodium à 1% (v/v) à 20°C durant 5 minutes de façon à éliminer les bactéries et les spores de champignons adhérent à leur surface (Krans, Henning et Torres, 1982; Torello, Symington et Rufner, 1984). Elles ont ensuite été rincées dans quatre bains d'eau stérile. Les graines ont été déposées sur cinq papiers filtres Whatman (no.1) humidifiés à l'aide d'eau stérile, dans des plats de pétri fermés et scellés avec du Parafilm. Toutes les graines extraites dans un centimètre de profondeur ont été placées dans le même pétri. Les pétris ont été disposés dans une chambre à environnement contrôlé (Convion CMP 2023, Model E15) pour une période de 40 jours. Les graines étaient soumises à des alternances jour-nuit de 16 heures et de 8 heures (Kellman, 1970; Johnson, 1975). La température variait de 25°C le jour, à 12°C la nuit (Edwards, 1987; Laidlaw, 1987; Baskin et Baskin, 1989). Les changements de température entre le jour et la nuit s'effectuaient progressivement sur une période d'une heure. Un éclairage fluorescent et incandescent produisait une luminosité de $150 \mu\text{E s}^{-1} \text{m}^{-2}$. Les graines étaient considérées comme germées lorsque la radicule atteignait la longueur de la graine.

Les graines provenant de l'échantillonnage de *Prunus pensylvanica* ont d'abord été séparées en deux catégories, en fonction de leur flottabilité sur l'eau (flottante ou non flottante), puis elles ont été testées tel que décrit ci-haut pour vérifier leur viabilité.

3.5.2 Test au tétrazolum

Les graines n'ayant pas germé durant le test de germination ont été examinées au binoculaire de façon à retenir celles qui étaient encore fermes pour un test de viabilité au chlorure de tétrazolum (Roberts, 1981). Les graines ont été coupées longitudinalement et plongées dans une solution aqueuse à 1% de chlorure de triphényl-2,3,5-tétrazolum à pH 7 durant 30 heures (Lakon, 1949; MacKay, 1972). Les graines dont l'embryon et l'endosperme étaient complètement colorés par le formazan étaient considérées viables. Un total de 559 graines ont été testées de cette façon.

3.5.3 Test de germination en serre

L'excédent de sol, qui n'avait pas été analysé par la méthode par extraction, a été mélangé et placé dans des plats de plastique de 26 x 52 cm disposés dans une serre. Les échantillons ont eu de 13,3 heures d'ensoleillement (à partir du 9 avril) jusqu'à 16,1 heures au solstice d'été (21 juin). À la fin de l'expérience, le 21 août, la durée d'ensoleillement potentiel était de 14,5 heures. La température était de 12°C pendant huit heures durant la nuit et était maintenue à 25°C durant le jour. Ne bénéficiant pas de système de refroidissement, les nuits plus chaudes que 12°C et les jours plus chauds que 25°C entraînaient des températures plus élevées. La température de l'air à l'intérieur de la serre a atteint 60°C durant quelques journées en juin et en juillet. L'arrosage était effectué au besoin pour maintenir le sol humide. Les semis étaient récoltés dès que leur identification était possible. À la fin de juin, aucune nouvelle germination n'était observée de sorte que le 9 juillet, les sols ont été remaniés pour stimuler la germination des semences résiduelles. Le test de germination s'est poursuivi jusqu'à ce qu'aucun nouveau semis n'apparaisse.

CHAPITRE 4

RÉSULTATS

Les résultats se divisent en cinq sections. La première présente quelques observations sur les sols eux-mêmes, la seconde section traite des inventaires de la végétation de surface des sites et la troisième concerne la datation des charbons de bois présents dans la sol. La quatrième section examine la répartition et le nombre de graines enfouies et la cinquième analyse les sols traités par la méthode d'émergence de semis.

4.1 Sols des sites

L'épaisseur de la matière organique des sites variait de 5 à 12 centimètres et était suivie d'un premier horizon minéral (Ae). La matière organique qui compose le sol est de plus en plus décomposée à mesure que la profondeur augmente, ce qui rend les particules petites et difficiles à reconnaître. La diminution de la taille des particules entraîne une réduction de la porosité avec la profondeur (figure 2). Cette diminution correspond à une régression linéaire simple possédant un coefficient de détermination de 0,97 hautement significatif.

4.2 Végétation de surface

Les bryophytes, composées principalement de mousses hypnacées, occupaient entre 40 et 80% de la surface du sol. *Hylocomium splendens* et *Pleurozium Schreberi* comptaient pour 93% de ce recouvrement. Les genres *Ptilium*, *Sphagnum*, *Dicranum* et *Polytrichum* ont aussi été retrouvés. Le recouvrement en ptéridophytes était faible et seulement quelques spécimens des genres *Dryopteris* et *Lycopodium* ont été inventoriés. Au total, 31 espèces de spermatophytes ont été recensées. La végétation arborescente était caractérisée par *Abies balsamea* (60 à 80% de recouvrement), *Picea glauca* (0 à 15%), *Betula papyrifera* (1 à 5%) et *Picea mariana* (0 à 1%). Les courbes de croissance et les structures d'âge d'*Abies balsamea* pour les sites échantillonnés sont présentées à l'annexe 2 (Morin, 1994). Le tableau 1 regroupe les espèces des strates arbustives et herbacées retrouvées dans les parcelles perturbées et non perturbées de chaque site et leur pourcentage de recouvrement respectif. En sous-bois, les strates arbustives et herbacées sont de faible densité. Les espèces dominantes sont *Abies balsamea*, *Oxalis montana*, *Clintonia borealis*, *Maianthemum canadense* Desf. et *Cornus canadensis*. Dans les parcelles perturbées, cette dominance revient à *Rubus idaeus* et *Betula papyrifera*.

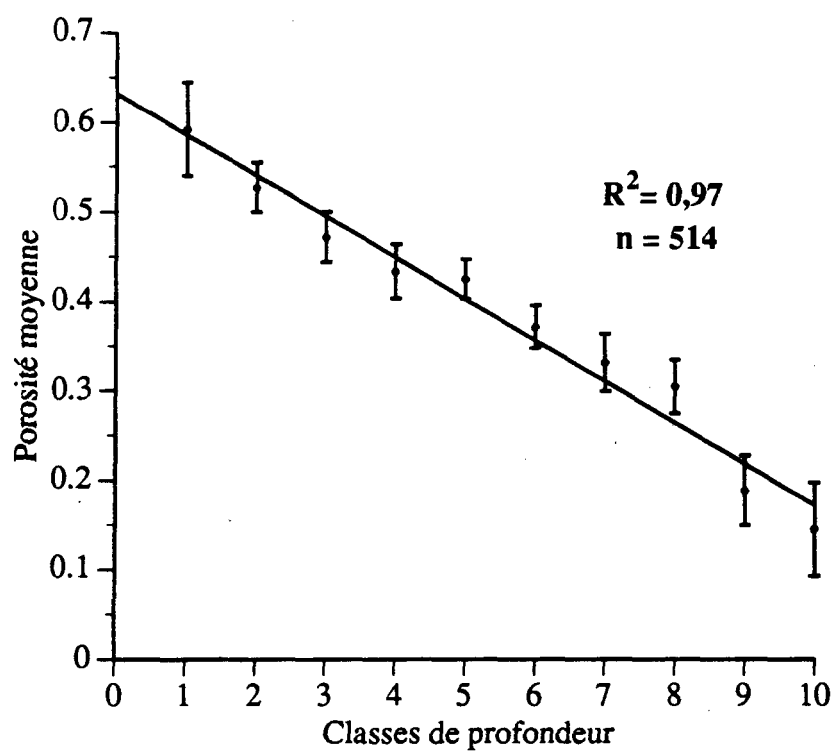


Figure 2: Relation entre la porosité de la matière organique et les classes de profondeur

Tableau 1

Pourcentage de recouvrement des espèces arbustives et herbacées dans les parcelles perturbées et non perturbées

Strates	Espèces	Lib 20		Lib 21		Lib 23		Lib 24	
		perturbée	n-perturbée	perturbée	n-perturbée	perturbée	n-perturbée	perturbée	n-perturbée
arbustive	<i>Abies balsamea</i>	3.5	10	32.5	75	35	1	30	35
	<i>Acer spicatum</i>	+	1	35	—	37.5	20	—	—
	<i>Alnus</i> sp.	—	—	0.5	—	—	—	—	—
	<i>Amelanchier</i> sp.	0.5	+	+	1	1.5	—	0.5	—
	<i>Betula papyrifera</i>	12.5	—	7.5	1	3.5	+	7.5	3
	<i>Picea glauca</i>	1.5	—	1.5	—	0.5	+	—	—
	<i>Picea mariana</i>	—	—	0.5	10*	—	—	—	+
	<i>Prunus pensylvanica</i>	7.5	—	—	—	—	—	—	—
	<i>Ribes glandulosum</i>	—	—	+	—	—	—	2	—
	<i>Rubus idaeus</i>	42.5	—	2.5	—	0.5	—	7.5	—
	<i>Pyrus americana</i>	—	+	7.5	1	+	—	0.5	+
	<i>Viburnum edule</i>	—	—	0.5	2	1.5	—	1.5	—
Herbacée	<i>Abies balsamea</i>	0.8	0.2	2.3	4.1	3.5	3.3	1.3	2.1
	<i>Acer spicatum</i>	—	0.1	—	—	0.1	+	—	—
	<i>Amelanchier</i> sp.	0.1	+	0.2	0.2	—	+	+	+
	<i>Aralia nudicaulis</i>	0.3	+	3.3	0.8	2.6	2.6	0.3	—
	<i>Betula papyrifera</i>	2.9	+	1.7	0.2	0.3	+	1.3	+
	<i>Clintonia borealis</i>	7.9	0.2	2.6	1.1	1.2	2.2	0.4	0.6
	<i>Coptis groenlandica</i>	0.6	+	0.2	1.3	0.9	0.1	0.5	+
	<i>Cornus canadensis</i>	3.9	0.4	2.3	0.8	0.9	0.5	1.2	1.6
	<i>Diervilla lonicera</i>	—	0.1	—	—	—	—	—	—
	<i>Epilobium angustifolium</i>	+	—	—	—	—	—	—	—
	<i>Gaultheria hispidula</i>	—	—	0.2	1.2	—	+	0.2	+
	<i>Goodyera</i> sp.	—	—	—	+	—	+	—	—
	<i>Kalmia angustifolia</i>	—	—	—	0.9	—	—	—	—
	<i>Ledum groenlandicum</i>	—	—	—	0.3	—	—	—	—
	<i>Linnaea borealis</i>	0.1	+	0.2	+	0.1	+	0.5	0.6
	<i>Maianthemum canadense</i>	0.9	0.1	1.7	2.6	0.7	2.4	0.2	1.5
	<i>Oxalis montana</i>	7.7	2.2	4.3	0.2	3.7	13.7	6.7	2.3
	<i>Picea glauca</i>	+	—	0.1	—	0.1	+	0.1	0.2
	<i>Picea mariana</i>	—	—	0.1	0.2	—	—	—	0.2
	<i>Pyrola secunda</i>	—	+	—	+	+	+	+	—
	<i>Pyrus americana</i>	+	+	—	+	+	+	—	—
	<i>Ribes glandulosum</i>	—	—	—	+	—	—	—	—
	<i>Rubus idaeus</i>	11.8	—	0.8	—	1.2	—	4.4	—
	<i>Solidago macrophylla</i>	—	—	+	0.1	0.2	—	—	—
	<i>Streptopus roseus</i>	—	+	—	—	+	+	—	0.1
	<i>Trientalis borealis</i>	0.1	+	0.1	0.1	0.1	0.8	+	+
	<i>Vaccinium angustifolium</i>	—	—	0.1	0.3	0.2	—	—	—
	<i>Vaccinium myrtilloides</i>	—	—	0.1	0.3	0.1	—	—	—
	<i>Viburnum edule</i>	—	—	0.1	0.1	—	+	+	—
Total	31 espèces	17	16	23	23	21	19	18	15

+ indique que cette espèce est présente à moins de 0.1% de recouvrement.

* Il s'agit d'un bouquet de marcottes.

Nomenclature selon Fernald (1970).

Dans les sites Lib21 et Lib23, le recouvrement des arbustes d'*Acer spicatum* augmentait lorsque la parcelle était perturbée. Sur le site Lib20, cette espèce était faiblement représentée autant dans la parcelle perturbée que non perturbée. Le recouvrement des arbustes et des semis de *Betula papyrifera* est dix à cent fois plus élevé dans les parcelles perturbées. Les arbustes de *Picea glauca* étaient peu nombreux et presque toujours associés à une parcelle perturbée. Les strates arbustives et herbacées de *Rubus idaeus* ont toujours été absentes des parcelles non perturbées. Pourtant, cette espèce est parmi les plus importantes des parcelles perturbées. *Prunus pensylvanica* était présent dans la strate arbustive d'une seule parcelle perturbée.

4.3 Charbon de bois

La datation des charbons de bois récoltés sur les sites a révélé la présence de feux au cours du dernier millénaire. Pour trois des sites, ces feux seraient survenus il y a environ 500 à 600 ans B.P., alors qu'il s'agirait d'un événement relativement récent dans le site Lib20 (tableau 2). Puisque la formation de charbons de bois nécessite une combustion de bois mort au moment de la perturbation, il est évident que les dates C-14 fournies au tableau 2 surévaluent l'âge réel du feu. Les charbons de bois ont tous été récoltés au contact du premier horizon minéral; aucun n'était présent dans le reste du profil organique du sol.

Tableau 2

Âge radiocarbone des charbons de bois récoltés dans les sols des sites échantillonnés

Sites	Dates C-14*	No. du laboratoire
Lib20	120±50	Beta-57931
Lib21	690±80	Beta-57932
Lib23	510±80	Beta-57933
Lib24	580±60	Beta-57934

* Année radiocarbone avant 1950 A.D. L'erreur accordée à l'échantillon représente un écart-type (probabilité de 68%), basée sur la nature stochastique des procédés de désintégration radioactifs.

4.4 Graines des sols

Les graines dans le sol peuvent être retrouvées sous trois états différents: les graines mortes, les graines dormantes et celles qui sont prêtes à germer (Harper, 1977). Elles seront appelées respectivement population de graines mortes, population de graines dormantes et population de graines viables actives. Les deux dernières populations constituent la population de graines viables alors que l'ensemble des graines mortes et viables forme la population totale de graines. La population de graines viables actives comprend les graines qui ont germé lors du test de germination en chambre de croissance ou celles qui ont germé en serre. La population de graines dormantes comprend les graines testées positivement au chlorure de triphényl-2, 3,5-tétrazolium. Sur la surface de 0,28 m² traitée lors de la méthode par extraction, 22 espèces ont été détectées dont 11 possédaient des graines viables. Vingt espèces ont pu être recensées dans les sols incubés en serre, dont 6 nouvelles espèces, pour un total de 28 espèces pour les deux méthodes. Les résultats sont présentés d'abord par site et ensuite en fonction du caractère perturbé ou non perturbé des parcelles. Finalement, le patron de distribution verticale est décrit pour les principales espèces.

4.4.1 Comparaison des sites et des espèces

Le tableau 3 présente, par espèce, le nombre de graines extraites par mètre carré dans les différents sites. La majorité des espèces retrouvées peuvent être considérées comme relativement rares, soit parce qu'on retrouve peu de graines par mètre carré, ou parce qu'elles n'apparaissent pas fréquemment dans les échantillons. Parmi les espèces recensées en abondance, signalons *Abies balsamea*, *Betula papyrifera* (78,5% des graines extraites), *Diervilla lonicera* Mill., *Oxalis montana*, *Picea sp.*, *Prunus pensylvanica*, *Rubus idaeus* et *Sambucus pubens* Michx.. On remarque une grande variation dans le nombre de graines extraites pour une même espèce entre les sites. On constate que *Prunus pensylvanica* et *Diervilla lonicera* étaient absents du site Lib24, alors qu'ils étaient abondants dans les autres sites. Une faible quantité de *Sambucus pubens* a été retrouvée dans les sites Lib21 et Lib24 alors que l'espèce était beaucoup plus représentée dans les sites Lib20 et Lib23. Le nombre de graines de *Betula papyrifera* par mètre carré variait de 70 794 dans le site Lib20, à 9 300 dans le site Lib23. Le plus grand nombre de graines d'*Abies balsamea* a été noté sur le site Lib23. La moyenne des espèces communes est accompagnée d'un écart-type généralement élevé.

Tableau 3

Nombre de graines par mètre carré des différentes espèces en fonction du site

Espèces	Lib-20	Lib-21	Lib-23	Lib-24
<i>Abies balsamea</i>	994±216	2975±847	4120±663	706±159
<i>Acer spicatum</i>	0	0	53	0
<i>Aralia nudicaulis</i>	75	50	0	0
<i>Benula papyrifera</i>	70794±10190	26513±4545	9300±1089	41344±9296
<i>Carex sp. (Eucarex)</i>	6	25	0	0
<i>Carex sp. (Vignea)</i>	0	0	0	500
<i>Clintonia borealis</i>	0	25	0	0
<i>Compositae sp.</i>	25	0	0	0
<i>Coptis groenlandica</i>	0	0	107	0
<i>Cornus canadensis</i>	13	50	7	100
<i>Diervilla lonicera</i>	4944±3026	1731±672	8847±3529	0
<i>Gaultheria hispidula</i>	50	3031	140	188
<i>Maianthemum canadense</i>	0	25	0	0
<i>Oxalis montana</i>	475±122	281±97	960±207	975±169
<i>Picea sp.</i>	844±414	1369±321	1293±320	1656±396
<i>Prunus pensylvanica</i>	1394±578	188±96	747±345	0
<i>Rubus idaeus</i>	131±60	94±56	407±166	481±371
<i>Sambucus pubens</i>	631±394	50±50	620±189	25±25
<i>Streptopus roseus</i>	0	0	13	0
<i>Vaccinium sp.</i>	0	25	0	0
<i>Viburnum edule</i>	0	0	27	0
<i>Viola sp.</i>	0	0	27	0
Total	80375	36431	26667	46000

Les populations totales de graines, les populations de graines viables et les populations de graines viables actives des quatre sites sont compilées au tableau 4. Plusieurs espèces possèdent un bon nombre de graines viables par mètre carré, c'est le cas de *Rubus idaeus* (la plus forte viabilité avec 61,1%), *Gaultheria hispidula* (15,2%), *Diervilla lonicera* (3,4%) et *Betula papyrifera* (2,3%). La faible quantité de graines entières de *Prunus pensylvanica* a exigé la considération d'un second échantillonnage pour évaluer la quantité de semences viables par site (tableau 5). On constate qu'aucune des graines qui ont germé ne flottaient sur l'eau. En excluant le site Lib24, où l'on a retrouvé uniquement 4 graines de l'espèce, on obtient en moyenne 8,3 graines viables par mètre carré.

4.4.2 Parcelles perturbées et non perturbées

Cinq sous-échantillons de 25 cm² récoltés au centre de la parcelle perturbée ont été traités pour en extraire les graines. Ils ont été comparés avec les échantillons correspondant provenant de la parcelle non perturbée.

4.4.2.1 Nombre d'espèces

Si l'on considère l'ensemble du profil de sol, le nombre moyen d'espèces retrouvées dans les parcelles perturbées était de 10,5 alors qu'il était de 7,25 dans les parcelles non perturbées. Malgré qu'il y avait en moyenne 3,25 espèces de plus dans les parcelles perturbées, aucune de ces espèces n'était en abondance. La figure 3 présente le nombre d'espèces par parcelle dans les différents sites. Pour certaines espèces, les graines étaient présentes à plus de trois centimètres de profondeur autant dans les parcelles perturbées que non perturbées. C'est le cas de *Clintonia borealis*, d'*Aralia nudicaulis* L., d'un *Carex* du sous-genre *Vignaea* et d'un autre du sous-genre *Eucarex*. Les deux premières espèces se retrouvent surtout sous un couvert arborescent, alors que les deux autres sont généralement plus typiques des milieux ouverts. La profondeur où elles ont été retrouvées suggère un long séjour dans le sol. Par contre, les graines d'*Aralia nudicaulis*, *Acer spicatum*, *Compositae* sp., *Carex* du sous-genre *Vignaea*, *Vaccinium* sp., *Viburnum edule* (Michx.) Raf. et *Viola* sp., qui ont été retrouvées dans les deux premiers centimètres du sol des milieux perturbés, suggèrent une contribution récente au réservoir.

Tableau 4

Nombre de graines par mètre carré pour la population totale de graines, la population de graines viables et la population de graines viables actives des espèces récoltées avec la méthode par extraction

Espèces	Pop. totale	Pop. viable	Pop. viable active
<i>Abies balsamea</i>	2168	6	6
<i>Acer spicatum</i>	13	0	0
<i>Aralia nudicaulis</i>	32	0	0
<i>Betula papyrifera</i>	37427	749	473
<i>Carex sp. (Eucarex)</i>	8	0	0
<i>Carex sp. (Vigne)</i>	127	38	38
<i>Clintonia borealis</i>	6	0	0
<i>Compositae sp.</i>	6	0	0
<i>Coptis groenlandica</i>	32	19	0
<i>Cornus canadensis</i>	43	2	0
<i>Diervilla lonicera</i>	3802	97	97
<i>Gaultheria hispidula</i>	863	159	159
<i>Maianthemum canadense</i>	6	0	0
<i>Oxalis montana</i>	668	0	0
<i>Picea sp.</i>	1290	0	0
<i>Prunus pensylvanica</i>	579	0*	0
<i>Rubus idaeus</i>	276	165	132
<i>Sambucus pubens</i>	327	19	8
<i>Streptopus roseus</i>	3	0	0
<i>Vaccinium sp.</i>	6	0	0
<i>Viburnum edule</i>	6	6	0
<i>Viola sp.</i>	6	0	0
total	47697	1260	913

* voir tableau 5.

Tableau 5

Germination des graines de *Prunus pensylvanica* en fonction des sites et de leur flottabilité

Sites	Flottabilité				Graines non testées pour flottabilité ⁺	Total graines viables	Total/m ²
	Flottantes		Non flottantes				
	viables	n-viables	viables	n-viables			
Lib20	0	96	9	13	9	9	127
Lib21	0	65	5	10	3	5*	83
Lib23	0	96	11	3	4	11*	114
Lib24	0	4	0	0	0	0	4
Total	0	261	25	26	16	25	328

Il s'agit de graines entières retrouvées dans un mètre carré, échantillonnées dans chaque site.

⁺ Graines brisées lors de l'extraction et dont la flottabilité n'a pas été testée.

* Dont une graine trouvée viable par le test au tétrazolium.

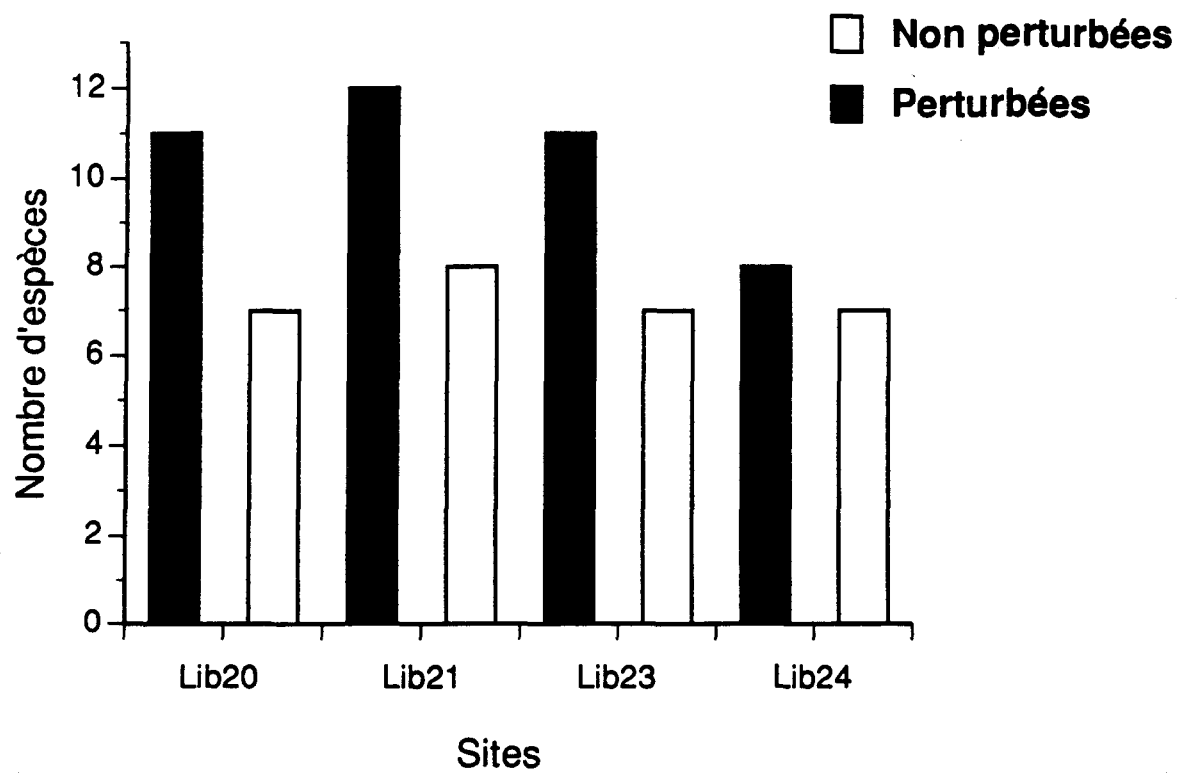


Figure 3: Nombre d'espèces de graines présentes dans les sols des parcelles perturbées et non perturbées

4.4.2.2 Nombre de graines par espèce

L'ensemble des graines récoltées dans les deux premiers centimètres du sol pour les espèces les plus fréquentes sont présentées au tableau 6. On constate que le nombre de graines d'*Abies balsamea* a été généralement plus élevé dans les parcelles non perturbées, alors qu'on remarque l'inverse dans la plupart des cas avec *Oxalis montana*. *Betula papyrifera* n'a pas montré de grandes variations entre les parcelles, sauf dans le cas du Lib20. *Rubus idaeus* a été généralement absent des deux premiers centimètres et les quelques graines retrouvées provenaient des parcelles perturbées ou non perturbées. Le caractère perturbé ou non perturbé n'a pas amené de variations dans le nombre de graines de *Picea sp.*. Seul le tégument extérieur de ces graines était retrouvé, sans embryon ni endosperme.

L'examen du nombre de graines viables des sols traités avec la méthode d'extraction démontre que le nombre de graines viables est inférieur dans les parcelles perturbées (figure 4). La population totale (viables et mortes) montre l'inverse. Pour les parcelles non perturbées, elle est évaluée à 37 420 graines par mètre carré, comparativement à 51 440 dans les parcelles perturbées. Malgré une différence de 14 020 graines par mètre carré à l'avantage des parcelles perturbées, celles-ci ne contiennent que 420 graines viables par mètre carré, alors que les parcelles non perturbées en totalisent 1 280 (figure 4). La méthode d'extraction des graines permet d'identifier 360 graines viables actives (V.A.)¹ dans les parcelles perturbées, alors que 1 080 graines sont présentes dans les parcelles non perturbées. La méthode d'émergence de semis confirme la même tendance avec une population de graines V.A. évaluée à 111 graines par mètre carré dans les parcelles perturbées, comparativement à 335 dans les parcelles non perturbées (figure 4). Chez *Betula papyrifera*, la principale espèce, on recense, avec la méthode par extraction, 100 graines viables (dont 80 V.A.) par mètre carré dans les parcelles perturbées, alors que 1 080 par mètre carré sont reconnues viables dans les parcelles non perturbées (dont 960 V.A.). Pour cette même espèce, la méthode d'émergence de semis met en évidence 231 graines V.A. par mètre carré dans les parcelles non perturbées, alors qu'on en retrouve 31 dans les parcelles perturbées.

¹ Graines dont la viabilité a été reconnue sans l'aide d'un test au tétrazolium. Pour la méthode par extraction, ce sont les graines qui ont germé dans les chambres à environnement contrôlé et ce sont les graines qui ont germé en serre dans le cas de la méthode d'émergence de semis.

Tableau 6

Comparaison entre le nombre de graines extraites des parcelles non perturbées et celui des parcelles perturbées pour les espèces retrouvées dans les deux premiers centimètres du sol

Espèces	Lib20		Lib21		Lib23		Lib24	
	perturbée	n-perturbée	perturbée	n-perturbée	perturbée	n-perturbée	perturbée	n-perturbée
<i>Abies balsamea</i>	9	7	14	22	19	63	5	10
<i>Betula papyrifera</i>	240	386	132	125	30	56	199	184
<i>Oxalis montana</i>	6	1	4	1	7	14	11	5
<i>Picea sp.</i>	5	2	2	14	13	7	11	9
<i>Rubus idaeus</i>	0	0	0	2	0	0	1	0

La surface échantillonnée correspond à 5 x 25cm² par parcelle.

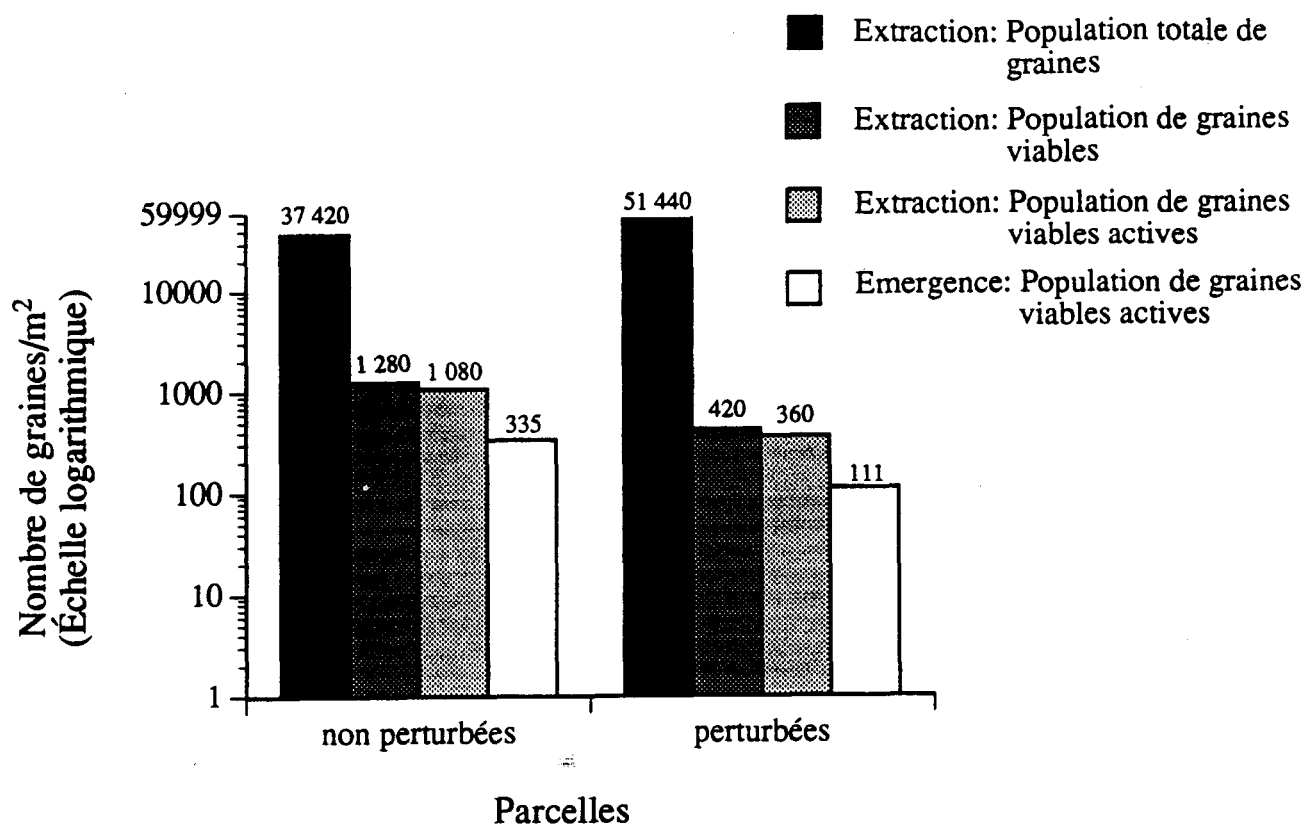


Figure 4: Comparaison des populations de graines dans les parcelles perturbées et non perturbées

4.4.3 Distribution verticale dans le profil organique

4.4.3.1 Espèces regroupées

Le nombre de graines varie en fonction de la profondeur. La figure 5 considère toutes les populations totales de graines des différentes espèces en fonction de la profondeur (moyenne des 4 sites). On observe une relation inverse entre le nombre de graines et la profondeur. Cette diminution correspond, dans les quatre sites étudiés, à une courbe exponentielle négative possédant un coefficient de détermination de 0,886 hautement significatif.

4.4.3.2 Espèces prises séparément

La distribution verticale dans le profil organique du sol des huit espèces les plus fréquentes est présentée aux figures 6 à 9. On remarque que les populations totales de graines d'*Abies balsamea* (figure 6a), de *Picea sp.* (figure 6b), d'*Oxalis montana* (figure 6c) et de *Betula papyrifera* (figure 7 a et b) ont diminué avec la profondeur. Chez *Oxalis montana* et *Picea sp.*, aucune graine viable n'a pu être recensée. *Abies balsamea* avait quelques graines viables uniquement dans la première classe de profondeur, alors qu'on a détecté des graines viables de *Betula papyrifera* partout dans le profil de sol (figure 7b). Le nombre de graines viables de *Betula papyrifera* diminue avec la profondeur (figure 7b). Nous avons constaté une décomposition des graines avec l'augmentation de la profondeur. La population totale de graines de *Rubus idaeus* était distribuée partout dans le profil (figure 8). Soixante et un pour cent (61%) de ces graines étaient viables, ce qui lui confère le meilleur taux de viabilité. Contrairement aux espèces précédentes, les populations totales de graines de *Diervilla lonicera* (figure 9a), de *Sambucus pubens* (figure 9b) et de *Prunus pensylvanica* (figure 9c) ont été localisées presque uniquement dans les dernières classes de profondeur du sol organique, au contact avec le premier horizon minéral (Ae). Plusieurs graines de *Diervilla lonicera* et de *Sambucus pubens* ont été trouvées viables. La figure 9c regroupe à la fois des graines entières et des écailles d'endocarpe de *Prunus pensylvanica*. L'échantillonnage supplémentaire de *Prunus pensylvanica* a permis d'évaluer la présence de 83 à 127 graines entières par mètre carré dans trois des sites, dont 8,3 étaient viables par mètre carré (tableau 5).

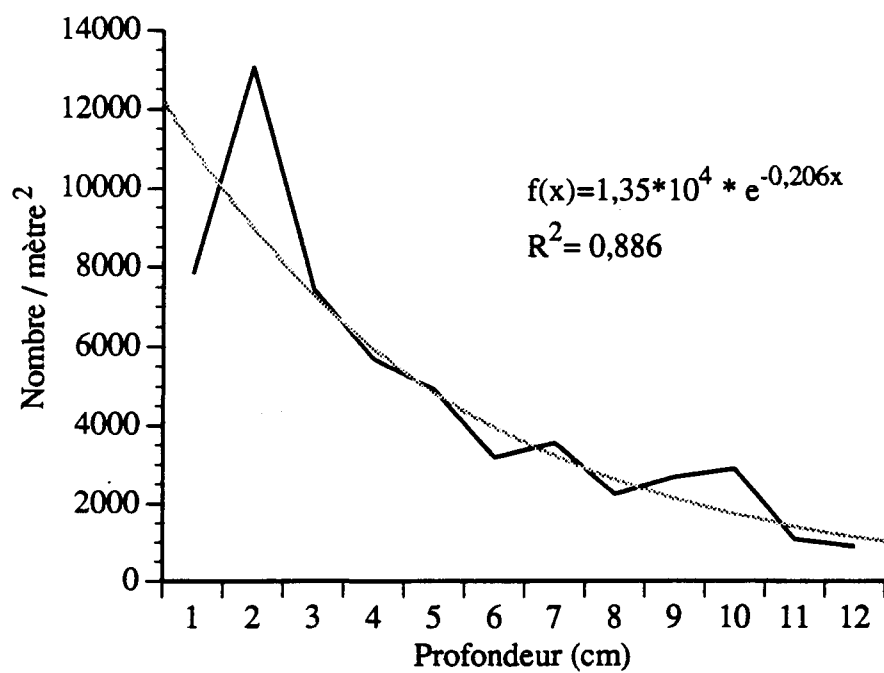


Figure 5: Distribution de la population de graines en fonction de la profondeur

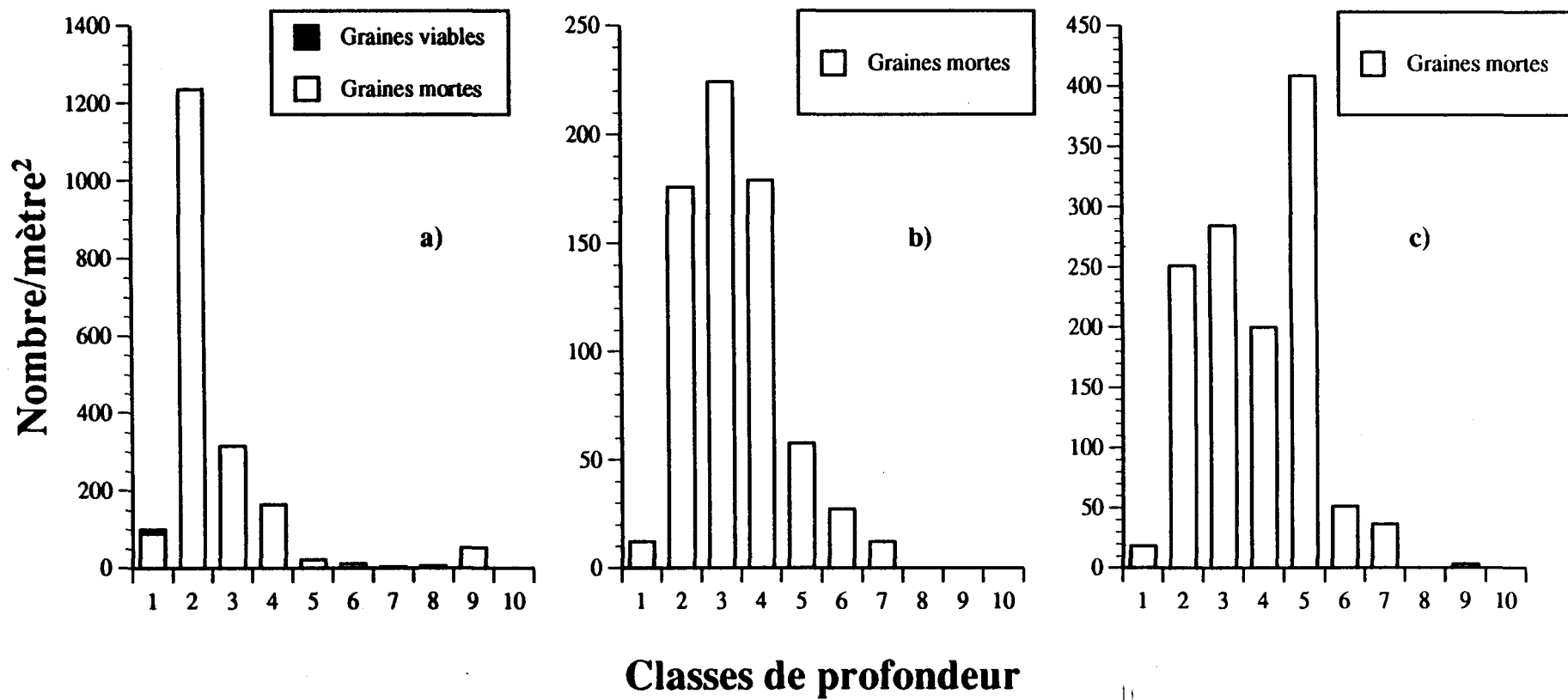


Figure 6: Distribution des graines viables et mortes d'*Abies balsamea*(a), de *Picea sp.*(b) et d'*Oxalis montana* (c) en fonction de la profondeur

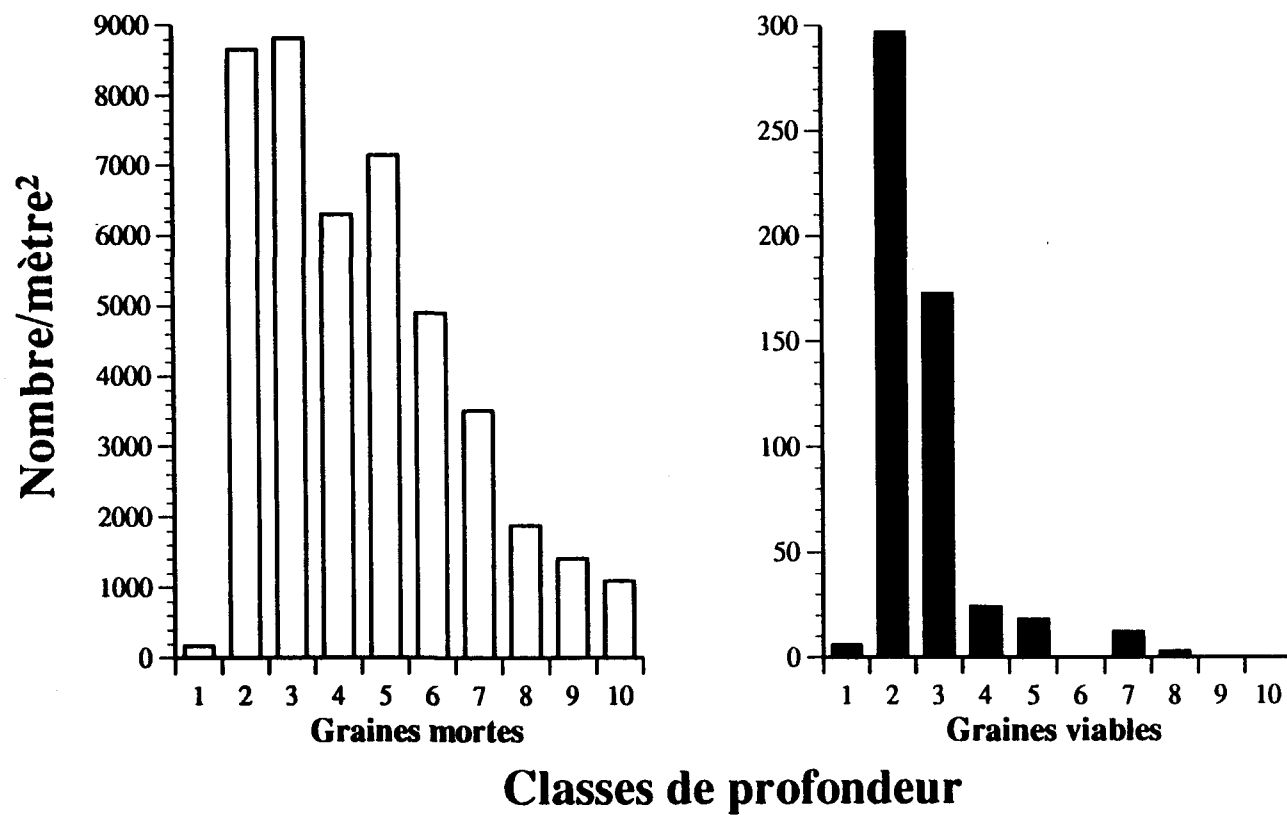
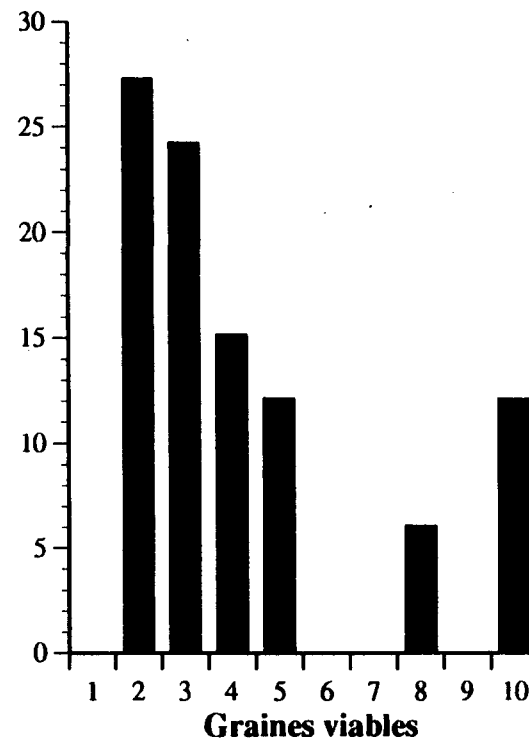
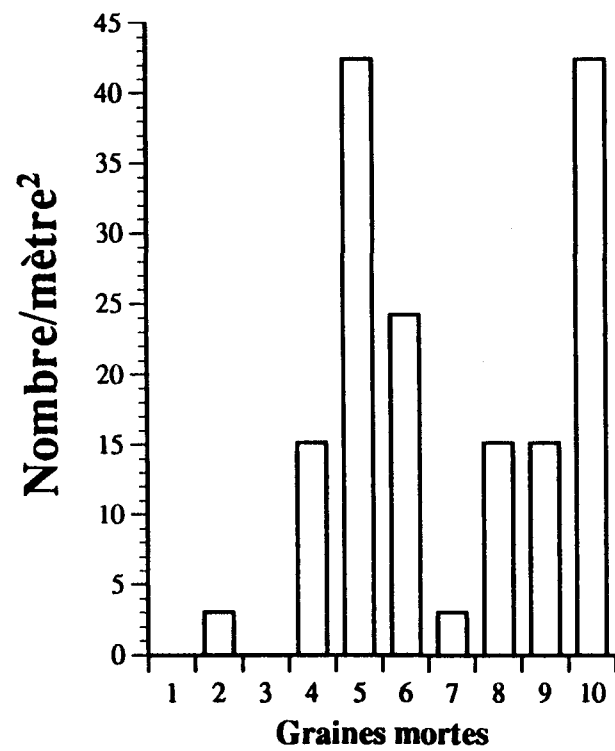


Figure 7: Distribution des graines de *Betula papyrifera* en fonction de la profondeur



Classes de profondeur

Figure 8: Distribution des graines de *Rubus idaeus* en fonction de la profondeur

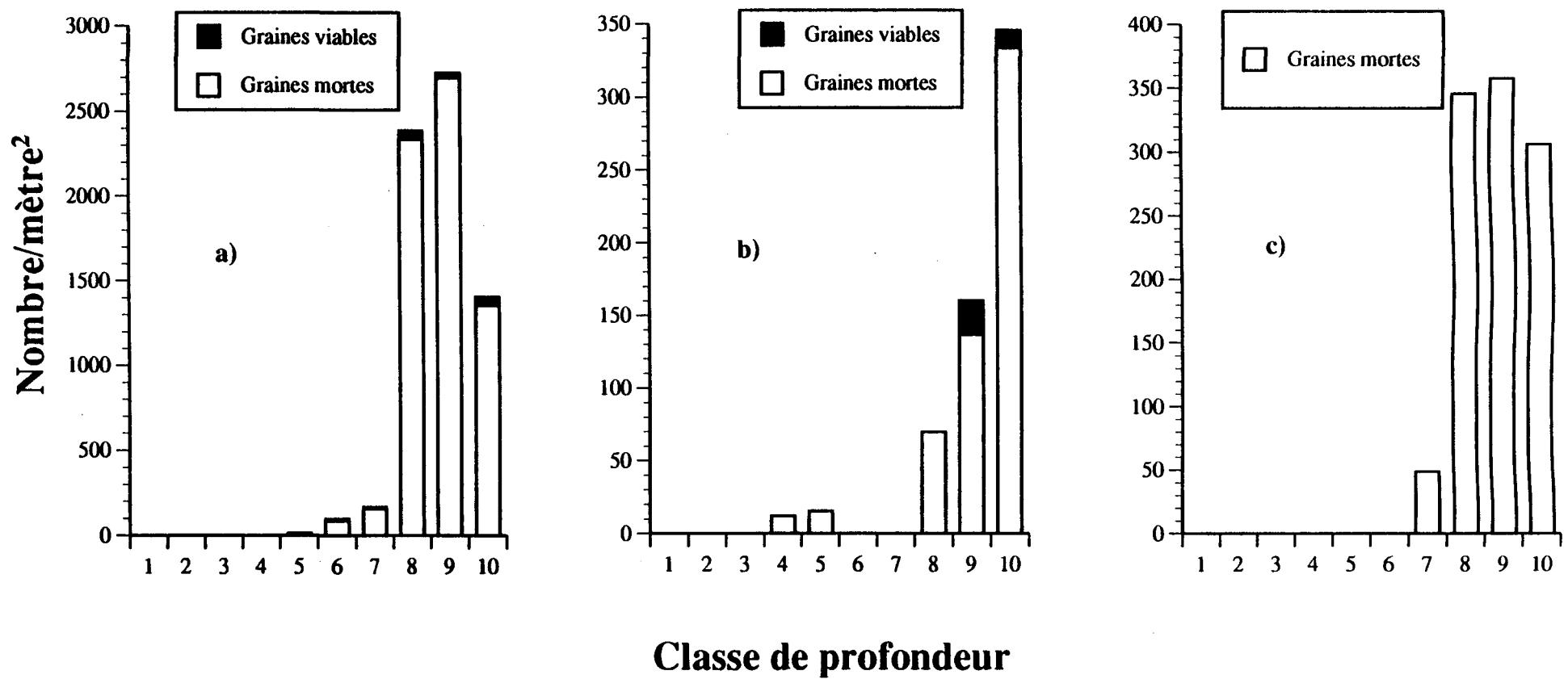


Figure 9: Distribution des graines viables et des graines mortes de *Diervilla lonicera* (a), de *Sambucus pubens* (b) et de *Prunus pensylvanica* (c) en fonction de la profondeur

4.4.3.3 Sites pris séparément

Pour les huit espèces les plus fréquentes, à l'exception de *Rubus idaeus*, la distribution verticale dans le profil de sol semble se comparer d'un site à l'autre. La distribution verticale des graines de *Rubus idaeus* pour les quatre sites (figure 10) ne permet pas de détecter de zones d'abondance communes dans les quatre sites.

4.5 Germination des sols en serre

Vingt (20) espèces ont germé dans les échantillons de sols des quatre sites incubés en serre, pour une surface totale de 3,2 mètres carrés. Si l'on considère une moyenne entre les parcelles perturbées et non perturbées, 20 graines de *Rubus idaeus*, 34 graines de *Diervilla lonicera*, 5 graines de *Sambucus pubens* et 131 graines de *Betula papyrifera* sont présentes par mètre carré. Quelques graines d'*Oxalis montana*, d'*Abies balsamea* et de *Picea sp.* ont également germé en petit nombre (tableau 7). *Epilobium angustifolium*, *Epilobium glandulosum* et *Corydalis sempervirens* (L.) Pers. n'avaient pas été détectés lors de l'extraction en laboratoire. Aucune graine de *Prunus pensylvanica* n'a germé, bien que plusieurs étaient visibles dans le sol.

Deux cent trente et une (231) graines de *Betula papyrifera* ont germé par mètre carré dans les parcelles non perturbées et seulement 31 dans les parcelles perturbées. Trente-deux (32) semis de *Rubus idaeus* sont apparus dans le sol des parcelles non perturbées, alors que 8,7 étaient présents dans les parcelles perturbées. Seize (16) semis par mètre carré du genre *Epilobium* ont germé dans les parcelles non perturbées, alors que 1,1 poussaient dans les parcelles perturbées (tableau 7).

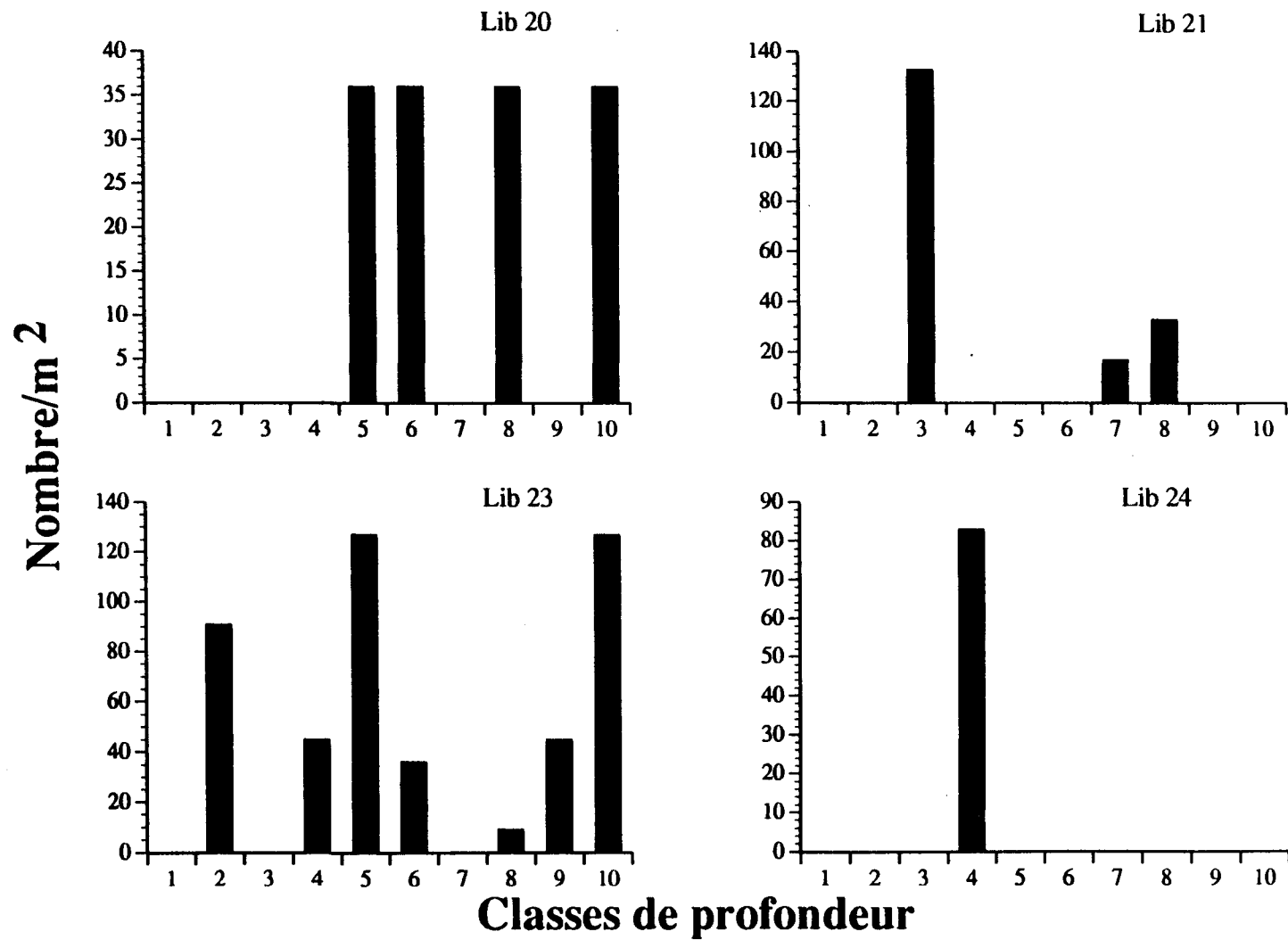


Figure 10: Distribution des graines de *Rubus idaeus* en fonction de la profondeur dans les quatre sites

Tableau 7

Nombre de graines par mètre carré pour les espèces ayant germé avec la méthode d'émergence de semis dans les parcelles perturbées et non perturbées

Espèce	Non perturbées ¹	Perturbées ²
<i>Abies balsamea</i>	0	4
<i>Betula papyrifera</i>	345	53
<i>Coptis groenlandica</i>	0	1
<i>Cornus canadensis</i>	0	1
<i>Diervilla lonicera</i>	40	69
<i>Epilobium angustifolium</i>	19	1
<i>Epilobium glandulosum</i>	5	1
<i>Gaultheria hispidula</i>	18	1
<i>Maianthemum canadense</i>	0	+
<i>Oxalis montana</i>	0	1
<i>Picea sp</i>	0	2
<i>Rubus idaeus</i>	48	15
<i>Sambucus pubens</i>	11	5
<i>Vaccinium angustifolium</i>	0	+
<i>Carex sp. 1</i>	4	5
<i>Carex sp. 2</i>	1	+
<i>Carex sp. 3</i>	3	—
<i>Carex sp. 4</i>	3	31
<i>Carex sp. 5</i>	1	—
<i>Graminae sp.1</i>	1	—

1. Surface échantillonnée de 1,49 m².

2. Surface échantillonnée de 1,71 m².

+ Moins d'une graine par mètre carré.

CHAPITRE V

DISCUSSION

La majorité des études portant sur les réservoirs de graines considèrent uniquement les graines viables, car elles seules ont le potentiel de se manifester dans la végétation de surface (Marquis, 1975; Moore et Wein, 1977; Morash et Freedman, 1983). La population totale de graines permet de considérer les graines ayant une viabilité éphémère autant que celles qui peuvent persister longtemps dans le sol (Morin, 1981; Morin et Payette, 1987). La comparaison des populations totales de graines des espèces enfouies dans le sol et leur importance dans la végétation de surface permettent de mieux connaître leurs stratégies de reproduction et d'évaluer la stabilité temporelle des milieux (Morin, 1981).

Trente et une (31) espèces productrices de graines ont été inventoriées dans la végétation de surface alors que 30 espèces ont pu être retrouvées dans le sol sous forme de graines pour un total de 43 espèces (tableaux 1, 4 et 7). Vingt-deux (22) espèces étaient à la fois présentes dans la végétation de surface et dans le sol, 13 espèces étaient présentes uniquement dans la végétation de surface et 8, uniquement dans le sol.

5.1 Graines des sols

5.1.1 Espèces présentes uniquement dans la végétation de surface

Le nombre de graines au sol peut être très limité dans le cas de plusieurs espèces parce qu'elles sont relativement rares, qu'elles produisent peu de graines ou que la dispersion des graines est contagieuse (Morin, 1981). Ces facteurs peuvent expliquer l'absence ou les faibles quantités trouvées dans le sol pour *Amelanchier sp.*, *Acer spicatum*, *Aralia nudicaulis*, *Clintonia borealis*, *Coptis groenlandica* (Oeder) Fern., *Cornus canadensis*, *Linnaea borealis* L., *Maianthemum canadense*, *Ribes glandulosum* Grauer, *Streptopus roseus* Michx., *Trientalis borealis* Raf., *Vaccinium angustifolium* Ait., *Vaccinium myrtilloides* Michx. et *Viburnum edule*. Ces espèces peuvent demeurer sous le couvert pendant de nombreuses années sans produire de fruits.

D'autres espèces ont de petites graines sans tégument protecteur rigide ce qui les rend plus sensibles à la décomposition et à la perte de viabilité dans le sol. Elles doivent germer rapidement après leur dispersion. Cette exigence explique l'absence ou la très faible quantité de graines dans le sol d'*Epilobium angustifolium*, *Goodyera sp.*, *Kalmia angustifolia* L., *Ledum groenlandicum* Oeder, *Pyrola secunda* L. et *Solidago macrophylla* Pursh.

5.1.2 Espèces exclusivement dans le sol

Les graines de *Carex sp.*, *Diervilla lonicera*, *Corydalis sempervirens*, *Epilobium angustifolium* et *E. glandulosum*, *Prunus pensylvanica*, *Rubus idaeus* et *Sambucus pubens* se retrouvent dans le sol, mais n'ont pas été repérées dans la végétation de surface des parcelles non perturbées. Seules des graines de *Rubus idaeus*, quelques rares *Epilobium angustifolium* et *Prunus pensylvanica* ont été retrouvés dans les parcelles perturbées.

Deux raisons peuvent expliquer la présence de ces espèces dans le sol tout en étant absentes de la végétation de surface. La première met en cause de petites graines qui voyagent facilement par le vent. C'est le cas d'*Epilobium angustifolium* et d'*Epilobium glandulosum* (Piroznikow, 1983). La seconde raison implique des graines qui ne se dispersent pas aussi efficacement mais qui auraient pu être installées avant la disparition des plantes-mères. *Prunus pensylvanica*, *Sambucus pubens*, *Diervilla lonicera*, *Rubus idaeus* et les *Carex sp.* sont toutes des espèces qui disséminent la majorité de leurs graines au pied de la plante-mère. Dans chacun des cas, on remarque qu'il s'agit de plantes héliophiles et leur présence dans le sol signifie qu'elles ont fait partie de la végétation passée. Cette observation suggère un changement du cortège floristique dans le temps au profit des espèces "tolérantes à l'ombre" (Oosting et Humphreys, 1940; Livingston et Allesio, 1968; Graber et Thompson, 1978; Nakagoshi, 1985). Brown (1992) mentionne qu'en général, le réservoir de graines contient plus d'espèces des stades antérieurs de la succession qu'il n'en reste dans la végétation de surface.

5.1.3 Correspondance entre la végétation de surface et les graines dans le sol

La comparaison des tableaux 1, 4 et 7 révèle qu'il y a peu de correspondance entre les espèces retrouvées dans la végétation en place et les espèces enfouies dans l'ensemble du profil de sol, autant au niveau de la présence des espèces que de leur quantité. Ces conclusions ressortent également des travaux de Oosting et Humphrey (1940), Olmstead et Curtis (1947), Numata et al. (1964), Livingston et Allesio (1968), Hayashi et Numata (1971), Thompson et Grime (1979), Brown et Oosterhuis (1981), Hill et Stevens (1981), Fenner (1985), Nakagoshi (1985). En éliminant les espèces rares, on remarque que la différence entre la végétation de surface et celle du sol est due à la présence d'espèces dites

"pionnières" ou "intolérantes à l'ombre". Pickett et McDonnell (1989) mentionnent que le réservoir de graines du sol contient une prédominance de plantes annuelles et d'espèces formant les premières communautés végétales de la succession même lorsque les peuplements ont atteint une stabilité dans la composition du couvert depuis longtemps. Dans les sols échantillonnés, ces espèces sont *Prunus pensylvanica*, *Sambucus pubens*, *Diervilla lonicera* et *Rubus idaeus*. Elles sont associées à des milieux perturbés en régénération (Victorin, 1964). Archibold (1989) mentionne que les espèces dominantes des forêts conifériennes sont rarement caractérisées par un réservoir abondant de graines viables enfouies, mais les espèces de début de succession y sont bien représentées.

D'autre part, certains auteurs mentionnent une similitude entre le réservoir de graines et la végétation de surface (Leck et Graveline, 1979; Pratt *et al.*, 1984). Le tableau 6 révèle qu'en utilisant uniquement les deux premiers centimètres de sol comme témoins des dernières années d'une végétation stable, on obtient une image plus représentative de la végétation actuelle dominante. Piroznikow's (1983) arrive aux mêmes résultats dans de vieilles forêts de Tilleuls et de Charmes (lime-hormbeam forest) de la Pologne. *Rubus idaeus* apparaît comme la seule exception (tableau 6). Cette espèce croît rapidement après l'ouverture du milieu lors d'une perturbation (Thompson, 1992). La dernière épidémie de la Tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE), qui a débuté dans le secteur étudié en 1974 (Morin et Laprise, 1990), a pu favoriser la germination de plusieurs graines et expliquer la présence d'un réservoir de graines dans les parties supérieures du sol. On ne peut rejeter l'hypothèse que le réservoir de graines de *Rubus idaeus* soit continuellement alimenté par un apport extérieur, comme un transport par les oiseaux qui consomment des fruits (frugivores). Cependant, l'absence de *Rubus idaeus* en dehors des périodes épidémiques laisse croire que ce type de contribution au réservoir de graines se produit principalement durant la période épidémique et post-épidémique. En effet, *Rubus idaeus* disparaît de la végétation de surface quelques années après l'épidémie (tableau 1) et d'autre part, il est connu que les oiseaux frugivores ont un transit intestinal très court (Barnea, Yom-Tov et Friedman, 1991) qui ne favorisent pas la dispersion des graines sur une longue distance.

Le nombre de graines dans les différents sites (tableau 3) n'est pas en relation avec le pourcentage de recouvrement des espèces, car la quantité de graines émises et la récurrence des bonnes années semencières sont des caractères spécifiques (Fowells, 1965).

5.1.4 Comparaison de la méthode par extraction et d'émergence de semis

Les résultats montrent qu'avec la méthode par extraction, 22 espèces de graines ont été retrouvées (tableau 4) dont 11 étaient viables, alors que 20 espèces étaient recensées avec la méthode d'émergence des semis (tableau 7). Il est reconnu que les comparaisons du nombre de graines et d'espèces, provenant de la méthode d'émergence de semis et de la méthode par extraction, sont difficiles (Brown, 1992). Comme les échantillons de sols proviennent des mêmes sites, l'utilisation des deux méthodes amène une information complémentaire (Conn, Cochrane et DeLapp, 1984). La méthode par extraction permet d'étudier les populations totales de graines enfouies, mais ne donne aucune information sur leur viabilité (Roberts, 1981), laquelle peut être précisée par un test de germination suivi d'un test au tétrazolium. Moore et Wein (1977) rapportent que lorsqu'on extrait les graines d'un sol qui a préalablement été soumis à un test d'émergence de semis, on retrouve 5 à 10 fois plus de graines que ce qui a germé. La comparaison des nombres moyens de graines par mètre carré retrouvées dans les sites échantillonnés indique une densité 137 fois supérieure avec la méthode par extraction. Les populations de graines dormantes et de graines mortes ne sont pas considérées avec la méthode d'émergence des semis (Schneider et Sharitz, 1986; Brown, 1992). La méthode par extraction, suivie de tests de germination et du test au tétrazolium, permet de connaître les populations de graines viables actives et dormantes, ainsi que la population de graines mortes.

Le nombre d'espèces recensées par les deux méthodes est similaire. D'autres études dans les milieux humides (Poiani et Johnson, 1988) et dans les sols agricoles (Ball et Miller, 1989; Gross, 1990) arrivent aux mêmes résultats. Dans ces études, seules les densités de populations sont de 3 à 5 fois plus élevées pour la méthode par extraction.

Les résultats révèlent que *Betula papyrifera* compte pour la plus grande partie de cette différence en étant 301 fois plus élevée dans la méthode par extraction (en ne tenant pas compte de la viabilité). La comparaison des populations de graines viables actives de *Betula papyrifera* (tableau 4), provenant de la méthode par extraction et d'émergence de semis (tableau 7) indique que la première méthode détecte 473 graines/m², alors que la seconde ne trouve que 124 graines/m². Les populations de graines actives de *Rubus idaeus*, *Gaultheria hispidula* et de *Diervilla lonicera* réagissent de la même façon; les densités sont plus élevées

avec la méthode par extraction. Ces données indiquent qu'en plus de sous-estimer le nombre de graines de la population totale et de la population de graines viables présentes dans un sol (Simpson, Leck et Parker, 1989), la méthode d'émergence de semis sous-évalue également le nombre de graines viables actives. Ce biais vient du fait que les besoins pour la germination des graines sont rarement pleinement rencontrés pour toutes les espèces avec cette méthode. La sensibilité à la lumière (Baskin et Baskin, 1989), les fluctuations de température (Grime et Hillier, 1981), la disponibilité en oxygène (Leck et Simpson, 1987) et la texture du sol (Harper, Williams et Sagar, 1965; Keddy et Ellis, 1985) sont les principaux facteurs affectant spécifiquement la germination.

La méthode d'émergence des semis a permis de détecter la présence de graines viables d'*Abies balsamea*, de *Picea sp.* et d'*Oxalis montana*, alors qu'elles avaient été retrouvées uniquement dans la population de graines mortes avec la méthode par extraction. Les graines de plusieurs conifères, dont *Abies balsamea*, ne conservent pas leur viabilité dans le sol et doivent germer durant l'année qui suit la dispersion (Johnson, 1975; Morin, 1981; Payette, Deshayes et Gilbert, 1982; Houle et Payette, 1991). Leurs rares graines viables, ainsi que celles d'*Epilobium angustifolium* et *E. glandulosum*, ont été détectées parce qu'une grande surface peut être traitée avec la méthode d'émergence des semis (Goyeau et Fablet, 1982; Brown, 1992).

Brown (1992) a démontré que la taille des graines a une influence et que la plupart des graines non détectées avec la méthode par extraction étaient de petites tailles. Cette raison s'ajoute à la rareté pour expliquer l'absence d'*Epilobium angustifolium* et d'*E. glandulosum* des sols traités par extraction. *Gaultheria hispidula*, qui possède des graines encore plus petites, est plus facilement trouvée parce que les graines sont pâles.

La majorité des auteurs constatent que les espèces arbustives et arborescentes sont difficiles à déceler avec la méthode d'émergence des semis (Livingston et Allesio, 1968; Marquis, 1975; Moore et Wein, 1977; Thompson et Grime, 1979; Brown, 1992). Par contre, la méthode par extraction surmonte cette difficulté (Olmstead et Curtis, 1947; Hayashi et Numata, 1971; Kramer et Johnson, 1987). Ceci peut expliquer l'absence de *Viburnum edule*, d'*Acer spicatum* et de *Prunus pensylvanica* des sols incubés en serre. Les graines de *Prunus pensylvanica* étaient visibles dans le sol et les deux autres espèces devaient y être

présentes, car elles ont été découvertes dans les sols traités par extraction qui ne représentaient que 16% de la surface totale échantillonnée.

La méthode par extraction exige beaucoup de temps par échantillon et pour réduire la variance à un niveau statistiquement acceptable, le nombre d'échantillons doit souvent être élevé (Champness, 1949b). Ceci est dû à la distribution contagieuse des graines de la majorité des espèces (Roberts, 1958; Major et Pyott, 1966; Kellman, 1974; Kellman, 1978). Comme cette méthode permet uniquement l'examen d'une faible surface dans des délais raisonnables, l'analyse des populations de graines des espèces à dispersion faible ou contagieuse est limitée (Goyeau et Fablet, 1982).

5.1.5 Comparaison entre les parcelles perturbées et non perturbées

Le nombre d'espèces dans la végétation de surface est plus élevé dans les parcelles perturbées que dans les parcelles non perturbées (figure 3). Les parcelles perturbées ont permis la germination de graines provenant de l'extérieur, comme celles d'*Epilobium angustifolium* qui ne semblent pas germer en sous-bois, et celle d'espèces héliophiles déjà présentes dans le sol, comme *Rubus idaeus* et quelques *Prunus pensylvanica*. Ce milieu ouvert favorise également la production de graines et la croissance clonale chez des espèces peu abondantes, les rendant ainsi visibles dans les inventaires de végétation. C'est le cas d'*Acer spicatum*, *Aralia nudicaulis*, *Vaccinium sp.* et *Viburnum edule*.

La diminution du nombre de graines viables par unité de surface dans les parcelles perturbées (figure 4) s'explique principalement par la germination de *Betula papyrifera*. Les graines de cette espèce germent lorsqu'elles sont exposées à la lumière (Bevington et Hoyle, 1981; Bevington, 1986) et il est typique de constater son apparition dans les coupes (Marks, 1974; Grime, 1979). La germination de *Betula papyrifera* s'observe sur le terrain par des pourcentages de recouvrement élevés des strates arbustives et herbacées dans les parcelles perturbées, alors qu'ils sont faibles ou nuls dans les parcelles non perturbées (tableau 1). Cette différence de réservoir entre les deux types de parcelles est également visible dans les résultats de la méthode d'émergence des semis pour *Betula papyrifera*, *Rubus idaeus*, *Gaultheria hispidula* et le genre *Epilobium* (tableau 7).

La température et la durée d'entreposage sont susceptibles d'avoir affecté différemment la viabilité des graines des parcelles perturbées des parcelles non perturbées. Les échantillons des parcelles non perturbées ont été entreposés à -13°C durant 9 à 14 mois avant d'être traités, alors que ceux des parcelles perturbées ont été entreposés de 3 à 4 mois. L'attente avant les tests de germination (1 à 4°C) a duré respectivement de 2 à 6 mois pour les graines des parcelles non perturbées et de 1 à 2 mois pour celles des parcelles perturbées. Puisque de longues durées d'entreposage ont été imposées aux échantillons des parcelles non perturbées, il était prévisible d'obtenir des résultats de viabilité inférieurs, mais ces parcelles ont pourtant affiché des résultats supérieurs. Comme la température est le principal facteur intervenant dans la cinétique des réactions métaboliques, la durée de congélation, qu'elle soit de deux mois ou de quatorze mois (pourvu qu'elle soit au-dessus du seuil de létalité), affecte probablement peu la viabilité de la graine. Les variations obtenues seraient plutôt expliquées par des différences de lumière et de température favorisant, dans les parcelles perturbées, la germination et donc la sollicitation du réservoir de graines viables du sol. D'autre part, on ne peut éliminer la possibilité qu'un plus grand nombre de graines aient été disséminées dans les sites au cours de l'année 1991. Cependant, Masse *et al.* (1993) qualifient l'année 1991 de faible année semencière pour la plupart des espèces.

5.2 Distribution verticale des graines dans le sol

5.2.1 Classification des espèces

Les classifications récentes des réservoirs de graines sont basées principalement sur la morphologie, la phénologie de germination des graines et les variations temporelles de l'abondance du réservoir de graines viables (Thompson et Grime, 1979; Grime et Hillier, 1981). Plusieurs détails manquent pour utiliser ce genre de classification. C'est pourquoi il est apparu plus pratique de regrouper les espèces communes en quatre groupes, en fonction de leur écologie et de leurs stratégies de reproduction. La viabilité, la position le long du profil organique du sol, ainsi que la présence dans la végétation de surface ont été les critères retenus.

Il s'avère tout de même intéressant de tenter d'effectuer un parallèle avec la classification de Thompson et Grime (1979). Cette classification comporte 4 types de réservoirs de graines. Le premier type englobe surtout les herbes annuelles et pérennes des milieux secs ou perturbés capables de germination immédiate. Le second type est un réservoir temporaire de graines, présent durant l'hiver, et il renferme des herbacées annuelles et pérennes, colonisant les ouvertures dans la végétation, tôt au printemps. Le troisième type est composé d'espèces annuelles et pérennes germant surtout à l'automne, mais pouvant maintenir un certain réservoir persistant. Enfin, le quatrième type est constitué d'herbes et d'arbustes annuels et pérennes avec un fort réservoir de graines persistant. De récents travaux (Nakagoshi, 1985; Morin et Payette, 1987; Grime, 1989; Thompson, 1992) utilisent cette classification qui est valable, selon Moore (1980), pour expliquer la relation entre la végétation de surface et le réservoir de graines en milieu naturel.

Le premier groupe est constitué d'espèces présentant peu de graines viables dans le sol (tableaux 4 et 7). Ce sont des espèces présentes dans la végétation de surface (tableau 1) et leur population totale de graines diminue avec la profondeur (figure 6). Dans les échantillons analysés, il s'agit d'*Abies balsamea*, *Picea sp.* et *Oxalis montana*. Même si elles ne sont pas viables, les graines de ces espèces demeurent présentes longtemps dans le sol grâce au tégument extérieur de la graine (exocarpe) qui semble plus résistant à la décomposition. Dans le cas des conifères, l'aile de la graine est l'une des premières structures à se désagréger et à

disparaître. La diminution du nombre de graines et leur altération avec la profondeur montrent l'action de la décomposition.

Il est souvent présumé que les grosses graines ont une longévité plus élevée que les petites, parce qu'elles ont potentiellement plus de réserves (Baker, 1989). C'est le cas chez quelques espèces mais plusieurs des espèces ayant les plus grandes longévité possèdent de petites graines, comme c'est le cas chez les Caryophyllacées (Baker, 1989). D'autre part, on retrouve parmi les grosses graines, comme celles des conifères, une courte longévité au sol. Bewley et Black (1985) expliquent cette différence non pas par la quantité de réserves qui devient insuffisante pour maintenir la viabilité de l'embryon, mais par un défaut d'approvisionnement en enzyme qui ne permet plus l'exploitation de ces réserves. Les conifères ont des graines relativement grosses et ne maintiennent généralement pas plus d'un an des réservoirs de graines viables dans le sol (Olmstead et Curtis, 1947; Fowells, 1965; Frank et Safford, 1970; Johnson, 1975; Elliot, 1979; Archibold, 1989).

La faible quantité de graines viables retrouvées pour *Abies balsamea* reflète sa stratégie de reproduction. Cette espèce est reconnue pour s'établir sous le couvert des adultes et assumer sa régénération à partir d'un réservoir de semis (Grime, 1979; Morin, 1990, 1994). Les graines de *Picea sp.* (probablement *Picea glauca*) ont également une faible viabilité dans le sol (Morin, 1986). Le sol sert donc de transit hivernal pour ces graines et celles qui ne germent pas au printemps meurent rapidement (Morin, 1981; Morin, 1986; Houle et Payette, 1991). La présence de graines ayant germé en serre chez *Oxalis montana* et *Picea sp.* montre que ces espèces peuvent tolérer un séjour dans le sol avec succès. Cette stratégie de germination assure aux espèces arborescentes l'établissement d'une population de plantules et de semis qui vont assurer un remplacement dans les strates supérieures. D'autre part, la découverte de plusieurs rhizomes d'*Oxalis montana* souligne un maintien végétatif important. Ces observations suggèrent que ces plantes possèdent un réservoir de graines de type 2 d'après la classification de Thompson et Grime (1979).

Le second groupe compte une seule espèce, *Betula papyrifera*. La population totale de graines retrouvées au sol est élevée, mais variable (70 794 à 9 300 /m²) (tableau 3). La distribution de cette population est marquée par une diminution du nombre avec la profondeur (figure 7). Cette espèce est présente en faible proportion dans la végétation de surface arborescente (1 à 5 % de recouvrement au sol, tableau 1).

Comme pour le premier groupe, les graines sont sensibles à la décomposition qui s'observe avec l'augmentation de la profondeur. Le fait de retrouver des graines viables jusqu'à la huitième classe de profondeur suppose que les graines sont viables plus d'un an dans le sol. Frank et Safford (1970) suggèrent une viabilité des graines de 2 ans pour cette espèce, mais la profondeur à laquelle elles ont été trouvées viables permet de croire qu'elles peuvent demeurer viables plus longtemps. La population de graines viables diminue aussi avec la profondeur (figure 7b) ce qui exige de cette espèce d'avoir dans la végétation en place des semenciers pour assurer un maintien de son réservoir de graines (Morash et Freedman, 1983). La grande quantité de graines produites par *Betula papyrifera* (Fowells, 1965), leur légèreté et le fait qu'elles soient libérées tard à l'automne et durant l'hiver leur assurent une bonne dispersion. Les observations sur le terrain montrent que les graines se déplacent facilement avec le vent sur la neige durcie. Cette espèce possède sans doute un réservoir de graines de type 2 ou 3 d'après la classification de Thompson et Grime (1979).

La distribution des graines du troisième groupe semble relativement uniforme le long du profil organique (figure 8). Bien qu'on observe une plus grande quantité de graines viables dans les premières classes de profondeur, il est possible d'en retrouver dans la dixième classe. La seule espèce de ce groupe, *Rubus idaeus*, est absente de la végétation de surface du milieu non perturbé, mais toutes les parcelles perturbées étudiées en comportaient une certaine proportion (tableau 1). Comme la coupe forestière effectuée dans les parcelles perturbées était de faible dimension et exécutée à la scie à chaîne plutôt qu'avec de la machinerie forestière lourde, les sols de ces parcelles étaient relativement peu remaniés. Malgré cette faible perturbation sur le sol, *Rubus idaeus* a quand même pu s'établir. Ce pouvoir de germer dans les sols peu brassés mais bien éclairés lui permet également d'envahir les sites récemment affectés par des épidémies de la Tordeuse des bourgeons de l'épinette. La présence de cette espèce est constatée par Osttaf et MacLean (1989) ainsi que Morin et Laprise (1990) dans leurs inventaires de la végétation des milieux infestés par cet insecte. La récurrence des épidémies de la Tordeuse des bourgeons de l'épinette peut expliquer la présence de graines de *Rubus idaeus* partout le long du profil.

Plusieurs espèces du genre *Rubus*, *R. fruticosus* (Brown et Oosterhuis, 1981), *R. crataegifolius*, *R. palmatus*, *R. pectinellus* (Nakagoshi, 1985), *R. strigosus* (Marks, 1974) et *Rubus idaeus* (Piroznikow, 1983) possèdent un réservoir de graines qui persiste dans le sol.

Thompson (1992) mentionne que plusieurs espèces de *Rubus* occupent le même type de niche écologique en Amérique du Nord, en Europe et en Asie. Le réservoir de graines de cette espèce correspond au type quatre de la classification de Thompson et Grime (1979).

Le quatrième groupe est constitué de *Prunus pensylvanica*, *Sambucus pubens* et *Diervilla lonicera*. Les graines ont été observées uniquement dans les dernières classes de profondeur du sol, i.e. au contact avec le premier horizon minéral (figures 10, 11 et 12). Ces espèces sont absentes de la végétation en place des milieux non perturbés. Seul un plant moribond et sans fruit de *Diervilla lonicera* a été retrouvé dans le site Lib20 (tableau 1). Ce groupe est également absent de la végétation de surface des milieux perturbés sauf dans le site Lib20 où l'on retrouve un *Prunus pensylvanica* (tableau 1). Pour expliquer la présence de ces espèces, plusieurs invoquent une dispersion par les oiseaux (Marks, 1974; Hall, Gourley et Wood, 1981; Crawley, 1992; Stiles, 1992). Pourtant, le transit intestinal d'un oiseau frugivore est très court, souvent de quelques minutes (McKey, 1975; Barnea, Yom-Tov et Friedman, 1991). Par conséquent, les graines ne peuvent pas voyager sur une grande distance. Si elle était importante, une telle dispersion aurait créé une distribution verticale plus homogène dans le profil de sol, ce qui n'est pas le cas. Le fait qu'elles soient toutes concentrées en profondeur suggère plutôt que ces plantes ont déjà appartenu à la végétation de surface et qu'elles y ont établi un réservoir de graines.

Les arbres n'ont généralement pas de réservoir de graines qui persiste longtemps dans le sol. Plusieurs maintiennent un réservoir persistant, mais de courte longévité (*Betula papyrifera*, *Betula alleghaniensis* Britton, *Acer rubrum* L.). *Prunus pensylvanica* apparaît comme l'unique exception en Amérique du Nord car il possède un réservoir de graines persistant sur une longue période (Auchmoody, 1979; Hall, Gourley et Wood, 1981; Morash et Freedman, 1983). Marks (1974) affirme même que cette espèce tolère un séjour dans le sol allant de 60 à 100 ans. *Sambucus pubens* et *Diervilla lonicera* n'ont pas la réputation d'avoir un tel réservoir de graines, mais on leur reconnaît une aptitude à envahir les sites perturbés (Hall, 1955; Ahlgren, 1960; Bicknell, 1979; Thompson, 1992).

Le fait de retrouver leur population totale de graines au contact avec le premier horizon minéral suggère que ces espèces reposent dans le sol depuis plusieurs années. Selon la classification de Thompson et Grime (1979), ces trois espèces posséderaient un réservoir de graines de type 4. Si on admet l'hypothèse que la récurrence des épidémies de la Tordeuse

des bourgeons de l'épinette peut expliquer la présence de graines de *Rubus idaeus* tout au long du profil de sol, alors le fait que les graines des espèces du groupe quatre soient confinées au contact du minéral suppose qu'elles apparaissent moins fréquemment dans la végétation de surface. Un feu ou une coupe forestière (Hall, 1955) qui entraînent un brassage ou une exposition des graines (Del Tredici, 1977), semblent favoriser leur apparition dans la végétation de surface. Dans une forêt initialement dominée par *Abies balsamea* et *Picea rubens*, Hall (1955) note des évidences d'installation par semis de *Sambucus pubens* et de *Prunus pensylvanica* pendant quatre années suivant la coupe, le nettoyage et le brûlage effectués pour la production du bleuet.

5.3 Comparaison avec la dynamique récente

5.3.1 Fiabilité de la chronoséquence du sol

Peu d'études sur le réservoir de graines en fonction de la profondeur ont été réalisées en forêt coniférienne. L'hypothèse que les sols forestiers soient brassés par la faune et la pédofaune est sous-entendue (Harper, 1977; Pickett et McDonnell, 1989; Thompson, 1992). Cependant, plusieurs indices laissent croire que les sols forestiers que nous avons étudiés sont peu remaniés. Premièrement, les espèces ont démontré une répartition verticale qui leur est propre dans tous les échantillons de sols analysés. Sur les 64 échantillons traités, certaines espèces présentaient des concentrations de graines au contact avec le sol minéral (figure 9), tandis que d'autres voyaient leur nombre diminuer avec la profondeur. Ce phénomène ne correspond pas à une distribution aléatoire, caractéristique d'un sol remanié. Deuxièmement, l'observation d'une altération progressive de la graine avec la profondeur suggère également que le sol n'a pas été remanié de façon importante. Enfin, l'observation d'une diminution du nombre de graines viables de *B. papyrifera* avec la profondeur et le fait de ne retrouver les charbons de bois qu'au contact avec l'horizon minéral appuient cette hypothèse. En admettant que le sol soit peu remanié, il devrait refléter la chronoséquence des événements passés ayant caractérisé ces forêts.

On sait que le sol des tourbières révèle une chronoséquence des événements ayant marqué la végétation de surface par une accumulation organique non décomposée, lorsqu'il est exempt de perturbations qui mélangent les couches. Cette absence de décomposition est principalement attribuée à des sols froids, acides et privés d'oxygène. La forêt coniférienne boréale est reconnue pour ses sols acides et ses hivers longs. La décomposition devrait y être lente et il est envisageable de reconstituer une partie de l'histoire de la végétation passée à partir des sols.

Bussi res (1992) mentionne que les sites qui assurent la conservation des charbons de bois correspondent   des milieux caract ris s par un certain ralentissement des processus p dog niques. La d composition est pr sente et observable   la diminution de la taille des particules du sol avec la profondeur. Cette diminution cr e un sol qui comporte de moins en moins d'espaces vides et qui est par cons quent de moins en moins poreux avec la profondeur (figure 2). Lorsque cette compaction s'effectue, il y a plus de mati re organique

dans un centimètre d'épaisseur en profondeur que dans un centimètre d'épaisseur en surface. On peut donc s'attendre à ce que le sol présente une chronoséquence fiable, mais dont l'échelle temporelle serait variable avec la profondeur.

Lorsque les particules deviennent très fines avec le processus de décomposition, il y a un lessivage des horizons organiques vers les horizons minéraux. Bussi res (1992), mentionne comme exemple qu'il peut s' couler environ 400-500 ann es B.P. entre le moment o  un tronc d'arbre jonchant la surface du sol commence   se d composer, se transformer en nouveaux compos s pour finalement dispara tre dans l'horizon min ral. Parce que certaines particules, comme les charbons de bois, sont relativement inertes dans le processus d'humification (Paul *et al.* 1964; Geyh *et al.*, 1971), elles tendent   se concentrer   la base de l'horizon organique, au contact de l'horizon min ral (Bussi res, 1992). Il pourrait  galement en  tre de m me, dans une moindre mesure, pour les graines des esp ces qui persistent longtemps dans le sol, ce qui expliquerait leur position au contact avec le premier horizon min ral. Ce mod le implique que la mati re organique est de plus en plus  g e de la surface vers le contact avec le min ral o  elle peut devenir subitement tr s  g e, provoquant une rupture de l' chelle temporelle le long du profil.

5.3.2 Sensibilit  des graines du sol comme outil pour d crire la dynamique r cente de la v g tation

L'analyse dendro cologique d crivant l'histoire r cente de ce secteur (annexe 2) (Morin, 1994), r alis e   l'aide des courbes de croissance et des structures d' ge des populations arborescentes des quatre sites, d montre la pr sence d' pid mies de la Tordeuse des bourgeons de l' pinette d butant en 1974, 1946 et 1911. Le *Rubus idaeus* appara t g n ralement lors d'ouvertures de la canop e et sa pr sence est not e en p riode  pid mique. Si le sol est le reflet d'une chronos quence, il serait peut- tre possible de retracer ces trois  pid mies   l'aide du *Rubus idaeus* en admettant que le r servoir n'est pas continuellement aliment  par les oiseaux. La figure 10 pr sente les graphiques de la distribution des graines de *Rubus idaeus* en fonction des classes de profondeur pour les diff rents sites.

Comme aucune  chelle de temps relative n'est disponible, il a  t  impossible de d terminer   quelle  pid mie appartient telle ou telle augmentation du nombre de graines. Le

problème réside dans le fait que le sol peut cumuler 400 à 600 années de matière organique (Bussi res, 1992). La datation des charbons de bois (tableau 2) indique qu'il y a 500   600 ann es B.P. r parties sur une dizaine de centim tres d' paisseur en moyenne. Un seul centim tre d' paisseur peut sans doute contenir les traces de plus d'une  pid mie. La faible production de fruits associ e   une dispersion contagieuse des graines font de *Rubus idaeus* un marqueur peu efficace. Un grand nombre de petits  chantillons (Goyeau et Fablet, 1982) permettraient de mieux localiser les pics d'abondance de graines aux diff rentes profondeurs. La r currence de ces  pid mies d'insectes semble  tre trop grande pour ce type de sol (faible  paisseur) et le type de graines (dispersion faible et contagieuse).

5.3.3 Datation des graines de *Prunus pensylvanica*

En supposant que le sol soit le reflet fid le d'une chronos quence d'accumulation, les graines de *Prunus pensylvanica* seraient parmi les plus vieilles parce qu'elles se retrouvent au contact avec le premier horizon min ral. Le caract re h liophile de cette esp ce permet d'estimer l' ge des graines en utilisant les courbes de croissance et les structures d' ge des populations arborescentes actuelles. Si l'on assume que *Prunus pensylvanica* est fortement intol rant   l'ombre et qu'il s'installe apr s des perturbations majeures (Victorin, 1964; Marks, 1974; Marquis, 1975), il est possible de d terminer des p riodes o  cette esp ce devait  tre absente de la v g tation de surface. Ce raisonnement est d crit en d tail,   titre d'exemple, pour le site Lib23 qui est le plus vieux peuplement (annexe 2c et Morin, 1994).

Les charbons de bois r colt s sur le site Lib23 sont estim s   510 ± 80 ann es B.P. (tableau 2). D'apr s Bussi res (1992), la relative inertie des charbons de bois dans les processus d'humification en ferait le plus vieux mat riel organique des sites. Les graines, qui contiennent des mol cules d gradables complexes, sont probablement moins inertes. Par cons quent, elles seraient plus jeunes que les charbons, ce qui fixe la limite inf rieure de l' ge possible des graines.

La courbe de croissance de la population arborescente d'*Abies balsamea* du site Lib23 r v le la pr sence d' pid mies de la Tordeuse des bourgeons de l' pinette (TBE) (annexe 2c). La litt rature scientifique ne mentionne pas que *Prunus pensylvanica* s'installe apr s des  pid mies de la TBE. Il semble pr f rable pour cette esp ce que la perturbation

affecte le sol, comme c'est le cas lors de feux et de coupes forestières (Hall, 1955; Morash et Freedman, 1983). Cependant, la germination de *Prunus pensylvanica* pourrait sans doute survenir après une épidémie sévère entraînant des chablis et un brassage du sol.

L'épidémie de 1974 a été la plus sévère des épidémies documentées et a duré plusieurs années (Morin et Laprise, 1990). Malgré l'intensité de cette épidémie, aucun *Prunus pensylvanica* ne s'est installé. En effet, s'ils avaient germé et produit les graines retrouvées dans le sol, les semenciers ou leurs vestiges seraient encore visibles. Il en est de même pour l'épidémie de 1946. De plus, cette dernière a été identifiée comme étant moins sévère (Morin et Laprise, 1990), car la population d'*Abies balsamea* n'a pas subi de mortalité majeure. Ceci rend encore plus improbable l'installation d'une population de semis de *Prunus pensylvanica* qui serait à l'origine du réservoir de graines retrouvées dans le sol. Dans la région étudiée, l'épidémie de 1909 a été reconnue comme aussi sévère que celle de 1974 (Morin et Laprise, 1990; Morin, 1994). Malgré cela, aucune nouvelle cohorte d'*Abies balsamea* s'est installée, ce qui suggère que le milieu ne s'est pas ouvert significativement. D'autre part, l'examen de la courbe de croissance de la cohorte actuelle d'*Abies balsamea* révèle que la tige des arbres possédait à cette époque un diamètre à la base de 12 à 15 cm. Dans la région étudiée, indépendamment de l'âge de l'arbre, la hauteur d'un *Abies balsamea* de ce diamètre est estimée entre 4 à 6 mètres (donnée non publiée, Krause 1992). Il est improbable qu'une population de *Prunus pensylvanica* se soit établie avec succès sous un couvert de cette taille et ait installé le réservoir de graines retrouvées dans le sol.

Au-delà de cette période, on ne distingue plus d'épidémies évidentes de la TBE sur les courbes de croissance du site étudié. L'interprétation de Morin (1994) suggère une épidémie possible autour des années 1860. Cette épidémie aurait causé la mortalité de la population-mère et aurait permis la croissance du réservoir de semis déjà présent en sous-bois. Selon Morin (1994), cette nouvelle population se caractérisait par une proportion d'individus en sous-étage. Les arbres dominants auraient été tués lors de l'épidémie qui a sévi en 1914. Les arbres en sous-étage, qui constituent le peuplement actuel, ont moins bien enregistré la reprise de croissance suivant l'épidémie de 1860 mais ils ont réagi à l'épidémie de 1914 par un élargissement important des cernes. Des *Prunus pensylvanica* installés au cours de cette période auraient installé un réservoir de graines âgé de 124 ans, en admettant que les arbres aient commencé à produire des fruits 10 ans après l'épidémie (1860+10). La courbe de croissance du site révèle cependant que les semis avaient une forte taille, ce qui rend

incertaine l'installation de *Prunus pensylvanica* lors de l'ouverture du milieu causée par l'épidémie possible de 1860.

L'autre épidémie probable est identifiée par Blais (1983) et Morin (1994) autour des années 1832. L'épidémie a fort probablement causé une ouverture du milieu. Cette ouverture pourrait également avoir permis une installation de *Prunus pensylvanica*, ce qui donnerait un âge approximatif de 152 ans aux graines en admettant que les arbres ont commencé à produire des fruits 10 ans après l'épidémie ($1832+10=1842$). Par contre, si aucun *Prunus pensylvanica* ne s'est installé à cette époque, il faut remonter encore d'une quarantaine d'années avant 1832 pour envisager une autre ouverture du milieu permettant une installation de *Prunus pensylvanica*. C'est-à-dire 40 ans de bonne croissance permettant aux arbres de constituer un garde-manger suffisant pour supporter l'épidémie de 1832. Ce scénario donnerait 192 ans aux graines dans le sol, en admettant que les arbres aient commencé à produire des fruits 10 ans après l'épidémie ($1832-40+10=1802$).

Il convient toutefois de rester conservateur et retenir seulement l'hypothèse d'installation des *Prunus pensylvanica* durant les années 1860. Les graines contenues dans le sol du site Lib23 se seraient donc conservées pendant près de 124 ans, mais elles peuvent être là depuis le passage du dernier feu, il y a 510 ± 80 années B.P.

La datation des graines de *Prunus pensylvanica* a été réalisée de la même manière pour les sites Lib20, Lib21 et Lib24 et le nombre minimal d'années qu'elles ont passées dans le sol est respectivement de 80 (annexe 2a), de 140 (annexe 2b) et de 100 ans (annexe 2d).

CHAPITRE VI

CONCLUSIONS

Les résultats obtenus soutiennent l'hypothèse de travail, qui suggèrait une hétérogénéité de la distribution des graines en fonction de la profondeur. En effet, les graines contenues dans le sol ne sont pas distribuées au hasard. Il a été vérifié que les graines des espèces de début de succession se retrouvaient majoritairement en profondeur. Certaines espèces pionnières semblent utiliser le sol comme site d'entreposage en conservant la viabilité de leurs graines sur une longue période de temps. Les espèces de milieux stables utilisent le sol sur une très courte période de temps car elles n'y sont pas longivives.

Les courbes de croissance et les structures d'âge des populations arborescentes ont été des outils essentiels à cette étude du réservoir de graines des sols car ils renseignent et datent les événements passés reliés à l'histoire des peuplements (installations de semis, année de faible croissance, mortalité, taille des arbres...). D'autre part, l'historique aurait été incomplet sans l'examen du contenu des sols en graines. Les indices dégagés de ces deux études se complètent et permettent, avec l'écologie connue des espèces concernées, d'établir des scénarios historiques informant autant sur le passé des peuplements que sur leur avenir. Ces scénarios sont d'autant plus crédibles qu'ils sont réalisés dans un même site, plutôt que de provenir d'une comparaison de plusieurs sites à différents stades de succession.

RÉFÉRENCES

- Ahlgren, C.E. 1960. Some effects of fire on reproduction and growth of vegetation in northeastern Minnesota. *Ecology* **41** : 431-445.
- Archibold, O.W. 1989. Seed Banks and Vegetation Processes in Coniferous Forests. Dans: *Ecology of Soil Seed Banks*. Éditeurs: Leck, M.A., Parker, V.T. et Simpson, R.L. Academic Press, Inc., San Diego. pp. 107-122.
- Auchmoody, L.R. 1979. Nitrogene fertilization stimulates germination of dormant pin cherry seed (*Prunus pensylvanica*). *Can. J. For. Res.* **9** : 514-516.
- Baker, H.G. 1989. Some Aspects of the Natural History of Seed Banks. Dans: *Ecology of Soil Seed Banks*. Éditeurs: Leck, M.A., Parker, V.T. et Simpson, R.L. Academic Press, Inc., San Diego. pp. 9-21.
- Ball, D.A. et Miller, S.D. 1989. A comparaison of techniques for estimation of arable soil seedbanks and their relationship to weed flora. *Weed Res.* **29** : 365-373.
- Barnea, A., Yom-Tov, Y. et Friedman, J. 1991. Does ingestion by birds affect seed germination? *Functional Ecology* **5** : 394-402.
- Baskin, J.M. et Baskin, C.C. 1989. Physiology of Dormancy and Germination in Relation to Seed Bank Ecology. Dans: *Ecology of Soil Seed Banks*. Éditeurs: Leck, M.A., Parker, V.T. et Simpson, R.L. Academic Press, Inc., San Diego. pp. 53-66.
- Baskin, J.M. et Baskin, C.C. 1990. Role of temperature and light in the germination ecology of buried seeds of *Potentilla recta*. *Ann. appl. Biol.* **117** : 611-616.

- Bevington, J. 1986. Geographic differences in the seed germination of paper birch (*Betula papyrifera*). *Am. J. Bot.* **73** : 564-573.
- Bevington, J.M. et Hoyle, M.C. 1981. Phytochrome Action during Prechilling Induced Germination of *Betula papyrifera* Marsh. *Plant Physiol.* **67** : 705-710.
- Bewley, J.D. et Black, M. 1985. *Seeds: Physiology of Development and Germination*. Plenum, New York.
- Bicknell, S.H. 1979. Pattern and process of plant succession in a revegetating northern hardwood ecosystem. Ph.D. Dissertation, Yale University, New Haven, Connecticut.
- Blais, J.R. 1983. Trends in the frequency, extent, and severity of spruce budworm outbreaks in eastern Canada. *Can. J. For.* **13** : 539-547.
- Brenchley, W.E. et Warington, K. 1930. The weed seed population of arable soil. I. Numerical estimation of viable seeds and observations on their natural dormancy. *J. Ecol.* **18** : 235-272.
- Brenchley, W.E. et Warington, K. 1933. The weed seed population of arable soil. II. Influence of crop, soil and methods of cultivation upon the relative abundance of viable seeds. *J. Ecol.* **21** : 103-127.
- Brown, A.H.F. et Oosterhuis, L. 1981. The role of buried seed in coppicewoods. *Biol. Conserv.* **21** : 19-38.
- Brown, D. 1992. Estimating the composition of a forest seed bank: a comparison of the seed extraction and seedling emergence methods. *Can. J. Bot.* **70** : 1603-1612.
- Bussi res, B. 1992. La d forestation subalpine au mont du lac   l'Emp che, Charlevoix, Qu bec. Th se de doctorat, Universit  Laval, Qu bec.
- Champness, S.S. 1949a. Notes on the buried seed populations beneath different types of ley in their seeding year. *J. Ecol.* **37** : 51-56.

- Champness, S.S. 1949b. Notes on the technique of sampling soil to determine the content of buried viable seeds. *British Grassland Society Journal*. **4** : 115-118.
- Conn, J.S., Cochrane, C.L. et DeLapp, J.A. 1984. Soil seed bank changes after forest clearing and agricultural use in Alaska. *Weed Sci.* **32** : 343-347.
- Crawley, M.J. 1992. Seed Predators and Plant Population Dynamics. Dans: *Seeds. The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. Éditeur: Fenner, M. C.A.B. International, pp. 157-191.
- Del Tredici, P. 1977. The buried seeds of *Comptonia peregrina*, the Sweet Fern. *Bull. Torrey Bot. Club*. **104** : 270-275.
- Edwards, D.G.W. 1987. Méthodes de contrôle des semences forestières au Canada. Rapport technique de foresterie 36. Service canadien des forêts, Gouvernement du Canada, Ottawa.
- Elliot, D.L. 1979. The current regenerative capacity of the northern Canadian trees, Keewatin, N.W.T., Canada: Some preliminary observations. *Arct. Alp. Res.* **11** : 243-251.
- Fenner, M. 1985. *Seed Ecology*. Chapman & Hall, London.
- Fernald, M.L. 1970. *Gray's Manual of Botany*. Eight edition corrected. D. Van Nostrand Company, New York.
- Fowells, H.A. 1965. *The Sylvics of Forest Trees of the United States*. Agricultural Handbook. No.271. USDA For. Serv., Washington, D.C.
- Frank, R.M. et Safford, L.O. 1970. Lack of viable seeds in the forest floor after clearcutting. *J. For.* **68** : 776-778.

- Geyh, M.A., Benzler, J.H. et Roeschmann, G. 1971. Problems of dating Pleistocene and Holocene soils by radiometric methods. Dans: *Paleopedology, Origin, Nature and datind of paleosols*. Éditeur: Yaalon, D.H. International society Soil Science and Israel University Press, Jerusalem, pp. 63-65.
- Goyeau, H. et Fablet, G. 1982. Étude du stock de semences de mauvaises herbes dans le sol: Le problème de l'échantillonnage. *Agronomie* 2 : 545-552.
- Graber, R.E. et Thompson, D.F. 1978. Seeds in the organic layers and soil of four beech-birch-maple stands. USDA Forest Service Research Paper NE 401.
- Grandtner, M.M. 1966. La végétation forestière du Québec méridional. Les Presses de l'Université Laval, Québec.
- Granström, A. 1982. Seed banks in five boreal forest stands originating between 1810 and 1963. *Can. J. Bot.* 60 : 1815-1821.
- Grime, J.P. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Process*. Wiley, New York.
- Grime, J.P. 1989. Seed banks in ecological perspective. Dans: *Ecology of soil seed banks*. Éditeurs: Leck, M.A., Parker, V.T. et Simpson, R.L. Academic Press, Inc., San Diego. pp. xv-xxii.
- Grime, J.P. et Hillier, S.H. 1981. Predictions based upon the laboratory characteristics of seeds. Dans: *Annual Report 1981. Unit of Comparative Plant Ecology (NERC)*, University of Sheffield, England, pp. 6.
- Gross, K.L. 1990. A comparaison of methods for estimating seed numbers in soil. *J. Ecol.* 78 : 1079-1093.
- Hall, I.V. 1955. Floristic changes following the cutting and burning of a woodlot for blueberry production. *Can. J. Agric. Sci.* 35 : 143-152.

- Hall, I.V., Gourley, C.O. et Wood, G.W. 1981. Biology of *Prunus pensylvanica* L.F. Proc. N. S. Inst. Sci. **31** : 101-108.
- Harper, J.L. 1977. Population Biology of Plants. Academic Press, Inc., New York.
- Harper, J.L., Williams, J.T. et Sagar, G.R. 1965. The behaviour of seeds in soil. I. The heterogeneity of soil surfaces and its role in determining the establishment of plants from seed. J. Ecol. **53** : 273-286.
- Hayashi, I. et Numata, M. 1971. Viable buried-seed population in *Miscanthus* and *Zoysia* type grasslands in Japan - Ecological studies on the buried-seed population in the soil related to plant succession VI. Jap. J. Ecol. **20** : 243-252.
- Hill, M.O. et Stevens, P.A. 1981. The density of viable seed in soils of forest plantations in upland Britain. J. Ecol. **69** : 693-709.
- Hirabuki, Y. 1988. Significance of viable seeds of several woody pioneers stored in the soil of a temperate mixed forest. Ecological Review. **21** : 163-168.
- Houle, G. et Payette, S. 1991. Seed dynamics of *Abies balsamea* and *Acer saccharum* in a deciduous forest of northeastern North America. Am. J. Bot. **78** : 895-905.
- Johnson, E.A. 1975. Buried seed populations in the subarctic forest east of Great Slave Lake, Northwest Territories. Can. J. Bot. **53** : 2933-2941.
- Keddy, P.A. et Ellis, T.H. 1985. Seedling recruitment of 11 wetland plant species along a water level gradient: Shared or distinct responses? Can. J. Bot. **63** : 1876-1879.
- Keddy, P.A., Wisheu, I.C., Shipley, B. et Gaudet, C. 1989. Seed Banks and Vegetation Management for Conservation: Toward Predictive Community Ecology. Dans: Ecology of Soil Seed Banks. Éditeurs: Leck, M.A., Parker, V.T. et Simpson, R.L. Academic Press, Inc., San Diego. pp. 347-363.

- Kellman, M. 1970. The viable seed content of some forest soil in coastal British Columbia. *Can. J. Bot.* **48** : 1383-1385.
- Kellman, M. 1974. Preliminary seed budgets for two plant communities in coastal British Columbia. *J. Biogeogr.* **1** : 123-133.
- Kellman, M. 1978. Microdistribution of viable weed seed in two tropical soils. *J. Biogeogr.* **5** : 291-300.
- Kramer, N.B. et Johnson, F.D. 1987. Mature forest seed banks of three habitat types in central Idaho. *Can. J. Bot.* **65** : 1961-1966.
- Krans, J.V., Henning, V.T. et Torres, K.C. 1982. Callus induction, maintenance and plantlet regeneration in creeping bentgrass. *Crop Sci.* **22** : 1193-1197.
- Laidlaw, T.F. 1987. Drastic Temperature Fluctuation—The Key to Efficient Germinating of Pin Cherry. *Tree Planter's Notes* **38** : 30-32.
- Lakon, G. 1949. The topographical tetrazolium method for determining the germination capacity of seeds. *Plant Physiol.* **24** : 389-394.
- Larouche, A. 1979. Étude comparée de l'histoire de la végétation postglaciaire par l'analyse pollinique et macrofossile des sédiments d'un lac et d'une tourbière du Québec. Thèse de maîtrise, Université Laval, Québec.
- Leck, M.A. et Graveline, K.J. 1979. The seed bank of a freshwater tidal marsh. *Am. J. Bot.* **66** : 1006-1015.
- Leck, M.A. et Simpson, R.L. 1987. Seed bank of a freshwater tidal wetland: Turnover and relationship to vegetation change. *Am. J. Bot.* **74** : 360-370.
- Livingston, R.B. et Allesio, M.L. 1968. Buried viable seed in successional fields and forest stands, Harvard Forest, Massachusetts. *Bull. Torrey Bot. Club.* **95** : 58-69.

- MacKay, D.B. 1972. The measurement of viability. Dans: Viability of seeds. Éditeur: Roberts, E.H. Chapman and Hall, London. pp. 172-208.
- Major, J. et Pyott, W.T. 1966. Buried, viable seeds in two california bunchgrass sites and their bearing on the definition of a flora. *Vegetatio* **13** : 253-282.
- Marks, P.L. 1974. The role of Pin Cherry (*Prunus pensylvanica* L.) in the maintenance of stability in northern hardwood ecosystems. *Ecol. Monogr.* **44** : 73-88.
- Marquis, D.A. 1975. Seed storage and germination under northern hardwood forests. *Can. J. For. Res.* **5** : 478-484.
- Masse, L. Desrosiers, L. Grenier, J. et April, R. 1993. Production de semences forestières en 1991 et 1992 (portrait statistique). Ministère des Forêts, Gouvernement du Québec. 171 p.
- McKey, D. 1975. The ecology of coevolved seed dispersal systems. Dans: *Coevolution of Animals and Plants*. Éditeurs: Gilbert, L.E. et Raven, P.H. University of Texas Press, Austin, Texas, pp. 159-191.
- Métro, A. 1975. Terminologie forestière. Sciences forestières, Technologie, pratiques et produits forestiers. Association française des eaux et forêts. Conseil international de la langue française.
- Montgomery, F.H. 1977. Seeds and fruits of plants of eastern Canada and northeastern United States. University of Toronto Press, Toronto.
- Moore, J.M. et Wein, R.W. 1977. Viable seed populations by soil depth and potential site recolonization after disturbance. *Can. J. Bot.* **55** : 2408-2412.
- Moore, P.D. 1980. Soil seed banks. *Nature* **284** : 123-124.
- Morash, R. et Freedman, B. 1983. Seedbanks in several recently clear-cut and mature hardwood forests in Nova Scotia. *Proc. N. S. Inst. Sci.* **33** : 85-94.

- Morin, H. 1981. Dynamique des populations de graines dans les étages montagnard, subalpin et alpin au mont Jacques-Cartier, Québec. Thèse de maîtrise, Université Laval, Québec, Québec.
- Morin, H. 1986. La régénération de l'épinette blanche dans les étages montagnard, subalpin et alpin au 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.* **24** : (In Press).
- Morin, H. et Laprise, D. 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. et Payette, S. 1987. Buried seed populations in the montane, subalpine, and alpine belts of Mont Jacques-Cartier, Quebec. *Can. J. Bot.* **66** : 101-107.
- Nakagoshi, N. 1985. Buried viable seeds in temperate forests. Dans: *The population Structure of Vegetation*. Éditeur: White, J. Junk, Dordrecht.
- Numata, M., Hayashi, I., Komura, T. et Ooki, K. 1964. Ecological studies on the buried seed population in the soil as related to plant succession. 1. *Jap. J. Ecol.* **14** : 207-215.
- Olmstead, N.W. et Curtis, J.D. 1947. Seeds of the forest floor. *Ecology* **28** : 49-52.
- Oosting, H.F. et Humphreys, M.E. 1940. Buried viable seeds in successional series of old fields and forest soils. *Bull. Torrey Bot. Club.* **67** : 253-273.

- Ostaff, D.P. et MacLean, D.A. 1989. Spruce budworm populations, defoliation, and changes in stand condition during an uncontrolled spruce budworm outbreak on Cape Breton Island, Nova Scotia. *Can. J. For. Res.* **19** : 1077-1086.
- Paul, E.A., Campbell, C.A., Rennie, D.A. et McCallum, K.J. 1964. Investigations on the dynamics of soil humus utilizing carbon dating techniques. *Transactions of the 8th International Congress of Soil Science* **8** : 201-208.
- Payette, S., Deshayé, J. et Gilbert, H. 1982. Tree seed populations at the treeline in Rivière-aux-Feuilles area, northern Quebec, Canada. *Arct. Alp. Res.* **14** : 215-221.
- Pickett, S.T.A. et McDonnell, M.J. 1989. Seed Bank Dynamics in Temperate Deciduous Forest. Dans: *Ecology of Soil Seed Banks*. Éditeurs: Leck, M.A., Parker, V.T. et Simpson, R.L. Academic Press, Inc., San Diego. pp. 123-147.
- Piroznikow, E. 1983. Seed bank in the soil of stabilized ecosystem of a deciduous forest (*Tilio-Carpinetum*) in the Bialowieza National Park. *Ekol. Pol.* **31** : 145-172.
- Pratt, D.W., Black, R.A. et Zamora, B.A. 1984. Buried viable seed in a ponderosa pine community. *Can. J. Bot.* **62** : 44-52.
- Poiani, K.A. et Johnson, W.C. 1988. Evaluation of the emergence method in estimating seed bank composition of prairie wetlands. *Aquat. Bot.* **32** : 91-97.
- Roberts, H.A. 1958. Studies on the weeds of vegetable crops. I. Initial effects of cropping on the weed seeds in the soil. *J. Ecol.* **46** : 759-768.
- Roberts, H.A. 1981. Seed banks in soil. *Adv. Appl. Biol.* **6** : 1-55.
- Schneider, R.L. et Sharitz, R.R. 1986. Seed bank dynamics in a southeastern riverine swamp. *Am. J. Bot.* **73** : 1022-1030.

- Simpson, R.L., Leck, M.A. et Parker, V.T. 1989. Seed banks: General concepts and methodological issues. Dans: Ecology of soil seed banks. Éditeurs: Leck, M.A., Parker, V.T. et Simpson, R.L. Academic Press, Inc, San Diego. pp. 3-8.
- Stiles, E.W. 1992. Animals as Seed Dispersers. Dans: Seeds. The Ecology of Regeneration in Plant Communities. Éditeur: Fenner, M. C.A.B. International, pp. 87-104.
- Strickler, G.S. et Edgerton, P.J. 1976. Emergent seedlings from coniferous litter and soil in eastern Oregon. *Ecology* **57** : 801-807.
- Thibault, M. 1987. Les régions écologiques du Québec méridional. Deuxième approximation. Carte, Service de la recherche. Ministère de l'Énergie et des ressources, Québec.
- Thompson, K. 1992. The Functional Ecology of Seed Banks. Dans: Seeds. The Ecology of Regeneration in plant Communities. Éditeur: Fenner, M. C.A.B. International, pp. 231-528.
- Thompson, K. et Grime, J.P. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *J. Ecol.* **67** : 893-921.
- Torello, W.A., Symington, A.G. et Rufner, R. 1984. Callus initiation, plant regeneration, and evidence of somatic embryogenesis in red fescue. *Crop Sci.* **24** : 1037-1040.
- van der Valk, A.G. et Pederson, R.L. 1989. Seed Banks and the Management and Restoration of Natural Vegetation. Dans: Ecology of Soil Seed Banks. Éditeurs: Leck, M.A., Parker, V.T. et Simpson, R.L. Academic Press, Inc., San Diego. pp. 329-346.
- Victorin, F.M. 1964. Flore laurentienne. Deuxième édition. Les Presses de l'Université de Montréal, Montréal.

ANNEXE 1

Exemple de calcul des classes de profondeur pour un sol de 8 centimètres.

1-Calcul de la profondeur relative

La profondeur relative est un pourcentage de profondeur comparable d'un sol à l'autre en assumant avoir 100% du profil organique entre la surface et l'horizon Ae. Dans cet exemple, elle est calculée en assumant que 8 centimètres correspondent à 100% du profil organique.

$$\begin{array}{rcl}
 8 \text{ cm} & = & 100 \\
 5 \text{ cm} & = & ? \\
 \\
 ? & = & 5 \times 100 / 8 = 62,5
 \end{array}$$

Les cinq premiers centimètres de ce sol représentent donc 62,5% du profil de tout le sol.

2-Détermination de la classe de profondeur

L'appartenance à une classe a été déterminée par comparaison à cette grille et ce, pour tous les sols.

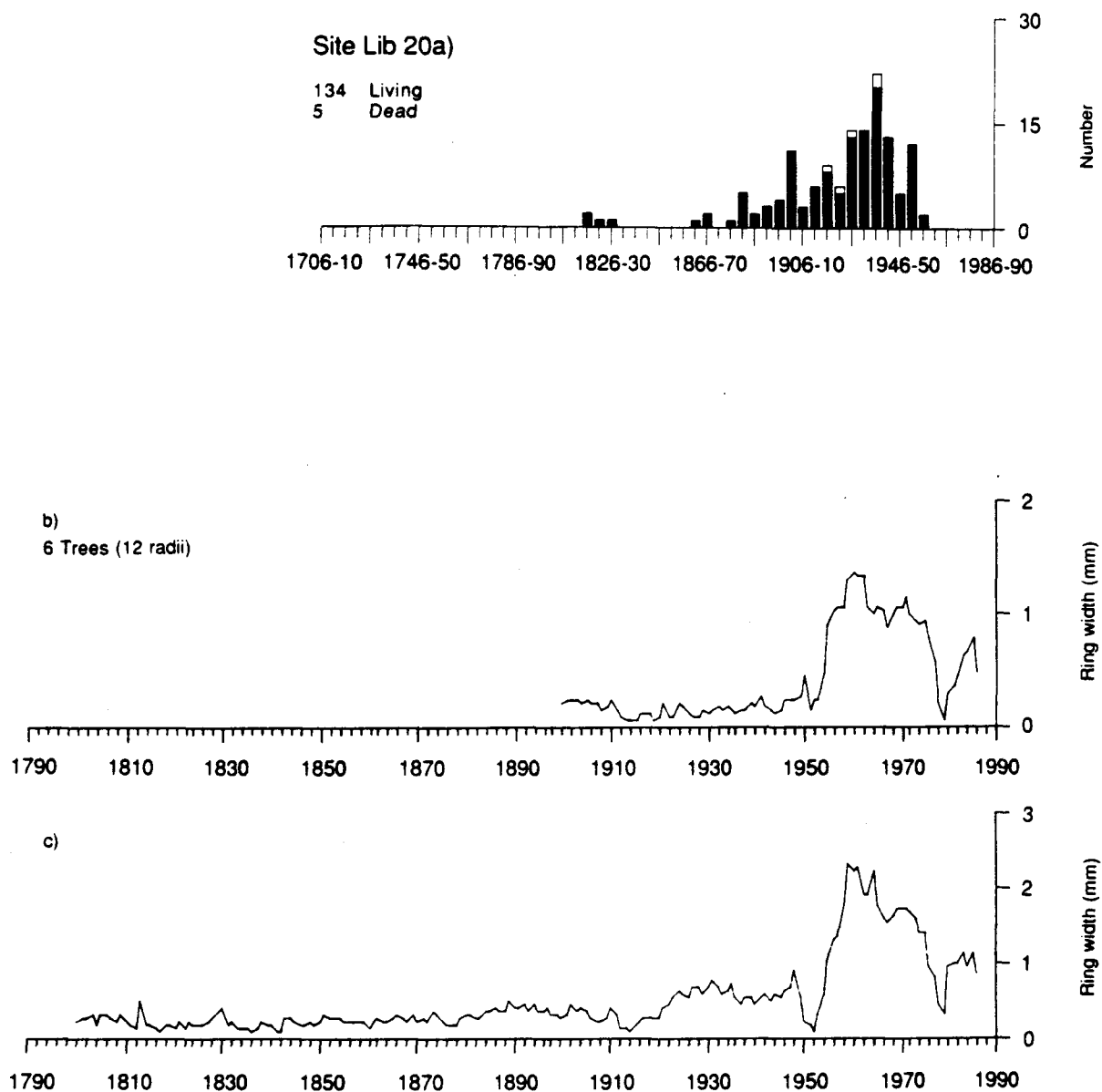
Profondeurs relatives	Classes de profondeur
0,1 - 10	1
10,1 - 20	2
20,1 - 30	3
30,1 - 40	4
40,1 - 50	5
50,1 - 60	6
60,1 - 70	7
70,1 - 80	8
80,1 - 90	9
90,1 - 100	10

On assume donc que les graines retrouvées dans le cinquième centimètre de notre exemple sont situées dans la septième classe de profondeur.

Le tableau suivant résume les classes de profondeur correspondant aux profondeurs réelles sur le terrain pour le sol de l'exemple.

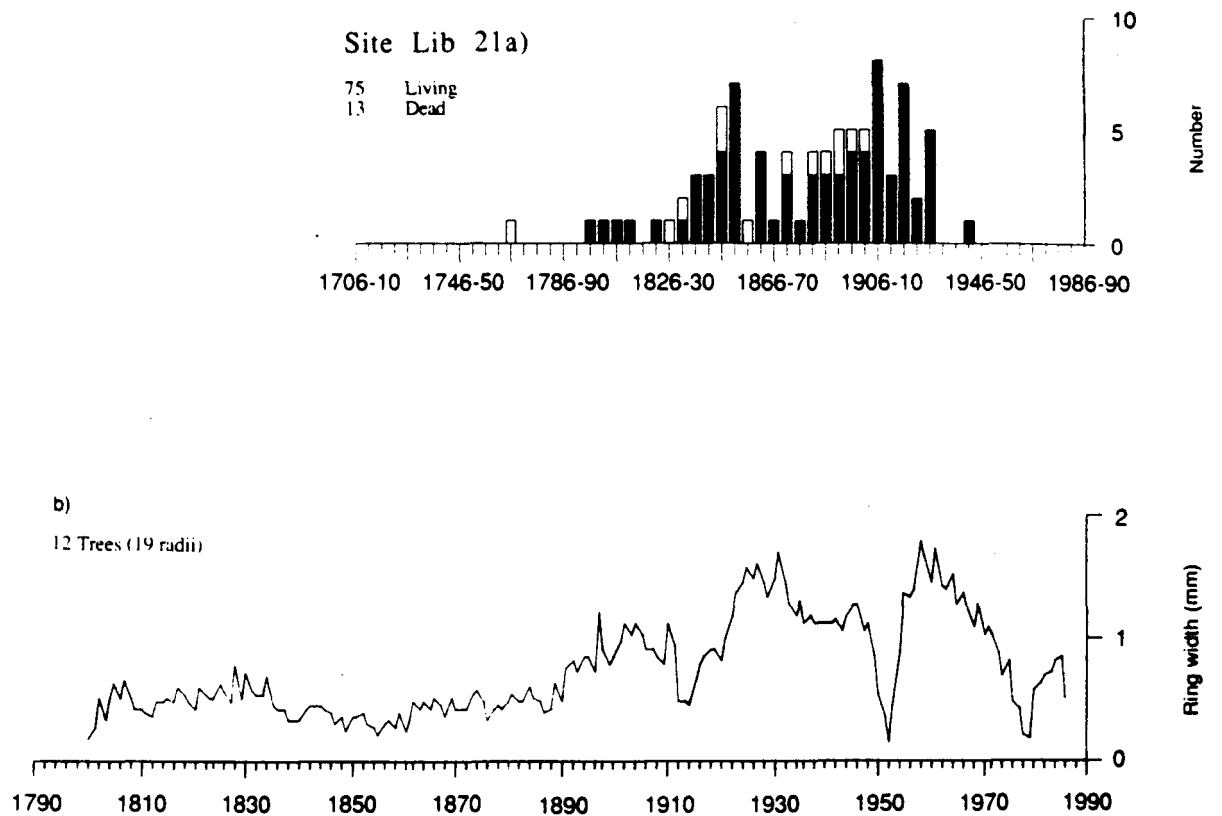
Profondeurs réelles (cm)	Profondeurs relatives	Classes de profondeur
1	12,5	2
2	25	3
3	37,5	4
4	50	5
5	62,5	7
6	75	8
7	87,5	9
8	100	10

ANNEXE 2a



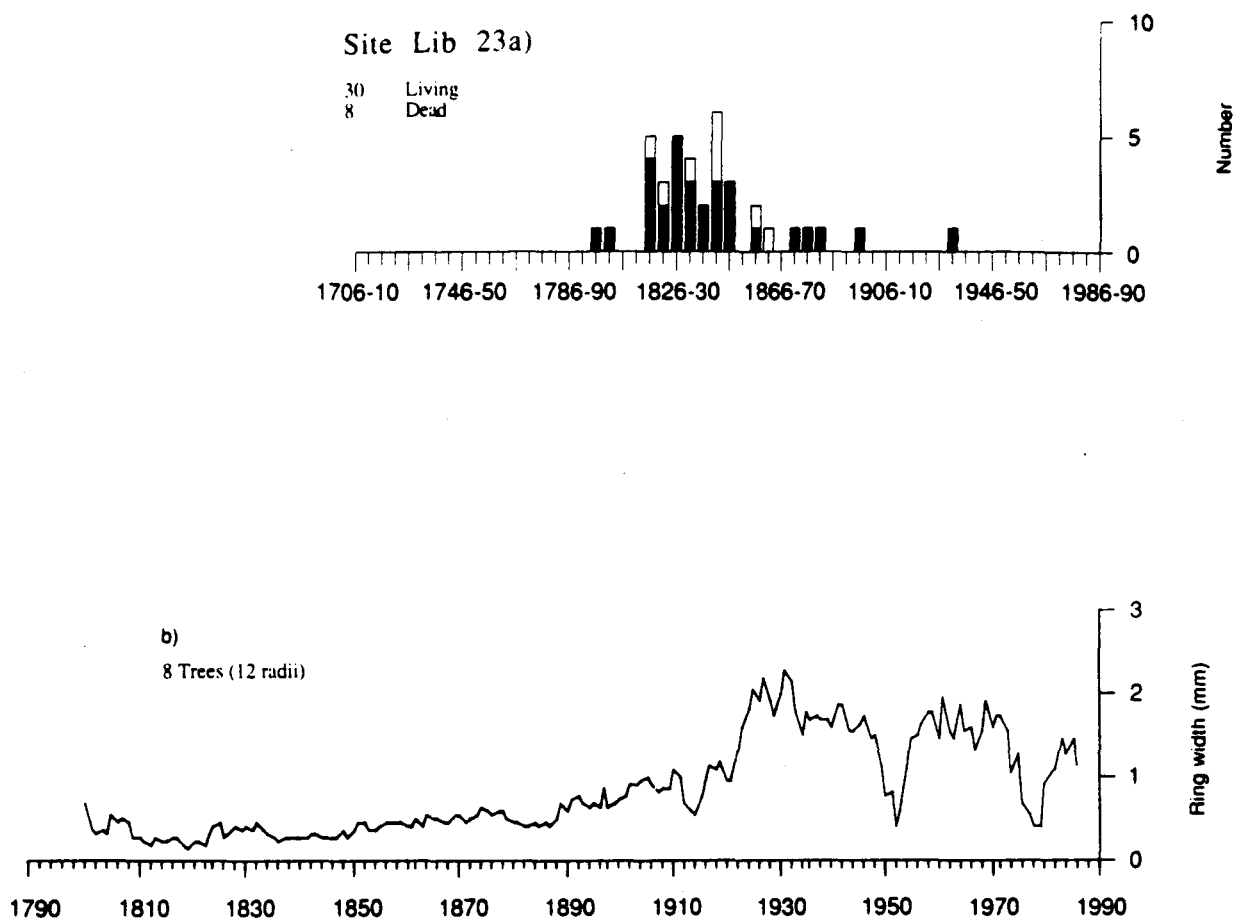
Figures tirées de Morin (1994) pour le site Lib 20. a) Structure d'âge d'*Abies balsamea* morts (blanc) et vivants (noir) et b) et c) courbes de croissance moyenne d'*Abies balsamea*.

ANNEXE 2b



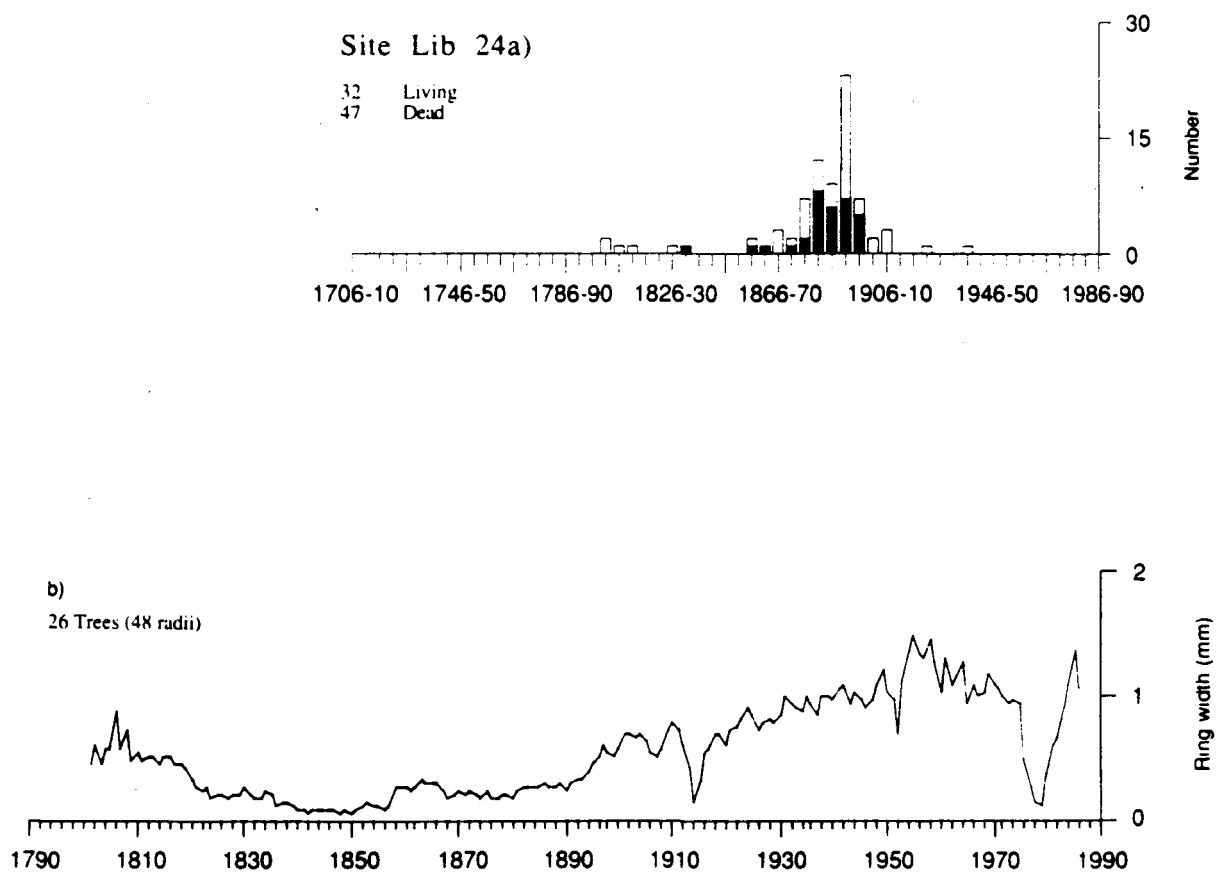
Figures tirées de Morin (1994) pour le site Lib 21. a) Structure d'âge d'*Abies balsamea* morts (blanc) et vivants (noir) et b) courbe de croissance moyenne d'*Abies balsamea*.

ANNEXE 2c



Figures tirées de Morin (1994) pour le site Lib 23. a) Structure d'âge d'*Abies balsamea* morts (blanc) et vivants (noir) et b) courbe de croissance moyenne d'*Abies balsamea*.

ANNEXE 2d



Figures tirées de Morin (1994) pour le site Lib 24. a) Structure d'âge d'*Abies balsamea* morts (blanc) et vivants (noir) et b) courbe de croissance moyenne d'*Abies balsamea*.