

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

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

PAR  
ANDRÉE-ANNE SIMARD  
B.SC

DYNAMIQUE DE LA BANQUE DE SEMIS DE SAPIN BAUMIER (*ABIES*  
*BALSAMEA*) SOUS COUVERT FORESTIER : 12 ANS DE SUIVI

AVRIL 2010

## RÉSUMÉ

L'étude démographique des semis de sapin baumier sous couvert forestier est importante afin de comprendre pleinement le modèle cyclique de régénération des sapinières boréales. L'objectif consiste à caractériser l'installation, la croissance et la survie à long terme des semis afin de mieux comprendre la stratégie d'établissement de la banque de semis. Pour ce faire, 4 sapinières ont été identifiées. Les sites établis depuis 1994 ont déjà contribué à d'importantes découvertes. Les résultats ont démontré que la majorité des semis sont temporaires. Les années semencières surviennent de manière aléatoire mais sont synchrones pour tous les sites. Ces semis subissent une très grande mortalité initiale au cours des trois premières années d'établissement. Toutefois, ils constituent la majeure partie de la banque de semis. Pour les semis représentés par le groupe des cohortes de 1994 qui était constitué de semis d'âges inconnus, la mortalité initiale s'était déjà produite. Contrairement à notre hypothèse de départ, la banque de semis persistante ne s'installe pas ponctuellement lors d'un seul événement, elle est formée graduellement au fil des bonnes années semencières. De plus, la hauteur et la croissance apicale du groupe de cohortes de 1994 sont constamment supérieures à celles des plus jeunes semis, indiquant un avantage en taille pour éventuellement former le futur peuplement à la suite d'une ouverture du couvert forestier. Il serait intéressant d'observer la démographie des semis suite à une ouverture du milieu, pour savoir quelle cohorte réagirait le plus rapidement et serait la plus avantagée pour former le futur peuplement.

## REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier mon directeur de maîtrise, M. Hubert Morin, pour m'avoir guidé tout au long de mon cheminement. Je profite également de l'occasion pour remercier M. Denis Walsh pour ses précieux conseils dans le traitement statistique des données. Une recherche à long terme nécessite des investissements importants. Le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG), le Réseau de centres d'excellence en gestion durable des forêts, le consortium de la recherche sur la forêt boréale et l'Université du Québec à Chicoutimi sont des partenaires sans qui je n'aurais pu réaliser ce mémoire. Je tiens également à souligner la participation d'Abitibi-Bowater à maintenir le secret de l'emplacement des placettes d'échantillonnages permanentes. Ce projet est la réussite de nombreuses personnes, assidues, qui les yeux au sol pendant 12 années, ont observées et quantifiées les semis des sapinières à l'étude. C'est pourquoi, je tiens à les remercier tous et toutes, particulièrement, M. François Gionest qui m'a appris la méthode d'inventaire, la gestion des banques de données et surtout la patience de dénombrer les semis dans les quadrats qui contiennent plus de 300 semis...

## TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ .....	II
REMERCIEMENTS.....	III
TABLE DES MATIÈRES .....	IV
LISTE DES FIGURES .....	VI
LISTE DES TABLEAUX .....	VII
CHAPITRE I    INTRODUCTION .....	8
1.1    CARACTÉRISTIQUES GÉNÉRALES.....	9
1.2    REPRODUCTION .....	9
1.3    PERTURBATIONS NATURELLES.....	12
1.4    PERTURBATIONS ANTHROPIQUES.....	14
1.5    CADRE DE L'ÉTUDE .....	15
CHAPITRE II    MATÉRIEL ET MÉTHODES .....	17
2.1    RÉGION ÉTUDIÉE .....	18
2.2    SITES D'ÉTUDE .....	19
2.4    DISPOSITIF D'ÉCHANTILLONNAGE PERMANENT .....	22
2.5    DYNAMIQUE DE LA VÉGÉTATION .....	23
2.6    DYNAMIQUE DES PLUIES DE GRAINES.....	23
2.7    DYNAMIQUE DE LA BANQUE DE SEMIS .....	25
2.8    DÉMOGRAPHIE DES SEMIS DE SAPIN BAUMIER .....	26
2.9    TRAITEMENTS STATISTIQUES.....	27

CHAPITRE III	RÉSULTATS .....	30
3.1	CARACTÉRISATION DES SITES .....	31
3.2	SEMENCES, GERMINATION ET PRODUCTION DES SEMIS .....	31
3.3	PRÉSENTATION DES COHORTES PRÉSENTES EN 2006 .....	35
3.4	DÉMOGRAPHIE DES SEMIS DU SAPIN BAUMIER .....	35
3.5	CROISSANCE EN HAUTEUR .....	37
3.6	POUSSE APICALE DES SEMIS .....	38
3.7	PROBABILITÉ DE SURVIE DES SEMIS .....	39
CHAPITRE IV	DISCUSSION .....	42
4.1	PRODUCTION INITIALE .....	43
4.2	PROPORTION DES COHORTES PRÉSENTES EN 2006 .....	45
4.3	DÉMOGRAPHIE DES SEMIS DU SAPIN BAUMIER .....	46
4.4	HAUTEUR DES SEMIS DANS LE TEMPS .....	47
4.5	POUSSE APICALE DES SEMIS .....	48
4.6	PROBABILITÉ DE SURVIE DES SEMIS .....	50
4.7	SUITE À UNE PERTURBATION AFFECTANT LE COUVERT FORESTIER .....	52
CHAPITRE V	CONCLUSION .....	54
REFERENCES	.....	58

## LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Localisation des sites.....	21
Figure 2 : Subdivision du dispositif d'échantillonnage permanent de 400 m <sup>2</sup> . Dynamique de la strate arborescente; 400 m <sup>2</sup> et Z ; zone tampon de 2,5 m <sup>2</sup> . Dynamique de la strate arbustive; les carrés gris foncés correspondent aux 2 parcelles de 25 m <sup>2</sup> . Dynamique des pluies de graines; les ronds noirs correspondent aux 25 trappes à graines. Dynamique de la banque de semis; les petits carrés noirs et blancs correspondent aux 32 sous-parcelles de 0,36 m <sup>2</sup> . .....	22
Figure 3 : A) Nombre de graines produites (m <sup>-2</sup> ) par année. B) Taux de germination (%) selon l'année de germination de la graine : Taux estimés sur le terrain (T), en blanc, échelle de gauche. Taux réels en cabinet de croissance (R), en gris, échelle de droite. C) Nombre de semis germés (m <sup>-2</sup> ) par année. Les lettres minuscules distinctes indiquent une différence significative au seuil $P < 0,05$ . .....	34
Figure 4 : Proportion des semis (%) présents en 2006 en fonction des cohortes.....	35
Figure 5 : A) Nombre de semis de sapin baumier (m <sup>-2</sup> ) des différentes cohortes en fonction du temps écoulé depuis leur germination (sauf 1994). B) Changement d'échelle : nombre de semis en fonction du temps d'observation de 2 à 12 ans. ....	36
Figure 6 : Hauteur des semis (cm) en fonction du nombre d'années depuis l'observation. ....	37
Figure 7: Croissance annuelle des pousses apicales des différentes cohortes (cm) en fonction de l'année d'observation. ....	39
Figure 8 : Probabilité de survie des semis en fonction du temps d'observation, pour le groupe des cohortes de 1994, pour le groupe des cohortes >10, pour le groupe des cohortes H2003, pour la cohorte de 1995, de 1997 et de 2004. Les lettres minuscules (a, b, c, d) inscrites aux extrémités des courbes indiquent les différences significatives $P < 0,05$ . ....	41

## LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1: Caractéristiques topographiques et du sol des sites. ....	21
Tableau 2: Constitution des différentes cohortes présentes selon l'année de production - dissémination des graines, et selon l'année de germination des graines. ....	29
Tableau 3: Surface terrière, densité et hauteur des essences arborescentes et arbustives présentes en 2004. ....	33

## CHAPITRE I

### INTRODUCTION



## 1.1 CARACTÉRISTIQUES GÉNÉRALES

Le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) est une essence commerciale d'importance de la zone boréale. Sa distribution générale atteint sa limite nordique à environ 53° de latitude. Cette espèce est souvent associée à d'autres espèces compagnes telles que l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP.), l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss) et le bouleau à papier (*Betula papyrifera* Marsh.) (Frank 1983). Le sapin baumier se présente sous forme de forêt continue à l'intérieur du domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc et jaune, mais se retrouve également sous forme d'îlots de sapinières à l'intérieur du domaine bioclimatique de la pessière à mousses.

## 1.2 REPRODUCTION

Le principal moyen de reproduction du sapin baumier est la production de semis issus de graines. Par contre, il existe une seconde voie pour se régénérer ; les branches du sapin qui sont en contact avec l'humidité du sol peuvent produire des marcottes (Godman 1965, Frank 1983).

La production de cônes chez le sapin débiterait à l'âge de 15 ans (Frank 1983) et la maturité sexuelle ne serait atteinte que vers 20 à 30 ans (Morris 1951). La viabilité des graines augmente avec l'âge des arbres et la position architecturale dans la canopée (Morris 1951, Godman 1965, Greene *et al.*, 1999). Elle est aussi gouvernée par les conditions climatiques qui prévalent lors de la floraison. L'occurrence d'une année semencière nécessite un printemps chaud et sec l'année précédente pour produire des réserves de carbohydrates et de nutriments minéraux (Morris 1951), et un été humide lors de la maturation des graines (Houle 1999). Les cônes mûrent tout l'été et la dissémination des graines par le vent se produit tard en août pour se poursuivre tout l'hiver, jusqu'au printemps suivant (Frank 1983).

Les graines de sapin germent tôt au printemps, de la fin mai au début juin (Duchesneau et Morin 1999). Les graines doivent germer durant l'année qui suit la dispersion. Le sol sert de transit hivernal aux graines puisqu'elles ne conservent pas leur viabilité au sol (Houle et Payette 1991, Houle 1992 b) ou dans le sol (Ibarzabal 1994, Zarnovican et Laberge 1997). Dès le début de la saison de germination, plus de la moitié des graines germées meurent (Duchesneau et Morin 1999).

Le sapin baumier est une espèce dite tolérante à l'ombre. Il a la capacité de survivre dans des milieux très ombragés (Walters et Reich 2000). Le recrutement de semis de sapin peut s'effectuer sous la canopée où il y a une faible disponibilité de lumière (Kato et Yamamoto 2001). La régénération des peuplements de sapin est dépendante des semis

préétablis sous couvert d'arbres dominants. Le recrutement se ferait à la suite d'une perturbation naturelle tel qu'une ouverture du milieu. Selon Kneeshaw *et al* (2006), les semis les plus petits sont les plus tolérants à l'ombre. L'importance de cette régénération préétablie pour le renouvellement d'un peuplement est reconnue depuis longtemps (Ghent 1958, Hatcher 1960, Kohyama 1983, Morin *et al.* 1990). Elle lui confère l'avantage d'être déjà présent sur le site suite à une perturbation de la canopée (Thompson et Grime 1979), éliminant le stade de colonisation des sites (Ghent 1958).

La tolérance à l'ombre du semis opprimé est possible grâce à un mécanisme limitant l'accroissement de sa biomasse non-photosynthétique (Givnish 1982). En effet, d'après Parent *et al* (2000 et 2002), les semis de sapin qui s'établissent en sous-bois développent généralement des racines adventives. La formation de plusieurs racines adventives est particulièrement importante pour assurer la survie des semis du sapin sous couvert forestier. Ces racines adventives réduisent la distance parcourue par l'eau et les minéraux jusqu'au feuillage. Grâce à ces structures, le semis cesse progressivement l'entretien de la tige enfouie sous les racines adventives. Cette élimination graduelle de la tige permet de diminuer la biomasse non-photosynthétique à entretenir par le semis, produisant le maintien d'un équilibre entre la biomasse photosynthétique et la biomasse non photosynthétique (Parent *et al.* 2000, 2002, Parent et Morin 2002). Ainsi, les semis ont de faibles besoins énergétiques à combler pour assurer leur survie (Parent *et al.* 2006 a). Ces mécanismes permettent aux sapins opprimés de rester sous le couvert des sapins matures en conservant une petite taille pendant plus de 50 ans (Hatcher 1960, Kohyama 1983, Parent *et al.* 2000,

2001, 2003, Morin et Laprise 1997). Une ouverture du milieu est nécessaire pour que les semis opprimés atteignent la canopée (Hatcher 1960, Kohyama 1983, Antos *et al.* 2000).

Lié à la production de la racine adventive, un enfouissement graduel de la tige dans l'humus fait en sorte que le semis s'éloigne de son point de germination en grandissant (Parent *et al.* 2003). Cette forme prostrée induit une réduction du nombre de cernes de la base du tronc (première racine adventive) jusqu'au collet (région de l'hypocotyle) (Desrochers et Gagnon 1997). Par conséquent, le compte des cernes de croissance à la base du tronc (Parent *et al.* 2001) ou à n'importe quel niveau dans le tronc, sous-estime l'âge du semis (Parent et Morin 2002). Lié au contexte d'étude de la dynamique de la régénération, ce phénomène peut conduire à des interprétations erronées (Parent *et al.* 2000), d'où l'importance de suivre la démographie et la croissance des semis annuellement.

### 1.3 PERTURBATIONS NATURELLES

Dans l'Est Canadien, la forêt boréale évolue en fonction de deux perturbations naturelles majeures soit les feux (Cogbill 1985) et les épidémies d'insectes (MacLean 1984, Baskerville 1986).

Le sapin baumier est une espèce mal adaptée au passage d'un feu de forêt. Au passage d'un feu, les graines au sol et dans les arbres ainsi que les semis au sol sont

détruits, ce qui rend la régénération très difficile. À la suite d'un feu, la présence de sapin baumier dépend uniquement des survivants (Bergeron et Charron 1994).

La tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* (Clem.)) (TBE) s'attaque particulièrement au sapin baumier (Blais 1954). Il est le principal ravageur forestier parmi les insectes indigènes défoliateurs dans l'est de l'Amérique du Nord (Morin *et al.* 2000, Blais 1985). Des épidémies sont répertoriées depuis la déglaciation (Simard *et al.* 2006). Le phénomène de défoliation par la TBE a été observé jusqu'à la limite nord de distribution du sapin baumier, au 53° parallèle et de façon récurrente (Jardon *et al.* 2003). Au cours du XX<sup>e</sup> siècle au Québec, ont répertorié trois épidémies d'importance débutant vers 1909, 1944 et 1974 (Morin et Laprise 1990, Morin *et al.* 2000).

Plusieurs études ont confirmé l'hypothèse de Baskerville selon laquelle les épidémies de TBE et les forêts de sapin baumier peuvent former un système cyclique autorégulateur interdépendant à long terme (Blais 1954, Baskerville *et al.* 1975, Baskerville 1986, MacLean 1984, Morris 1963, Ghent *et al.* 1957, Morin 1990, 1994). Se nourrissant des bourgeons de fleur et de feuillage nouvellement développés des arbres hôtes, la TBE provoque une réduction de la croissance radiale pouvant provoquer la mort des arbres dominants lorsque l'épidémie dure quelques années (Blais 1954, 1965, MacLean 1980, 1985). La mort des arbres dominants permet une augmentation de la quantité de lumière au sol favorisant ainsi le développement de la régénération préétablie selon un système écologique stable à long terme (MacLean 1988). Ce modèle cyclique se fonde sur

la stratégie de reproduction du sapin baumier, basée sur la présence d'une banque de semis préétablis sous couvert (Hatcher 1960, Fye et Thomas 1963, Ruel 1989, Morin 1990). En effet, les semis ne s'installent pas pendant l'épidémie (Parent *et al.* 2003). L'importance de la banque de semis pour assurer la régénération suite à une épidémie de TBE a déjà été démontrée (Morin et Laprise 1997). Cependant, la dynamique de l'installation des semis sous couvert forestier n'est actuellement pas connue.

#### 1.4 PERTURBATIONS ANTHROPIQUES

Suite à une activité de prélèvement affectant des semenciers, une banque de semis présente et persistante sous couvert forestier s'avère être le principal moyen de régénération des sapinières (Duchesneau et Morin 1999). Hatcher (1960) a trouvé une abondante régénération de sapins 15 ans après une coupe à blanc. Au moment de la mise en place du nouveau régime forestier québécois de 1987, il était prévu que les deux tiers des superficies coupées annuellement dans les forêts publiques soient régénérées naturellement (Doucet 1987). Actuellement, le Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune préconise les traitements sylvicoles favorisant l'établissement de la régénération naturelle de telle sorte que 80% de la forêt se régénère de manière naturelle. L'avantage de protéger les semis provient du potentiel abondant plus rapidement disponible et à moindre coût que la régénération artificielle (Doucet 1988, Ruel 1989).

## 1.5 CADRE DE L'ÉTUDE

Dans un contexte d'aménagement écosystémique des forêts, il est important de permettre l'établissement de la régénération par des traitements sylvicoles qui s'appuient sur une bonne connaissance des processus dynamiques régissant son établissement (Côté et Bélanger 1991). Les stades les plus importants du cycle d'une plante sont la survie de la graine, sa germination et l'établissement du semis sous couvert jusqu'à la reproduction. Les données des structures d'âges sont insuffisantes pour déterminer les variations temporelles du recrutement de la banque de semis (Antos *et al.* 2000), en raison des cernes manquants chez les semis opprimés (Parent *et al.* 2002). Pour saisir pleinement la dynamique de régénération du sapin baumier en forêt boréale, des études à long terme sont nécessaires (Kneeshaw *et al.* 1998, Houle 1995 a). Ces études devraient s'étendre sur un cycle vital complet, de la pluie de graines jusqu'au semencier (Duchesneau et Morin 1999). L'objectif de cette étude est de caractériser la dynamique de la banque de semis sous couvert forestier et son importance pour la régénération du peuplement. Plus précisément, il s'agit de suivre les pluies de graines et leur germination dans le temps, d'observer la survie dans le temps de différentes cohortes et finalement, de mieux comprendre la stratégie d'établissement de la banque de semis.

À la lumière des travaux effectués sur la dynamique de la banque de semis des sapinières (Morin et Laprise 1997, Parent *et al.* 2001, 2003) l'hypothèse qu'il existerait deux types de banque de semis a été émise. Le premier type, appelé banque temporaire, serait constitué des semis qui proviennent des graines issues des années semencières

récurrentes. Ces graines sont dispersées sous le couvert des peuplements matures alors que la plupart des substrats favorables à l'ensemencement sont déjà occupés par des semis. Même si une très grande quantité de ces graines germe, la plupart des semis meurent très rapidement dans les premières années (Duchesneau et Morin 1999). Le deuxième type, appelé banque persistante, serait constitué de semis installés alors que les conditions de germination et de survie étaient favorables. Ces semis auraient un meilleur taux de survie et pourraient persister sous couvert pendant des décennies. Les semis de la banque temporaire auraient donc très peu de chance de profiter d'une ouverture du milieu et d'atteindre la canopée, étant peu nombreux à survivre et plus petits que les semis persistants.



## CHAPITRE II

### MATÉRIEL ET MÉTHODES

## 2.1 RÉGION ÉTUDIÉE

La zone à l'étude se situe près du 50<sup>e</sup> parallèle, à une centaine de kilomètres au nord du Lac Saint-Jean autour de (49°48' N, 75°35' W) (Figure 1). Cette région fait partie de la zone boréale, domaine de la pessière noire à mousses (Thibault 1987). Le secteur est dominé par des peuplements d'épinettes noires (*Picea mariana* (Mill.)) mais comporte plusieurs îlots de sapins baumiers (*Abies balsamea* (L.) Mill.). Ces sapinières possèdent une végétation comparable à celle du domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc (Grandtner 1966). Selon Environnement Canada (2005), les caractéristiques climatiques de la région étudiée, prises sensiblement à la même latitude par la station météorologique de Chibougamau, révèlent une température moyenne annuelle de 0°C (de -18,8°C en janvier à 16°C en juillet). La moyenne annuelle des précipitations est de 66,0 cm sous forme de pluie et de 301,7 cm sous forme de neige.

## 2.2 SITES D'ÉTUDE

Cette étude a été effectuée à l'intérieur de dispositifs d'échantillonnage permanent établis depuis 1994. Les sapinières étudiées sont constituées de peuplements vierges de *Abies balsamea* (L.) Mill. n'ayant jamais subi de coupe forestière ni traitement de protection contre la tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE) (Morin 1990, Morin et Laprise 1997).

La dynamique de ces sapinières a déjà été étudiée antérieurement (Morin 1994). Les structures d'âges et les courbes de croissance des sapins dans les sites ont appuyé l'hypothèse selon laquelle les épidémies de TBE et les forêts de sapin baumier forment un système autorégulateur interdépendant (Morin 1994). Morin et Laprise (1997) ont indiqué une réduction d'établissement de semis pendant l'épidémie de TBE, rapidement comblée par la suite. Le suivi démographique d'une cohorte de semis a permis d'identifier des facteurs écologiques qui affectent la germination et l'établissement initial du sapin baumier. Il a permis de vérifier le recrutement à court terme d'une cohorte. La nature des lits de germination et l'environnement lumineux ont été identifiés comme les critères principaux de la mortalité des semis (Duchesneau et Morin 1999). De plus, les effets d'un gradient lumineux et de la densité de la compétition intraspécifique sur la croissance et la morphologie de la cime ont été identifiés à l'intérieur des sites, sur les sapins de 50 cm à 200 cm (Duchesneau *et al.* 2001). En plus, l'étude de la dynamique a permis de déterminer une structure d'âge d'établissement des semis en accord avec la production de graines et le régime de perturbations. Finalement, une étude antérieure du peuplement a permis de lier la

production des racines adventives à l'âge du semis plutôt qu'au type de substrat ou à la topographie (Parent *et al.* 2003).

Quatre sapinières ont été retenues pour l'étude démographique des peuplements de sapin. Ces sapinières ont été choisies parmi 17 sapinières sélectionnées lors d'une étude antérieure selon un échantillonnage stratifié basé sur l'âge des populations et leur relation avec les épidémies de TBE (Morin 1994). En effet, elles représentent des sapinières d'âges variés ayant été affectées différemment par les épidémies passées de la TBE. Les 4 dispositifs d'échantillonnages permanents ont été établis dans des sapinières possédant des structures d'âges équiennes unimodales associées à l'épidémie ayant sévi autour de 1944-1953 (Lib 26), de 1909-1923 (Lib 23 et Lib 24), et à la structure d'âge bimodale associée aux deux épidémies successives de 1909-1923 et 1944-1953 (Lib 20) (Morin et Laprise 1997).

Les sites présentent des topographies légèrement variables, des versants moyens et un humus de type Moder. La profondeur de l'enracinement varie de 30 à 40 cm entre les sites (Tableau 1). Au Lib 24, de l'écoulement d'eau dans certaines parties de sous-parcelles est observé à la fonte de la neige. Le drainage est rapide au Lib 24 et est bon pour les autres sites. La constitution chimique des sols est similaire entre les sites. L'analyse du sol révèle que tous les sites sont des Podzols.

Tableau 1: Caractéristiques topographiques et du sol des sites.

Sites	Longitude	Latitude	Altitude (m)	Exposition (°)	Humus (cm)	Enracinement (cm)
Lib 20	49°46'20 N	72°37'22 W	456	30	16	31
Lib 23	49°46'04 N	72°34'19 W	384	320	22	31
Lib 24	49°58'56 N	72°30'28 W	436	95	24	41
Lib 26	49°46'08 N	72°40'22 W	426	315	11	30

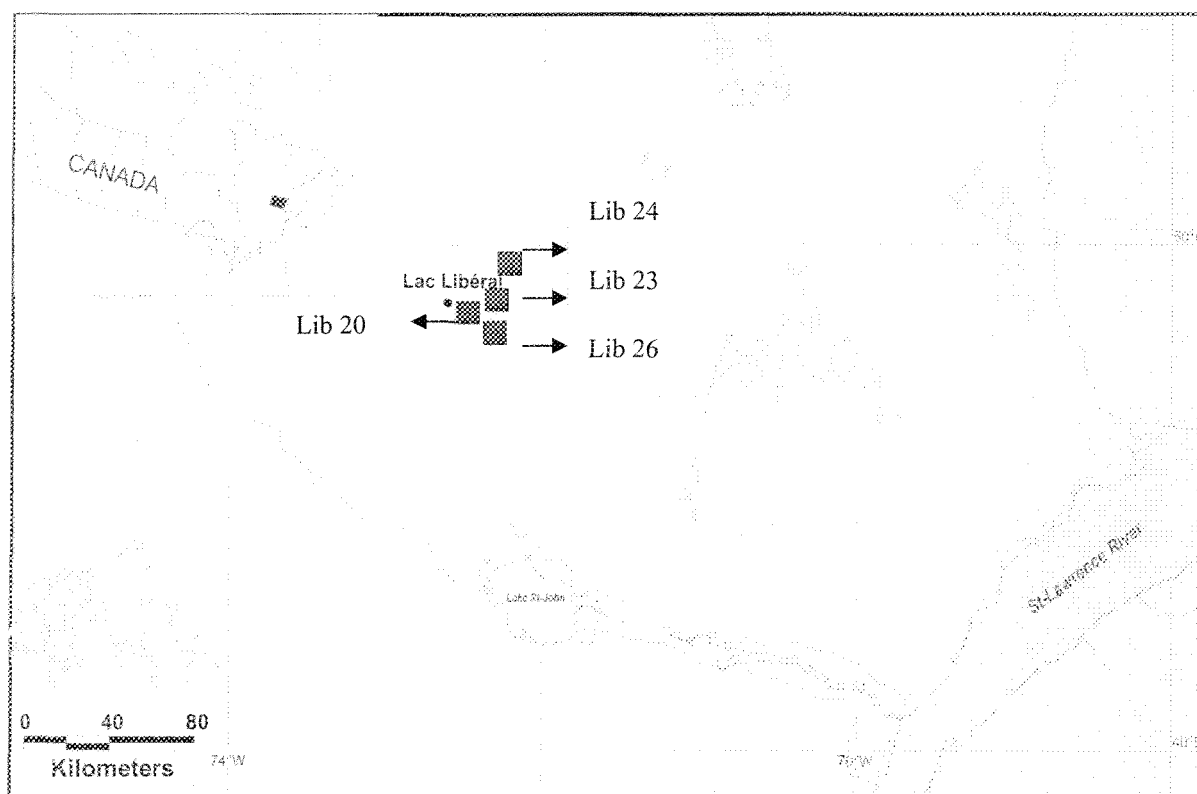


Figure 1 : Localisation des sites.

## 2.4 DISPOSITIF D'ÉCHANTILLONNAGE PERMANENT

Les 4 dispositifs de  $400 \text{ m}^2$  étaient entourés d'une zone tampon de 2,5 m. Chaque dispositif était divisé en parcelles de  $25 \text{ m}^2$  à l'intérieur desquelles se trouvaient des sous-parcelles de  $0,36 \text{ m}^2$  (Figure 2).

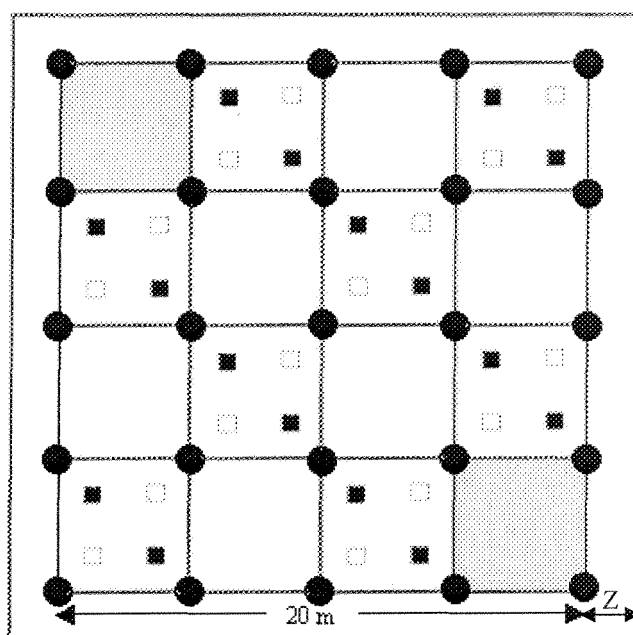


Figure 2 : Subdivision du dispositif d'échantillonnage permanent de  $400 \text{ m}^2$ . Dynamique de la strate arborescente;  $400 \text{ m}^2$  et Z ; zone tampon de  $2,5 \text{ m}^2$ . Dynamique de la strate arbustive; les carrés gris foncés correspondent aux 2 parcelles de  $25 \text{ m}^2$ . Dynamique des pluies de graines; les ronds noirs correspondent aux 25 trappes à graines. Dynamique de la banque de semis; les petits carrés noirs et blancs correspondent aux 32 sous-parcelles de  $0,36 \text{ m}^2$ .

## 2.5 DYNAMIQUE DE LA VÉGÉTATION

Afin de décrire l'état de la strate arborescente, la hauteur et le diamètre à hauteur de poitrine (DHP), la surface terrière et la densité ont été mesurés en 2004. Les essences arborescentes étaient considérées lorsqu'elles mesuraient 3 m et plus. Ces mesures ont été effectuées à l'intérieur de chaque site de 400 m<sup>2</sup> ainsi que dans la zone tampon de 2,5 m le ceinturant, équivalent à une superficie totale de 625 m<sup>2</sup> (Figure 2).

La strate arbustive était représentée par toutes les espèces ligneuses dont la hauteur variait entre 0,75 m à 3 m. Dans chaque site en 2004, la surface terrière, la densité et la hauteur ont été mesurées. L'état (vivant ou mort) a été observé à l'intérieur de deux parcelles de 25 m<sup>2</sup> pour chaque dispositif (voir figure 2).

## 2.6 DYNAMIQUE DES PLUIES DE GRAINES

Le dispositif expérimental consiste en 25 trappes à graines par site, établis à 5 m d'intervalle (voir figure 2). Un voilage aux mailles permettant la capture des graines et l'écoulement de l'eau était maintenu par un fil de fer disposé à l'intérieur d'un seau d'aluminium au fond perforé. De plus, un grillage était disposé au-dessus, minimisant les risques de prédation des graines par les rongeurs. Le relevé des trappes à graines a été effectué aux deux semaines, de la mi-mai à la fin octobre, entre 1994 et 2006.

Des tests de germination ont été effectués en laboratoire sur les graines de sapin baumier préalablement triées. Les graines étaient conservées pendant 28 jours à une température variant entre 0°C et 2°C et à un taux d'humidité très élevé afin d'y effectuer la vernalisation. Les graines ont été disposées dans des plats de pétris remplis de sable de silice mouillé avec de l'eau distillée (Schopmeyer 1974). Le sable et l'eau avaient été préalablement stérilisés à l'autoclave. Par la suite, les plats de pétris ont été placés dans des chambres de croissance où la température était de 30°C le jour et 20°C la nuit (Schopmeyer 1974, Young et Young 1992). La photopériode était de 8h pendant une durée totale de 28 jours consécutifs. Le nombre de graines germées était évalué par la suite. Une graine était considérée germée lorsque la radicule avait atteint la longueur de la graine.

Les données font ressortir les années semencières, en mettant en parallèle le nombre de graines au mètre carré en fonction de leur année de production. Elles permettent également d'évaluer le potentiel de germination des graines par taux de germination réel (R) des graines en l'absence de prédation et sous conditions idéales de germination.

$$R = \% \text{ germination des graines (an X+1)} = \frac{\text{Nombre de graines germées m}^{-2} \text{ (an X+1)}}{\text{Nombre de graines produites m}^{-2} \text{ (an X)}}$$



## 2.7 DYNAMIQUE DE LA BANQUE DE SEMIS

Afin d'effectuer le suivi démographique de la cohorte de semis nouvellement germés, trente-deux sous-parcelles de  $0,36 \text{ m}^2$  (voir figure 2) ont été disposées systématiquement par quatuor, en damier, à l'intérieur de chaque parcelle-échantillon de  $400 \text{ m}^2$  (Figure 2).

Pour chaque année de germination, la cohorte prenait le nom de son année de germination (Tableau 2). À toutes les deux semaines, pendant la période de croissance de la mi-juin à la fin août, chaque graine de sapin ayant germé dans les sous-parcelles était identifiée à l'aide d'une coordonnée (X,Y) de chaque sous-parcelle (Duchesneau et Morin 1999). L'année d'émergence des semis est considérée comme l'année zéro. Si le semis nouvellement germé survivait tout l'hiver et l'été suivant jusqu'à la fin août, il était considéré comme un semis d'un an.

L'état de chaque semis se retrouvant dans toutes les sous-parcelles, était caractérisé à la fin de chaque saison de croissance. Le suivi cessait lorsque la mortalité d'un individu était observée. La mortalité était observée si le semis était disparu, retrouvé en décomposition, sans aiguille ou que ses aiguilles étaient séchées et que l'individu ne présentait pas de pousse apicale. L'état consistait à observer si le semis était toujours présent et vivant.

Cet échantillonnage a permis de tracer les courbes démographiques des cohortes. Il a aussi permis d'estimer le taux de germination (T) des graines sur le terrain en comparant le nombre de semis émergeant au nombre de graines produites sur la même superficie.

$$T = \% \text{ germination des graines (an } X+1) = \frac{\text{Nombre de semis germés m}^{-2} \text{ (an } X+1)}{\text{Nombre de graines produites m}^{-2} \text{ (an } X)}$$

Différents paramètres morphologiques des semis étaient mesurés annuellement dans la moitié des sous-parcelles (voir figure 2, carrés noirs). Les données étaient prises à chaque automne après la saison de croissance. La hauteur ainsi que la longueur de la pousse apicale, si présente, étaient mesurées dans la moitié des sous-parcelles à l'aide d'un vernier.

Le groupe des cohortes de 1994 incluait tous les semis qui étaient présents au moment de l'installation du dispositif en 1994 (Tableau 2). Il était constitué de semis d'âges inconnus et de tailles variables mais inférieures à 25 cm. Les mêmes mesures que celles des autres cohortes d'âges connus étaient prises sur ces semis.

## 2.8 DÉMOGRAPHIE DES SEMIS DE SAPIN BAUMIER

La démographie des semis de sapin baumier est présentée en nombre de semis\*m<sup>-2</sup> en fonction de l'année d'observation, depuis les semis présents en 1994 et pour les principales cohortes issues de la germination.

## 2.9 TRAITEMENTS STATISTIQUES

Le nombre de semis de sapin émergeant annuellement a été comparé en utilisant une analyse de variance en mesures répétées. Chacun des quatre sites était considéré comme une unité expérimentale. Le test F a été ajusté par la méthode de Huynh-Feld. Les valeurs annuelles ont été comparées en utilisant des profils *a posteriori*. Cette analyse a été effectuée aussi sur la variation de la hauteur des semis en fonction de leur année d'observation.

La probabilité de survie annuelle des semis d'une cohorte a été calculée par le nombre de semis vivant à la fin de chaque année en fonction du nombre de semis vivant qui avaient été observés l'année précédente dans cette cohorte. Toutes les cohortes démarrent au temps zéro (l'année d'émergence) tel que préconisé dans Pyke et Thompson (1986). En effet, le but de cette analyse est de comparer le taux de survie entre les cohortes dont l'année d'émergence diffère pour chaque cohorte.

La probabilité de survie dans le temps de chaque cohorte a été calculée selon la méthode Kaplan-Meier (SAS Institute Inc. 2003). La particularité de l'utilisation de cette méthode vient du fait qu'elle prend en compte un point crucial des données de la survie : la censure. La censure se définit comme l'absence de constat de l'évènement soit l'absence de la mort du semis (Houggard 1999). La censure existe pour les individus qui sont toujours vivants à la fin des relevés en 2006. Ainsi, à la dernière année d'observation, le temps de survie de ces semis est dit *censuré* car l'année exacte de leur mort est inconnue, mais leur

survie est confirmée jusqu'en 2006. Les différences entre les moyennes étaient jugées significatives à un seuil de  $P < 0,05$ . Toutes les analyses statistiques étaient effectuées par le logiciel JMP<sup>®</sup> version 5.1 (SAS Institute, 2003).

Le groupe des cohortes  $>10$ , était constitué de tous les semis du groupe des cohortes de 1994, mais qui avait une taille supérieure à 10 cm mais inférieure à 25 cm en 1994. La probabilité de survie des semis du groupe des cohortes « $>10$ » sera comparé à la probabilité de survie de la cohorte de 1994 afin de vérifier si la survie des semis les plus grands est meilleure.

Afin d'avoir une idée de la composition des semis du groupe des cohortes de 1994, nous avons simulé en 2003 un groupe de cohortes hypothétiques (H2003). Ce groupe de cohortes hypothétiques (H2003) est formé de tous les semis qui restaient en 2003 et qui sont issus des cohortes de 1995 à 2003 (Tableau 2). Par la suite, la probabilité de survie du groupe des cohortes de 1994 (formée de semis d'âges inconnues) est comparée à celle du groupe de cohortes hypothétiques dont les semis sont d'âge variables et connus (cohortes de 1995 à 2003). Pour le groupe des cohortes de 1994, 1994 est le temps 0 d'observation de la survie. Pour le groupe des cohortes H2003, 2003 est le temps 0 d'observation de la survie et les semis qui le composent ont été suivis individuellement pour calculer leur probabilité de survie de 2003 à 2006.

Tableau 2: Constitution des différentes cohortes présentes selon l'année de production -  
dissémination des graines, et selon l'année de germination des graines.

Nom de cohorte	Année de production - dissémination des graines	Année de germination
Groupe des cohortes 1994	< 1994	≤1994
Cohorte 1995	1994	1995
Cohorte 1996	1995	1996
Cohorte 1997	1996	1997
Cohorte 1998	1997	1998
Cohorte 1999	1998	1999
Cohorte 2000	1999	2000
Cohorte 2001	2000	2001
Cohorte 2002	2001	2002
Cohorte 2003	2002	2003
Cohorte 2004	2003	2004
Cohorte 2005	2004	2005
Cohorte 2006	2005	2006
Groupe des cohortes > 10	< 1994	≤1994
Groupe des cohortes H 2003	1994 à 2002	1995 à 2003

## CHAPITRE III

### RÉSULTATS

### 3.1 CARACTÉRISATION DES SITES

En 2004, tous les sites présentent des essences arborescentes caractéristiques de la sapinière à bouleaux blancs. La strate arbustive montre une régénération en sapin dans tous les sites (Tableau 3).

### 3.2 SEMENCES, GERMINATION ET PRODUCTION DES SEMIS

La quantité de semences de sapin baumier tombée au sol varie d'une année à l'autre. Les années 1994, 1996, 2003 et 2006 correspondent à de bonnes années semencières synchrones entre les sites, tandis que les autres années ont une production de graines nettement inférieure (Figure 3 A). Ghent (1958) définit une bonne année semencière comme la production annuelle moyenne de 1950 graines  $m^{-2}$  pour le sapin baumier. Les bonnes années semencières sont suivies par une faible production de graines l'année suivante. Il peut s'écouler plusieurs années avant la formation d'une autre bonne année semencière (Figure 3 A). Les années de germination 1995, 1997 et 2004, issues des années semencières 1994, 1996 et 2003, seront les cohortes analysées davantage dans cette étude.

Généralement, les sites montrent un taux de germination annuel estimé (T) variant de pratiquement nul, jusqu'à 3 %. Les graines provenant des bonnes années semencières sont aussi celles possédant les plus haut taux de germination, que ce soit celui estimé sur le terrain (T) ou celui analysé en conditions idéales (R) (Figure 3 B). Le plus haut taux de germination (T) et (R) s'est produit en 2004 et est issu des graines de 2003. Les graines germées en cabinet de croissance montrent un taux de germination (R) plus grand en 1996, 2003 et 2006 que le taux de germination estimé sur le terrain (T).

La production de graines a un impact direct sur la quantité de semis germés l'année suivante. La grande émergence de semis se produit simultanément dans les sites en 1995, 1997 et 2004. La production de semis est significativement variable d'une année à l'autre ( $P < 0,05$ ). Une année de forte production de semis est suivie par une année de recrutement faible à nulle (Figure 3 A C). Il y a absence de germination pour les années 1996, 1998 et 2000 dans tous les sites. En 2002, les sites Lib 20 et Lib 24 ainsi que les sites Lib 20, Lib 23 en 2005, n'ont pas produit de semis. Également, la production de semis a été nulle pendant l'été 2006 pour les sites Lib 20, Lib 23 et Lib 26 (Figure 3 C).



Tableau 3: Surface terrière, densité et hauteur des essences arborescentes et arbustives présentes en 2004.

SITES	STRATE ARBORESCENTE				STRATE ARBUSTIVE			
	Essence	Surface terrière (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	Densité (tiges ha <sup>-1</sup> )	Hauteur moyenne (m)	Essence	Surface terrière (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	Densité (tiges ha <sup>-1</sup> )	Hauteur moyenne (m)
Lib 20	SAB	31.36	2480	8.6	SAB	0.88	2600	1.8
	BOP	3.94	128	16.4	AME	-----	200	0.8
	EPB	1.03	80	7.6				
Lib 23	SAB	38.27	1152	17.1	SAB	0.06	1400	1.3
	BOP	0.15	16	14	AME	-----	200	1.2
	EPB	0.47	48	7.7	ERE	-----	7800	1.8
					SOA	-----	1200	1
Lib 24	SAB	16.35	5776	4.4	SAB	5.83	27000	1.6
	BOP	1.75	768	5.1	BOP	0.02	800	1.8
	EPB	3.31	128	7.9	EPB	0.51	1600	1.7
					AUR	-----	1600	3.4
					ERE	-----	1400	1.9
Lib 26	SAB	42.91	5184	10.3	SAB	0.04	200	1.1
	BOP	3.51	544	9.4				
	EPB	8.15	144	14.8				

#### LÉGENDE DES ESSENCES

CODE	NOM FRANÇAIS	NOM LATIN
AME	Amélanchiers	<i>Amelanchier sp.</i>
AUR	Aulne rugueux	<i>Alnus rugosa</i>
BOP	Bouleau à papier	<i>Betula papyrifera</i>
EPB	Épinette blanche	<i>Picea glauca</i>
ERE	Érable à épis	<i>Acer spicatum</i>
SAB	Sapin baumier	<i>Abies balsamea</i>
SOA	Sorbier d'Amérique	<i>Sorbus americana</i>

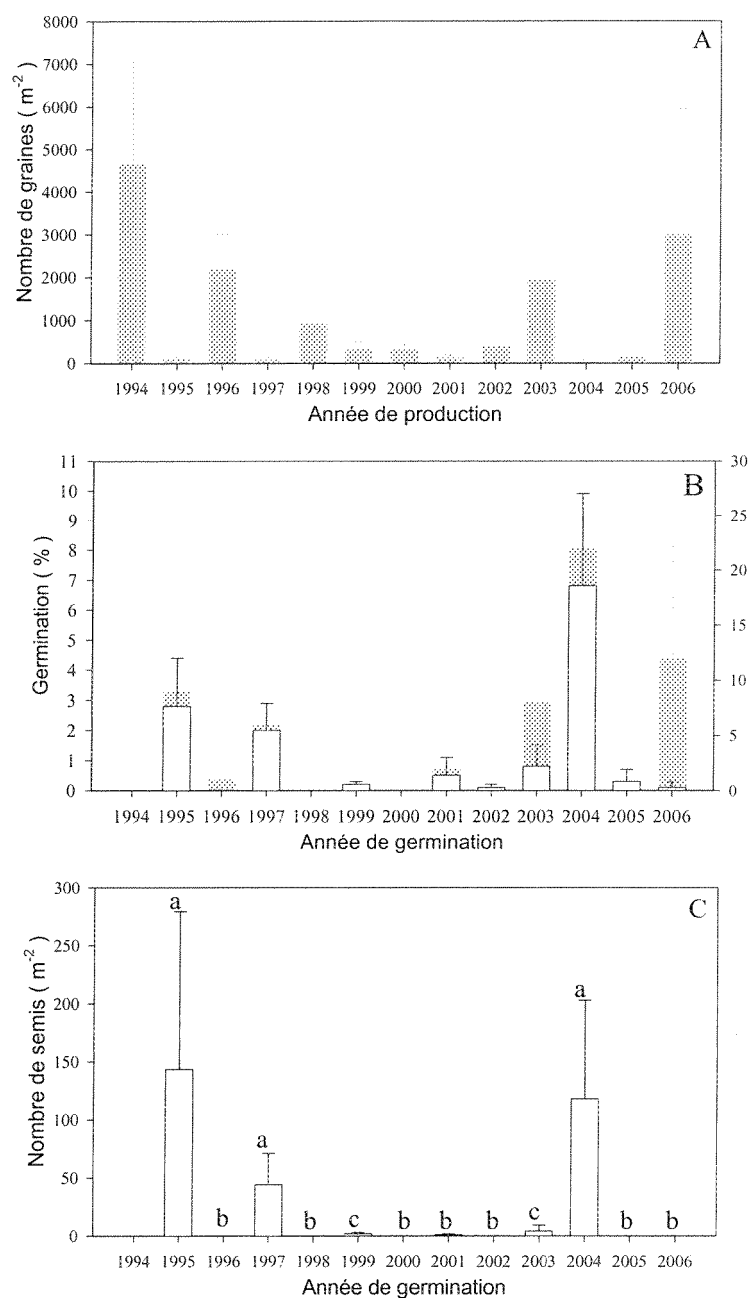


Figure 3 : A) Nombre de graines produites ( $m^{-2}$ ) par année. B) Taux de germination (%) selon l'année de germination de la graine : Taux estimés sur le terrain (T), en blanc, échelle de gauche. Taux réels en cabinet de croissance (R), en gris, échelle de droite. C) Nombre de semis germés ( $m^{-2}$ ) par année. Les lettres minuscules distinctes indiquent une différence significative au seuil  $P < 0,05$ .

### 3.3 PRÉSENTATION DES COHORTES PRÉSENTES EN 2006

Le groupe des cohortes de 1994 représente encore 9 % des semis après 12 ans de suivi, soit 3 individus  $m^{-2}$ , alors que la cohorte de 1995 représente 5 % de la banque de semis, soit 1,7 semis  $m^{-2}$ . La cohorte de 2004 représente la majeure partie de la banque de semis, constituant 81 % de la régénération après 2 ans de suivi, soit 23 semis  $m^{-2}$ . Il y a aussi plusieurs cohortes qui ne possèdent plus de représentants en 2006 (Figure 4).

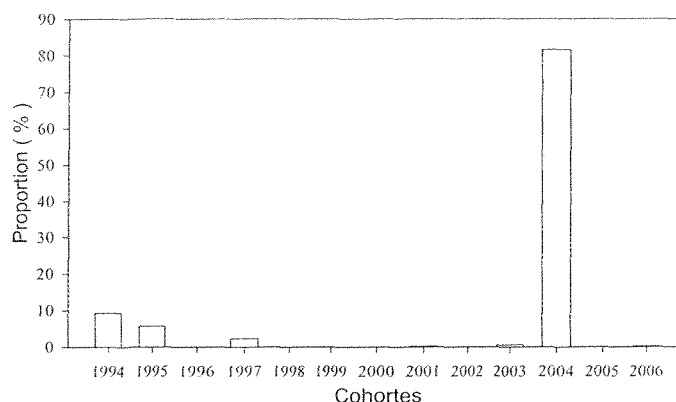


Figure 4 : Proportion des semis (%) présents en 2006 en fonction des cohortes.

### 3.4 DÉMOGRAPHIE DES SEMIS DU SAPIN BAUMIER

La démographie des semis du sapin baumier montre un type de courbe réagissant de deux façons (Figure 5 A). L'une présentant un grand nombre de semis initial, diminuant rapidement et l'autre possédant un nombre relativement constant de semis. Les cohortes 1995, 1997 et 2004, présentent une diminution significative du nombre de semis au cours

des deux premières années d'établissement ( $P < 0,05$ ). Suite à la mortalité initiale, les semis de toutes les cohortes, présentent une densité décroissante de semis (Figure 5 B). Cependant, le groupe des cohortes de 1994 possède une plus grande population de semis, diminuant moins rapidement que la population de la cohorte de 1995 et de la cohorte de 1997 (Figure 5 A).

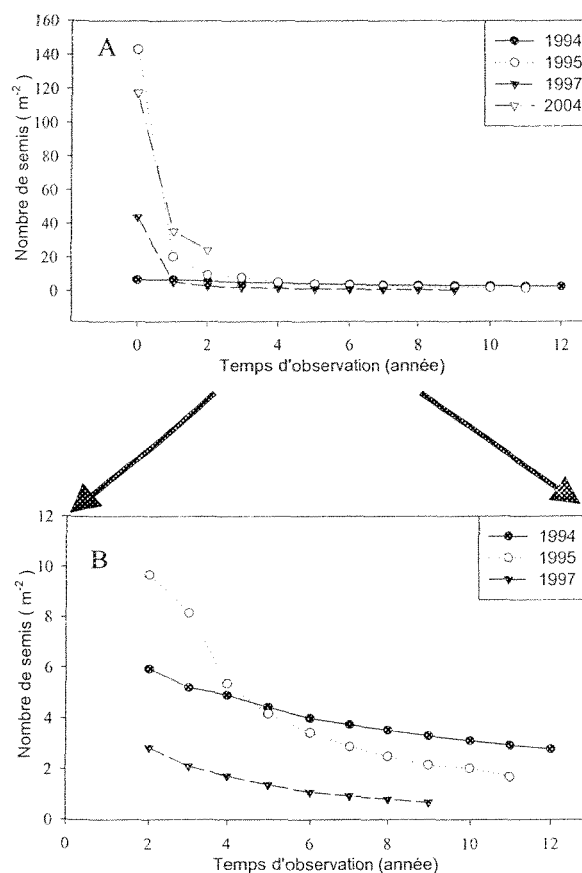


Figure 5 : A) Nombre de semis de sapin baumier (m<sup>2</sup>) des différentes cohortes en fonction du temps écoulé depuis leur germination (sauf 1994). B) Changement d'échelle : nombre de semis en fonction du temps d'observation de 2 à 12 ans.

### 3.5 CROISSANCE EN HAUTEUR

Les semis déjà présents en 1994 possédaient une hauteur initiale moyenne de 8 cm. Les autres semis ont nécessité 8 années d'observation avant d'atteindre cette hauteur moyenne (Figure 6). La hauteur des semis de plus de 8 ans issus des cohortes 1995 et 1997, ne montre aucune différence significative entre 8 et 11 ans avec la hauteur des semis du groupe des cohortes de 1994 pendant les 4 premières années d'études ( $P = 0,34$ ). Entre les années, le patron de croissance en hauteur des cohortes 1995 et 1997 ne présente aucune différence significative ( $P = 0,85$ ). La cohorte de 2004 présente une hauteur significativement supérieure comparativement aux semis de 1995 et 1997 ( $P < 0,05$ ). Le groupe des cohortes de 1994 conserve toujours son avantage en hauteur sur les autres cohortes tout au long de l'étude (Figure 6).

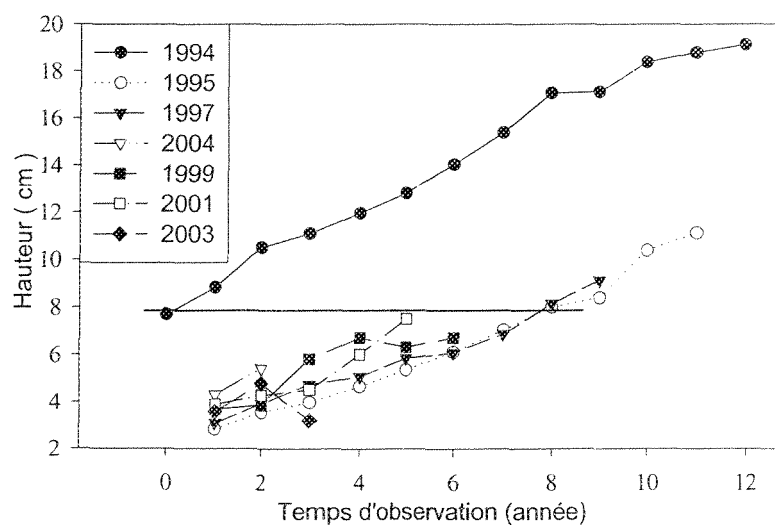


Figure 6 : Hauteur des semis (cm) en fonction du nombre d'années depuis l'observation.

### 3.6 POUSSE APICALE DES SEMIS

Annuellement 90,66% des semis présentent une pousse apicale. Les taux d'absence des pousses apicales annuelles des semis oscillent de 8,4 à 11 % pour toutes les années, dans toutes les cohortes et dans chacun des sites.

La croissance des pousses apicales diffère d'un site à l'autre, mais le patron de variation de croissance est semblable entre les sites sur plusieurs années. La taille de la pousse apicale des différentes cohortes fluctue selon les années d'observation et n'est pas fonction de l'âge des semis.

À partir de l'année 2004, les pousses apicales des semis de toutes les cohortes ont montré une augmentation de leur taille (Figure 7). Avant 2004, la cohorte de 1995 et celle de 1997 présentaient une croissance apicale moyenne relativement stable à 0,7 cm et 0,6 cm par année. Après l'année 2004, la moyenne des pousses apicales était respectivement de 1,0 cm pour la cohorte de 1995 et de 0,9 cm pour la cohorte de 1997. Les semis du groupe des cohortes de 1994 ont aussi augmenté leur taux de croissance apicale annuel après l'année 2004. La moyenne des pousses apicales de 1994 à 2003 était à 0,8 cm et elle est passée à 1,3 cm en moyenne de 2004 à 2006 (Figure 7).

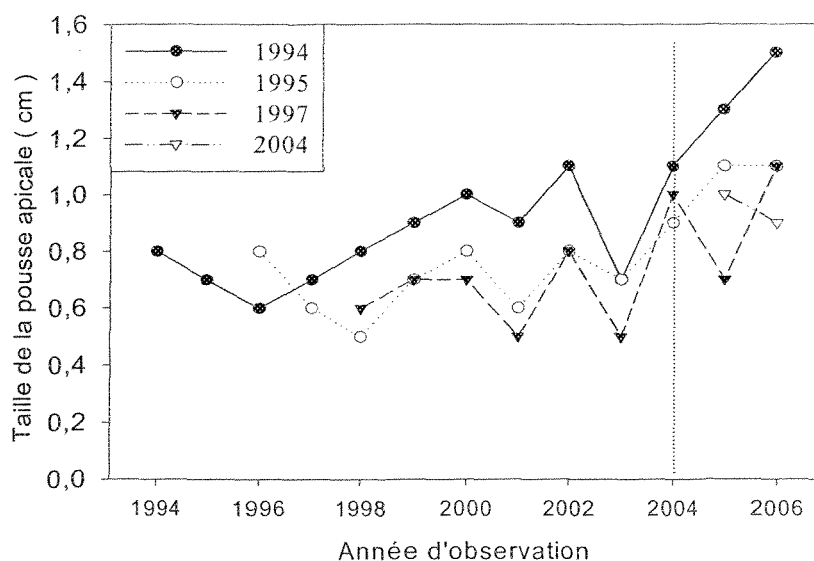


Figure 7: Croissance annuelle des pousses apicales des différentes cohortes (cm) en fonction de l'année d'observation.

### 3.7 PROBABILITÉ DE SURVIE DES SEMIS

La probabilité de survie des semis issus de la cohorte de 1995 et de la cohorte de 1997 présente le même patron ( $P = 0,28$ ). Cependant, la probabilité de survie de la cohorte de 2004 est légèrement supérieure et tout de même significativement différente ( $P < 0,0001$ ) à la probabilité de survie des cohortes de 1995 et 1997. Ces trois cohortes (1995, 1997 et 2004) décrivent visuellement la même courbe de survie où plus de 50 % de la mortalité survient l'année même de la germination (Figure 8).

Suite à 11 années d'observation, le groupe des cohortes de 1994 possède une probabilité de survie supérieure à 40 % et les semis d'une hauteur supérieure à 10 cm en 1994 (groupe des cohortes > 10) présentent encore 70 % de survie (Figure 8). Ces deux courbes de survie présentent une différence hautement significative ( $P < 0,0001$ ).

Il n'y a pas de différence significative entre la probabilité de survie des semis du groupe des cohortes de 1994 et celle du groupe des cohortes hypothétique H2003 ( $P = 0,81$ ). Le groupe des cohortes H2003 est une simulation d'un groupe de plusieurs cohortes issu des années 1995 à 2003. Il est composé des semis d'âge variable et connus qui sont toujours vivants en 2003. L'année 2003 est le temps 0 d'observation. La probabilité de survie des semis du groupe des cohortes H2003 montre une différence significative ( $P < 0,01$ ) avec la probabilité de survie des semis du groupe des cohortes > 10.



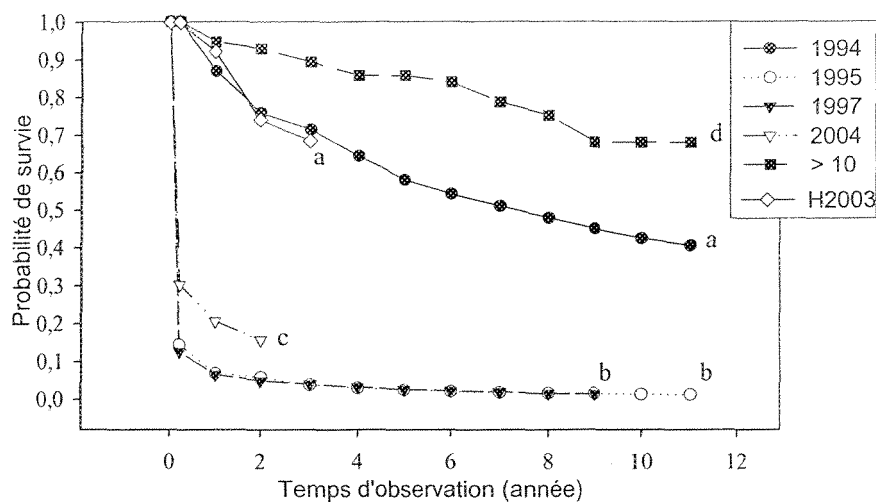


Figure 8 : Probabilité de survie des semis en fonction du temps d'observation, pour le groupe des cohortes de 1994, pour le groupe des cohortes >10, pour le groupe des cohortes H2003, pour la cohorte de 1995, de 1997 et de 2004. Les lettres minuscules (a, b, c, d) inscrites aux extrémités des courbes indiquent les différences significatives  $P < 0,05$ .

## CHAPITRE IV

## DISCUSSION

#### 4.1 PRODUCTION INITIALE

Tel qu'observé dans la littérature, la quantité de semences viables de sapin baumier tombées au sol était extrêmement variable d'une année à l'autre (Houle 1999) et ne semblait pas décrire un patron périodique stable (Figure 3 A). Cependant, les années semencières d'importance se sont produites simultanément à l'intérieur des sites et étaient aussi observées en 1994 dans la forêt modèle du Bas Saint-Laurent (Béland *et al.* 2003, Zarnovican et Laberge 1997) et à la forêt Montmorency (Raymond *et al.* 2000).

Pendant une année semencière, une bonne partie des graines peuvent être vides en raison d'un manque de pollinisation (Houle 1999, Cavers 1983). Des graines étaient peut-être détruites par les conditions environnementales, la prédation, le parasitisme des cônes, le froid, la dessiccation et les attaques microbiennes (Cavers 1983). Cependant, ce serait la prédation des cônes qui aurait eu la plus grande influence sur la production des graines en 2003 et leur viabilité dans les sites en 2004 (Cadieux 2009).

Quant aux années semencières d'importances, en terme de nombre de graines produites (Ghent 1958), elles présentaient les plus haut taux de germination des graines (Figure 3 A B). En effet, sous conditions environnementales adéquates à une production massive de graines, l'arbre disposerait de suffisamment d'énergie pour produire des graines de qualité excellente (Waring 1987). De plus, une année de faible production de graines (Figure 3 A) présentait un faible taux de germination (T) et (R) de ces graines (Figure 3 B). La littérature montre une relation positive entre les pluies de graines viables et l'abondance du nombre de semis (Houle 1995 b, Parent *et al.* 2003). Cependant une grande production de semis était peu fréquente au travers des années d'observation (trois cohortes en 12 ans, Figure 3 B C). Sous conditions idéales de germination, une mortalité post-dispersion de 70 % s'observe par la prédation des graines, des attaques microbiennes et l'épuisement des réserves de la graine (Cavers 1983, Houle et Payette 1991).

Les semenciers ont produit une quantité de graines similaire en 1996 et 2003, mais le taux de germination (Figure 3 B), la hauteur (Figure 6) et la survie des semis (Figure 8) provenant des graines de 2003, étaient nettement supérieurs. Lors de la germination des graines, Ghent (1958) suggérait une saturation rapide des microsites favorables à l'établissement des semis. Cependant, un meilleur taux de germination, combinée à des conditions environnementales optimales pour la croissance des semis et une légère ouverture du milieu améliorant l'environnement lumineux (tel qu'observé en 2004), favoriseraient l'apparition de nouveaux microsites favorables. Cette combinaison de facteurs pourrait expliquer le taux de germination deux fois plus élevé des graines de

l'année 2003. De plus, en cabinet de croissance, le taux de germination des graines produites en 2003 et 2006 était plus élevé (Figure 3 B). Il aurait été intéressant de pouvoir jumeler la germination observée sur le terrain (T) des graines aux conditions climatiques afin d'observer les particularités des années 2003, 2004 et 2006 par rapport aux autres années. Ils auraient peut-être permis d'expliquer en partie les différences des taux de germination entre les années.

La présence de séparations entre les années de production de semis de 1998 à 2003, met en évidence l'absence d'un apport continue en semis (Figure 3 C). Ghent (1958) avait remarqué l'absence d'établissement du sapin pendant quelques années. Les résultats démontrent un renouvellement continu des semis mais seulement au gré des bonnes années semencières.

#### 4.2 PROPORTION DES COHORTES PRÉSENTES EN 2006

La production des cohortes est dépendante des années semencières. En 2006, la banque de semis est principalement composée de semis de 2 ans (Figure 4), provenant de la cohorte 2004, due à l'excellente germination des graines de l'année semencière 2003 (Figure 3 B). Cependant, sa mortalité initiale n'est pas encore complétée si la démographie des semis conserve une tendance similaire à celle de la cohorte de 1995 et de 1997 (Figure 5). Advenant une ouverture du milieu, en proportion, certains individus de cette cohorte pourraient atteindre la canopée.

D'un autre côté, le groupe de cohortes de 1994 représente tout de même 9 % des semis. Sa mortalité initiale est terminée (Figure 5). Étant bien implantés dans les sites, ses semis possèdent également un avantage en hauteur (Figure 6). Ainsi, advenant une ouverture du milieu, ce serait probablement les individus de la cohorte de 1994 qui auraient le plus de chance d'atteindre la canopée.

#### 4.3 DÉMOGRAPHIE DES SEMIS DU SAPIN BAUMIER

Les cohortes dont l'année de germination est connue, présentaient toutes une courbe des populations en «J» inversée de type III (Figure 5 A) (Deevey 1947). Cette courbe caractéristique fait état d'une grande mortalité initiale pendant les premières saisons de croissance pour les semis de sapin baumier (Duchesneau et Morin 1999). Cette mortalité post-germination était possiblement attribuable à différents facteurs environnementaux car les semis étaient en compétition pour la lumière, ainsi que pour l'eau et les nutriments (Waring 1987).

La très forte densité de semis dans certaines sous-parcelles aurait pu induire la mortalité de quelques semis dans le recrutement. Normalement, la compétition sous la canopée n'affecte pas les taux de germination des graines (Cornett *et al.* 1998, Parent *et al.* 2006 b). Cependant, certaines sous-parcelles possédaient une très forte densité,  $>300$  semis $\cdot$ m<sup>-2</sup> lors de la germination de la cohorte de 2004, ce qui aurait pu nuire à la survie des semis. Selon Houle (1995 b), la mortalité de la graine et du semis d'un an est

indépendante de la densité, sauf sous des conditions spécifiques, dans une année où le site présente une densité extrêmement élevée de graines ou de semis (Houle 1992 a). Finalement, les semis les plus âgés faisaient probablement compétition aux jeunes semis. Ils auraient pu bénéficier de meilleurs lits de germination et d'une plus grande disponibilité des ressources. En effet, les semis dès leur germination seraient très dépendants des substrats, de l'environnement lumineux mais exigeraient peu de ressources (Place 1955).

Dans cette étude, aucune trace de brout n'a été observée sur les semis de sapin. Malgré cela, le nombre de semis pourrait être inférieur à la réalité. En effet, les semis n'étaient pas protégés par des cages. Sous la protection de cages, l'émergence des semis peut doubler en nombre (Simard *et al.* 2003). Cependant, la présence d'une cage n'a pas d'effets significatifs sur la survie des semis de sapin (Cornett *et al.* 1998, Cadieux 2009).

#### 4.4 HAUTEUR DES SEMIS DANS LE TEMPS

À 8 ans, les semis de la cohorte 1995 et ceux de la cohorte 1997 ont atteint une hauteur moyenne de 8 cm, ce qui équivaut à celle observée en 1994 pour les semis du groupe des cohortes de 1994 déjà présentes et persistantes sous couvert forestier. Les cohortes de 1995 et de 1997 avaient par la suite une croissance comparable ( $P = 0,34$ ) à celle du groupe des cohortes de 1994 pendant les 4 premières années d'études (Figure 6). En effet, à une hauteur de 8 cm, *Abies* sp. devrait être en mesure de produire une première branche (Kohyama 1983). Cette branche permettrait l'étalement latéral des organes

photosynthétiques en condition d'oppression et ainsi d'augmenter ou de maintenir de manière efficace l'assimilation des nutriments (Kohyama 1980). De plus, le semis devrait avoir un important réseau de racines bien développées tel qu'observé au Japon chez les semis d'*Abies* (Kohyama 1983). Selon Parent *et al* (2003), à 6 ans, le semis devrait produire sa première racine adventive ; organe non-photosynthétique permettant le maintien de l'équilibre énergétique en état d'oppression. Les semis persistants pourraient avoir réussi à former ces structures favorables à leur maintien à long terme sous couvert forestier.

Les espèces tolérantes à l'ombre, en milieu ombragé, investissent davantage leur énergie à la production d'un important réseau de racines (Godman 1965). Les racines des semis persistants pourraient avoir atteint l'horizon minéral, leur fournissant l'ensemble des minéraux essentiels. Chez l'érable à sucre, un semis installé sous-couvert était moins fragile aux chocs de son environnement en allouant 59 % de sa masse aux racines, que les essences non-tolérantes à l'ombre ou qu'un plus petit semis (Walters et Reich 1996). La survie des semis de sapin dans la litière épaisse serait facilitée par sa longue tige (Place 1955, Simard *et al.* 1998). Cependant, l'atteinte de cet horizon par les racines était impossible à confirmer. En effet, l'extraction des plants aurait été nécessaire et l'étude en cours implique un échantillonnage non-destructif.

#### 4.5 POUSSE APICALE DES SEMIS

La hauteur totale des semis mesurés n'était pas révélatrice de leur croissance moyenne annuelle. Un semis peut demeurer sous couvert pendant une longue période de



temps, en longeant le sol (forme prostrée) et en effectuant une croissance minimale, souvent non-apparente (Ghent 1958, Kohyama 1983). Les pousses apicales réagissaient de façon similaire entre les années de croissance et non en fonction de l'âge des semis, montrant une croissance des semis dépendante des conditions annuelles (Figure 7). En moyenne annuellement 10 % des semis ne produisent pas de pousse apicale et ce, pour chaque cohorte. Ce phénomène indiquerait une sous-estimation de l'âge des semis dans les études utilisant le décompte des cicatrices du bourgeon apical afin d'en estimer l'âge. L'absence de pousse apicale serait plus fréquente sous couvert, vue l'allocation favorisée de la biomasse vers les pousses latérale (King 1997), au détriment de la croissance apicale dominante (Kohyama 1980). Il aurait été intéressant de pouvoir comparer les résultats du nombre d'années de croissance apicale avec le nombre de cernes des semis.

Les semis avaient un gain de croissance considérable à partir de l'été 2004, possiblement dû à une ouverture du milieu créée par un léger chablis à l'hiver 2003-2004. En effet, les semis de sapin ont la capacité de répondre rapidement à une ouverture du milieu provenant d'une petite trouée (Ghent 1958). De jeunes semis ont déjà démontré une réaction vigoureuse suite à une ouverture du peuplement (Parent et Ruel 2002). Cependant, les semis établis depuis plus longtemps, représentés par le groupe des cohortes de 1994, ont conservé un avantage du point de vue de la hauteur totale (Figure 6) et principalement en ce qui concerne la croissance apicale (Figure 7). Ils démontrent donc un avantage pour former le futur peuplement suite à une ouverture du milieu.

Les semis persistants sous le couvert forestier sont ceux qui ont le plus de chance de former le futur peuplement à la suite d'une perturbation n'affectant pas la régénération. La formation de la banque de semis préétablie sous le couvert forestier est essentielle dans le processus de formation du futur peuplement.

#### 4.6 PROBABILITÉ DE SURVIE DES SEMIS

La probabilité de survie des semis des cohortes de 1995, de 1997 et de 2004 était inférieure à 60 % après 1 an (Figure 8). Pendant l'année d'émergence, un semis de sapin baumier possède une très faible probabilité de survie (Duchesneau et Morin 1999), avec des taux de mortalité excédant 90 % dans la plupart des cas (Ghent 1958). Après quelques années, la probabilité de survie des semis des cohortes de 1995 et de 1997 semblait vouloir se stabiliser, évoquant possiblement l'installation progressive des semis.

Les semis de la cohorte 2004 étaient si abondants, que la méthode conventionnelle de cartographie n'était pas suffisamment précise. Des petits bâtons en bois, enfoncés dans le sol, ont été utilisés afin de marquer la présence des semis. Ces petits bâtons ont peut-être contribué à favoriser la survie des jeunes semis, en les protégeant de la compaction de la litière. Toutefois, nous avons observé que la mortalité initiale des semis s'effectuait bien avant la chute des feuilles.

Le groupe des cohortes de 1994 contenait toujours 40 % de ses semis 12 ans plus tard (Figure 8). De plus, la survie des semis représentée par le groupe des cohortes  $> 10$ , était supérieure à celle de toutes les cohortes de cette étude, indiquant une persistance privilégiée au niveau des semis les plus grands. Cela met en évidence la persistance dans le temps des semis constituant le groupe des cohortes de 1994 et confirme son importance pour la régénération du peuplement suite à une perturbation.

L'absence de différence significative de la probabilité de survie entre le groupe des cohortes de 1994 et le groupe des cohortes H2003 (Figure 8) confirme que le groupe des cohortes de 1994 était constitué de semis de plusieurs groupes d'âges. Cette comparaison confirme que le groupe des cohortes de 1994 était aussi formé de semis issus de bonnes années semencières depuis plusieurs années. Contrairement à notre hypothèse de départ, les sapinières n'auraient pas besoin de perturbations dans le temps pour permettre l'installation de la banque de semis sous-couvert. La banque de semis permanente pourraient s'installer au fil des bonnes années semencières.

Après la mortalité initiale, les semis des cohortes montrent de la persistance dans le temps. De plus, ces semis auraient possiblement bénéficié de microsites offrant suffisamment de ressources pour satisfaire leurs besoins afin de persister dans le temps. Ces semis établis auraient un avantage en ce qui a trait à la régénération des forêts. En considérant la survie de chaque cohorte issue des années semencières depuis 12 ans, on

peut en conclure que la totalité de la banque de semis présente serait dépendante des bonnes années semencières.

#### 4.7 SUITE À UNE PERTURBATION AFFECTANT LE COUVERT FORESTIER

Actuellement, le groupe des cohortes de 1994 pourrait éventuellement atteindre la canopée suite à une ouverture du peuplement, si les semis résistent bien aux changements dans leur environnement. Les semis du groupe des cohortes de 1994 étaient plus grands, plus vieux et plus persistants. Ils devraient reconstituer l'étage dominant du peuplement à la suite d'une coupe. Les essences formant une banque de semis sous couvert, tel l'érable à sucre, peuvent survivre longtemps mais nécessitent un plein soleil pour un meilleur développement (Godman 1965). Dans le cas d'une ouverture du peuplement, les semis les plus vieux seraient moins susceptibles à un stress hydrique, possiblement à cause de leurs racines déjà bien développées (Stuart et *al.* 1987). De plus, leur avantage en hauteur les favoriserait dans l'atteinte de la strate dominante. Hatcher (1964), a démontré que les plants de 30 à 60 cm se sont développés plus rapidement et mieux après dégagement que les sujets présumés plus âgés et plus gros. La littérature indique que les semis de 6 à 19 cm ont la capacité de réagir subitement et positivement à l'ouverture du milieu (Parent et Ruel 2002). Pour cette raison, selon leurs caractéristiques actuelles, les semis persistants de la cohorte de 1995 et de 1997 qui seraient en mesure de survivre au stress hydrique et lumineux provoqué par un dégagement d'arbres, devraient former la strate co-dominante du prochain peuplement ou la banque de semis persistants.

À la suite d'une ouverture du peuplement en 2006, les semis de la cohorte 2004 qui survivraient, grandiraient pour produire quelques individus matures mais n'atteindraient probablement pas l'étage dominant. En effet, d'une part leur petite taille par rapport aux autres cohortes les désavantagerait sur le plan de la compétition en hauteur et d'autre part, ces semis n'ont que deux ans; ce qui implique qu'ils n'auraient probablement pas eu le temps d'installer un réseau racinaire compétitif.

CHAPITRE V

CONCLUSION

L'objectif de cette étude était de caractériser la dynamique de la banque de semis sous couvert forestier et son importance pour la régénération du peuplement. Pour ce faire, nous avons suivi les pluies de graines et leur germination dans le temps, nous avons observé la survie dans le temps des cohortes de semis afin de mieux comprendre la stratégie d'établissement de la banque de semis.

Les bonnes années semencières sont très variables temporellement mais synchrones entre les sites. Les années semencières d'importance sont aussi celles pour lesquelles on observe les meilleurs taux de germination des semences. Les semis se renouvellent donc de façon ponctuelle au gré des années semencières importantes.

Les semis produits à la suite d'une année semencière représentent la majeure partie de la banque de semis. Les survivants en 2006 de la cohorte de 1995 et de la cohorte de 1997 pourraient être mentionnés comme des cohortes persistantes. Également, le taux de survie des semis du groupe des cohortes de 1994 démontre qu'ils sont aussi persistants.

La courbe démographique de la population de semis montre une diminution du risque de mortalité avec l'âge ou la taille du semis. La mortalité du semis n'était probablement pas attribuable à la compétition intraspécifique, ni à la prédation des semis. Cependant, elle pouvait être due aux lits de germination qui ne sont pas nécessairement de bons substrats d'établissement.

Les semis ont la capacité de cesser ponctuellement leur croissance apicale. Les mesures de la croissance annuelle font état d'environ 10 % d'arrêt de croissance pour chacune des cohortes, donc 90% des semis produisent une croissance apicale. La croissance synchrone de la taille des pousses apicales montre une dépendance aux conditions environnementales. La majorité des semis ont augmenté considérablement leur croissance apicale à la suite d'un léger chablis à l'hiver 2004. Les semis du groupe des cohortes de 1994, en conservant les plus grandes pousses apicales, en plus de leur hauteur déjà avantageuse, auraient donc un avantage pour former le futur peuplement suite à une ouverture du milieu.

Contrairement à l'hypothèse de départ selon laquelle la banque de semis persistant serait constitué de semis installés alors que les conditions de germination et de survie étaient favorables, il a été démontré qu'une banque de semis persistante se constitue graduellement au fil des bonnes années semencières. Ce sont les semis les plus grands et possiblement les plus âgés qui ont la probabilité de survie la plus stable dans le temps. Cela met en évidence leur persistance dans le temps et aussi leur importance pour la régénération



du peuplement suite à une perturbation. Après quelques années post-germination, la probabilité de survie diminue de façon moins prononcée. Ce phénomène renforce le propos à l'effet que certains semis des cohortes de 1995 et 1997 pourraient devenir persistants et par le fait même, contribuer à la formation de la banque de semis persistante.

Vue la croissance des pousses apicales après le léger chablis observé en 2004, il est permis de croire qu'à la suite d'une ouverture importante du couvert forestier (par un coupe totale ou partielle par exemple), ce seraient les semis les plus hauts et les plus âgés de l'étude (du groupe des cohortes de 1994) qui formeraient l'étage dominant du peuplement, accompagnés de quelques semis de la cohorte de 1995 et 1997. Les semis survivants de la cohorte de 2004 formeraient possiblement l'étage sous dominant du peuplement ou former la banque de semis persistants. Il serait intéressant d'observer réellement quelles cohortes réagiraient le mieux à la suite d'une ouverture du milieu.

## REFERENCES

- Antos, J.A., Parish, R., and Conley, K. Age structure and growth of the tree-seedling bank in subalpine spruce-fir forests of south-central British Columbia. *American Midland Naturalist* 143, 342-354. 2000.
- Baskerville, G. L., Belyea, R. N., Kettela, E. G., Miller, C. A., and Varty, I. W. The spruce budworm. Reprinted from the *Forestry Chronicle*, 51, 1-26. 1975.
- Baskerville, G. Understanding forest management. *Forestry Chronicle*. 62, 339-347. 1986.
- Béland, M., Bergeron, Y., and Zarnovican, R. Harvest treatment, scarification and competing vegetation affect jack pine establishment on three soil types of the boreal mixed wood of northwestern Quebec. *Forest Ecology and Management* 174, 477-493. 2003.
- Bergeron, Y. and Charron, D. Postfire stand dynamics in a southern boreal forest (Québec): A dendroecological approach. *Ecoscience* 1, 173-184. 1994.
- Blais, J.R. Epidemiology of the spruce budworm in western Ontario: a discussion. *Forestry Chronicle* 61, 494-498. 1985.
- Blais, J.R. Spruce budworm outbreaks in the past three centuries in the Laurentide Park, Quebec. *Forest Science* 11, 130-138. 1965.
- Blais, J.R. The recurrence of spruce budworm infestations in the past century in the Lac Seul area of northwestern Ontario. *Ecology* 35, 62-71. 1954.
- Cadieux, E. 2009. L'entomofaune des cônes de sapin baumier (*Abies Balsamea* (L.) MILL) et son impact sur la régénération. THÈSE DE DOCTORAT, UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL. 167
- Cavers, P.B. Seed demography. *Canadian Journal of Botany* 61, 3578-3590. 1983.
- Cogbill, C.V. Dynamics of the boreal forests of the Laurentian Highlands, Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 15, 252-261. 1985.
- Cornett, M.W., Puettmann, K.J., and Reich, P.B. Canopy type, forest floor, predation, and competition influence conifer seedling emergence and early survival in two Minnesota conifer-deciduous forests. *Canadian Journal of Forest Research* 28, 196-205. 1998.
- Côté, S. and Bélanger, L. Variations de la régénération préétablie dans les sapinières boréales en fonction de leurs caractéristiques écologiques. *Canadian Journal of Forest Research* 21, 1179-1195. 1991.

- Deevey, E.S.Jr. Life tables for natural populations of animals. Woods Hole Oceanographic Institution. Yale University. 384. The Quarterly Review of Biology. JSTOR. 283-314. 1947.
- Desrochers, A. and Gagnon, R. Is ring count at ground level a good estimation of black spruce age? Canadian Journal of Forest Research 27, 1263-1267. 1997.
- Doucet, R. La régénération préétablie dans les peuplements forestiers naturels au Québec. The Forestry Chronicle 116-120. 1988.
- Doucet, R. La régénération préétablie dans les peuplements résineux et mixtes du Québec. Formation continue, Ordre des Ingénieurs du Québec, Supplément. 1-6. 1987.
- Duchesneau, R., Lesage, I., Messier, C., and Morin, H. Effects of light and intraspecific competition on growth and crown morphology of two size classes of understory balsam fir saplings. Forest Ecology and Management 140, 215-225. 2001.
- Duchesneau, R. and Morin, H. Early seedling demography in balsam fir seedling banks. Canadian Journal of Forest Research 29, 1502-1509. 1999.
- Environnement Canada. 2006. Statistiques, Chibougameau-Chapais, Normales climatiques au Canada., Gouvernement du Canada, janvier-décembre 2005.
- Frank, R.M. Balsam fir (*Pinaceae Abies balsamea*) silvics, silviculture, and natural regeneration methods. Proceedings of the Silvicultural guides workshop Cippewa and Superior National Forest. 1983.
- Fye, R.E. and Thomas, J.B. Regeneration of balsam fir and spruce about fifteen years following release by spruce budworm attack. The Forestry Chronicle 39, 385-397. 1963.
- Ghent, A.W. Studies of regeneration in forest stands devastated by the spruce budworm. Forest Science 4, 135-146. 1958.
- Ghent, A.W., Fraser, D.A., and Thomas, J.B. Studies of regeneration in forest stands devastated by the spruce budworm. Forest Science 3, 184-208. 1957.
- Givnish, T.J. On the adaptive significance of leaf height in forest herbs. The American Naturalist 120, 353-381. 1982.
- Godman, R.M. Sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.). Fowells, H. A. Silvics of forest trees of the United States. Washington, USDA, Agriculture Handbook no.271. 66-73. 1965.
- Grandtner, M. M. La végétation forestière du Québec méridional. Québec, Les Presses de l'Université Laval. 1966.

Greene, D.F., Zasada, J.C., Sirois, L., Kneeshaw, D., Morin, H., Charron, I., and Simard, M.J. A review of the regeneration dynamics of North American boreal forest tree species. *Canadian Journal of Forest Research* 29, 824-839. 1999.

Hatcher, R. J. Croissance du sapin baumier après une coupe rase dans le Québec. Ministère du Nord canadien et des Ressources nationales Direction des forêts Canada 87, 1-24. 1960.

Hatcher, R.J. Balsam fir advance growth after cutting in Quebec. *The Forestry Chronicle* march, 86-92. 1964.

Hougaard, P. Fundamentals of survival data. *Biometrics* 55, 13-22. 1999.

Houle, G. Les aspects spatio-temporels de la dissémination des graines. *Ecoscience* 2, iii-iv. 1995 a.

Houle, G. Seed dispersal and seedling recruitment: The missing link(s). *Ecoscience* 2, 238-244. 1995 b.

Houle, G. Mast seeding in *Abies balsamea*, *Acer saccharum* and *Betula alleghaniensis* in an old growth, cold temperate forest of north-eastern north america. *Journal of Ecology* 87, 413-422. 1999.

Houle, G. Spatial relationship between seed and seedling abundance and mortality in a deciduous forest of north-eastern North America. *Journal of Ecology* 80, 99-108. 1992 a.

Houle, G. The Reproductive Ecology of *Abies balsamea*, *Acer saccharum* and *Betula alleghaniensis* in the Tantare Ecological Reserve, Quebec. *Journal of Ecology* 80, 611-623. 1992 b.

Houle, G. and Payette, S. Seed Dynamics of *Abies-Balsamea* and *Acer-Saccharum* in a Deciduous Forest of Northeastern North America. *American Journal of Botany* 78, 895-905. 1991.

Ibarzabal, J. Réservoir de graines des sols de sapinières boréales au nord du Lac saint-Jean. Chicoutimi, Mémoire M.Sc., Université du Québec à Chicoutimi. 1-72. 1994.

Jardon, Y. Morin, H. et Dutilleul, P. Périodicité et synchronisme des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec *Canadian Journal of Forest Research* 33, 1947-1961. 2003

Kato, K. and Yamamoto, S.I. Effects of canopy heterogeneity on the sapling bank dynamics of a subalpine old-growth forest, central Japan. *Ecoscience* 8, 96-104. 2001.

King, D.A. Branch growth and biomass allocation in *Abies amabilis* saplings in contrasting light environments. *Tree Physiology* 17, 251-258. 1997.

Kneeshaw, D., Bergeron, Y., and DeGrandpré, L. Early response of *Abies balsamea* seedlings to artificially created openings. *Journal of Vegetation Science* 9, 543-550. 1998.

Kneeshaw, D.D., Kobe, R.K., Coates, K.D. and Messier, C. Sapling size influences shade tolerance ranking among southern boreal tree species. *Journal of Ecology*, 94, 471-480. 2006.

Kohyama, T. Growth pattern of *Abies mariesii* saplings under conditions of open-growth and suppression. *The Botanical Magazine, Tokyo* 93, 13-24. 1980.

Kohyama, T. Seedling stage of two subalpine *Abies* species in distinction from sapling stage: a matter-economic analysis. *The Botanical Magazine, Tokyo* 96, 49-65. 1983.

MacLean, D.A. Effects of spruce budworm outbreaks on forest growth and yield. Sanders, C. J., Stark, R. W., Mullins, E. J., and Murphy, J. Recent advances in spruce budworm Research. *Proceedings of the CANUSA Spruce budworm Research Symposium*, Bangor, Maine, 16-20 September 1984. 148-175. 1985.

MacLean, D.A. Effects of spruce budworm outbreaks on the productivity and stability of balsam fir forests. *The Forestry Chronicle* 60. 1984.

MacLean, D.A. Effects of spruce budworm outbreaks on vegetation, structure, and succession of balsam fir forests on Cape Breton Island, Canada. Werger, M. J. A., van der Aart, P. J. M., During, H. J., and Verhoeven, J. T. A. Plant form and vegetation structure. 253-261. 1988. The Hague, Netherlands, SPB Academic publishing.

MacLean, D.A. Vulnerability of fir-spruce stands during uncontrolled spruce budworm outbreaks: a review and discussion. *The Forestry Chronicle* 56, 213-221. 1980.

Morin, H. Analyse dendroécologique d'une sapinière issue d'un chablis dans la zone boréale, Québec. *Canadian Journal of Forest Research* 20, 1753-1758. 1990.

Morin, H. Dynamics of balsam fir forests in relation to spruce budworm outbreaks in the boreal zone of Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 24, 730-741. 1994.

Morin, H. and Gagnon, R. Dynamics of balsam fir populations in relation to recurrent spruce budworm outbreaks in the boreal forest of Quebec, Canada. 5 p. 1990. Sweden. Tree rings and Environment, International dendrochronological symposium, Sweden sept. 1990.

Morin, H., Krause, C., Jardon, Y., Parent, S., Deslauriers, A., Gionest, F., Simard, I., Levasseur, V., and Desjardins, O. Dynamique spatio-temporelle des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (tbe) dans la zone boréale de l'est de l'Amérique du Nord (Ont., Qué., T.N. et N.B.). 30, 2000. Réseau sur la gestion durable des forêts, Project report 2000-38, Final project report.

- Morin, H. and Laprise, D. Histoire récente de la Tordeuse des bourgeons de l'épinette au nord du lac Saint-Jean (Québec): une analyse dendrochronologique. *Canadian Journal of Forest Research* 20, 1-8. 1990.
- Morin, H. and Laprise, D. Seedlings bank dynamics in boreal balsam fir forests. *Canadian Journal of Forest Research* 27, 1442-1451. 1997.
- Morris, R. F. The dynamics of epidemic spruce budworm populations. *Memoir of the Entomological Society of Canada* no. 31, 7-27. 1963.
- Morris, R.F. The effects of flowering on the foliage production and growth of Balsam Fir. *The Forestry Chronicle* 27, 40-57. 1951.
- Mueller-Dombois, D. and Ellenberg, H. *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. New York, John Wiley & Sons. 1974.
- Parent, S. and Morin, H. Reply - Effects of adventitious roots on age determination in balsam fir regeneration. *Canadian Journal of Forest Research* 32, 1296-1300. 2002.
- Parent, S. and Ruel, J.C. Chronologie de la croissance chez des semis de sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) après une coupe à blanc avec protection de la régénération. *The Forestry Chronicle* 78, 876-885. 2002.
- Parent, S., Morin, H., and Messier, C. Balsam fir (*Abies balsamea*) establishment dynamics during a spruce budworm (*Choristoneura fumiferana*) outbreak: an evaluation of the impact of aging techniques. *Canadian Journal of Forest Research* 31, 373-376. 2001.
- Parent, S., Morin, H., and Messier, C. Effects of adventitious roots on age determination in balsam fir (*Abies balsamea*) regeneration. *Canadian Journal of Forest Research* 30, 513-518. 2000.
- Parent, S., Morin, H., and Messier, C. Missing growth rings at the trunk base in suppressed balsam fir saplings. *Canadian Journal of Forest Research* 32, 1776-1783. 2002.
- Parent, S., Morin, H., Messier, C., and Simard, M.J. Growth, biomass allocation, and adventitious roots of balsam fir seedlings growing in closed-canopy stands. *Ecoscience* 13, 89-94. 2006 a.
- Parent, S., Simard, M.J., Morin, H., and Messier, C. Establishment and dynamics of the balsam fir seedling bank in old forests of northeastern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 33, 597-603. 2003.
- Parent, S., Walsh, D., Simard, M.J., Morin, H., and Gagnon, R. Emergence of balsam fir seedlings under increasing broadleaf litter thickness. *Canadian Journal of Forest Research* 36, 1976-1981. 2006 b.

Place, I. C. M. The influence of seed-bed conditions on the regeneration of spruce and balsam fir. Canadian Department Northern Affaire Natural Ressources Forest Branch Bulletin 117, 1-87. 1955.

Pyke, D.A. and Thompson, J.N. Statistical analysis of survival and removal rate experiments. *Ecological Society of America* 67, 8240-245. 1986.

Raymond, P., Ruel, J.C., and Pineau, M. Effet d'une coupe d'ensemencement et du milieu de germination sur la régénération des sapinières boréales riches de seconde venue du Québec. *The Forestry Chronicle* 76, 643-652. 2000.

Ruel, J.C. Importance de la régénération préexistante dans les forêts publiques du Québec. *Annales des Sciences Forestières* 46, 345-359. 1989.

SAS Institute Inc. 2003. Logiciel JMP<sup>®</sup> version 5.1. Academic Product. All Rights Reserved.

Schopmeyer, C. S. Seeds of woody plants in the United States. U.S. Depart of Agriculture, Forest Service, Agriculture Handbook. 597. 1974.

Simard, I., Morin, H. and Lavoie, C. A millennial-scale reconstruction of spruce budworm abundance in Saguenay, Québec, Canada. *The Holocene* 16, 31-37. 2006.

Simard, M.J., Bergeron, Y., and Sirois, L. Conifer seedling recruitment in a southeastern Canadian boreal forest: the importance of substrate. *Journal of Vegetation Science* 9, 575-582. 1998.

Simard, M.J., Bergeron, Y., and Sirois, L. Substrate and litterfall effects on conifer seedling survivorship in southern boreal stands of Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 33, 672-681. 2003.

Stuart, F., Bloom, A.J., Field, C.B., and Waring, R.H. Plant responses to multiple environment factors. *BioScience* 37, 49-57. 1987.

Thibault, M. Les régions écologiques du Québec méridional. Deuxième approximation. Carte. Service de la recherche. Min. de l'énergie et des ressources, Québec. 1987.

Thompson, K. and Grime, J.P. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology* 67, 893-921. 1979.

Walters, M.B. and Reich, P.B. Seed size, nitrogen supply, and growth rate affect tree seedling survival in deep shade. *Ecology* 81, 1887-1901. 2000.

Walters, M.B. and Reich, P.B. Are shade tolerance, survival, and growth linked? Low light and, nitrogen effects on hardwood seedlings. *Ecology* 77, 841-853. 1996.

Waring, R.H. Characteristics of trees predisposed to die. *BioScience* 37, 569-574. 1987.

Young, J. A. and Young, C. G. *Seeds of woody plants in North America*. Portland, oregon, Dioscorides Press. 1992.

Zarnovican, R. and Laberge, C. Production de graines dans une sapinière de seconde venue dans la forêt modèle du Bas-Saint-Laurent. *Notes de recherche* 1, 1-2. 1997.