

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

**DYNAMIQUE ET CROISSANCE DE VIEUX PEUPLEMENTS D'ÉPINETTES
NOIRES (*Picea mariana*) ENTRE LES 51^{ème} ET 52^{ème} DEGRÉS DE LATITUDE
NORD AU QUÉBEC.**

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ À

L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À CHICOUTIMI

Comme exigence partielle de la

Maîtrise en ressources renouvelables

PAR

MARIE-JOSÉE TREMBLAY B.SC.

Juillet 2009



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

Au Québec, la pessière noire à mousses est le lieu d'une récolte intensive de matière ligneuse (Parent, 1994). Son territoire, situé entre les 49° et 52° de latitude nord, est exploité en partie seulement, car les travaux sylvicoles sont limités au-delà de la limite nordique des forêts attribuables, au nord du 51° parallèle. Les forêts d'épinettes noires (*Picea mariana* (Mill. B.S.P) situées au sud de cette limite ont fait l'objet de nombreuses études. Par contre, celles au nord ont reçu peu d'attention. Le peu d'informations disponible montre que le couvert forestier dans ce secteur est majoritairement constitué de forêts mûres et surannées où les arbres présenteraient une croissance très lente (Ministère des Ressources Naturelles, 2000). La faible croissance des EPN à ces latitudes découlerait de la courte saison de croissance et de la rigueur de climat (MRN, 2000). Nous posons l'hypothèse que la croissance plus lente observée chez les peuplements très âgés entre les 51° et 52° parallèles serait reliée à la dynamique de croissance du peuplement plutôt qu'à des conditions climatiques plus difficiles à ces latitudes. L'objectif principal de l'étude consiste à caractériser la dynamique et la croissance des vieux peuplements d'EPN entre les 51° et 52° parallèles. Les sites retenus pour l'étude ont été choisis parmi 24 sites d'un projet plus vaste. La méthode d'échantillonnage aléatoire stratifié, basé sur l'âge et la densité, a été utilisée pour la sélection des sites. Parmi ceux-ci, six sites dont la moyenne d'âge des arbres était supérieure à 140 ans ont été choisis. Les résultats de l'étude montrent que parmi les sites étudiés, le plus jeune (145 ans) présente une structure d'âge équiennne tandis que les cinq autres sites plus âgés (176-240 ans) présentent une structure d'âge inéquiennne. Le patron de croissance des arbres provenant des sites inéquiennes diffère de celui du site équiennne par sa longue période de croissance initiale très faible qui est suivie d'augmentations abruptes de la croissance correspondant à la fin des périodes épidémiques de la tordeuse des bourgeons de l'épinette. Les augmentations abruptes et les reprises de croissance sont le résultat du changement des conditions du milieu suite à l'ouverture de la canopée causée par les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette. Ces résultats démontrent que les peuplements à structure d'âge équiennne ont évolué vers des peuplements à structure inéquiennne à la suite de perturbations secondaires. Les dominants provenant de la première cohorte ont été remplacés dans la canopée par des tiges qui étaient auparavant opprimées et qui ont profité de la disponibilité des ressources. Ces derniers ne peuvent donc pas être considérés comme de vrais dominants. Ils sont plutôt des « pseudo-dominants », car leur patron de croissance n'est pas semblable à celui d'un arbre issu d'un feu et qui a toujours été dominant. Les résultats montrent également qu'à la suite de l'ouverture de la canopée, seulement quelques arbres réussissent à atteindre des taux de croissance comparables à ceux issus du site équiennne. L'utilisation des « pseudo-dominants » pour déterminer le potentiel de croissance des sites dont ils sont issus est problématique, car ils peuvent mener à une sous estimation de la productivité.

REMERCIEMENTS

J'aimerais tout d'abord remercier mon directeur Hubert Morin pour ses précieux conseils et sa disponibilité tout au long de la réalisation de ce projet. Je voudrais aussi remercier Valérie Levasseur pour son aide indispensable sur le terrain, au laboratoire et pour l'analyse de mes données. Merci également à mes parents, ma sœur Julie, Julien Tremblay, Jean-Guy Girard, Germain Savard, Annie Plourde, Sonia Simard, Mireille Boulianne et Maxime Thibeault-Martel.

Ce travail a été rendu possible grâce au support financier du Fonds Québécois de la Recherche sur la Nature et les Technologies (FQRNT) et du Consortium de recherche sur la forêt boréale commerciale.

Table des matières

RÉSUMÉ	II
REMERCIEMENTS	IV
Table des matières	VI
Liste des figures	VIII
Liste des tableaux	X
 1. Introduction	 12
1.1 Hypothèse et objectifs de l'étude.....	15
 2. Matériel et méthodes	 18
2.1 Sélection des sites.....	18
2.2 Échantillonnage.....	20
2.3 Méthode de mesure.....	22
2.4 Traitement des données.....	23
2.4.1 Interdatation.....	23
2.4.2 Données calculées.....	23
2.4.3 Standardisation.....	24
2.4.3.1 Identification des réductions de croissance.....	24
2.4.4 Identification des périodes épidémiques.....	25
2.4.5 Reprises de croissance.....	25
2.4.6 Analyses statistiques.....	26
2.4.7 Taux de croissance maximal atteint par les tiges.....	26
 3. Résultats	 29
3.1 Dynamique et croissance des épinettes noires.....	29
3.1.1 Caractéristiques des sites.....	29
3.1.2 Structure d'âge.....	30
3.1.3 Courbes dendrochronologiques des épinettes noires.....	34
3.1.4 Reprises de croissance des épinettes noires.....	38
3.1.5 Croissance radiale en fonction de l'âge cambial.....	39
3.1.6 Le volume.....	41
3.1.6.1 Accroissement annuel.....	41
3.1.6.2 Comparaison du volume cumulé de la phase juvénile des dominants et des gaules.....	46
3.2 Potentiel de croissance.....	54

4. Discussion	57
4.1 Dynamique du peuplement	57
4.1.1 Structure d'âge.....	57
4.1.2 Indice de croissance	59
4.1.3 Reprises de croissance	60
4.1.4 Impact des trouées sur la croissance des arbres dominants des sites inéquiennes	61
4.2 Potentiel de croissance.....	64
 5. Conclusion	 68
 6. Bibliographies.....	 69

Liste des figures

Figure 1. Limite nordique des forêts attribuables	13
Figure 2. Aire de distribution de l'épinette noire (Farrar, 1996)	15
Figure 3. Localisation des six sites étudiés.....	19
Figure 4. Structures d'âge de toutes les épinettes noires et sapins baumiers, arbres et gaules, ayant un DHP > 1 cm situés dans les parcelles de 400 m ² des six sites.	32
Figure 5. Chronologies indicées des épinettes noires et nombre d'individus inclus dans le calcul de la courbe moyenne pour chaque site. Les réductions de croissance de 8 ans et plus sont identifiées en noir, celles de 7 ans en gris.....	36
Figure 6. Pourcentage d'épinettes noires présentant une réduction de croissance significative (écart-type -1,00 pour une période minimale de 8 ans) et courbe du nombre d'individus en fonction du temps.....	37
Figure 7. Fréquence des reprises de croissance déterminées à partir de l'ensemble des rondelles de base des arbres à l'étude.	38
Figure 8. Croissance radiale moyenne des 10 épinettes noires dominantes et des gaules de chaque site.....	40
Figure 9. Accroissement annuel en volume en fonction du temps pour les 10 tiges dominantes de chaque site.	43
Figure 10. Volume cumulé des épinettes noires dominantes en fonction du temps pour chaque site ; — début de la phase de maturité pendant la période entre 1860 et 1880, --- début de la phase de maturité pendant la période entre 1930 et 1940, — début de la phase de maturité pendant une autre période que les deux précédentes.	44
Figure 11 Volume cumulé des arbres dominants du site 1 et des gaules en fonction de l'âge.....	48
Figure 12. Volume cumulé des arbres dominants du site 2 et des gaules en fonction de l'âge.....	49
Figure 13. Volume cumulé des arbres dominants du site 3 et des gaules en fonction de l'âge.....	50

Figure 14. Volume cumulé des arbres dominants du site 4 et des gaules en fonction de l'âge.....	51
Figure 15. Volume cumulé des arbres dominants du site 5 et des gaules en fonction de l'âge.....	52
Figure 16. Volume cumulé des arbres dominants du site 6 et des gaules en fonction de l'âge.....	53
Figure 17. Volume cumulé moyen des 10 épinettes noires dominantes en fonction de l'âge pour les six sites.	54
Figure 18. Synchronisation des courbes de volume moyennes des cinq tiges dominantes au point d'inflexion pour les six sites.....	55
Figure 19. Schéma de la dynamique de trouée des vieilles forêts d'épinettes noires ...	64

Liste des tableaux

Tableau 1. Caractéristiques des sites.....	20
Tableau 2. Charte de hauteur des rondelles à récolter sur les gaules.....	21
Tableau 3. Caractéristiques dendrométriques des arbres (DHP ≥ 9 cm) des peuplements étudiés	30
Tableau 4. Résultats de l'analyse de variance à mesures répétées (ANOVAR) (a), et de l'analyse de la variance univariée pour chaque période consécutive de cinq ans (b), pour les différences de volume cumulé entre la phase juvénile des dominants du site 1 et les gaules.....	48
Tableau 5. Résultats de l'analyse de variance à mesures répétées (ANOVAR) (a), et de l'analyse de la variance univariée pour chaque période consécutive de cinq ans (b), pour les différences de volume cumulé entre la phase juvénile des dominants du site 2 et les gaules.....	49
Tableau 6. Résultats de l'analyse de variance à mesures répétées (ANOVAR) (a), et de l'analyse de la variance univariée pour chaque période consécutive de cinq ans (b), pour les différences de volume cumulé entre la phase juvénile des dominants du site 3 et des gaules.....	50
Tableau 7. Résultats de l'analyse de variance à mesures répétées (ANOVAR) (a), et de l'analyse de la variance univariée pour chaque période consécutive de cinq ans (b), pour les différences de volume cumulé entre la phase juvénile des dominants du site 4 et des gaules.....	51
Tableau 8. Résultats de l'analyse de variance à mesures répétées (ANOVAR) (a), et de l'analyse de la variance univariée pour chaque période consécutive de cinq ans (b), pour les différences de volume cumulé entre la phase juvénile des dominants du site 5 et des gaules.....	52
Tableau 9. Résultats de l'analyse de variance à mesures répétées (ANOVAR) (a), et de l'analyse de la variance univariée pour chaque période consécutive de cinq ans (b), pour les différences de volume cumulé entre la phase juvénile des dominants du site 6 et des gaules.....	53
Tableau 10. Résultats de l'analyse de variance univariée (ANOVA) (a), et du test Student (b), des volumes cumulés pour les épinettes noires dominantes à 130 ans pour chaque site. * Significativement différent.....	54
Tableau 11. Résultats de l'analyse de variance univariée (ANOVA) (a), et du test Student (b), des pentes des courbes de volumes cumulés pour les cinq épinettes noires présentant le meilleur taux de croissance pour les différents sites. * Significativement différent	55

CHAPITRE I
INTRODUCTION

1. Introduction

La pessière noire à mousses est le plus grand domaine bioclimatique du Québec (Ministère des Ressources naturelles, 2003). Son territoire, situé au nord de la forêt boréale, couvre une bande de 412 400 km² entre les 49° et 52° parallèles (Gagnon, 1995 ; Bergeron, 1996 ; Saucier et al., 1998). Le couvert forestier est caractérisé par des peuplements monospécifiques d'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) qui peuvent être associés à des espèces compagnes telles le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) (Ministère des Ressources naturelles, 2003). La pessière noire à mousse a une grande importance socio-économique pour le Québec. Elle représente 58% des terres forestières productives attribuables et c'est le lieu d'une récolte intensive de matière ligneuse surtout destinée aux usines de sciage et de pâtes et papiers (Parent, 1994). Ce territoire est exploité en partie seulement, l'exploitation forestière commerciale étant interdite au-delà de la limite nordique des forêts attribuables. Cette dernière forme un corridor situé entre les 51°00' et 52°30' degrés de latitude nord (Ministère des Ressources naturelles, 2000) (Figure 1).

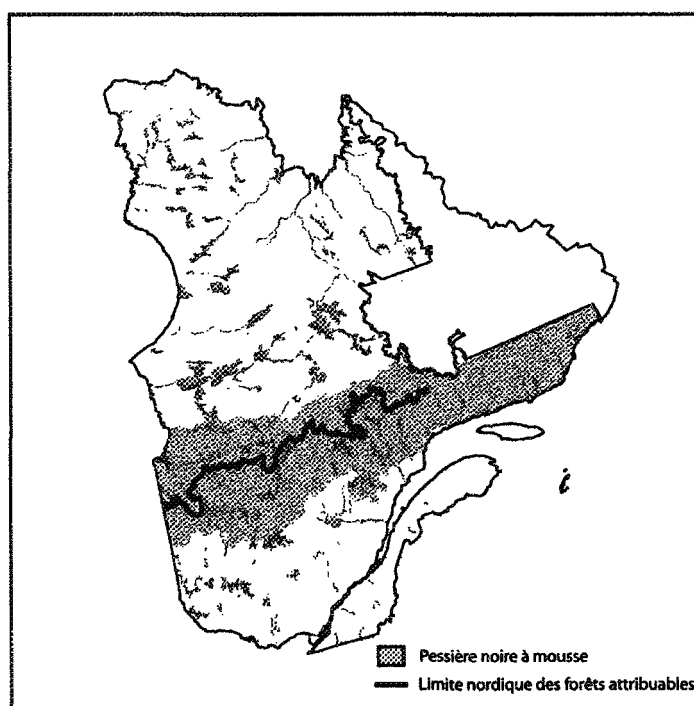


Figure 1. Limite nordique des forêts attribuables

Les forêts d'épinettes noire située au sud du 51^e parallèle ont fait l'objet de nombreuses études, portant tant sur leur dynamique naturelle (Gagnon et Morin, 2001 ; Lussier et al., 2002) que sur leur croissance (Doucet, 1988 ; Fantin et Morin, 2002). Les territoires situés de part et d'autre de la limite nordique ont reçu, quant à eux, peu d'attention. Leur potentiel de croissance et de régénération présumé faible, ainsi que l'éloignement des usines constituent les principales raisons pour le peu d'intérêt qui leur a été accordé (Matboueriahi, 2006). Les quelques informations disponibles sur ces territoires proviennent principalement de la cartographie forestière et de quelques inventaires forestiers. Ces données fournissent peu d'indications sur la dynamique des peuplements. Néanmoins, ils montrent que le couvert forestier présente une forte proportion de forêts mûres et surannées où les arbres présentent une croissance très

lente (Ministère des Ressources naturelles, 2000). Selon certains, la faible croissance des épinettes noires à ces latitudes découlerait de la brièveté de la saison de croissance et de la rigueur du climat (Ministère des Ressources naturelles, 2000).

Cependant, l'épinette noire est une essence bien adaptée aux conditions nordiques. Les températures moyennes annuelles varient de 7°C à -11°C au sein de son aire de distribution, qui s'étend de la côte ouest à la côte est canadienne et du nord des États-Unis à la limite des arbres en Alaska et au Canada (Figure 2 ; Burns et Honkala, 1990). Au Québec, la limite septentrionale des espèces arborescentes atteint le 58° parallèle, et l'épinette noire en constitue l'espèce limite (Gagnon et Payette, 1985). Le 51° parallèle est donc situé loin de la limite nordique de distribution de l'épinette noire. À cela s'ajoute l'absence de consensus quant aux effets de la température sur la croissance de cette espèce. Certains auteurs mentionnent que les températures en fin de printemps et du début de l'été ont un effet positif sur la croissance annuelle (D'Arrigo et al., 1992 ; Hofgaard et al., 1999 ; Schweingruber et al., 1993). D'autres auteurs indiquent plutôt que les températures pour les mêmes périodes ont des effets négatifs (Archambault et Bergeron, 1992 ; Brooks et al., 1998 ; Dang et Lieffers, 1989). Chez l'épinette noire les précipitations au début de l'été auraient un effet positif sur la croissance annuelle (Deslauriers et al., 2003a ; Brooks et al., 1998 ; Dang et Lieffers, 1989 ; Hofgaard et al., 1999). Établir un lien direct entre des températures plus froides et une diminution de la croissance chez les arbres en milieu boréal est donc difficile à faire. Quant à la saison de croissance, il a été démontré qu'au 50° parallèle, la division cellulaire se produit sur une courte période de temps, principalement de la fin mai à la

fin juin (Deslauriers et al., 2003b). L'épinette noire n'aurait donc pas besoin d'une longue saison de croissance pour croître en diamètre.

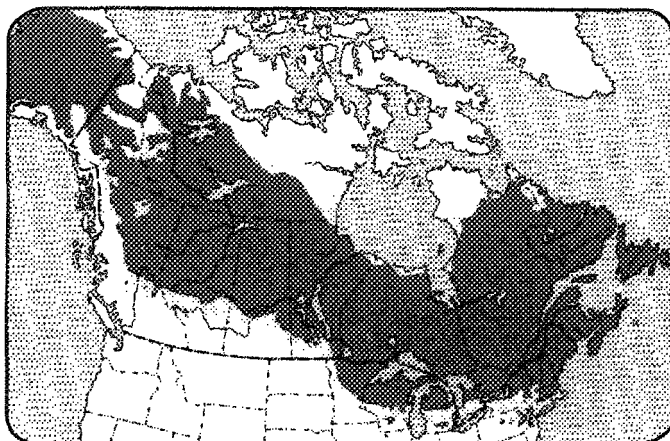


Figure 2. Aire de distribution de l'épinette noire (Farrar, 1996)

1.1 Hypothèse et objectifs de l'étude

Ces informations nous ont amené à poser une nouvelle hypothèse pour expliquer le faible taux de croissance chez les arbres des peuplements très âgés entre les 51° et 52° parallèles.

L'hypothèse posée pour cette étude est que la croissance plus lente observée chez les peuplements très âgés entre les 51° et 52° parallèles serait reliée à la dynamique de croissance du peuplement plutôt qu'à des conditions climatiques plus difficiles sous ces latitudes.

L'objectif principal de l'étude consiste à caractériser la dynamique et la croissance des vieux peuplements d'épinette noire entre les 51° et 52° parallèles. Les objectifs spécifiques sont i) de déterminer les mécanismes qui régissent l'évolution de la

structure de ces vieux peuplements ; ii) d'identifier les causes de cette dynamique ; iii)
de déterminer ce qui cause la croissance lente des arbres des peuplements.

CHAPITRE II

MATÉRIEL ET MÉTHODES

2. Matériel et méthodes

2.1 Sélection des sites

Les sites retenus pour l'étude ont été choisis parmi 24 sites d'un projet plus vaste qui portait sur la dynamique des peuplements matures d'épinettes noires sur sites mésiques entre les 51^e et 52^e parallèles. La méthode d'échantillonnage stratifié aléatoire, basée sur l'âge et la densité, a été utilisée pour sélectionner des peuplements d'épinette noire sur sol mésique représentatifs des peuplements présents sur le territoire. La présence d'un lac d'au moins 1 km de long et situé près des sites constituait aussi un critère de sélection. Ce dernier permettait d'assurer l'accès au site par hydravion, étant donné l'absence de route dans le secteur. Un échantillonnage exploratoire a été fait l'été précédent pour vérifier l'adéquation entre la cartographie et la réalité terrain. Les échelles des cartes disponibles, provenant du Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, n'étaient que de 1 : 20 000 et 1 : 50 000. Cette exploration a permis d'acquérir des informations précises sur le couvert forestier, l'origine des peuplements, la densité, la pente et l'exposition. Parmi ces 24 peuplements, un sous-échantillon de six sites dont les arbres avaient une moyenne d'âge supérieure à 145 ans ont été retenus dans le cadre de cette étude.

Les six sites retenus sont localisés entre les 51^e et 52^e degrés de latitude nord, à environ 350 km au nord de Chicoutimi, entre le lac Mistassini et l'île René-Levasseur. L'aire d'étude fait partie du domaine de la pessière noire à mousses (Saucier et al., 1998) où les peuplements sont généralement dominés par l'épinette noire et le pin gris (Figure 3 et Tableau 1).

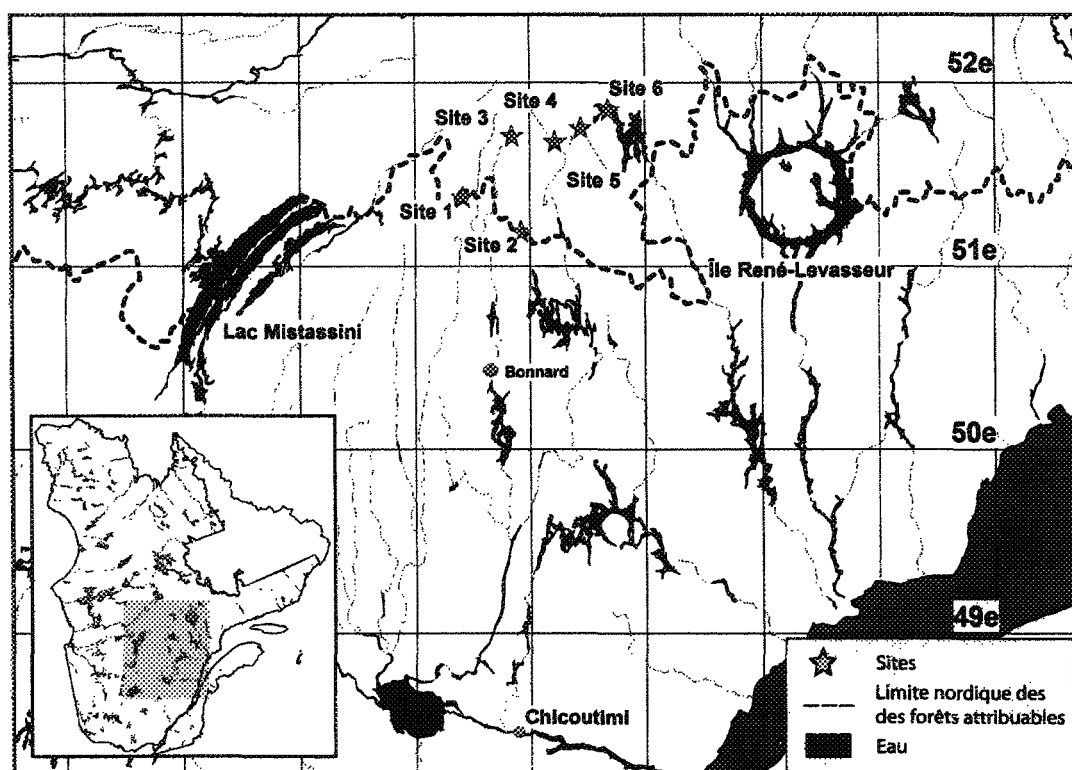


Figure 3. Localisation des six sites étudiés

Tableau 1. Caractéristiques des sites

Site	1	2	3	4	5	6
Latitude	51°45'17.2"	51°11'43.5"	51°42'43.5"	51°41'16.9"	51°22'54.2"	51°51'22.5"
Longitude	70°33'45.0"	71°04'57.5"	71°09'36.4"	70°46'48.8"	71°35'17.6"	70°19'20.2"
Altitude (GPS)	622m	528m	615 m	652m	570 m	535m
Groupes d'essences cartographiés	EE D4 120	EE D4 120	EE D4 120	EE D4 120	EE D4 VIN	EE C4 120
Inclinaison	20%	5%	0%	0%	0%	0%
Exposition	280°	-	0°	0°	0°	0°
Forme de la pente	Régulière	Régulière	Régulière	Régulière	Régulière	Régulière

Les données climatiques proviennent à partir de la station météorologique la plus près, soit celle de Bonnard, située de 50 à 150 km des sites étudiés (Figure 3). La température annuelle moyenne est de -1.8°C, avec des précipitations annuelles moyennes de 946.4 mm. Le couvert de neige est présent de la mi-octobre à la fin mai et il ne fond pas complètement avant le mois de juin. La longueur de la saison de croissance, soit le nombre de jours où la température excède 4°C, est de 120 jours (Environnement Canada, 1971-2000).

2.2 Échantillonnage

Une parcelle de 400 m², devant contenir préférentiellement au moins 50 épinettes noires, a été délimitée dans une partie représentative de chaque peuplement. Afin de caractériser la végétation des peuplements, un relevé de végétation a été réalisé dans

cinq sous-placettes de 1 m² réparties systématiquement à l'intérieur des parcelles. Le sol a été caractérisé par un pédon effectué dans la sous-placette du centre.

Deux parcelles intermédiaires de 25 m² ont été installées dans deux coins diagonalement opposés de la parcelle principale, pour échantillonner les gaules, soit les tiges de 1 cm < DHP < 9 cm. Le DHP a été mesuré et la rondelle de base a été récoltée pour toutes les gaules. Les quatre classes de DHP suivantes ont été définies : 1 cm < DHP ≤ 3 cm, 3 cm < DHP ≤ 5 cm, 5 cm < DHP ≤ 7 cm, 7 cm < DHP < 9 cm. Pour chaque classe une gaule a été sélectionnée au hasard pour une analyse de tige, soit un total de huit par parcelle principale. Les hauteurs des rondelles à récolter ont été déterminées au préalable à l'aide de tests en laboratoire. Ces derniers ont permis de s'assurer d'avoir la meilleure estimation du volume tout en minimisant l'effort d'échantillonnage. Les rondelles récoltées chez les gaules de plus de 5 mètres sont celles prises : à 0 m, 1,3 m, au 1/3, au 2/3 de la hauteur totale et à la hauteur totale moins 1 m. Pour les gaules de moins de 5 mètres, une rondelle à chaque cinquième de la hauteur totale a été récoltée. Pour faciliter l'échantillonnage, la valeur obtenue a été arrondie à la hauteur de section la plus proche récoltée de façon routinière dans une analyse de tige (voir section 2.3). Par exemple pour une valeur de 50 cm une rondelle a été récoltée à 1 m. Le tableau 2 présente la charte des hauteurs utilisées.

Tableau 2. Charte de hauteur des rondelles à récolter sur les gaules.

Hauteur gaules (m)	Hauteur des sections à récolter (m)				
1,3 à 1,9	0,0	0,3	0,6	1,0	1,3
2,0 à 2,9	0,0	0,3	0,6	1,3	2,0
3,0 à 3,9	0,0	0,6	1,3	2,0	3,0
4,0 à 4,9	0,0	0,6	1,3	2,0	3,0

Dans la parcelle principale, la hauteur et le DHP ont été mesurés et la rondelle de la base a été récoltée pour tous les arbres (DHP ≥ 9 cm) vivants ou morts. Parmi ces arbres, les dix épinettes noires dominantes ont été retenues pour les analyses de tige. Les épinettes noires dont la hauteur et le DHP étaient les plus élevés étaient considérées comme dominantes. De plus, les arbres retenus devaient être exempts de dommages à la cime causés par les insectes, les animaux, les maladies ou les conditions climatiques. La classe d'ensoleillement et la hauteur de la cime vivante des arbres dominants ont été notées avant de faire la coupe. Les rondelles ont été récoltées à 0 m, 0,3 m, 0,6 m, 1 m, 1,3 m, 2 m et à chaque mètre jusqu'à la cime.

2.3 Méthode de mesure

Les rondelles ont été séchées dans des serres puis préparées selon la méthode proposée par Blais (1962) et Swetnam et al. (1985). Elles ont d'abord été finement sablées avec du papier à sabler de 80, 220 et 400 grain/po² jusqu'à ce que les cernes de croissance soient bien définis. L'âge a ensuite été déterminé grâce au décompte des cernes sous une loupe binoculaire. L'âge est considéré comme minimum, car le collet n'est généralement pas présent sur la rondelle de 0 m (Desrochers et Gagnon, 1997). Une fois les rondelles préparées, les cernes ont été mesurés à l'aide de deux appareils. Le WinDENDROTM (version, 2003a) et la table dendrométrique de marque Henson (précision 0.01 mm), lorsque les cernes étaient très étroits ou mal définis. Chez les dominants, quatre rayons ont été mesurés sur les rondelles à 0 m, 0,3 m, 0,6 m et 1 m et deux rayons ont été mesurés sur les autres rondelles.

2.4 Traitement des données

2.4.1 Interdatation

L'interdatation est la méthode utilisée pour identifier les erreurs techniques de mesure et pour détecter les cernes discontinus ou absents (O'Neil, 1963 ; Fritts, 1971, 1976 ; Swetnam et al., 1985 ; Fritts et Swetnam, 1989). Cette étape se fait à la fois visuellement et statistiquement. Les mesures de cernes de tous les arbres récoltés ont d'abord été placées sous forme de graphique présentant les largeurs de cernes en logarithme en fonction du temps. Ils ont ensuite été comparés sur une table lumineuse pour y faire l'interdatation visuelle (Stokes et Smiley, 1968 ; Fritts, 1976). Ceci a permis de comparer les patrons de croissance des arbres et d'identifier les erreurs. Le programme COFECHA (Holmes, 1983) a par la suite été utilisé pour vérifier l'interdatation des données. Ce dernier identifie les données les moins bien corrélées et propose des possibilités de correction (Levasseur, 2000). L'interdatation a été faite entre les rayons d'une même rondelle, entre les rondelles d'un même arbre et entre les arbres d'un même site. Une fois les correctifs effectués, une courbe moyenne de largeur de cerne a été réalisée pour chaque arbre et pour chaque site.

2.4.2 Données calculées

Le calcul du volume des arbres dominants et des gaules a été fait à l'aide du programme WinStemTm (version, 2003d). Ce programme présente les valeurs de mesure des analyses de tige sous forme de moyenne de rayon, de diamètre, de surface, de hauteur et de volume en fonction du temps. Ce programme calcule automatiquement les valeurs mentionnées ci-haut selon la méthode de Carmean (1972). Cette dernière est

basée sur deux suppositions. La première étant que la croissance annuelle en hauteur est constante et la seconde est qu'en moyenne une section transversale sera située au milieu de la croissance en hauteur d'une année (Dyer et Bailey, 1987)

2.4.3 Standardisation

La standardisation permet de comparer la croissance des arbres entre eux en éliminant les différences dues à l'âge, au potentiel génétique de croissance, aux conditions des sites ou à l'historique des peuplements (Fritts, 1971, 1976 ; Swetnam, et al., 1985 ; Morin et al., 1993 ; Levasseur, 2000). Elle permet également de mettre en évidence les effets des épidémies d'insectes, car les tendances de croissance reliées à l'augmentation de l'âge et de la circonférence peuvent masquer les effets d'une épidémie (Swetnam et al., 1985).

La standardisation a été réalisée à l'aide du programme ARSTAN (Cook et Holmes, 1986). Une double standardisation a été effectuée. Une fonction linéaire ou exponentielle négative a été appliquée selon les valeurs de la corrélation suivie d'une fonction spline cubique de 50 ans.

2.4.3.1 Identification des réductions de croissance

Les réductions sur les courbes de croissance standardisées ont été caractérisées par un indice de croissance inférieur à 1 et ce pour une période minimale de huit ans. Elles peuvent cependant être entrecoupées d'une année où la croissance est supérieure à 1 (Levasseur, 2000).

2.4.4 Identification des périodes épidémiques

Le programme OUTBREAK est utilisé (Holmes et Swetnam, 1996) pour mesurer la proportion d'arbres affectés par des épidémies de tordeuse du bourgeon de l'épinette (*Chroristoneura fumiferana* (Clem.)) (TBE) (Jardon et al., 2003 ; Levasseur, 2000). Il permet également un contrôle climatique par la comparaison de courbes de croissance d'arbres non-hôtes avec celles d'arbres hôtes. Cette comparaison permet de vérifier si les réductions chez les individus hôtes sont dues au climat ou aux épidémies d'insectes (Swetnam et al., 1985). Dans le cas présent, l'absence d'individu non-hôte n'a pas permis de faire un contrôle climatique.

Le programme OUTBREAK a néanmoins été utilisé sur les courbes de croissance non corrigées des arbres hôtes. Une réduction de croissance devait atteindre le seuil d'écart-type de 1.00 (Jardon et al., 2003 ; Holmes et Swetnam, 1996) sur une période minimale de huit ans pour être considérée comme une épidémie légère (Levasseur, 2000).

2.4.5 Reprises de croissance

Le programme JOLTS (Girardin et al., 2002) a été utilisé pour identifier les reprises de croissance sur les rondelles de base de tous les arbres, vivants ou morts. Une reprise de croissance modérée a été définie comme une augmentation du taux de croissance moyen d'au moins 25% soutenue pendant un minimum de 10 ans. Une reprise de croissance majeure a été définie comme une augmentation du taux de croissance moyen d'au moins 50% sur une période de 10 ans minimum (Nowacki et

Abrams, 1997). La fenêtre de 10 ans permet de filtrer toute croissance résultant d'un changement anormal dans la température et les précipitations (Lorimer, 1985).

2.4.6 Analyses statistiques

Une analyse de variance à mesures répétées a été utilisée pour comparer la croissance juvénile des arbres dominants avec celle des gaules pour une période de 95 ans. Cette période correspond à l'âge maximum commun entre les arbres et les gaules. Pour les analyses, les moyennes des volumes ont été calculées à des intervalles consécutifs de cinq ans. Une analyse univariée a été effectuée pour déterminer à partir de quelle année de croissance les variables indépendantes étaient significativement différentes (site et classe). La probabilité de Huynh-Feldt (P_{H-F}), considérée comme la moins conservatrice et celle de Greenhouse-Geisser (P_{G-G}) (Fernandez, 1991 ; Scheiner et Gurevitch, 1993) ont été considérées dans l'analyse au seuil de 5%.

Une analyse de variance (ANOVA) a été effectuée pour comparer les volumes totaux, à 130 ans, des arbres dominants des six sites. Cet âge correspond à l'âge maximum commun entre les sites. Un test de comparaison multiple (Student's t) a été réalisé pour déterminer quels sites présentaient une croissance semblable.

2.4.7 Taux de croissance maximal atteint par les tiges

Dans chaque site, les cinq tiges présentant le meilleur taux de croissance ont été sélectionnées pour faire un ajustement de courbe basé sur le modèle de Gompertz. Ce modèle a été jugé approprié, car toutes les courbes analysées avaient atteint leur plateau de croissance. Cette étape a été faite à l'aide du logiciel JMP IN version 5.1 (SAS

Insititute Inc., Cary, North Carolina, USA). Une fois l'ajustement fait, la pente au point d'inflexion de chaque courbe a été calculée. Ceci permet d'avoir le taux maximum de croissance pour chaque tige, peu importe leur âge.

Une analyse de variance a été effectuée pour comparer les moyennes des pentes au point d'inflexion des six sites. Un test de comparaison multiple (Student's t) a par la suite été effectué.

CHAPITRE III

RÉSULTATS

3. Résultats

3.1 Dynamique et croissance des épinettes noires

3.1.1 Caractéristiques des sites

L'altitude des sites varie entre 528 m (site 2) et 652 m (site 4) au-dessus du niveau de la mer (Tableau 1). Les pentes sont généralement nulles sauf pour les sites 1 et 2. Leur pente est régulière et d'une inclinaison de 20% et 5% respectivement (Tableau 1).

L'épinette noire domine chez les six peuplements étudiés, représentant de 86% à 100% des individus. L'espèce compagne la plus répandue est le sapin baumier. Le site 3 est le plus jeune (144 ans) et le site 4 est le plus âgé (239 ans), pour une différence de 95 ans. Les DHP moyens varient de 12,3 cm (site 1) à 14,4 cm (site 3) et les hauteurs moyennes de 8,6 m (site 6) à 10,8 m (site 2). La densité des peuplements varie de 875 tiges ha⁻¹ pour le site 6 à 1 450 tiges ha⁻¹ pour le site 2. Le site 3 se distingue des autres en ce qui concerne l'écart entre son âge maximal et son âge moyen. Cette différence est de 13 ans comparativement à 107 ans, 108 ans, 90 ans, 108 ans et 135 ans pour les sites 1, 2, 4, 5 et 6 respectivement (Tableau 3).

Les peuplements d'épinette noire des sites de l'étude sont formés de trois strates distinctes : i) une strate arborescente dominée par l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.), ii) une strate arbustive dominée par le lédon du Groenland (*Ledum groenlandicum* (Oeder)), l'airelle à feuille étroite (*Vaccium angustifolium* (Ait.)), l'airelle gazonnante (*Vaccinium cespitosum* (Michx)), le kalmia à feuilles

étroites (*Kalmia angustifolia* L.) et quelques herbacées et iii) une strate non ligneuse dominée par l'hypne de Schreber (*Pleurozium shreberi* (Brid.) Mitt.), l'hypne cimier (*Ptilium cristacastrensis* (Hedw.) De Not.) et la sphaigne (*Spagnum sp.*) pour les sites 2 à 6 et dominée par la cladine étoilée (*Cladina stellans* (Opiz) Brodo) et la cladine rangifère (*Cladina rangiferina* (L.) Nyl.) pour le site 1.

Tableau 3. Caractéristiques dendrométriques des arbres (DHP ≥ 9 cm) des peuplements étudiés

Sites	1	2	3	4	5	6
Âge moyen (année)	216	188	145	240	176	205
Âge maximal (année)	324	296	158	329	283	340
DHP moyen (cm)	13.9	13.4	14.4	12.7	12.3	11.6
Hauteur moyenne (m)	10.5	10.8	10.5	10.0	10.0	9.0
Nombre de tiges ha ⁻¹	1 275	1 450	1 200	1 000	975	875
Surface terrière (m ² ha ⁻¹)	20.6	21.4	20.8	13.0	12.4	9.5
Pourcentage d'épinette noire	90%	98%	100%	100%	100%	86%

3.1.2 Structure d'âge

Les sites de l'étude sont caractérisés par deux types de structure d'âge. Le site 3 a une structure équiennne, alors que les sites 1, 2, 4, 5 et 6 sont inéquiennes (Figure 4).

Le site 3 est composé d'individus provenant d'une seule cohorte. L'installation s'est faite rapidement pendant environ 30 ans, de 1845 à 1875. Il y a eu un pic de recrutement dans la première décennie suivant le feu. Ce dernier aurait eu lieu aux alentours de 1845, car l'individu le plus âgé du site a 158 ans.

Les sites 1, 2, 4, 5 et 6 sont composés d'arbres d'âge très variable. Le recrutement s'est fait sur une longue période, variant de 174 ans à 240 ans.

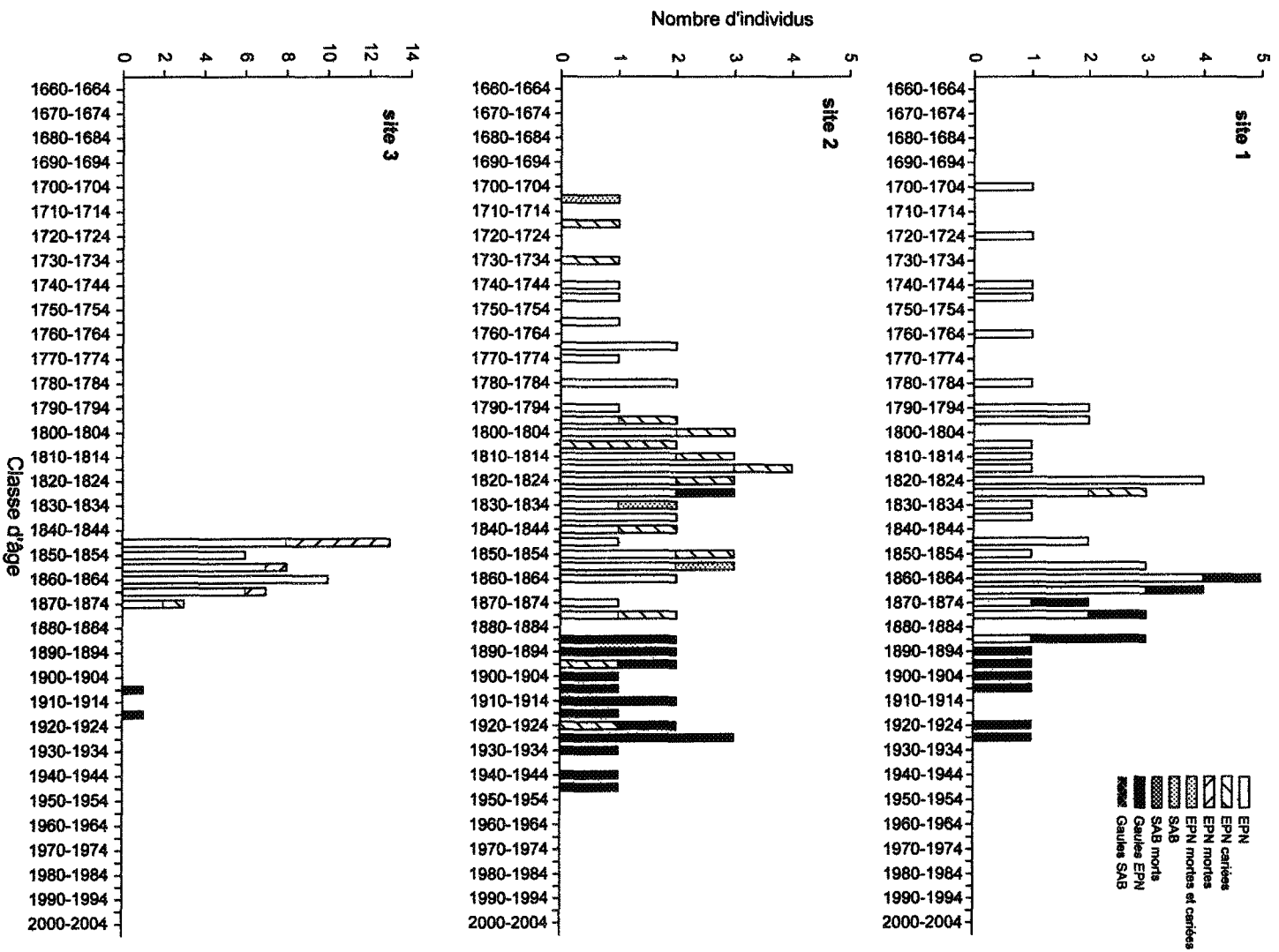
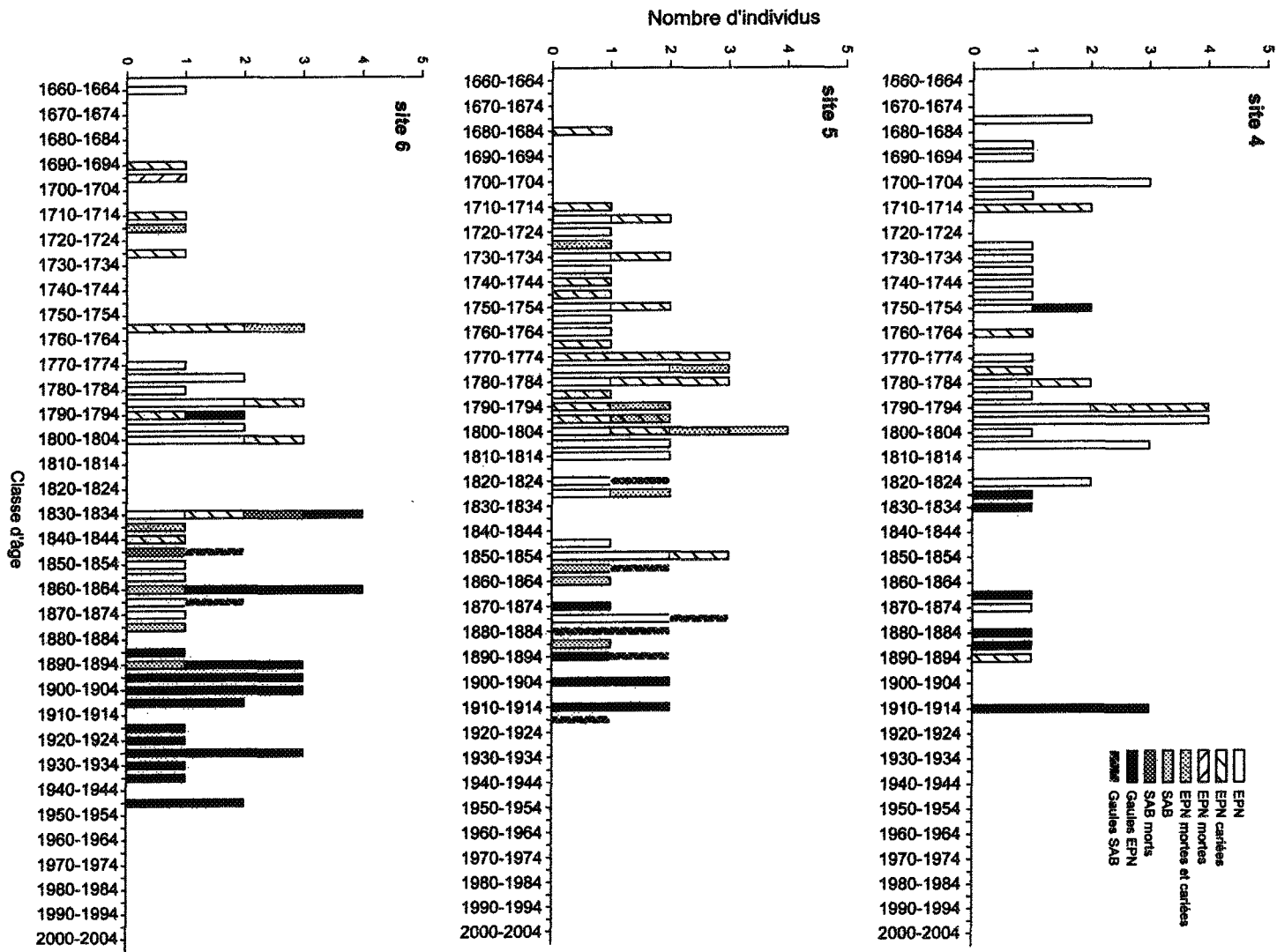


Figure 4. Structures d'âge de toutes les épinettes noires et sapins baumiers, ayant un DHP > 1 cm situés dans les parcelles de 400 m² des six sites.



3.1.3 Courbes dendrochronologiques des épinettes noires

L'étude de la croissance radiale des épinettes noires a permis d'obtenir six courbes dendrochronologiques indicées couvrant la période de 1660 à 2004, pour la série la plus longue (Figure 5). Les six courbes sont constituées de 34 à 50 individus, mais ce nombre varie dans le temps.

L'analyse des courbes dendrochronologiques permet d'observer la présence de plusieurs périodes importantes de réduction de croissance. La période qui débute en 1660 et qui s'étend jusqu'à 1799 présente plusieurs réductions de croissance importantes (Figure 5). Elles ne sont pas synchrones entre les sites et leur amplitude pourrait être exagérée par la standardisation, dû au faible nombre d'échantillons pendant cette période. Au 19^e siècle (1800 à 1899), trois périodes successives de réduction de croissance sont synchrones chez l'ensemble des sites de l'étude. La première période se situe entre 1815 à 1825, la seconde entre 1835 et 1848 et la troisième entre 1855 à 1868. Ces réductions sont caractérisées par une diminution des variations interannuelles de la croissance et d'une forte amplitude de réduction. Le pourcentage d'arbres affectés par ces réductions varie d'un site à l'autre. Chez les sites 2, 5 et 6, 50% des arbres ont en moyenne été affectés par chacune de ces trois périodes (Figure 6). Les deux premières périodes de réduction ont affecté 35% des individus du site 1 et 55% et 45% des individus du site 4. La période 1855-1868 est visible chez 65% et 70% des arbres des sites 1 et 4 respectivement (Figure 6). À partir de 1900, quatre périodes de réduction de croissance sont notées. La plus importante est celle de 1920 à 1935, qui est synchrone entre les six sites (Figure 5). Elle a affecté 30% des tiges du site 3, de 50% à 60% des tiges des sites 1, 5 et 6 et 70% des tiges des sites 2 et 4 (Figure 6). Il existe également

un synchronisme pour les périodes de réduction de croissance de 1940-45, 1970-80 et 1990-2000, mais pas pour tous les sites. Celle de 1940-45 est de faible amplitude, car la croissance ne baisse que très peu sous l'indice de 1 et elle n'est pas présente dans la courbe du site 5. La période de 1970-80 a une plus grande amplitude que la précédente et elle est présente pour 4 des sites (2, 4, 5 et 6). À l'exception du site 5 (65%), elle est présente chez moins de 40% des arbres. Finalement, la période de 1990-2000 est de courte durée et elle est synchrone dans les sites 2 à 6. Dans trois sites sur cinq (3, 4 et 5), elle dure sept ans et affecte en moyenne plus de 50% des arbres chez les sites 2, 3, 4 et 6.

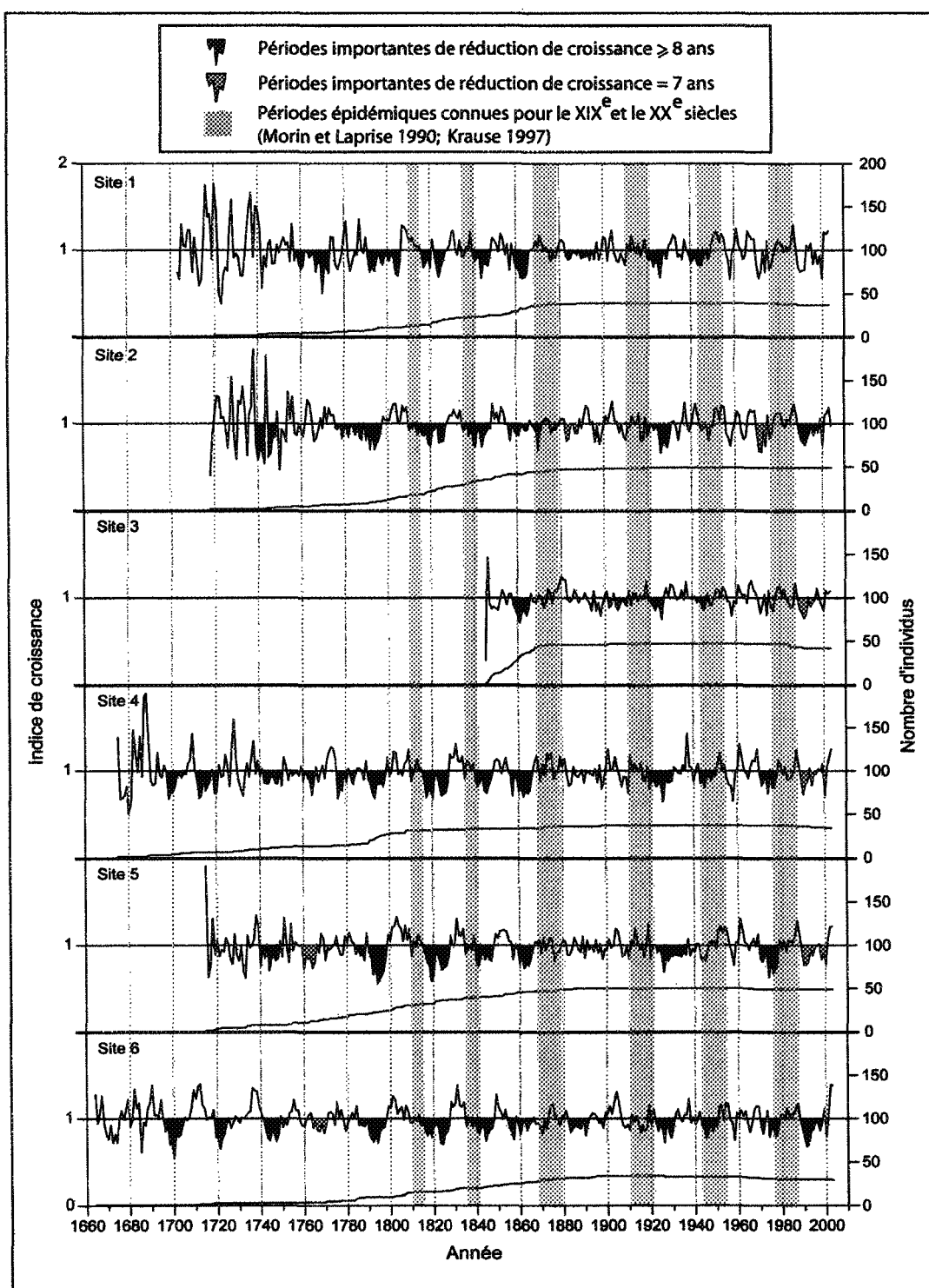


Figure 5. Chronologies indicées des épinettes noires et nombre d'individus inclus dans le calcul de la courbe moyenne pour chaque site. Les réductions de croissance de 8 ans et plus sont identifiées en noir, celles de 7 ans en gris.

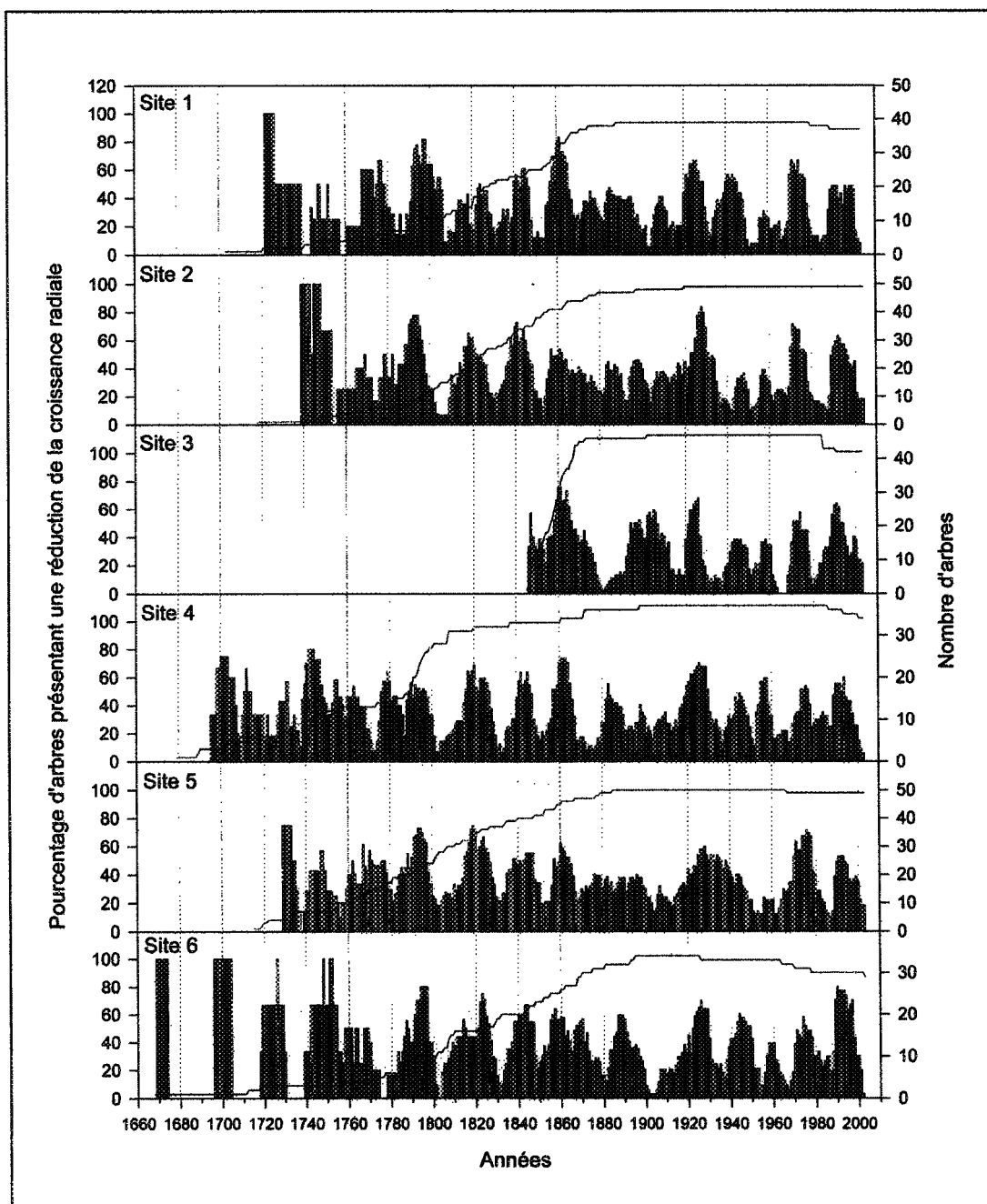


Figure 6. Pourcentage d'épinettes noires présentant une réduction de croissance significative (écart-type - 1,00 pour une période minimale de 8 ans) et courbe du nombre d'individus en fonction du temps.

3.1.4 Reprises de croissance des épinettes noires

L'analyse des rondelles de base a permis de mettre en évidence plusieurs reprises de croissance. Les premières débutent vers 1800, elles sont alors peu nombreuses et sporadiques (Figure 7), et à partir de 1845 leur fréquence augmente. Elles se divisent en deux périodes principales. La première commence graduellement aux alentours de 1855, atteint son pic en 1866 et décline graduellement jusqu'en 1904. La seconde période diffère de la première par son début abrupte en 1927 suivi également d'une diminution graduelle des reprises de croissance jusqu'en 1951. Entre 1959 et 1979, quelques reprises surviennent mais elles sont moins nombreuses que dans les deux périodes précédentes.

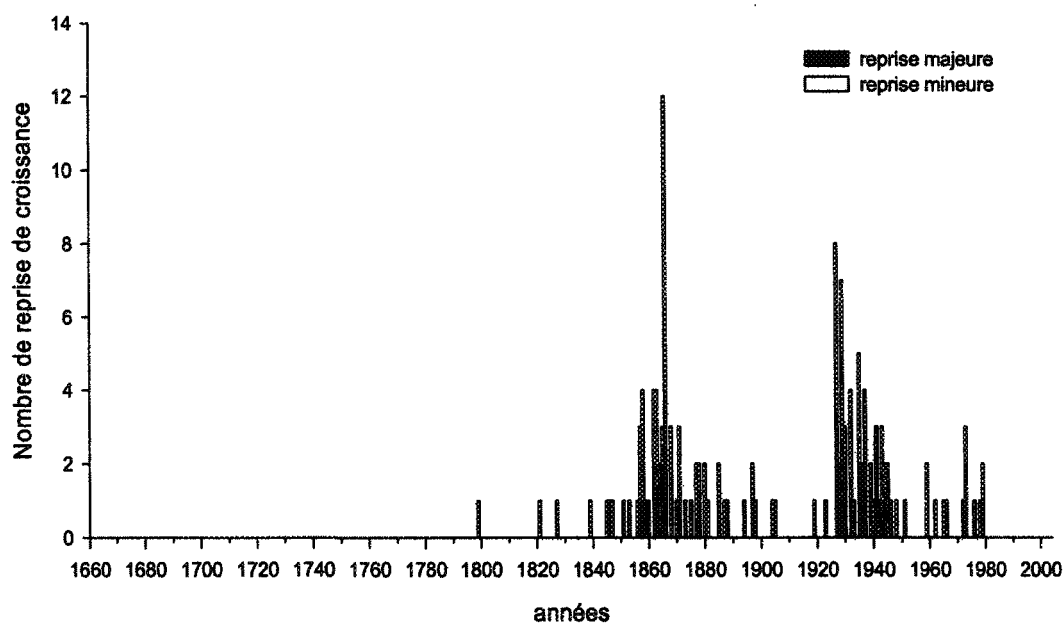


Figure 7. Fréquence des reprises de croissance déterminées à partir de l'ensemble des rondelles de base des arbres à l'étude.

3.1.5 Croissance radiale en fonction de l'âge cambial

Les courbes de croissance radiale moyenne des épinettes noires dominantes peuvent être regroupées selon deux patrons de croissance. Le premier est caractérisé par une croissance radiale qui augmente rapidement. Cette augmentation est de courte durée. Elle est suivie d'une diminution graduellement des valeurs pendant 125 ans. Seul le site 3 est représenté par ce type de patron (Figure 8). Le second patron est caractérisé par une croissance radiale à plusieurs paliers. Au départ, les valeurs de croissance des sites 1, 2, 4, 5 et 6 sont faibles et ce, pendant une longue période. Ce plateau est suivi d'un ou deux paliers. Dans les deux cas, les paliers sont précédés d'une augmentation abrupte des valeurs de largeur de cernes. Les derniers paliers se terminent tous par une chute abrupte des valeurs. Les sites 1, 2, 4, 5 et 6 sont caractérisés par ce type de patron. Les sites 1 et 6 n'ont qu'un seul palier qui débute vers 1866-67. Les sites 2, 4 et 5 ont deux paliers qui commencent vers 1865 et 1928 respectivement. La courbe du site 2 ne présente qu'une seule chute des valeurs de largeur de cernes en 1988. Celles des sites 1, 4, 5 et 6 en ont deux, la première vers 1969 et la seconde vers 1988 (Figure 8).

Les courbes de largeur de cernes des gaules sont caractérisées par un seul patron. La croissance radiale est faible, stable et inférieure à celle des arbres dominants, sauf pour les années les plus récentes, de 1980 à 1990 (Figure 8).

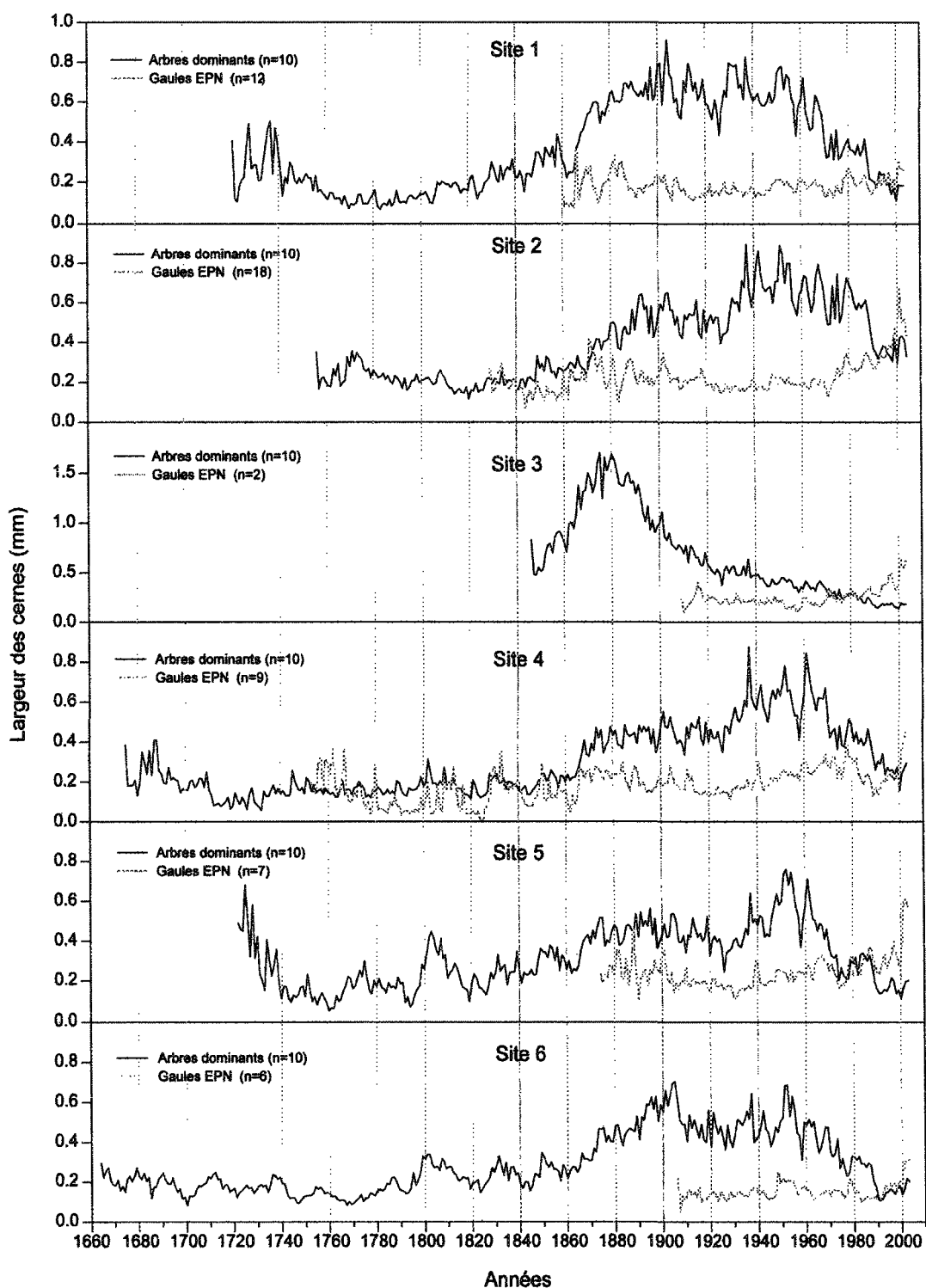


Figure 8. Croissance radiale moyenne des 10 épinettes noires dominantes et des gaules de chaque site.

3.1.6 Le volume

3.1.6.1 Accroissement annuel

L'accroissement annuel en volume se caractérise par deux patrons de variation, présentant chacun les trois phases de la croissance. La première est la phase juvénile, la seconde la phase de maturité et le troisième la phase de sénescence ou de déclin (Assmann, 1970). La différence principale entre les deux patrons se situe au niveau de la longueur de la phase juvénile et du taux de croissance pendant la phase de maturité. Le premier patron présente une phase juvénile courte et un taux de croissance qui augmente rapidement au début de la phase de maturité. La courbe du site 3 est caractérisée par ce patron, car sa période de croissance juvénile est courte, soit 20 ans, son taux de croissance pendant la phase de maturité est élevé et il augmente rapidement. Le deuxième patron présente une phase de croissance juvénile longue et un taux de croissance qui augmente graduellement tout au long de la phase de maturité. Les courbes des sites 1, 2, 4, 5 et 6 correspondent au second patron. Leur période de croissance juvénile est longue. Elle varie de 115 ans à 190 ans. Leur taux de croissance pendant la phase de maturité augmente lentement. Chez ces cinq sites, la seconde phase débute pendant la même période, soit entre 1860-1870 et persiste pendant environ 120 ans. La phase de maturité et de déclin sont d'une durée comparable entre les deux patrons.

Les courbes individuelles de volume cumulé permettent de voir en détail les moments de changement de phases de croissance des tiges dominantes (Figure 10). Entre 1860 et 1870, huit tiges du site 6, sept tiges du site 3, cinq tiges des sites 1, 2 et 5

et quatre tiges du site 4 sont passées de la phase juvénile à la phase de maturité. Entre 1930 et 1940, quatre tiges dans le site 1, cinq dans le site 2, quatre dans le site 4 et trois dans le site 5 sont passées de la phase juvénile à la phase de maturité. La phase de sénescence débute vers 1960 puis s'accélère vers 1980 pour les sites 1, 3, 4, 5 et 6 et commence vers 1980 pour le site 2 (Figure 9).

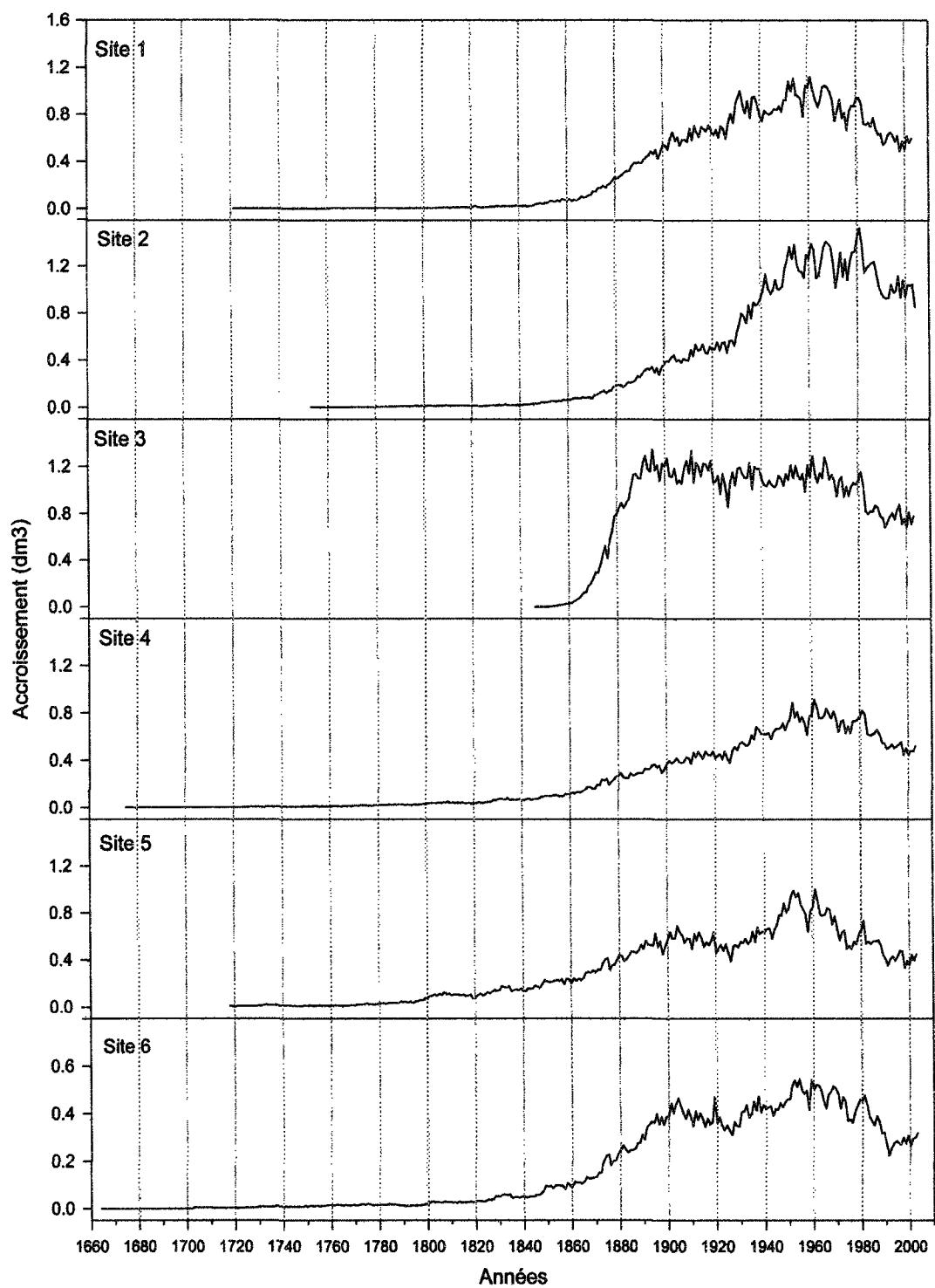


Figure 9. Accroissement annuel en volume en fonction du temps pour les 10 tiges dominantes de chaque site.

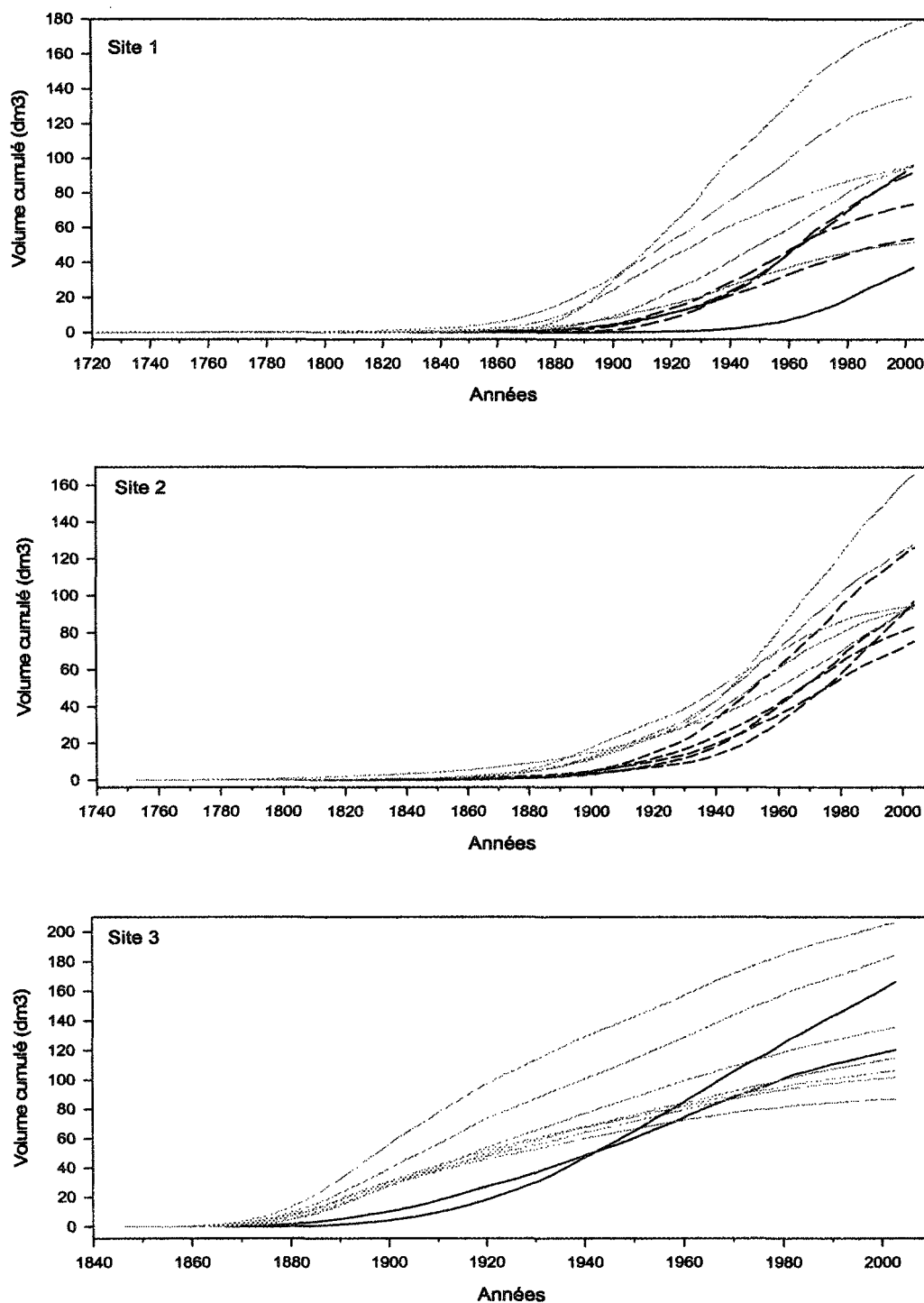


Figure 10. Volume cumulé des épinettes noires dominantes en fonction du temps pour chaque site ; — début de la phase de maturité pendant la période entre 1860 et 1880, --- début de la phase de maturité pendant la période entre 1880 et 1930, -.- début de la phase de maturité pendant la période entre 1930 et 1940, — début de la phase de maturité pendant une autre période que les deux précédentes.

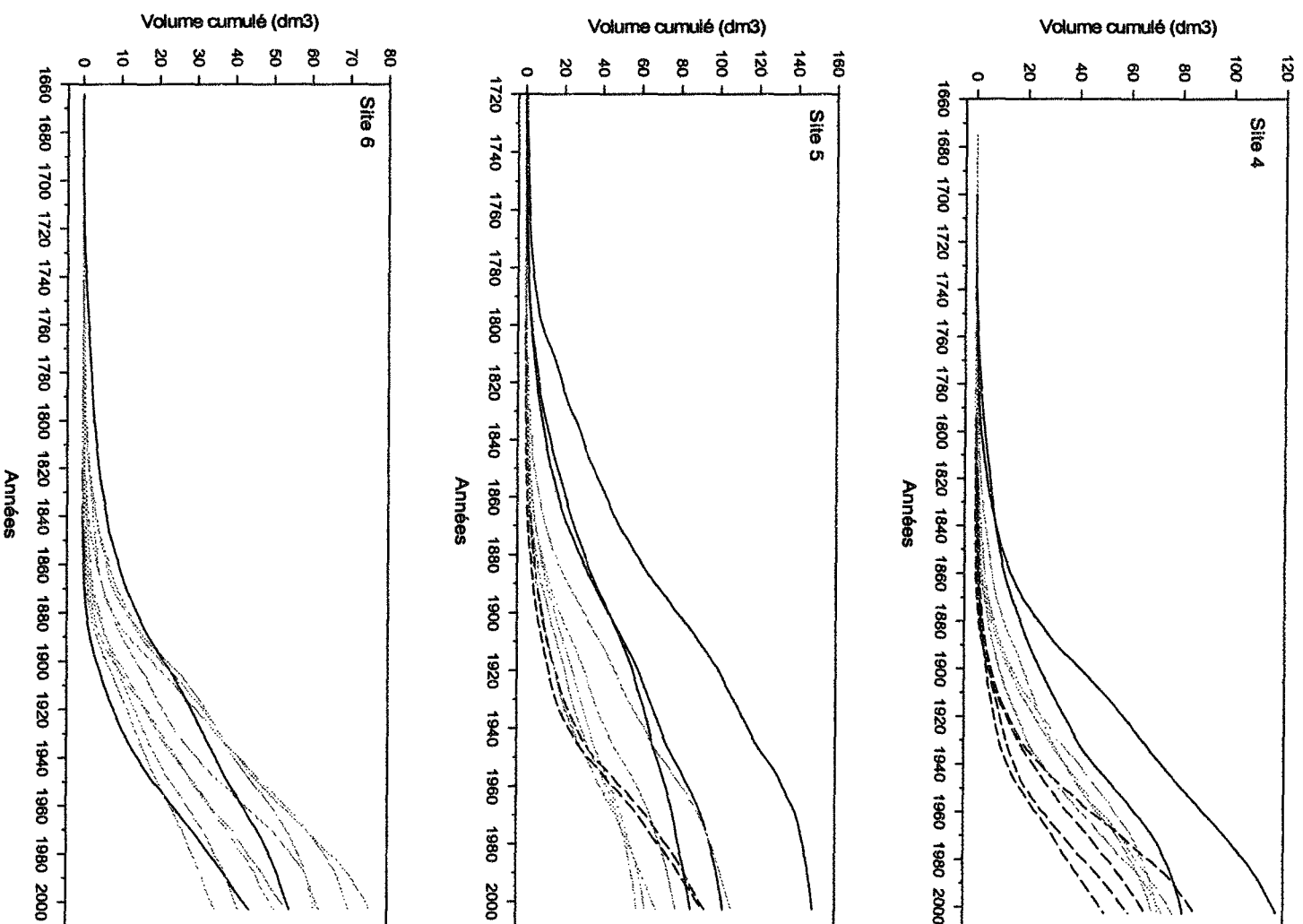


Figure 11. Suite

3.1.6.2 Comparaison du volume cumulé de la phase juvénile des dominants et des gaules

La comparaison des courbes de volume cumulé entre la période de croissance juvénile des dominants et des gaules permet de savoir si ces derniers ont crû dans des conditions semblables.

Dans cette étude, il y a des différences significatives entre les moyennes totales des volumes cumulés des arbres dominants et des gaules pour les sites 2 et 3 ($P = 0.0205$, $P < 0.0001$; Tableaux 5 et 6 ; Figures 12 et 13), il n'y pas de différence significative pour les sites 1, 4, 5 et 6 ($P = 0.1267$, $P = 0.8215$, $P = 0.7130$, $P = 0.3693$) (Tableaux 4, 7, 8 et 9 ; Figures 11, 14, 15 et 16). Pour l'ensemble des sites, il y a une différence significative entre les moyennes de cinq ans des volumes cumulés des dominants et des gaules par rapport au temps (Site 1 $P = 0.0007$; Site 2 $P < 0.0001$; Site 3 $P < 0.0001$; Site 4 $P < 0.0001$; Site 5 $P < 0.0001$; Site 6 $P < 0.0001$). L'interaction entre l'âge et le stade de développement est significative pour les sites 1, 2 et 3 ($P = 0.0255$; $P = 0.0042$; $P < 0.0001$) et elle n'est pas significative pour les sites 4, 5 et 6 ($P = 0.4537$; $P = 0.1737$; $P = 0.908$).

L'analyse de variance univariée montre que la croissance en volume cumulé des dominants et des gaules est semblable jusqu'à 85 ans, dans le site 1. Après cet âge, la croissance des dominants est significativement différente (Tableau 4 et Figure 11). Dans le site 2 les volumes sont comparables pour les 70 premières années de croissance. À partir de 71 ans, la croissance des dominants est significativement supérieur (Tableau

5 et Figure 12). Pour le site 3, seuls les volumes de la période 1-5 ne sont pas différents significativement (Tableau 6 et Figure 13). Il n'y a pas de différence significative entre les volumes cumulés des dominants et des gaules pour les 95 années qui ont été comparées chez les sites 4, 5 et 6 (Tableaux 7, 8 et 9 ; Figures 14, 15 et 16).

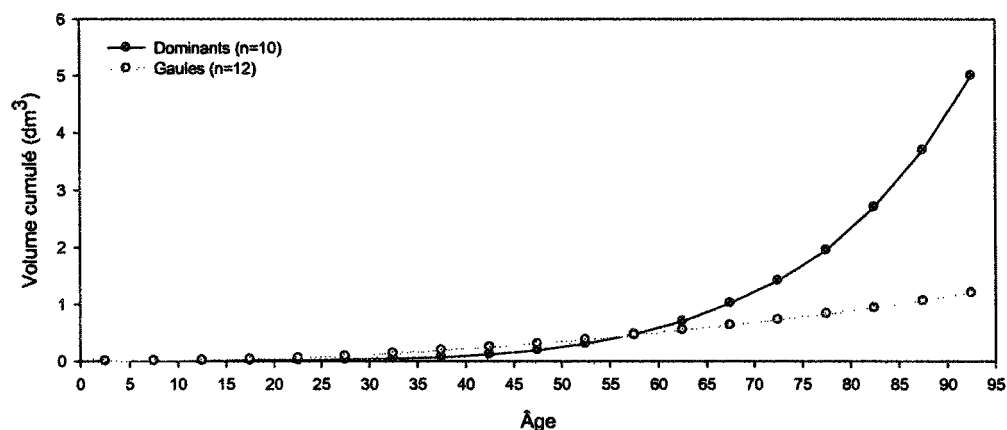


Figure 11 Volume cumulé des arbres dominants du site 1 et des gaules en fonction de l'âge.

Tableau 4. Résultats de l'analyse de variance à mesures répétées (ANOVAR) (a), et de l'analyse de la variance univariée pour chaque période consécutive de cinq ans (b), pour les différences de volume cumulé entre la phase juvénile des dominants du site 1 et les gaules.

(a) ANOVAR		df	F	P>F	G-G	H-F
Source						
Entre sujet						
Stade		1	2.5519	0.1267		
Dans sujet						
Âge		18	1.6108	0.4514	0.0007	0.0005
Âge X Stade		18	3.9122	0.2228	0.0255	0.0231
(b) ANOVA pour chaque période de croissance consécutive de cinq ans.						
Source	Âge	df	F	P>F		
Stade	moy 1-5	1	0.0000	1.0000		
Stade	moy 6-10	1	3.1169	0.0935		
Stade	moy 11-15	1	3.6930	0.0698		
Stade	moy 16-20	1	2.8702	0.1066		
Stade	moy 21-25	1	2.5526	0.1217		
Stade	moy 26-30	1	2.6126	0.1225		
Stade	moy 31-35	1	2.4403	0.1348		
Stade	moy 36-40	1	2.2173	0.1529		
Stade	moy 41-45	1	1.5889	0.2227		
Stade	moy 46-50	1	0.8785	0.3604		
Stade	moy 51-55	1	0.1685	0.6861		
Stade	moy 56-60	1	0.0038	0.9516		
Stade	moy 61-65	1	0.2422	0.6283		
Stade	moy 66-70	1	0.8055	0.3807		
Stade	moy 71-75	1	1.4477	0.2437		
Stade	moy 76-80	1	2.2192	0.1527		
Stade	moy 81-85	1	3.3627	0.0824		
Stade	moy 86-90	1	4.8732	0.0398		
Stade	moy 91-95	1	6.7888	0.0174		

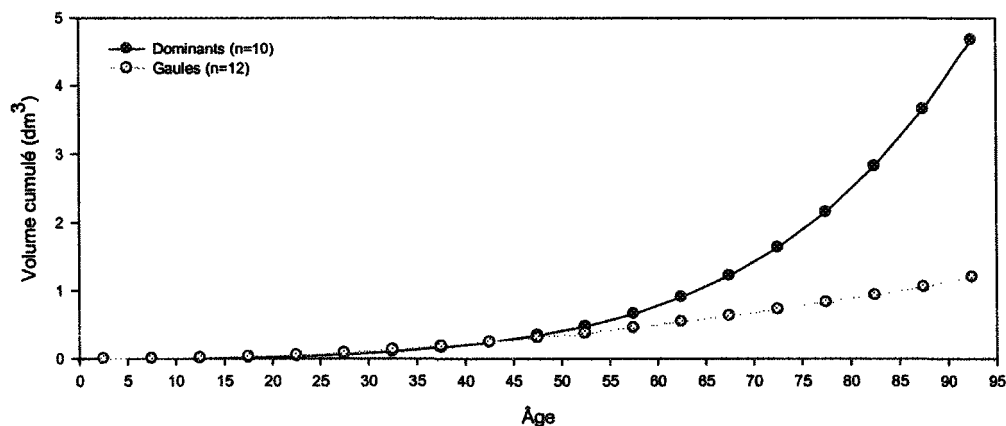


Figure 12. Volume cumulé des arbres dominants du site 2 et des gaules en fonction de l'âge.

Tableau 5. Résultats de l'analyse de variance à mesures répétées (ANOVAR) (a), et de l'analyse de la variance univariée pour chaque période consécutive de cinq ans (b), pour les différences de volume cumulé entre la phase juvénile des dominants du site 2 et les gaules.

(a) ANOVAR		df	F	P>F	G-G	H-F
Source						
Entre sujet						
Stade		1	6.3355	0.0205		
Dans sujet						
Âge		18	34.3943	0.0069	<0.0001	<0.0001
Âge X Stade		18	5.8339	0.0857	0.0042	0.0034
(b) ANOVA pour chaque période de croissance consécutive de cinq ans.						
Source	Âge	df	F	P>F		
Stade	moy 1-5	1	0.0000	1.0000		
Stade	moy 6-10	1	2.9635	0.1006		
Stade	moy 11-15	1	1.5449	0.2283		
Stade	moy 16-20	1	1.1756	0.2911		
Stade	moy 21-25	1	0.5500	0.4669		
Stade	moy 26-30	1	0.4100	0.5292		
Stade	moy 31-35	1	0.2281	0.6381		
Stade	moy 36-40	1	0.0903	0.7669		
Stade	moy 41-45	1	0.0022	0.9629		
Stade	moy 46-50	1	0.0912	0.7658		
Stade	moy 51-55	1	0.4178	0.5254		
Stade	moy 56-60	1	1.0947	0.3079		
Stade	moy 61-65	1	2.1920	0.1543		
Stade	moy 66-70	1	3.7456	0.0672		
Stade	moy 71-75	1	5.4068	0.0307		
Stade	moy 76-80	1	6.8750	0.0163		
Stade	moy 81-85	1	8.3832	0.0089		
Stade	moy 86-90	1	9.3966	0.0061		
Stade	moy 91-95	1	10.2246	0.0045		

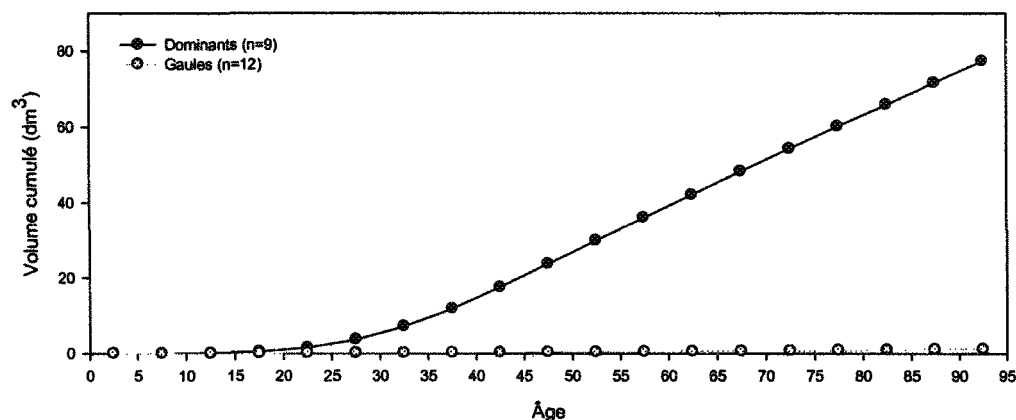


Figure 13. Volume cumulé des arbres dominants du site 3 et des gaules en fonction de l'âge.

Tableau 6. Résultats de l'analyse de variance à mesures répétées (ANOVAR) (a), et de l'analyse de la variance univariée pour chaque période consécutive de cinq ans (b), pour les différences de volume cumulé entre la phase juvénile des dominants du site 3 et des gaules.

(a) ANOVAR		df	F	P>F	G-G	H-F
Source						
Entre sujet						
Stade		1	103.0581	<0.0001		
Dans sujet						
Âge		18	40234.638	<0.0001	<0.0001	<0.0001
Âge X Stade		18	39127.614	<0.0001	<0.0001	<0.0001
(b) ANOVA pour chaque période de croissance consécutive de cinq ans.						
Source	Âge	df	F	P>F		
Stade	moy 1-5	1	3.1020	0.0943		
Stade	moy 6-10	1	10.8876	0.0038		
Stade	moy 11-15	1	15.7622	0.0008		
Stade	moy 16-20	1	25.9231	<0.0001		
Stade	moy 21-25	1	36.6421	<0.0001		
Stade	moy 26-30	1	55.8535	<0.0001		
Stade	moy 31-35	1	68.9216	<0.0001		
Stade	moy 36-40	1	68.6895	<0.0001		
Stade	moy 41-45	1	69.8674	<0.0001		
Stade	moy 46-50	1	69.8529	<0.0001		
Stade	moy 51-55	1	70.6570	<0.0001		
Stade	moy 56-60	1	75.3907	<0.0001		
Stade	moy 61-65	1	81.8553	<0.0001		
Stade	moy 66-70	1	88.1658	<0.0001		
Stade	moy 71-75	1	95.0194	<0.0001		
Stade	moy 76-80	1	106.1601	<0.0001		
Stade	moy 81-85	1	118.3600	<0.0001		
Stade	moy 86-90	1	127.3784	<0.0001		
Stade	moy 91-95	1	136.0537	<0.0001		

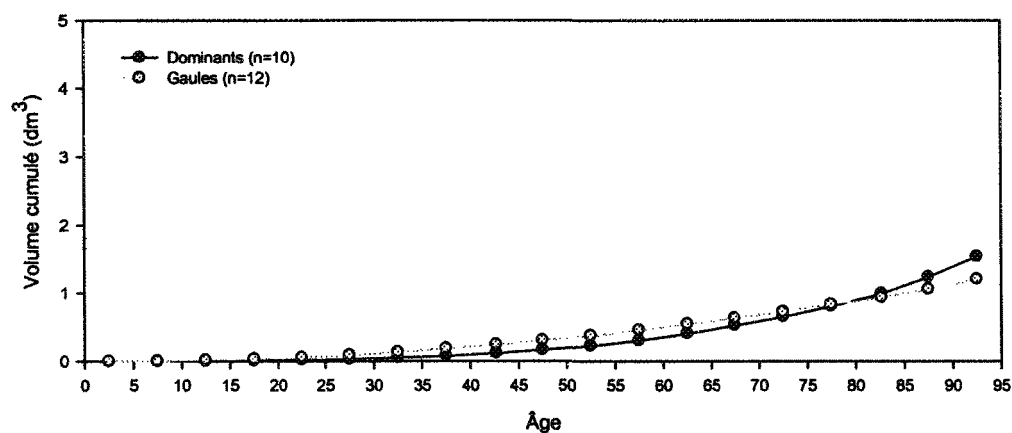


Figure 14. Volume cumulé des arbres dominants du site 4 et des gaules en fonction de l'âge.

Tableau 7. Résultats de l'analyse de variance à mesures répétées (ANOVAR) (a), et de l'analyse de la variance univariée pour chaque période consécutive de cinq ans (b), pour les différences de volume cumulé entre la phase juvénile des dominants du site 4 et des gaules.

(a) ANOVAR		df	F	P>F	G-G	H-F
Source						
Entre sujet						
Stade		1	0.0522	0.8215		
Dans sujet						
Âge		18	1.6259	0.3859	<0.0001	<0.0001
Âge X Stade		18	14.0149	0.0255	0.4537	0.4634
(b) ANOVA pour chaque période de croissance consécutive de cinq ans						
Source	Âge	df	F	P>F		
Stade	moy 1-5	1	0.0000	1.0000		
Stade	moy 6-10	1	3.4798	0.0769		
Stade	moy 11-15	1	3.5826	0.0730		
Stade	moy 16-20	1	2.6525	0.1190		
Stade	moy 21-25	1	2.3737	0.1391		
Stade	moy 26-30	1	2.3567	0.1404		
Stade	moy 31-35	1	2.0108	0.1716		
Stade	moy 36-40	1	1.9251	0.1806		
Stade	moy 41-45	1	1.7394	0.2021		
Stade	moy 46-50	1	1.4679	0.2398		
Stade	moy 51-55	1	1.1365	0.2991		
Stade	moy 56-60	1	0.8112	0.3785		
Stade	moy 61-65	1	0.4950	0.4898		
Stade	moy 66-70	1	0.2172	0.6462		
Stade	moy 71-75	1	0.0774	0.7837		
Stade	moy 76-80	1	0.0063	0.9374		
Stade	moy 81-85	1	0.0250	0.8760		
Stade	moy 86-90	1	0.1935	0.6647		
Stade	moy 91-95	1	0.4720	0.5000		

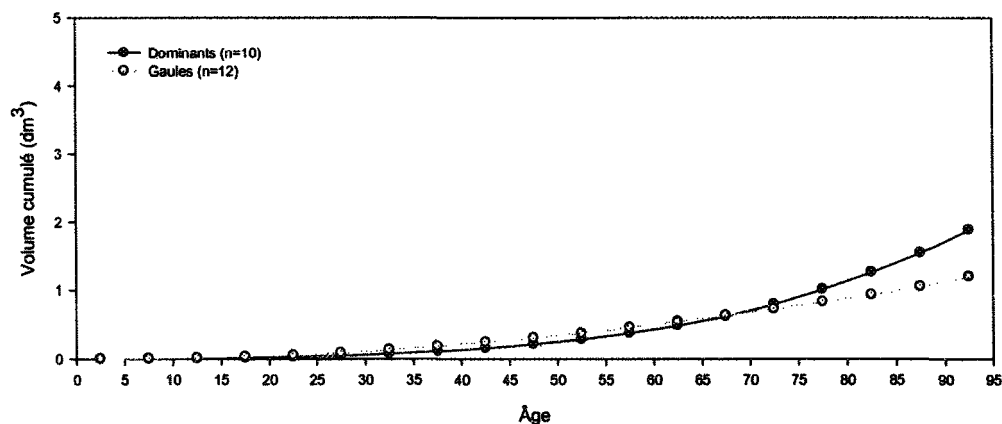


Figure 15. Volume cumulé des arbres dominants du site 5 et des gaules en fonction de l'âge.

Tableau 8. Résultats de l'analyse de variance à mesures répétées (ANOVAR) (a), et de l'analyse de la variance univariée pour chaque période consécutive de cinq ans (b), pour les différences de volume cumulé entre la phase juvénile des dominants du site 5 et des gaules.

(a) ANOVAR		df	F	P>F	G-G	H-F
Source						
Entre sujet						
Stade		1	0.1392	0.713		
Dans sujet						
1) Âge		18	7.6385	0.0596	<0.0001	<0.0001
2) Âge X Stade		18	12.9521	0.0285	0.1737	0.1725
(b) ANOVA pour chaque période de croissance consécutive de cinq ans.						
Source	Âge	df	F	P>F		
Stade	moy 1-5	1	0.0000	1.0000		
Stade	moy 6-10	1	3.4798	0.0769		
Stade	moy 11-15	1	1.9751	0.1753		
Stade	moy 16-20	1	1.6062	0.2196		
Stade	moy 21-25	1	1.1275	0.3010		
Stade	moy 26-30	1	1.0445	0.3190		
Stade	moy 31-35	1	0.8968	0.3549		
Stade	moy 36-40	1	0.8354	0.3716		
Stade	moy 41-45	1	0.7333	0.4020		
Stade	moy 46-50	1	0.5561	0.4645		
Stade	moy 51-55	1	0.3635	0.5533		
Stade	moy 56-60	1	0.2054	0.6553		
Stade	moy 61-65	1	0.0869	0.7712		
Stade	moy 66-70	1	0.0036	0.9528		
Stade	moy 71-75	1	0.0620	0.8060		
Stade	moy 76-80	1	0.3362	0.5685		
Stade	moy 81-85	1	0.8340	0.3720		
Stade	moy 86-90	1	1.4038	0.2500		
Stade	moy 91-95	1	2.0684	0.1658		

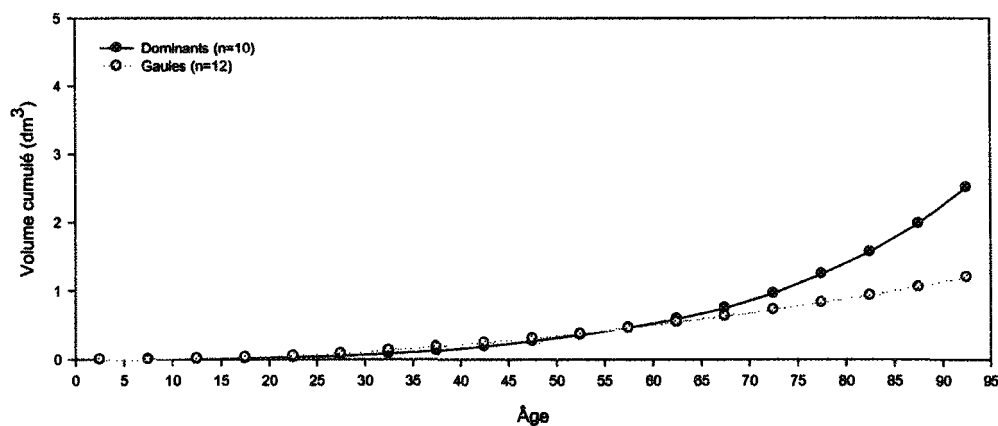


Figure 16. Volume cumulé des arbres dominants du site 6 et des gaules en fonction de l'âge.

Tableau 9. Résultats de l'analyse de variance à mesures répétées (ANOVAR) (a), et de l'analyse de la variance univariée pour chaque période consécutive de cinq ans (b), pour les différences de volume cumulé entre la phase juvénile des dominants du site 6 et des gaules.

(a) ANOVAR		df	F	P>F	G-G	H-F
Source						
Entre sujet						
Stade		1	0.8435	0.3693		
Dans sujet						
Âge		18	3.7711	0.1504	<0.0001	<0.0001
Âge X Stade		18	0.8803	0.6388	0.0908	0.0878
(b) ANOVA pour chaque période de croissance consécutive de cinq ans.						
Source	Âge	df	F	P>F		
Stade	moy 1-5	1	0.0000	1.0000		
Stade	moy 6-10	1	2.9635	0.1006		
Stade	moy 11-15	1	1.7772	0.1975		
Stade	moy 16-20	1	1.5361	0.2295		
Stade	moy 21-25	1	1.0698	0.3133		
Stade	moy 26-30	1	0.8820	0.3588		
Stade	moy 31-35	1	0.5871	0.4525		
Stade	moy 36-40	1	0.5117	0.4827		
Stade	moy 41-45	1	0.2732	0.6069		
Stade	moy 46-50	1	0.0806	0.7794		
Stade	moy 51-55	1	0.0101	0.9209		
Stade	moy 56-60	1	0.0017	0.9678		
Stade	moy 61-65	1	0.0383	0.8468		
Stade	moy 66-70	1	0.1834	0.6730		
Stade	moy 71-75	1	0.5159	0.4809		
Stade	moy 76-80	1	1.0714	0.3130		
Stade	moy 81-85	1	1.7393	0.2021		
Stade	moy 86-90	1	2.5541	0.1257		
Stade	moy 91-95	1	3.4582	0.0777		

3.2 Potentiel de croissance

L'analyse de variance univariée effectuée entre les volumes cumulés des tiges dominantes à 130 ans montre qu'il y a une différence significative entre les sites ($P < 0.0001$; Figure 17 et tableau 10). Selon le test t de Student, le site 3 est significativement différent de tous les autres sites. Le site 1 n'est pas significativement différent du site 2, mais il l'est avec les cinq autres. Les sites 2, 4, 5 et 6 ne sont pas significativement différents entre eux (Tableau 10).

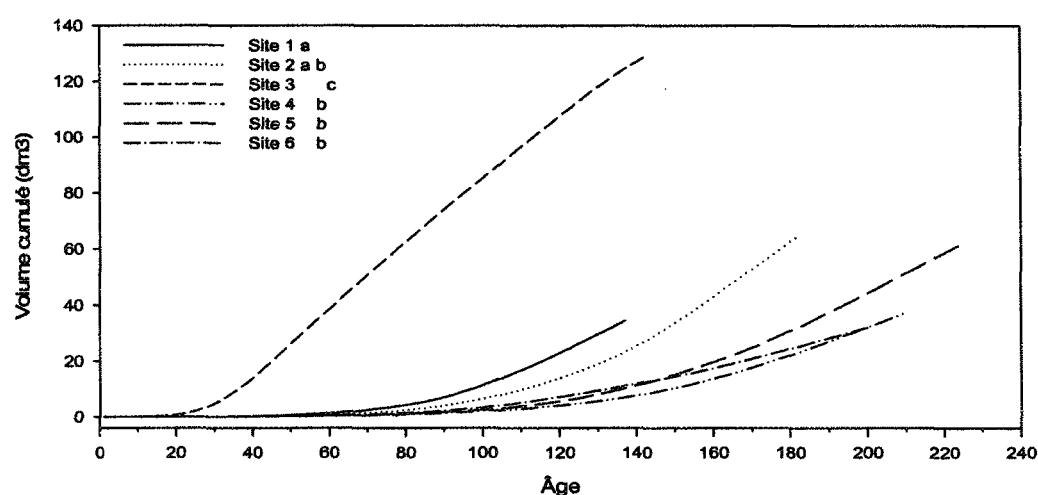


Figure 17. Volume cumulé moyen des 10 épinettes noires dominantes en fonction de l'âge pour les six sites.

Tableau 10. Résultats de l'analyse de variance univariée (ANOVA) (a), et du test Student (b), des volumes cumulés pour les épinettes noires dominantes à 130 ans pour chaque site. * Significativement différent

(a) ANOVA					
Source	df	MS	F ratio	P>F	
Volume	5	17 170.20	51.0873	<0.0001	
(b) Test de Student's					
Source	Site 1	Site 2	Site 3	Site 4	Site 5
Site 2	0.1997				
Site 3	<0.0001*	<0.0001*			
Site 4	0.0050*	0.1092	<0.0001*		
Site 5	0.0113*	0.1909	<0.0001*	0.7619	
Site 6	0.0170*	0.2491	<0.0001*	0.6447	0.874

L'analyse de variance univariée effectuée entre les pentes moyennes, au point d'inflexion, indique une différence significative entre les sites ($P=0.0009$; Figure 18 et Tableau 11). Selon le test t de Student les sites 1, 2 et 3 ne sont pas significativement différents entre eux mais ils le sont avec les sites 4, 5 et 6 (Tableau 11). Il n'y a pas de différence significative entre les sites 4, 5 et 6.

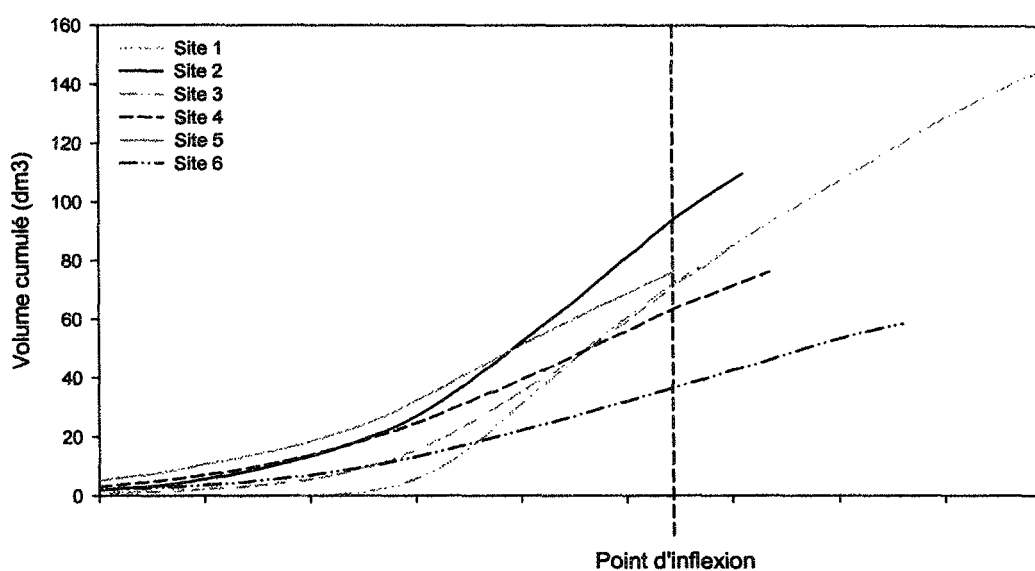


Figure 18. Synchronisation des courbes de volume moyennes des cinq tiges dominantes au point d'inflexion pour les six sites.

Tableau 11. Résultats de l'analyse de variance univariée (ANOVA) (a), et du test Student (b), des pentes des courbes de volumes cumulés pour les cinq épinettes noires présentant le meilleur taux de croissance pour les différents sites. * Significativement différent

(a) ANOVA					
Source	df	MS	F ratio	P>F	
Volume	5	0.78	6.3092	0.0009	
(b) Test de Student's					
Source	Site 1	Site 2	Site 3	Site 4	Site 5
Site 2	0.5825				
Site 3	0.873	0.4849			
Site 4	0.0240*	0.0098*	0.0332*		
Site 5	0.0127*	0.0050*	0.0182*	0.8951	
Site 6	0.0007*	0.0003*	0.0011*	0.2179	0.2415

CHAPITRE IV

DISCUSSION

4. Discussion

4.1 Dynamique du peuplement

4.1.1 Structure d'âge

Les peuplements naturels d'épinettes noires avec une structure d'âge équiennne sont typiquement issus de feu (Cogbill, 1985 ; Lieffers, 1986 ; Zoladeski et Maycock, 1990). Le site 3 présente une structure d'âge équiennne. Le feu aurait eu lieu vers 1845 et l'établissement de la majorité des tiges ($DHP \geq 1\text{cm}$) s'est faite pendant les 30 années suivant cette perturbation. Selon la littérature, l'établissement de l'épinette noire se fait en moins de trois ans après feu (St-Pierre et al. 1992). Dans ce cas-ci, la sous-estimation de l'âge des tiges et la présence de carie pourraient expliquer l'allongement de la période d'établissement. Le compte exact des cernes de croissance est possible seulement lorsque le décompte est fait au niveau du collet. Sans ce dernier, l'âge peut être typiquement sous-estimé de plus de 20 ans (DesRochers et Gagnon, 1997).

En l'absence de perturbations majeures pour une longue période, les peuplements d'épinettes noires développent une structure d'âge inéquiennne (Groot et Horton, 1994 ; DeGrandpré et al., 2000). Pour les sites 1, 2, 4, 5 et 6, qui présentent ce type de structure, le modèle de dynamique dominé par une cohorte initiale issue de feu devient donc inadéquat (Parish et al., 1999). La dynamique de trouée, contrôlée par des perturbations secondaires (McCarthy, 2001), serait plus appropriée. Les perturbations secondaires tels les épidémies d'insectes, les chablis (Anh Thu Pham et al., 2004 ; DeGrandpré et al., 2000 ; Kneeshaw et Bergeron, 1998 ; Harper et al., 2006), la carie (Hennon, 1995) et la mortalité naturelle, lorsque l'intervalle de feu excède l'espérance

de vie de l'espèce, causent de la mortalité et créent des ouvertures dans la canopée (Anh Thu Pham et al., 2004). Les ressources disponibles au niveau du sol et la quantité de lumière en sous-étage sont ainsi augmentées (DeRömer et al., 2007), car la compétition diminue. Ce nouvel espace devient alors accessible pour la régénération préétablie et/ou pour le recrutement d'une nouvelle régénération (Watt, 1947 ; Oliver et Larson, 1990). C'est le processus de remplacement des arbres morts par un ou des arbres qui mène aux changements dans la structure d'âge du peuplement (Anh Thu Pham et al., 2004).

La dynamique de trouée a été observée dans les régions boréales où les feux sont rares (Lässig et Motschalow, 2000 ; Drobyshev et Nihlgard, 2000 ; Kneeshaw et Bergeron, 1998). Les fréquences des feux dans la région étudiée varient entre 93 ans et 909 ans (Ministère des Ressources Naturelles, 2000). Même si certaines régions de l'aire d'étude ont une fréquence de feux élevée, il a été observé que même avec un cycle de feu de 100 ans, la dynamique de trouée peut être un élément important localement contribuant à la dynamique de la forêt à long terme (DeGrandpré et al., 2000).

Les structures d'âge inéquiennes procurent des informations sur le type de dynamique qui contrôle le peuplement. Par contre, elles fournissent peu d'information sur l'origine du peuplement et sur les perturbations qui induisent les ouvertures. Sans la présence d'une cohorte claire pour marquer l'origine du peuplement, il n'est pas possible de déterminer si le plus vieil arbre est issu de la perturbation d'origine (Groot et Horton, 1994). De plus, dans une structure d'âge inéquienne, les pics de recrutement ne correspondent pas nécessairement à une perturbation (Lorimer, 1985). L'épinette

noire se reproduit principalement par marcottage en absence de feu (Groot, 1984 ; Doucet, 1988), il n'est donc pas nécessaire d'avoir une perturbation pour qu'il y ait recrutement d'individus (Anh Thu Pham et al., 2004). L'analyse de la croissance des tiges devient donc nécessaire pour déterminer les périodes où sont survenues les perturbations secondaires et la nature de celles qui ont eu le plus d'impact sur la structure des peuplements.

4.1.2 Indice de croissance

Les courbes d'indices de croissance ont permis de faire ressortir plusieurs périodes synchrones de réduction de croissance soit 1815-1825, 1835-1848, 1855-1868, 1920-1935 et 1970-1980. Ces réductions de croissance présentent un patron typique de celles causées par la TBE (Blais, 1962). Elles sont en forme de vallée et présentent une diminution de la variation inter-annuelle de croissance (Morin, 1998). Elles sont aussi synchrones avec des épidémies identifiées dans d'autres études (Levasseur, 2000 ; Jardon et al., 2003 ; Morin et Laprise, 1990 ; Krause, 1997). Par contre, un certain décalage temporel entre les réductions de croissance des sites au nord et des sites plus au sud est noté. Levasseur (2000) a également observé cette variation latitudinale. Les peuplements purs d'épinette noire qui se situent à des latitudes relativement nordiques, comme ceux de l'étude, sont moins susceptibles aux épidémies de la TBE cependant, il a été démontré que ces derniers sont aussi affectés par la TBE (Levasseur, 2000 ; Krause et Morin, 1995). Les épidémies ont un impact significatif sur la croissance des arbres jusqu'au 53^e parallèle (Levasseur, 2000), mais elles y sont moins sévères et leur importance est plus localisée dans le paysage et dans les peuplements (Blais, 1968, 1983 ; Blais et Archambault, 1982 ; Hardy, 1984 ; Morin et Laprise, 1990). La

synchronisation des réductions de croissance identifiées sur les courbes indicées avec des épidémies connues et la présence des ces dernières jusqu'au 53^e parallèle nous permet d'interpréter les réductions de croissance comme étant le résultat d'épidémies de la TBE et non le résultat de conditions climatiques défavorables.

4.1.3 Reprises de croissance

L'identification des reprises de croissance sur les courbes de largeur des cernes permet d'identifier les perturbations passées ayant affecté la canopée (Parish et al., 1999). Les arbres sous couvert réagissent positivement à l'ouverture de la canopée par l'augmentation de leur croissance (Crossley, 1976 ; Lussier et al., 1992 ; Paquin et Doucet, 1992). Il est possible de différencier les reprises de croissance des autres facteurs qui influencent la croissance tels les variations climatiques, par leur effets à plus long terme sur la croissance (Lorimer et Frelich, 1989).

Les deux périodes principales de reprises de croissance, celles de 1865 et de 1925 semblent être le résultat de l'ouverture de la canopée produit lors du passage de deux périodes que l'on interprète comme étant des périodes épidémiques de la TBE, soit celles de 1855 et 1920 (Figure 7). En 1860, les arbres dans la canopée avaient entre 11 ans pour le site le plus jeune (site 3) et 200 ans pour le site le plus vieux (Site 6). Pour les sites les plus âgés (sites 4 et 6), il est possible que certains arbres fussent déjà en phase de sénescence et que l'épidémie ait accéléré leur déclin. En effet, plus l'arbre vieillit et plus il réduit ses activités physiologiques, ce qui le rend moins résistant aux attaques d'insectes (Kramer et Kozlowski, 1960 ; Wareing et Seth, 1967 ; Kozlowski, 1969 ; Noodén et Leopold, 1988). Pour les sites plus jeunes (sites 1, 2 et 5), la phase de

sénescence a peut-être été déclenchée par les épidémies de 1820 et 1840, car sans perturbations, les arbres auraient pu être encore en phase de croissance juvénile ou de maturité. Certains auteurs ont souligné que les épidémies influençaient négativement la croissance de la tige en provoquant ou accélérant son déclin (Lussier et al., 2002 ; Lavoie, 2001). En 1920, les arbres dans la canopée étaient encore plus âgés. Il est probable que plusieurs tiges étaient en phase de sénescence à ce moment et que l'épidémie ait accéléré leur mort. Ces deux périodes de reprise de croissance viennent appuyer l'interprétation selon laquelle il y a eu des épidémies de la TBE en 1860 et 1920 et que ces dernières ont causé de la mortalité chez les arbres des peuplements, ce qui a mené à la formation de trouées dans la canopée.

4.1.4 Impact des trouées sur la croissance des arbres dominants des sites inéquiennes

La dynamique de trouée a une influence importante sur la croissance des arbres dominants des peuplements à structure d'âge inéquienne. L'analyse des courbes d'accroissement annuel en volume et de largeur de cernes des tiges dominantes le confirme. Deux types de patrons de croissance ont été observés. Le premier, qui provient d'un peuplement équienne, est typique d'une tige dominante installée en milieu ouvert après un feu. Le second, qui provient des peuplements inéquiennes, est très différent. Il présente une longue période de faible croissance juvénile, des augmentations abruptes de croissance et des plateaux (figures 8 et 9). Pour expliquer ce patron de croissance, nous avons posé l'hypothèse que les arbres dominants récoltés dans les sites à structure inéquienne n'ont pas toujours été dominants. Ils auraient crû initialement sous le couvert de vrais dominants formés par la cohorte régénérée après

feu. Suite au passage de plusieurs perturbations secondaires, les arbres de la première cohorte seraient morts ce qui aurait permis aux tiges sous le couvert de croître et d'atteindre la canopée. La comparaison entre la croissance des gaules d'un peuplement de structure équiennne avec la croissance juvénile des arbres provenant des peuplements inéquiennne vient appuyer cette hypothèse. Pendant 70 ans à plus 95 ans, la croissance juvénile des arbres dominants était comparable à celle des gaules (figures 11 à 16 et tableaux 4 à 9), ce qui démontre que les arbres dominants échantillonnés ont passé plusieurs années sous-couvert. C'est à la suite des périodes épidémiques de 1860 et 1920 et de la formation de trouées qui s'en suivirent, que leur taux de croissance a rapidement augmenté (Figure 10). La croissance de plusieurs gaules dans des conditions d'oppression, suivie d'une période de reprise de croissance, confirme que quelques individus ont été recrutés dans la canopée suivant la création d'une trouée (Kneeshaw, 1992). Ce remplacement d'arbres morts par des tiges relativement âgées est possible, car l'âge chronologique ne concorde pas nécessairement avec l'âge physiologique. Le premier correspond au nombre d'années depuis la germination et le second au stade de développement (Assmann, 1970). Par exemple, une tige de 140 ans pourrait être en sénescence et une autre en phase de croissance juvénile ou de maturité, tout dépendamment de leurs conditions historiques respectives de croissance. Lors des ouvertures dans la canopée en 1865 et en 1925, les gaules avaient un âge chronologique avancé, certaines avaient plus de 120 ans. Cependant, elles étaient encore en phase de croissance juvénile. Les nombreuses décennies passées sous-couvert expliquent ce phénomène. En effet, la période d'oppression augmente significativement la longévité des arbres (Robichaud et Methven, 1993) en les gardant dans un stade de croissance juvénile (Crossley, 1976). C'est leur jeune âge physiologique qui leur a permis de

profiter des ouvertures dans la canopée. Cette capacité qu'ont les gaules à avoir des reprises de croissance après plusieurs décennies passées sous-couvert a aussi été observée par d'autres auteurs (Lavoie, 2001 ; Kneeshaw, 1992).

Les courbes de croissance des arbres dominants du site équienné (site 3) viennent également appuyer l'hypothèse émise précédemment. Le site 3 semble être en phase de transition pour devenir un site à structure d'âge inéquienné. La canopée montre des signes de dépérissement, car plusieurs arbres morts ont été observés et d'autres présentaient de la carie. De plus, suite à l'épidémie de 1970-1979, plusieurs arbres dominants sont entrés en sénescence et la croissance radiale des gaules a commencé à surpasser celle des dominants. Ces résultats montrent qu'avec d'autres perturbations secondaires, la mortalité chez les dominants devrait augmenter, ce qui favorisera la croissance des tiges sous-couvert et mènera à la formation d'une structure d'âge inéquienné.

En résumé, les peuplements à structure équienné ont évolué vers des peuplements à structure inéquienné à la suite de perturbations secondaires. Les dominants provenant de la première cohorte ont été remplacés dans la canopée par des tiges qui étaient auparavant opprimées. C'est à la suite de la formation de trouées causées par la TBE, que ces tiges ont pu augmenter leur taux de croissance et atteindre la canopée. Cependant, ces arbres ne peuvent pas être considérés comme de vrais dominants. Ils sont plutôt des « pseudo-dominants », car leur patron de croissance n'est pas semblable à celui d'un arbre typique des formations équiennes (figure 10).

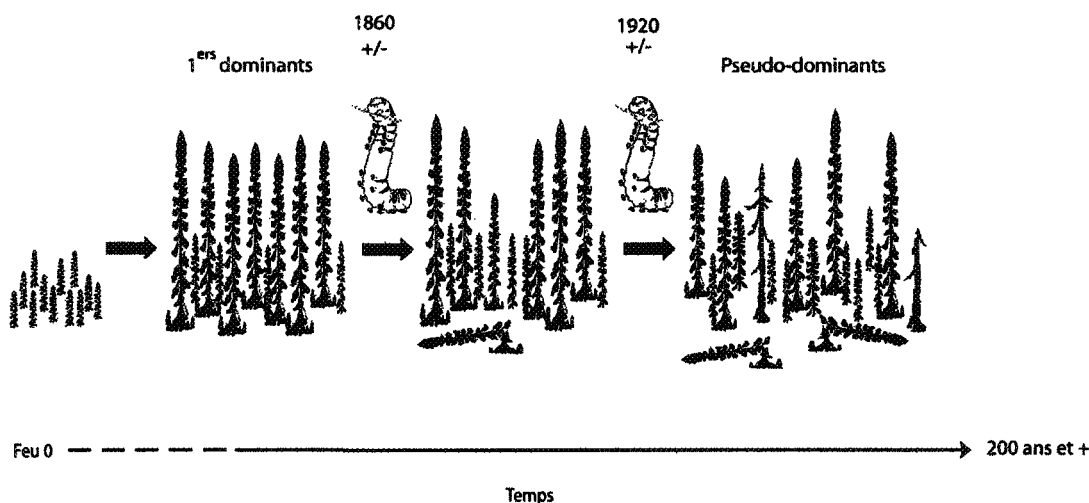


Figure 19. Schéma de la dynamique de trouée des vieilles forêts d'épinettes noires

La dynamique de trouée devrait perdurer aussi longtemps qu'il n'y a pas de perturbation majeure. Dans les sites à structure d'âge inéquienne étudiés, de nombreux signes montrent qu'il y aura encore des changements dans la canopée. Des arbres morts ont été observés, plusieurs arbres étudiés sont en sénescence (Figure 19) et la croissance radiale moyenne des gaules surpasse maintenant celle des « pseudo-dominants ». Ceci montre qu'il y aura encore un remplacement des arbres dans la canopée par les tiges présentement sous-couvert.

4.2 Potentiel de croissance

La dynamique de trouée influence la croissance des arbres en permettant aux tiges opprimées d'atteindre la canopée. Il est donc important de savoir si la période de croissance ralentie qu'ont connue les arbres « pseudo-dominants » influence leur croissance même après l'ouverture du milieu. À la suite de l'ouverture de la canopée, les arbres « pseudo-dominants » des sites 1 et 2 ont montré un taux maximum de croissance comparable à celui des arbres dominants du site équienne (site 3). Les arbres

des sites 4, 5 et 6 ont présenté une augmentation qui est cependant restée inférieure aux arbres du site 3. Plusieurs hypothèses peuvent expliquer pourquoi le taux de croissance des arbres de certains sites ne rattrape jamais celui des arbres du site 3. Pour le site 6, il semble que la qualité du site ait pu avoir un impact sur son potentiel de croissance. La matière organique avait une épaisseur d'environ 50 cm et lors de l'échantillonnage réalisé en juillet, une partie de cette matière organique était encore gelée. Une couche de mousse épaisse ralentit l'augmentation de la température du sol ainsi que le taux de décomposition, ce qui fait diminuer la productivité (Harper et al., 2003). Pour les sites 4 et 5 la longueur de la période d'oppression et l'âge de l'individu lors de la reprise de croissance ne seraient pas la cause. Selon certains auteurs, la longueur de la période d'oppression n'est pas une variable prédictive pour déterminer la réponse de la croissance après une reprise de croissance chez l'épinette blanche et noire. Ce serait plutôt le nombre d'années depuis la reprise de croissance qui le serait (Johnstone, 1978 ; Wright et al., 2000). L'âge de l'individu n'a pas non plus été rapporté comme étant un facteur important pour la réponse de la croissance suite à une reprise (Crossley, 1976 ; Johnstone, 1978). Il y a plusieurs hypothèses qui peuvent expliquer pourquoi certains sites conservent un taux de croissance inférieur au site à structure d'âge équiennne et ce, malgré une reprise de croissance. La première est qu'il est possible que les « pseudo-dominants » des sites 4, 5 et 6 se situaient à la périphérie des trouées. L'augmentation des ressources disponibles aurait été plus faible qu'au centre de la trouée. Une seconde hypothèse est que la densité plus élevée des sites 1 et 2 a accentué l'impact des trouées sur les tiges opprimées, car selon Whitmore (1989) les effets d'une perturbation de la canopée sont plus importants dans les forêts dont le couvert forestier est dense, parce que les contrastes dans la quantité de lumière disponible sont plus élevés à la suite d'une

perturbation. Donc, les trouées n'ont pas le même impact chez les arbres de peuplements de densité différente. La dernière hypothèse concerne la grandeur des trouées, qui était probablement plus importante dans les sites 1 et 2 que dans les autres sites. Finalement, il n'est pas possible d'expliquer cette différence définitivement, car les arbres n'ont pas crû dans les mêmes conditions, soit après un feu et après l'ouverture du milieu. Quoi qu'il en soit, l'analyse de la croissance après la reprise de croissance chez les tiges pseudo-dominantes des peuplements inéquiennes donne une meilleure estimation du potentiel de croissance des sites. Cependant, le plein potentiel de croissance d'un territoire devrait être évalué à partir de l'analyse des peuplements ayant une structure d'âge équiienne. Sans cela, il y a une forte chance de sous-estimer le potentiel de croissance.

CHAPITRE V
CONCLUSION

5. Conclusion

Cette étude avait comme objectif de définir la dynamique et la croissance des vieux peuplements d'épinette noire entre les 51^e et 52^e parallèles. Les résultats obtenus démontrent qu'en l'absence de feux pour une longue période, les épidémies de la TBE contrôlent la dynamique des peuplements. Les épidémies de la TBE créent des trouées en causant de la mortalité chez les arbres de la canopée. La diminution de la compétition et l'augmentation des ressources qu'engendrent ces ouvertures permettent aux tiges du sous-couvert d'augmenter leur taux de croissance. Ces tiges peuvent alors rejoindre la canopée. Cependant, elles ne peuvent pas être considérées comme de vrais dominants, car leur patron de croissance n'est pas celui d'un arbre issu d'un feu et qui a toujours été dominant. Le taux de croissance des « pseudo-dominants » après une reprise de croissance peut être comparable à celui d'un arbre dominant issu d'un feu.

L'analyse de la croissance des « pseudo-dominants » peut mener à sous-estimer le potentiel de croissance d'un site, car les tiges analysées n'ont pas cru dans des conditions optimales tout au long de leur vie. Ces résultats viennent confirmer notre hypothèse de travail qui supposait que le faible taux de croissance des arbres des vieux peuplements était relié à d'autres facteurs que le climat. Dans le cas présent, c'est la croissance en sous-étage qui serait la cause du faible taux de croissance observé chez les arbres de ces sites inéquiennes et non le climat. Cette étude met en évidence l'importance de bien comprendre la dynamique des peuplements lors de l'évaluation de la qualité d'une station pour s'assurer d'avoir un potentiel de croissance plus réaliste.

6. Bibliographies

- Ahn Thu Pham., DeGranpré, L. et Bergeron, Y. 2004 Gap dynamics and replacement patterns in gaps of the northeastern boreal of Quebec. *Can. J. For. Res.* 34 : 353-364.
- Archambault, S. et Bergeron, Y. 1992. An 802-year tree-ring chronology from the Quebec boreal forest. *Can. J. For. Res.* 22 : 674-682.
- Assmann, E. 1970. The principles of forest yield study. Pergamon Press, New York. 506 p.
- Bergeron, J.-F. 1996. La pessière noire à mousses. Dans *Manuel de foresterie*, p. 132-279. Presses de l'Université Laval, Ordre des ingénieurs forestiers du Québec, Sainte-Foy, 1428 p.
- Blais, J.R. 1983. Les forêts de la Côte Nord au Québec sont-elles sujettes aux déprédations par la tordeuse ? *For. Chron.* 59 : 17-20.
- Blais, J.R. 1968. Regional variation in susceptibility of eastern North American forest to budworm attack based on history of outbreaks. *For. Chron.* 44 : 17-23.
- Blais, J.R. 1962. Collection and analysis of radial growth data from trees for evidence of past spruce budworm outbreaks. *For. Chron.* 38 : 474-483.
- Blais, J.R. et Archambault, L. 1982. Vulnérabilité du sapin baumier aux attaques de la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec. Canadian Forestry Service, Laurentian Forest Research Center. Ste-Foy. 21 p.

- Brooks, JR., Flanagan, LB. et Ehleringer, JR. 1998. Responses of boreal conifers to climate fluctuations : indications from tree-ring widths and carbon isotope analyses. *Can. J. For. Res.* 28 : 524-533.
- Burns, R.M. et Honkala, B.H., 1990. *Silvics of North America : Conifers*. U.S. Department of Agriculture, Washington, 1 675 p.
- Carmean, W.H. 1972. Site Index Curves for Upland Oaks in the Central States. *For. Sci.* 18 : 109-120.
- Cogbill, C.V. 1985. Dynamics of the boreal forests of the Laurentian Highlands, Canada. *Can. J. For. Res.* 15 : 252-261.
- Cook, E.R. et Holmes, R.L. 1986. User manual for program Arstan. Dans : *Tree-ring chronologies of western North America : California, Eastern Oregon and Northern Great Basin*. Edited by R.L. Holmes, R.K., Adams and H.C. Fritts. University of Arizona, Tucson. *Chronology Series VI*. p. 50-65.
- Crossley, D.I. 1976. Growth response of Spruce and Fir to release from suppression. *For. Chron.* 52 : 189-193.
- Dang, Q.L. et Lieffers, V.J. 1989. Climate and annual ring growth of black spruce in some Alberta peatlands. *Can. J. Bot.* 67 : 1885-1889.
- D'Arrigo, R.D., Jacoby, G.C., Free, R.M. 1992. Tree-ring width and maximum latewood density at the North American tree line : parameters of climatic change. *Can. J. For. Res.* 22 : 1290-1296.
- DeGranpré, L., Morissette, J. et Gauthier, S. 2000. Long-term post-fire changes in the northeastern boreal forest of Quebec. *J. Veg. Sci.* 11 : 791-800.

- DeRömer, H.A., Kneeshaw, D.D. et Bergeron, Y. 2007. Small gap dynamics in the southern boreal forest of eastern Canada : do canopy gaps influence stand development? *J. Veg. Sci.* 18 : 815-826.
- Deslauriers, A., Morin, H., Urbinati, C. et Carrer, M. 2003a. Daily weather response of balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) stem radius increment from dendrometer analysis in the boreal forests of Quebec (Canada). *Trees* 17 : 477-484.
- Deslauriers, A., Morin, H. et Begin, Y. 2003b. Cellular phenology of annual ring formation of *Abies balsamea* (L.) Mill. in the Québec boreal forest (Canada). *Can. J. For. Res.* 33 : 190-200.
- DesRochers, A. et Gagnon, R. 1997. Is Ring Count at Ground Level a Good Estimation of Black Spruce Age ? *Can. J. For. Res.* 27: 1263-1267.
- Doucet, R. 1988. La régénération préétablie dans les peuplements forestiers naturels du Québec. *For. Chron.* 64 : 116-120.
- Drobyshev, I. et Nihlgård, B. 2000. Growth response of spruce saplings in relation to climatic conditions along a gradient of gap size. *Can. J. For. Res.* 30 : 930-938.
- Dyer, M.E. et Bailey R.L. 1987. A test of six methods for estimating true heights from stem analysis data. *For. Sci.* 33(1) : 3-13.
- Environnement Canada. Normales Climatiques Canadiennes. 1971-2000 (Bonnard, Québec)
- Fantin, N. et Morin, H. 2002. Croissance juvénile comparée de deux générations successives de semis d'épinette noire issus de graines après feu en forêt boréale, Québec. *Can. J. For. Res.* 32 : 1478-1490.

- Farrar, J.L. 1996. Trees in Canada. Service canadien des forêts, Montréal, 502 p.
- Fernandez, G.C.J. 1991. Repeated measure analysis of line-source sprinkler experiments. HortScience, 26 : 339-342.
- Fritts, J. C. 1971. Dendroclimatology and dendroecology. Quaternary Research. 1 : 419-449.
- Fritts, J. C. 1976. Tree rings and climate. Academic Presse, New York 567 p.
- Fritts, H. C. et Swetnam, T. W. 1989. Dendroecology : a tool for evaluating variations in past and present forest environments. Adv. Ecol. Res. 19 : 111-188.
- Gagnon, D. 1995. Courte histoire d'une jeune forêt. Quatre-Temps 19 : 20-23.
- Gagnon, R. and Morin, H. 2001. Les forêts d'épinette noire du Québec: dynamique, perturbations et biodiversité. Nat. Can. 125: 26-35.
- Gagnon, R. et Payette, S. 1985. Régression holocène du couvert coniférien à la limite des forêts (Québec nordique). Can. J. Bot. 63 (7) : 1213-1225.
- Girardin, M.-P., Tardif, J. et Bergeron, Y. 2002. Dynamics of eastern larch stands and its relationships with larch sawfly outbreaks in the northern Clay Belt of Quebec. Can. J. For. Res. 32 (2) : 206-216.
- Groot, A. et Horton, B.J. 1994. Age and size structure of natural and second-growth peatland *Picea mariana* stands. Can. J. For. Res. 24 (2) : 225-233.

- Groot, A. 1984. Stand and site conditions associated with abundance of black spruce advance growth in the northern clay section of Ontario. Can. For. Serv. Gt. Lakes For. Cent. Inf. Rep. 15p.
- Hardy, Y. 1984. La tordeuse des bourgeons de l'épinette... un mythe ou une réalité? Revue d'entomologie du Québec. Vol. 29 no. 1. p. 35-39.
- Harper, K.A., Bergeron, Y., Drapeau, P., Gauthier, S. et DeGranpré, L. 2006. Changes in spacial pattern of trees and snags during structural development in *Picea mariana* boreal forests. J. Veg. Sci. 17 : 625-636.
- Harper, K., Boudreault, C., DeGrandpré, L., Drapeau, P., Gauthier, S. et Bergeron, Y. 2003. Structure, composition, and diversity of old-growth black spruce boreal forest of the Clay Belt region in Quebec and Ontario. Environnemental Review. 11 : S79-S98.
- Hennon, P.E. 1995. Are heart rot fungi major factors of disturbance in gap-dynamic forests? Northwest science. 69 (4) : 284-293.
- Hofgaard, A., Tardif, J. et Bergeron, Y. 1999. Dendroclimatic response of *Picea mariana* and *Pinus banksiana* along a latitudinal gradient in the eastern Canadian boreal forest. Can. J. For. Res. 29 : 1333-1346.
- Holmes, R.L. 1983. Computer assisted quality control in tree-ring dating and measurement. Tree-Ring Bulletin. 43 : 69-78.
- Holmes, R. L. et Swetnam, T. W. 1996. Dendroecology program library : program Outbreak user's manual. Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona, Tucson. 8p.

- Jardon, Y., Morin, H. et Ditilleul, P. 2003. Periodicity and synchronism of outbreaks of spruce budworm in Quebec. *Can. J. For. Res.* 33(10) : 1947-1961.
- Johnstone, W.D. 1978. Growth of fir and spruce advance growth and logging (unmerchantable) residuals following logging in west-central Alberta. Information Report Northern Forest Research Center. Canada. 16p.
- Kneeshaw, D.D et Bergeron, Y. 1998. Canopy gap characteristics and tree replacement in the southeastern boreal forest. *Ecology*. 79 (3) : 783-794.
- Kneeshaw, D.D. 1992. Tree population dynamics of some old sub-boreal spruce stands. Mémoire de maîtrise. University of British Columbia, Vancouver. 123p.
- Kozlowski, T.T. 1969. Tree physiology and forest pests. *J.For.* 69 : 118-122.
- Krause, C. 1997. The use of dendrochronological material from buildings to get information about past spruce budworm outbreaks. *Can. J. For. Res.* 27 : 69-75.
- Krause, C. et Morin, H. 1995. Impact of spruce budworm defoliation on the number of latewood tracheids in balsam fir and black spruce. *Can. J. For. Res.* 25 : 2029-2034.
- Kramer, P.J. et Kozlowski, T.T. 1960. Physiology of trees. McGraw-hill, New York. 642 p.
- Lässig, R. et Motschalow, S.W. 2000. Forest research-effects of wind fall. East-West collaboration using the example of the effects of storms on forests in the Ural. *Forum fur Wissen*. (2000) : 37-45.

- Lavoie, M. 2001. Caractérisation de la phase de sénescence chez l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P) à partir de l'accroissement annuel en volume de la tige. Mémoire de maîtrise. Université du Québec à Chicoutimi, Saguenay. 138 p.
- Levasseur, L. 2000. Analyse dendroécologique de l'impact de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana*) suivant un gradient latitudinal en zone boréale au Québec. Mémoire de maîtrise. Université du Québec à Chicoutimi, Saguenay. 86 p.
- Lieffers, V.J. 1986. Stand structure, variability in growth and intraspecific competition in a peatland stand of black spruce *Picea mariana*. *Holarct. Ecol.* 9 : 58-64.
- Lorimer, C.G. 1985. Methodological considerations in the analysis of forest disturbance history. *Can. J. For. Res.* 15 : 200-213.
- Lorimer, C.G. et Frelich, L.E. 1989. A methodology for estimating canopy disturbance frequency and intensity in dense temperate forests. *Can. J. For. Res.* 19 : 651-663.
- Lussier, J.M., Morin, H. et Gagnon, R. 2002. Mortality in Black Spruce of Fire or Clear-Cut Origin. *Can. J. For. Res.* 32: 539-547.
- Lussier, J.M., Morin, H. et Gagnon, R. 1992. Comparative growth and yield of layer- and seed-origin black spruce (*Picea mariana*) stands in Quebec. *Can. J. For. Res.* 22 : 465-473.
- Matboueriahi, M. 2006. La dynamique et la croissance de jeunes peuplements d'épinettes noires (*Picea mariana* (Mill. B.S.P.) entre les 51^{ième} et 52^{ième} parallèles au Québec, Mémoire de Maîtrise. Université du Québec à Chicoutimi, Saguenay. 115p.

- McCarthy, J. 2001. Gap dynamics of forest trees : a review with particular attention to boreal forests. *Environmental Reviews*. 9(1) : 1-59.
- Ministère des Ressources naturelles 2003. Vegetation Zones and Bioclimatic Domains in Québec. MRN 2003-3016.
- Ministère des Ressources naturelles 2000. La limite nordique des forêts attribuables. MRN mars 2000. 100 p.
- Morin, H. 1998. Importance et évolution des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans l'est du Canada : l'apport de la dendrochronologie. *Géographie physique et Quaternaire*. 52 : 237-244.
- Morin, H., Laprise, D. et Bergeron, Y. 1993. Chronology of spruce budworm outbreaks near Lake Duparquet, Abitibi region, Quebec. *Can. J. For. Res.* 23 : 1497-1506.
- 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.
- Noodén, L.D. et Leopold, A.C. 1988. Senescence and aging in plants. Academic Press, San Diego, CA. 517 p.
- Nowacki, G. J. et Abrams, M. D. 1997. Radial-growth averaging criteria for reconstructing disturbance histories from presettlement-origin oaks. Dans *Ecological-Monographs*. 67: 225-249.
- Oliver, C.D. et Larson, B.C. 1990. Forest stand dynamics. McGraw-Hill, Montréal, Québec. 467 p.

- O'Neil, L.C. 1963. The suppression of growth rings in jack pine in relation to defoliation by the Swaine jack-pine sawfly. *Can. J. Bot.* 41 : 227-235.
- Paquin, R. et Doucet, R. 1992. Height growth patterns of black spruce regeneration of layer-origin in boreal forest in Quebec. *Can. J. For. Res.* 22 : 613-621.
- Parent, B. 1994. Ressource et industrie forestières. Portrait statistique 1994. Ministère des Ressources naturelles du Québec, Charlesbourg, Que. Rapp. RN 94-3100.
- Parish, R., Antos, J.A. et Fortin, M.J. 1999. Stand development in an old-growth subalpine forest in southern interior British Columbia. *Can. J. For. Res.* 29(9) : 1347-1356.
- Robichaud, E. et Methven, I.R. 1993. The effect of site quality on the timing of stand breakup, trees longevity, and the maximum attainable height of black spruce. *Can. J. For. Res.* 23: 1514-1519.
- Saucier, J.P., Bergeron, J.F., Grondin, P. et Robitaille, A. 1998. Les régions écologiques du Québec méridional (3 ième version) : une des éléments du système hiérarchique de classification écologique du territoire mis au point par le ministère des Ressources naturelles. *L'Aubelle* 124 : 1-12.
- Scheiner, S.M. et Gurevitch, J. 1993. Design and analysis of ecological experiments. Chapman et Hall Inc., New York, Londres.
- Schweingruber, FH., Briffa, KR. Et Nogler, P. 1993. A tree-ring densitometric transect from Alaska to Labrador. *Int. J. Biometeorol.* 37 : 151-169.
- Stokes, M. A., et Smiley T. L. 1968. An introduction to tree-ring dating. University of Chicago Press, Chicago, London. 73 p.

- St-Pierre, H., Gagnon, R. et Bellefleur, P. 1992. Régénération après feu de l'épinette noire (*Picea mariana*) et du pin gris (*Pinus banksiana*) dans la forêt boréale, Québec. Can. J. For. Res. 22 : 474-481
- Swetnam, T. W., M. A. Thompson et W.K. Sutherland. 1985. Spruce budworm handbook. Using dendrochronology to measure radial growth of defoliated trees. United States Department of Agriculture handbook no. 639. 39 p.
- Watt, A.S. 1947. Pattern and process in the plant community. J. Ecol. 35 (1/2) : 1-22.
- Wareing, P.F. et Seth, A.K. 1967. Ageing and senescence in the whole plant. pp. 543-558. Dans : W.H. Woolhouse, ed. Aspects of the biology of ageing. Symp. Soc. Exp. Biol. XXI. Cambridge University Press, London. 634 p.
- Whitmore, T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. Ecology. 70 : 536-538.
- Wright, E.F., Canham, C.D. et Coates, K.D. 2000. Effects of suppression and release on sapling growth for 11 tree species of northern, interior British Columbia. Can. J. For. Res. 30 P: 1571-1580.
- Zoladeski, C.A. et Maycock, P.F. 1990. Dynamics of the boreal forest in northwestern Ontario. American Midland Naturalist 124 (2) : 289-300