

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

THÈSE

PRÉSENTÉE À

L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À CHICOUTIMI

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DU DOCTORAT EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR

SYLVAIN FORTIN

EXPANSION POSTCOLONIALE DU TREMBLE

(*POPULUS TREMULOIDES*)

DANS LE BASSIN DE LA RIVIÈRE YORK, EN GASPÉSIE

2008



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.

Remerciements

Cette thèse est le résultat d'un long cheminement. Plusieurs personnes ont participé à sa réalisation et je tiens à les en remercier.

Merci à Réjean Gagnon pour m'avoir initié à la recherche. Il a été mon directeur et j'entretiens régulièrement avec lui de longues et intéressantes discussions sur la foresterie, l'écologie forestière et bien d'autres sujets.

Merci à Robert Labbé, technicien forestier. Pendant plusieurs saisons, il m'a accompagné sur tous les chemins forestiers de la Gaspésie.

Merci à Mathieu Côté, compagnon d'étude au doctorat, devenu mon fidèle comparsse en recherche forestière gaspésienne, pour son assistance et ses précieux conseils au fil des nombreuses versions de cette thèse.

Merci au Cégep de la Gaspésie et des Îles pour m'avoir accordé, à titre d'employeur, la liberté nécessaire pour entreprendre et mener à terme un tel projet.

Merci aux représentants locaux et régionaux du MRNF pour leur appui moral, professionnel, technique et financier tout au long des travaux.

Merci aux industriels forestiers de la région pour avoir participé aux travaux sur le terrain et aux discussions qui ont accompagné les présentations des résultats.

Merci à Maurice Joncas, poète, peintre, écrivain et voisin pour la révision finale du texte.

Merci à André Fournier avec qui j'ai passé plusieurs heures à survoler le territoire à bord de son Cessna.

Enfin, merci surtout à Michelle, ma compagne, qui, malgré tout l'espace que cette thèse a occupé et tout le temps qu'elle nous a pris, a partagé les plaisirs et déplaisirs qui en ont ponctué les différentes étapes.

Résumé

Le tremble (*Populus tremuloides*) est un élément dominant du paysage actuel du bassin de la rivière York, en Gaspésie. Cependant, des rapports d'explorateurs de la fin du XIX^e siècle ne mentionnent pas sa présence dans leur description du paysage forestier de l'époque. À partir de l'hypothèse que l'espèce est plus présente dans le bassin de la rivière York depuis la colonisation européenne du territoire, des recherches ont été entreprises afin de documenter l'expansion postcoloniale du tremble. Son comportement après diverses perturbations a été examiné de même que les facteurs qui permettent ou favorisent son expansion. Le sol de plusieurs tremblaies a été fouillé afin de retrouver des macrorestes qui permettraient de caractériser l'évolution du site en termes d'espèces arborescentes présentes. Une méthode originale pour distinguer les trembles installés par semis de ceux installés par drageons a été appliquée dans des jeunes tremblaies. De plus, le contexte historique de perturbations a été examiné. Il ressort des résultats que la majorité des tremblaies actuelles sont installées sur des sites jadis occupés par des conifères. Le tremble se développe par drageonnement après tout type de perturbation sur les sites où il est présent. De plus, il peut coloniser de nouveaux sites par graines lorsque le sol minéral est exposé. Le contexte régional de perturbations a changé de manière importante après la colonisation en raison de l'ajout de perturbations anthropiques récurrentes majeures. On ne retrouve pas d'indices nets de remplacement du tremble par d'autres espèces sur le territoire. Toutes les données convergent vers la démonstration que le tremble est une espèce dont la présence sur le territoire s'étend actuellement. L'applicabilité du concept de la succession végétale, au tremble, est réexaminée. Les résultats montrent que ses caractéristiques autécologiques en font une espèce capable de prendre de l'expansion après perturbations. De plus, en raison de la modification postcoloniale du contexte de perturbations qui lui est favorable, le statut du tremble semble davantage en être un d'espèce en expansion plutôt que d'espèce de transition.

Table des matières

Remerciements.....	i
Résumé.....	ii
Table des matières.....	iii
Liste des figures	vii
Liste des tableaux.....	ix
Liste de certaines abréviations utilisées dans le texte.....	x
Chapitre 1. Introduction.....	1
1. Introduction et mise en contexte.....	2
1.1 Origine du projet.....	2
1.2 Hypothèse de travail.....	5
1.3 Objectifs.....	5
1.4 Revue de la littérature	6
1.4.1 Distribution géographique.....	6
1.4.2 Mécanismes de régénération du tremble.....	7
1.4.3 Longévité	9
1.4.4 Contexte de la succession végétale et réaction du tremble aux perturbations.	10
Chapitre 2. Aire d'étude.....	13
2. Aire d'étude	14
Chapitre 3. Méthodologie	18
3. Méthodologie.....	19
3.1 Plan d'échantillonnage	19
3.2 Validation du potentiel d'expansion actuel du tremble après perturbations en Gaspésie (objectif 1).....	19
3.3 Identification de sites avec expansion récente du tremble (objectif 2).....	23

3.4 Validation du remplacement historique <i>in situ</i> d'espèces à partir de macrorestes (objectif 3).....	28
3.5 Recherche de peuplements de tremble en phase de transition (objectif 4)	30
Chapitre 4. Résultats	32
4 Résultats.....	33
4.1 Validation du potentiel d'expansion actuel du tremble après perturbations en Gaspésie (objectif 1)	33
4.1.1 Sites.....	33
4.1.2 a: Mesurer la rapidité d'installation du tremble après perturbations.....	34
4.1.2 b: Valider le potentiel de croissance en hauteur juvénile rapide du tremble par rapport aux autres espèces	34
4.1.2 c: Valider que la régénération du tremble se fait principalement par drageonnement et évaluer l'importance de l'installation par semis.....	34
4.1.2 d: Comparer la composition actuelle des peuplements à la composition antérieure suggérée par le décompte des souches des tiges mortes.	38
4.2 Identification de sites avec expansion récente du tremble (objectif 2).....	41
4.2.1 a: Identifier les sites potentiels d'expansion du tremble après coupe à partir des données d'inventaire, de photographies aériennes et de cartes écoforestières..	41
4.2.1 b: Documenter les nouvelles installations de tremble en bordure des chemins forestiers	44
4.2.1 c: Comparer la composition actuelle des peuplements à la composition antérieure suggérée par les souches	47
4.3 Validation du remplacement historique <i>in situ</i> d'espèces à partir de macrorestes (objectif 3).....	49
4.3.1 Description sommaire des sites.....	49
4.3.2 a: Comparer la composition actuelle des peuplements à la composition antérieure définie par les macrorestes.....	52
4.3.2.1 Composition actuelle des peuplements	52

4.3.2.2 Âge des tremblaies	52
4.3.2.3 Souches d'exploitation et macrorestes enfouis	55
4.4 Recherche de peuplements de tremble en phase de transition (objectif 4)	58
Chapitre 5. Discussion	59
5 Discussion.....	60
5.1 Apport des résultats aux connaissances sur l'autécologie du tremble.....	60
5.1.1 La régénération par drageons.....	60
5.1.1.1 Reproduction efficace par drageons	60
5.1.1.2 Capacité pour un faible nombre de trembles sur place d'envahir un peuplement de conifères.....	62
5.1.2 La régénération par graines.....	65
5.1.2.1 Prépondérance de la régénération par drageons sur la régénération par graines et faible fréquence de présence de peuplements issus de graines.....	65
5.1.3 L'installation rapide du tremble.....	68
5.1.3.1 Installation rapide après perturbations	68
5.1.3.2 Peuplements très majoritairement équiennes.....	68
5.1.4 Croissance juvénile en hauteur rapide	69
5.1.5 La longévité du tremble	69
5.1.5.1 Courte longévité associée à son statut d'espèce pionnière, à sa reproduction végétative et à sa croissance rapide	69
5.1.5.2 Rareté de peuplements en phase de bris en forêt boréale.....	72
5.2 Évolution du régime de perturbations en Gaspésie	73
5.2.1 Époque précoloniale.....	73
5.2.2 Époque postcoloniale	74
5.3 Variations <i>in situ</i> de la présence du tremble d'après l'analyse de macrorestes	74
5.4 Expansion du tremble	77
5.4.1 Capacité du tremble à prendre de l'expansion.....	77

5.4.2 Constats d'augmentation récente de la présence de tremble.....	77
5.4.3 Mécanismes impliqués dans l'expansion du tremble.....	79
5.4.3.1 Mécanismes de régénération	80
5.4.3.2 Mécanismes liés à l'addition de perturbations	81
5.4.4 Modèle d'expansion du tremble en Gaspésie	84
5.5 Statut d'espèce en expansion	89
 Chapitre 6. Conclusion	91
Conclusion	92
 Références.....	94

Liste des figures

Figure 1. Paysage du secteur du lac Baillargeon, bassin de la rivière York à 2 époques différentes : a) 1882 et b) 2000	3
Figure 2. Localisation de la rivière York	15
Figure 3. Distribution des sites des séries de données 1 et 3 dans le bassin de la rivière York	16
Figure 4. Caractéristiques morphologiques du système tige/racine de jeunes trembles, a) en forme "d'étoile" (semis) et, b) en forme de "T" (drageons)	22
Figure 5. Découpage de la Gaspésie en feuillets cartographiques	26
Figure 6. Répartition systématique des microsites anthracologiques dans une parcelle de 20 m x 20 m	31
Figure 7. Débris ligneux après bris dans une tremblaie et retour en tremble (régénération), Athabaska, Alberta, 2000	31
Figure 8. Présence relative en % des tiges de plus de 1 m de hauteur par site	35
Figure 9. Variation en % de la présence relative du tremble et des conifères en fonction de la présence des tiges vivantes et le décompte des souches des tiges mortes	40
Figure 10. Répartition des peuplements avec et sans tremble après coupe	43
Figure 11. Distances minimales et maximales, en km, séparant les sections de 1 km de chemins forestiers avec tremble, sur un territoire, d'un peuplement à dominance ou codominance de tremble	46
Figure 12. Variation en pourcentage de la présence relative du tremble et des conifères avant la coupe, d'après le décompte des souches par espèces, et après la coupe, d'après le dénombrement des tiges de hauteur > 1 m	48
Figure 13. Dénombrement des tiges de tremble (Pet) et de conifères (R) de plus de 15 cm de diamètre	53
Figure 14. Année minimale d'installation des tremblaies	54
Figure 15. Identification des charbons récupérés	55
Figure 16. Identification des macrorestes (souches et charbons) de tremble et conifères	

récupérés dans les différents sites	56
Figure 17. Variation de la présence relative du tremble et des conifères en comparant le % de tiges de plus de 15 cm dans le peuplement actuel au pourcentage de représentation antérieure des espèces dans les microsites anthracologiques ou le décompte des souches	57
Figure 18. Drageonnement latéral de peuplement de trembles (gauche) et de groupe de trembles (droite). Coupe 1992, bassin de la rivière York, lac Sirois	63
Figure 19. Drageonnement important de trembles épars après coupe, 2002, bassin de la rivière York (lac Sirois)	63
Figure 20. Distribution ponctuelle non uniforme de tremble, coupe 2000, bassin de la rivière York (ruisseau Édouard).....	65
Figure 21. Installation du tremble par graines sur chemin forestier, 1999	66
Figure 22. Installation ponctuelle de tremble par graines après feu, bassin de la rivière Bonaventure, 2000	66
Figure 23. Semis de tremble issus de graines installés après chablis dans un peuplement d'épinette noire, 2000, bassin de la rivière Cascapédia.....	66
Figure 24. Élimination du sapin sous couvert de tremble par la TBE, site C-12, York.	69
Figure 25. Localisation et taille relative des sites C-09 et C-10, photo Q93605-78.....	77
Figure 26. Site envahi par le tremble après récolte de sapins.....	78
Figure 27. Individus et groupes de trembles bicentenaires dispersés dans le paysage du bassin de la rivière Saint-Jean.....	81
Figure 28. Incidence de la modification de la fréquence des perturbations sur la présence relative et l'expansion du tremble.....	82
Figure 29. Modèle d'expansion du tremble montrant une expansion exponentielle après la colonisation	84
Figure 30. Scénario d'expansion postcoloniale du tremble.....	86
Figure 31. Remplacement d'espèces après coupe suivie de feu, bassin de la rivière York.	87
Figure 32. Carte de distribution a) des peuplements où le tremble fait partie des espèces dominantes (jaune), b) des feux du XX ^e siècle (rouge) en Gaspésie	88

Liste des tableaux

Tableau 1. Période d'installation des trembles après diverses perturbations en Gaspésie ..	33
Tableau 2. Décompte des tiges de tremble issues de régénération sexuée et asexuée par sites	37
Tableau 3. Inventaire des résidus ligneux et des tiges vivantes après diverses perturbations (R= conifères, F = feuillus autres que tremble, Pet = tremble)	39
Tableau 4. Répartition des peuplements inventoriés par feuillet cartographique en fonction de la présence ou de l'absence de tremble	42
Tableau 5. Répartition des sections de 1 km de chemins forestiers avec tremble en fonction des distances parcourues et de l'éloignement d'un peuplement avec tremble, par feuillet cartographique	45
Tableau 6. Répartition du tremble dans le peuplement antérieur d'après le dénombrement des souches et dans le peuplement actuel d'après le dénombrement des tiges de plus de 1 m en hauteur par feuillet cartographique	47
Tableau 7. Synthèse des connaissances sur l'autéecologie du tremble.....	61

Liste de certaines abréviations utilisées dans le texte

MRNF: Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec

TBE: Tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* Clem.)

Codes des espèces d'arbres:

Boj: Bouleau jaune (*Betula alleghaniensis* Britton)

Bop: Bouleau à papier (*Betula papyrifera* Marsh.)

Cep: Cerisier de Pennsylvanie (*Prunus pensylvanica* L.f.)

Epb: Épinette blanche (*Picea glauca* (Moench.) Voss.)

Epn: Épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP.)

Err: Érable rouge (*Acer rubrum* L.)

Mel: Mélèze laricin (*Larix laricina* (DuRoi) K.Koch.)

Peb: Peuplier baumier (*Populus balsamifera* L.)

Peg: Peuplier à grandes dents (*Populus grandidentata* Michx.)

Pet: Tremble (*Populus tremuloides* Michx.)

Pib: Pin blanc (*Pinus strobus* L.)

Sab: Sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.)

Tho: Thuya de l'est (*Thuja occidentalis* L.)

Macrorestes: Résidus organiques de taille suffisamment grande pour être observés à l'œil nu, tels charbons, bois, feuilles, fruits, etc.

Chapitre 1

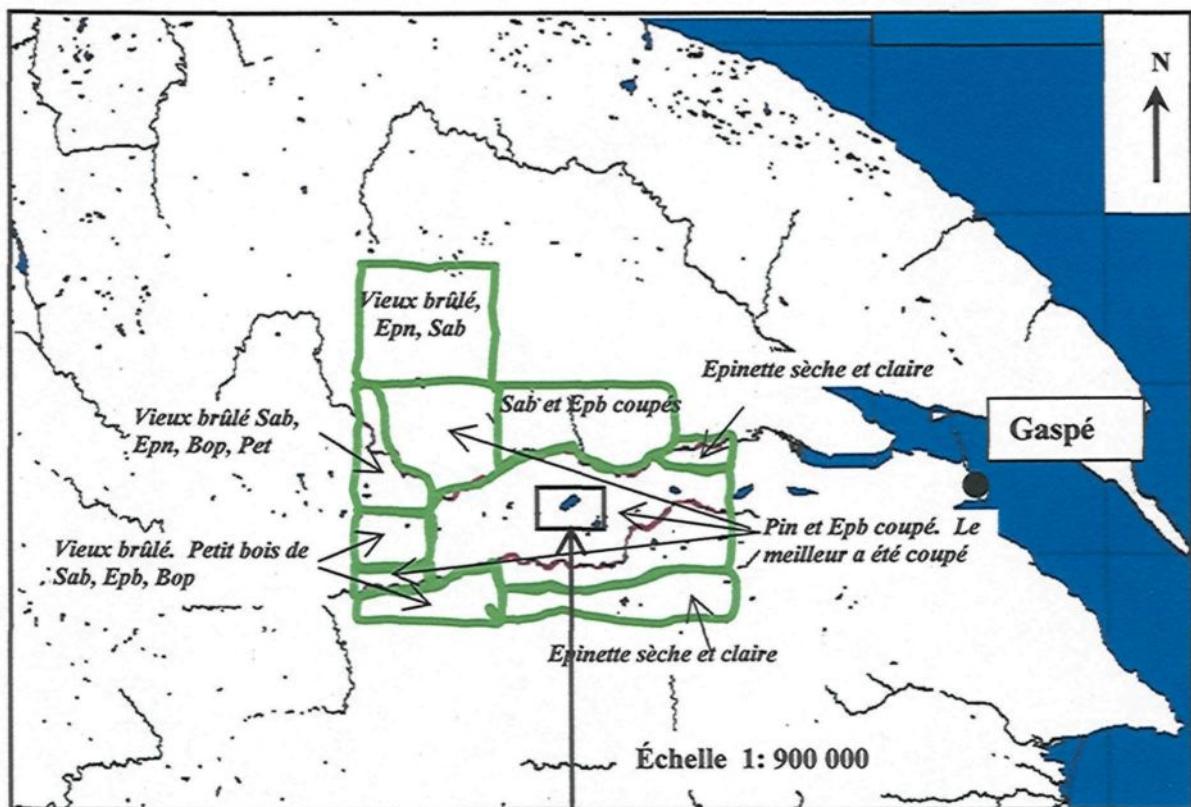
Introduction

1. Introduction et mise en contexte

1.1 Origine du projet

Le tremble (*Populus tremuloides* Michx.) est un élément important du paysage forestier du bassin de la rivière York en Gaspésie. Ce paysage est d'autant plus remarquable que la route 198, qui pénètre au cœur de la Gaspésie, longe cette rivière de son embouchure jusqu'à sa source, exposant ainsi à la vue les peuplements de tremble sur les flancs des montagnes environnantes. Les différences relevées, lors de la comparaison du paysage actuel de ce territoire avec celui décrit à la fin du XIX^e siècle, constituent l'un des éléments qui ont mené aux questionnements à la base de cette thèse. La figure 1 illustre la situation en représentant le paysage à deux époques séparées par 120 ans d'âge: époque actuelle (an 2000) et 1882. Le tremble est bien présent dans le paysage actuel (couleur vert pâle sur la photo), alors qu'en 1882 l'explorateur forestier Jos Bureau (Bureau 1882) ne mentionne pas sa présence (encadré sur la carte). Il caractérise plutôt la partie du territoire illustrée, comme un espace ayant fait l'objet de coupes pour récolter des conifères, essentiellement du pin blanc (*Pinus strobus* L.) et de l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench.) Voss.); nulle mention n'est faite de la présence importante de trembles dans ce secteur. Il est clair cependant que l'auteur connaissait l'espèce puisqu'il en fait mention lorsqu'il la rencontre dans d'autres secteurs. Les travaux d'exploration de Bureau ont porté sur tout le bassin de la rivière York de même que sur les bassins d'autres rivières de la Gaspésie (Bureau 1882, 1884, 1897, 1898a, 1898b). Des documents historiques non publiés ainsi que les rapports d'autres explorateurs forestiers (Blouin 1903, 1904; Charleson 1891) de la même époque fournissent des informations semblables. Cette thèse tente de confirmer et d'expliquer la modification du paysage forestier du bassin de la rivière York par l'apparente expansion du tremble au cours des deux derniers siècles. Le terme expansion du tremble, dans le cadre de la thèse, qualifie une augmentation évidente de la présence relative de l'espèce sur le territoire, pour la période considérée.

a)



b)

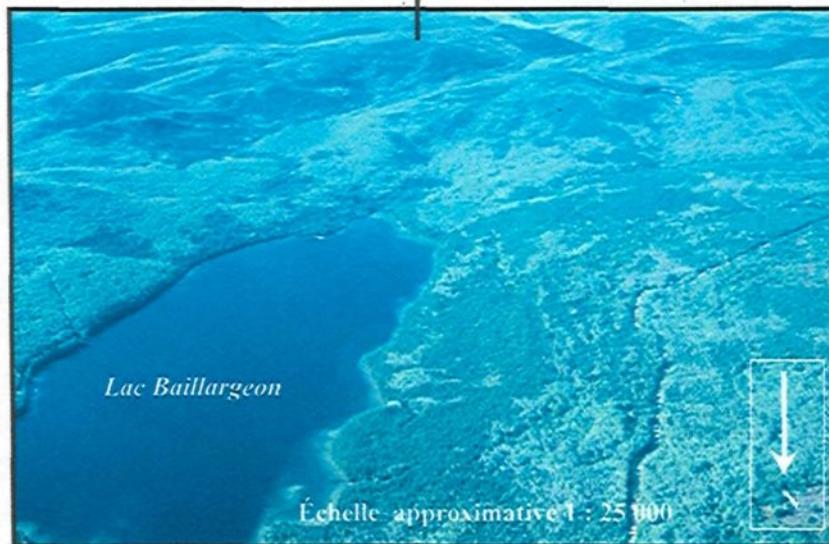


Figure 1. Paysage du secteur du lac Baillargeon, bassin de la rivière York à deux époques différentes: a) 1882 (encadré sur la carte : description de divers paysages forestiers du bassin de la rivière York dont le secteur du lac Baillargeon d'après Bureau) et b) 2000 (photo oblique du lac Baillargeon). Note : La position du nord est inversée sur la photo par rapport à la carte.

L'auteur a abordé le même sujet dans ses travaux de maîtrise en 1999 (Fortin 1999). Les résultats de ces travaux suggéraient une expansion du tremble dans le bassin de la rivière York au cours du XX^e siècle. L'auteur n'avait pas encore pris connaissance des documents historiques décrivant le paysage forestier antérieur. Il expérimentait l'utilisation des macrorestes, souches (deux sites) et charbons de bois (un site), pour confirmer les changements d'espèces, de conifères vers le tremble, sur les sites étudiés. En corollaire à l'expansion du tremble, le recul de l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP.) était suggéré. Le travail était réalisé dans le contexte de validation partielle du modèle d'évolution des pessières noires après feu développé par l'Université du Québec à Chicoutimi (UQAC) (Gagnon et Morin 2001). Les données provenaient de seulement trois sites. Et, pour asseoir de manière plus solide les conclusions qu'ils sous-tendaient, il fut décidé d'étendre l'expérimentation sur plusieurs autres sites, dans le cadre d'études doctorales.

Par ailleurs, les résultats issus des travaux de maîtrise, suggérant l'expansion du tremble, ont suscité l'intérêt des acteurs du milieu forestier gaspésien en raison de leurs implications importantes en aménagement forestier. Plusieurs questions ont été soulevées, notamment sur la nature, l'étendue, l'origine, la durée et les conséquences d'une potentielle expansion de l'espèce. En effet, les résultats remettaient en question l'hypothèse retenue jusque là dans la confection des plans d'aménagement à long terme, à l'effet que le tremble est remplacé par des conifères après un certain temps, de l'ordre d'une révolution de peuplement. La thèse comporte donc un volet pratique et un volet exploratoire importants qui répondent à un besoin de la communauté forestière régionale.

Les interrogations régionales sur la variation postcoloniale de la présence du tremble, la lecture de rapports d'explorateurs de la forêt gaspésienne et la volonté de compléter ou de valider de manière plus solide les résultats issus des travaux de maîtrise, balisent la problématique abordée par cette thèse et définissent le cadre dans lequel les tâches ont été entreprises.

L'élaboration de l'hypothèse de travail s'est faite en prenant en compte l'autécologie du tremble. Ainsi, le caractère pionnier de l'espèce, sa courte longévité, l'importance du drageonnement pour son développement, de même que sa croissance juvénile rapide, faisaient partie des prémisses retenues pour la planification du projet de recherche de thèse de doctorat.

1.2 Hypothèse de travail

L'hypothèse retenue dans le cadre de cette thèse est la suivante: le tremble prend de l'expansion dans le bassin de la rivière York, en Gaspésie, depuis la colonisation européenne du territoire. La période postcoloniale s'applique aux XIX^e, XX^e et XXI^e siècles.

1.3 Objectifs

Les objectifs et sous objectifs de cette thèse sont les suivants:

1. Valider, conformément à la littérature existante, le potentiel actuel d'expansion du tremble après perturbations en Gaspésie, plus particulièrement dans le bassin de la rivière York.
 - a. Mesurer la rapidité d'installation du tremble après perturbations.
 - b. Valider le potentiel de croissance en hauteur juvénile rapide du tremble par rapport aux autres espèces
 - c. Valider que la régénération du tremble se fait principalement par drageonnement et évaluer l'importance de l'installation par semis.
 - d. Comparer la composition actuelle des peuplements à la composition antérieure suggérée par le décompte des souches de tiges mortes.
2. Identifier, en Gaspésie, des sites où il y a expansion récente de tremble.

- a. Identifier les sites potentiels à partir des données d'inventaire, de photographies aériennes et de cartes écoforestières.
 - b. Documenter les nouvelles installations de tremble en bordure des chemins forestiers.
 - c. Comparer la composition actuelle des peuplements à la composition antérieure suggérée par les souches.
3. Valider le remplacement historique *in situ* d'espèces à partir de l'analyse de macrorestes dans le bassin de la rivière York.
 - a. Comparer la composition actuelle des peuplements à la composition antérieure suggérée par les souches et charbons.
 4. Localiser des peuplements où le tremble est au stade de sénescence et des peuplements où il se trouve en phase de transition ou de bris en Gaspésie.

1.4 Revue de la littérature

La littérature concernant les divers aspects de la dynamique du tremble est très vaste. Les éléments présentés ici concernent certains aspects de cette dynamique, dans un contexte à la fois conventionnel et sous l'angle du potentiel d'expansion de l'espèce.

1.4.1 Distribution géographique

Le peuplier faux-tremble ou tremble est l'espèce d'arbre la plus largement distribuée en Amérique du Nord (Sargent 1884; Strothmann et Zasada 1962; Fowells 1965; Maini et Horton 1966 ; Burns et Honkala 1990). Sa vaste distribution géographique, sa grande amplitude écologique, ainsi que sa variabilité morphologique (Barnes 1966; Strothmann et Zasada 1962; Maini et Horton 1966; Stettler *et al.* 1996), entraînent la reconnaissance de plusieurs formes, variétés ou sous-espèces (Fernald 1970; Mueggler 1976; Scoggan, 1978; Stettler *et al.* 1996). Le tremble croît dans des conditions très variées de sols, de dépôts de surface, de topographie, de relief et de climat (Fowells 1965; Fernald 1970; Brinkman et

Roe 1975; Heeney *et al.* 1980; Grimm 1983). Il se retrouve dans la plupart des régions forestières canadiennes (Rowe 1972). Il est difficile de le rattacher à un cortège floristique particulier (Kittredge 1938) puisqu'il peut pousser partout, qu'il envahit souvent des terres occupées par d'autres espèces d'arbres (Roe 1935 dans Brinkman et Roe 1975).

1.4.2 Mécanismes de régénération du tremble

Le tremble est capable de se régénérer efficacement par des moyens sexués ou asexués. C'est une espèce essentiellement dioïque, quoiqu'une certaine proportion des fleurs puissent être hermaphrodites (Perala et Russell 1983). La production de fleurs peut commencer vers l'âge de deux ou trois ans, mais les bonnes productions de semences débutent lorsque le tremble atteint 10 à 20 ans. De bonnes années semencières se présentent tous les quatre à cinq ans (Fowells 1965; Shopmeyer 1974; Perala et Russell 1983; Mercier 1992). Un arbre d'une vingtaine d'années peut produire plus d'un million de graines (Perala et Russell 1983).

Les graines sont légères et munies de longues soies qui facilitent leur transport par le vent. Elles peuvent ainsi parcourir de longues distances, plusieurs kilomètres, et se répandre sur de grands espaces, profitant ainsi de tous les milieux propices à leur germination (Barnes 1966). Elles arrivent à maturité vers la fin de mai ou le début de juin (Jobidon 1995) et leur viabilité est de courte durée, de l'ordre de deux à quatre semaines (Fowells 1965; Perala et Russell 1983). La période de dispersion des graines dure de trois à cinq semaines. Quand de bonnes conditions sont présentes, la germination commence le jour même de la dispersion. Le sol minéral humide fraîchement exposé constitue le meilleur lit de germination (Perala et Russell 1983; Doucet 1989). Les graines doivent germer rapidement, dès leur arrivée sur le lit de germination, sinon elles meurent (Zasada et Densmore 1979). Cette espèce ne se constitue pas de banque de graines dans le sol.

L'installation des semis après feu se fait principalement la deuxième année et, à un degré moindre, la troisième année (Ahlgren 1959; Boulfroy *et al.* 1999). Les semis seraient rarement suffisants pour produire un peuplement pur (Brinkman et Roe 1975; Doucet 1989). Cependant, les quelques semis qui réussissent à s'installer peuvent, par

drageonnement subséquent, constituer les noyaux de futurs peuplements de tremble (Brinkman et Roe 1975; Doucet 1989). Les semis de tremble peuvent drageonner dès l'âge d'un an (Brinkman et Roe 1975; Perala et Russell 1983; Fortin et Gagnon 2000).

En plus d'une production prolifique de graines, le tremble est un producteur phénoménal de drageons. Ainsi, la majorité des peuplements de trembles établis après un feu ou une coupe seraient issus de la reproduction végétative (Doucet 1989); un seul individu pouvant produire des milliers de drageons suite à une perturbation (Fetherolf 1917; Fowells 1965; Maini et Horton 1966; Navratil *et al.* 1991). Puisque les drageons se développent sur un système racinaire déjà existant, ils croissent rapidement, dépassent 1 m la première année et peuvent atteindre 3 à 5 m après cinq ans (Brinkman et Roe 1975). Cette croissance juvénile rapide des drageons permet au tremble de dépasser rapidement en hauteur les autres espèces (Ahlgren 1959, 1974; Prévost et Pothier 2003). Peterson et Squiers (1995) rapportent que la génération actuelle de trembles dans le nord du Michigan provient presque entièrement de drageons. Heeney *et al.* (1980) font la même constatation en Ontario.

Selon Ek et Brodie (1975), la densité maximale des drageons est atteinte deux ans après la perturbation. Ahlgren (1959) confirme l'installation rapide en spécifiant que le tremble produit une forte régénération en drageons dès la première saison après un feu, peu importe la date du feu. Le drageonnement peut provenir d'arbres sains ou malades. Certaines études montrent que les drageons ne sont pas infectés, même s'ils sont produits par un arbre affecté par la carie (Strothmann et Zasada 1962). La température du sol influence le drageonnement (Hungerford 1988; Landhäuser et Lieffers 1998): plus la température est élevée, plus la production de drageons serait grande. Selon Frey *et al.* (2003), bien des facteurs peuvent influencer la qualité et la quantité du drageonnement. Strothmann et Zasada (1962) prétendent que la coupe à blanc produit plus de drageons qu'une perturbation partielle.

La quantité de drageons produite peut être considérable : en certains cas, elle peut dépasser les 100 000 tiges à l'hectare. Selon Steneker (1976) et Perala (1977), il est établi

qu'un peuplement de deux ans doit comporter au moins 10 000 tiges/ha et un peuplement de trois ans 6 000 tiges/ha pour être considéré comme adéquatement stocké.

Même si on considère généralement que le tremble ne peut pas se reproduire sous son propre couvert (Jobidon 1995), quelques drageons y seront produits chaque année, même en l'absence de perturbations (Baker 1918; Strothmann et Zasada 1962; Fowells 1965; Schier 1976; Peterson 1988; Fortin et Gagnon 2000, 2001).

De plus, même si cela semble moins fréquent, le tremble peut se reproduire par rejet de souche et par bouture (Farrar 1997).

1.4.3 Longévité

Le tremble est une espèce à laquelle est généralement associée une courte longévité (Graham 1941; Lutz 1956; Strothmann et Zasada 1962; Fowells 1965; Steneker 1976; Harlow *et al.* 1979; Heeney *et al.* 1980; Sakai *et al.* 1985; ministère des Ressources naturelles 1994; Huot et Doucet 1995; Ordre des ingénieurs forestiers du Québec en coll. 1996; Pothier *et al.* 2004). Il atteindrait sa maturité vers 60 ans et, passé cet âge, il deviendrait décadent et céderait sa place à d'autres espèces.

Certains auteurs lui attribuent cependant une longévité plus grande : 115 ans (Cogbill 1984; Gagnon 1989), 125-140 ans (Ghent 1958), 150 ans (Heeney *et al.* 1980) et plus de 200 ans (Swain 1977; Jobidon 1995; Fortin et Gagnon 2000, 2001).

De plus, sa capacité de drageonnement lui assurerait une longévité plus grande que celle des autres espèces (Barnes 1966; Bergeron et Dubuc 1989; Kricher et Morrisson 1988; Farrar 1997; DesRochers 2000). DesRochers et Lieffers (2001) montrent que le tremble maintient une interconnection par ses racines avec le reste du clone tout au long de sa vie. La mort d'une tige rend disponible son système racinaire aux tiges résiduelles, leur permettant ainsi de disposer de ressources déjà établies. Un petit nombre d'individus suffit pour maintenir le système racinaire actif sur de longues périodes de temps, permettant ainsi au tremble d'occuper le territoire par drageonnement après perturbation. La plupart des

trembles ne se séparent jamais du système racinaire duquel ils proviennent (DesRochers 2000).

Comme les cohortes de trembles s'installent ou se développent généralement au rythme de perturbations, les tremblaies sont équennes dans la majorité des cas.

1.4.4 Contexte de la succession végétale et réaction du tremble aux perturbations

On accorde généralement au tremble le statut d'espèce pionnière qui colonise un site après perturbation, et qui, par la suite, cède progressivement ou subitement la place à d'autres espèces (Weaver et Clements 1938; Lutz 1956; Strothmann et Zasada 1962; Lafond et Ladouceur 1968; Fernald 1970; Spurr et Barnes 1980; Perala et Russell 1983; Lafond 1984; Ordre des ingénieurs forestiers du Québec en coll. 1996; Grondin *et al.* 1998; Grondin *et al.* 1999; Doucet 1999).

Le tremble, bien que considéré comme une espèce pionnière ou de transition, est souvent cité comme un usurpateur du territoire, au détriment d'autres espèces, après diverses perturbations. Les paragraphes qui suivent présentent quelques unes de ces mentions, regroupées par types de perturbations.

Après feu

Swain (1977) suggère que, dans des conditions de feux fréquents, le tremble et le bouleau à papier (*Betula papyrifera* Marsh.) sont susceptibles de remplacer la plupart des conifères dans toutes les catégories de sites. Dans le cas du feu de 1995 dans le bassin de la rivière Bonaventure, Boulfroy *et al.* (1999) mentionnent que le tremble, absent avant feu, présentait un « stocking » de 1 à 40 % sur la majeure partie du territoire après feu. St-Laurent (1999) confirme l'arrivée nouvelle du tremble sur le territoire de ce même feu. En 1789, MacKenzie (1789 dans Lutz 1956) écrit dans son journal, relatant une expédition à travers le continent à partir de Montréal : « *Il est curieux de constater qu'en d'extraordinaires circonstances, des terres couvertes de pins, d'épinettes et de bouleaux produisent après feu rien d'autre que du peuplier en des endroits où cette espèce n'existe*

pas auparavant...». Bergeron et Charron (1994) indiquent que des études dendrochronologiques des bois enfouis révèlent que plusieurs sites, actuellement dominés par les essences feuillues de lumière, ont autrefois supporté des communautés d'essences résineuses.

Lutz (1956) et Viereck (1973) suggèrent que la conversion d'une pessière à épinette noire, en feuillus après feu, peut être induite par un feu intense qui détruit les cônes et expose le sol minéral (favorable aux graines des feuillus), ou par un feu qui se produit avant que l'épinette ne produise des cônes. Le modèle d'évolution de l'épinette noire après feu, développé à l'Université du Québec à Chicoutimi (Gagnon et Morin 2001), va dans le même sens, en suggérant qu'après feu, en l'absence de graines viables d'épinettes, les feuillus peuvent remplacer l'épinette noire.

*Après épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE) (*Choristoneura fumiferana* Clem.)*

Ruel et Huot (1993) ont constaté que les dégâts occasionnés par la TBE modifient la structure de la régénération en faveur d'une position dominante des feuillus. De leur côté, Batzer et Popp (1985) soulignent une densité en feuillus plus grande sur certains sites après épidémie de TBE. En ce qui concerne les endroits où le sapin (*Abies balsamea* (L.) Mill.) est présent, l'avènement périodique d'épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (Blais et Archambault 1982; Batzer et Popp 1985; Maclean 1988) rend hypothétique, dans les secteurs frappés par les épidémies, un retour à la sapinière, là où les feuillus se sont installés.

Après coupe

Selon Archambault *et al.* (1998) et Harvey et Bergeron (1989), la coupe à blanc dans des peuplements de conifères a entraîné une augmentation importante des essences feuillues allant jusqu'au retournement complet dans la dominance des peuplements. LeBarron (1948) donne un exemple d'une coupe où le tremble, représenté par un très petit nombre d'individus avant coupe, domine la régénération sur le site après celle-ci. Weetman *et al.* (1973), de même que Harvey et Bergeron (1989) présentent plusieurs exemples de

même nature où le tremble, absent ou présent en petit nombre avant coupe, occupe une part beaucoup plus importante de la régénération après la récolte. Ces mêmes auteurs constatent que la très grande partie de la régénération en conifères après coupe était préétablie, alors que la majorité de la régénération en feuillus de lumière est nouvelle. Pour leur part, Schier *et al.* (1985) mentionnent que, même si le peuplement coupé ne renferme que très peu de tiges de tremble, les drageons de ce dernier peuvent occuper la station pour autant que la densité du système racinaire soit adéquate.

En résumé, d'après le manuel de foresterie de l'Ordre des ingénieurs forestiers du Québec (1996), le régime actuel des perturbations dans la pessière noire à mousse semble favoriser le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.), le peuplier faux-tremble et le bouleau blanc. Swain (1977) suggère, pour le Wisconsin, que la coupe suivie de feu au cours des 100 dernières années a favorisé l'augmentation des aires couvertes par le tremble et le bouleau. En raison de la fréquence et de la récurrence des perturbations en forêt boréale (Heinselman 1973; Pickett et White 1985; Armson 1988; Kricher et Morrison 1988; Bergeron et Dubuc 1989; Bradshaw et Zackrisson 1990; Bergeron et Dansereau 1993), de même que des mécanismes de régénération des espèces impliquées, des scénarios différents sont proposés pour l'évolution des peuplements en forêt boréale (Dix et Swan 1971; Damman 1964; Johnson et Rowe 1977; Cogbill 1984; Wenger 1984; Gagnon 1989; Gagnon et Morin 2001; Payette 1992; Desrochers 1996).

Chapitre 2

Aire d'étude

2. Aire d'étude

L'étude porte principalement sur le territoire du bassin de la rivière York, en Gaspésie. Cependant, en raison des préoccupations des organismes subventionnaires, les observations et mesures concernent également d'autres secteurs de la Gaspésie. C'est pourquoi, à l'occasion, il sera fait référence à celles-ci afin de compléter les données relatives au territoire retenu. De plus, pour les données concernant l'objectif 2, identifier des sites où il y a expansion récente de tremble, le territoire couvert est l'ensemble de la Gaspésie.

La rivière York se jette dans la baie de Gaspé (figure 2), à l'extrémité Est de la péninsule gaspésienne, où elle rejoint les rivières Dartmouth et Saint-Jean. Prenant sa source dans le lac York, tout près de Murdochville, à une altitude de 460 m, elle s'étire sur une centaine de kilomètres jusqu'à son embouchure, selon une ligne directrice majoritairement ouest-est.

Le bassin de la rivière York occupe un territoire de 1 100 km² (figure 3) situé dans le paysage appalachien au relief relativement accidenté. Les dépôts de surface qu'on retrouve sur ses versants sont principalement des tills et des dépôts d'altération. Dans la vallée, on retrouve des dépôts fluvio-glaciaires et des alluvions fluviatiles (Anonyme 1990). Les sols podzoliques sont les plus communs sur le territoire. Les précipitations annuelles varient entre 850 mm sur le littoral Nord et 1250 mm dans les Chic-chocs. Les températures moyennes annuelles varient entre 2,5 °C sur le littoral et -5 °C dans les montagnes de l'intérieur (Côté *et al.* 2004).

Le territoire étant situé à l'intérieur de la section B2-Gaspésie de Rowe (1972), on y retrouve une végétation typique de la forêt boréale. L'épinette noire, le tremble, le sapin baumier, le bouleau à papier et le pin blanc sont les éléments principaux de la strate arborescente. Le thuya de l'est (*Thuja occidentalis* L.), l'épinette blanche, le cerisier de Pennsylvanie (*Prunus pensylvanica* L.f.), le peuplier baumier (*Populus balsamifera* L.), l'érable rouge (*Acer rubrum* L.) et le frêne noir (*Fraxinus nigra* Marsh.) y sont aussi présents, mais en moins grand nombre.

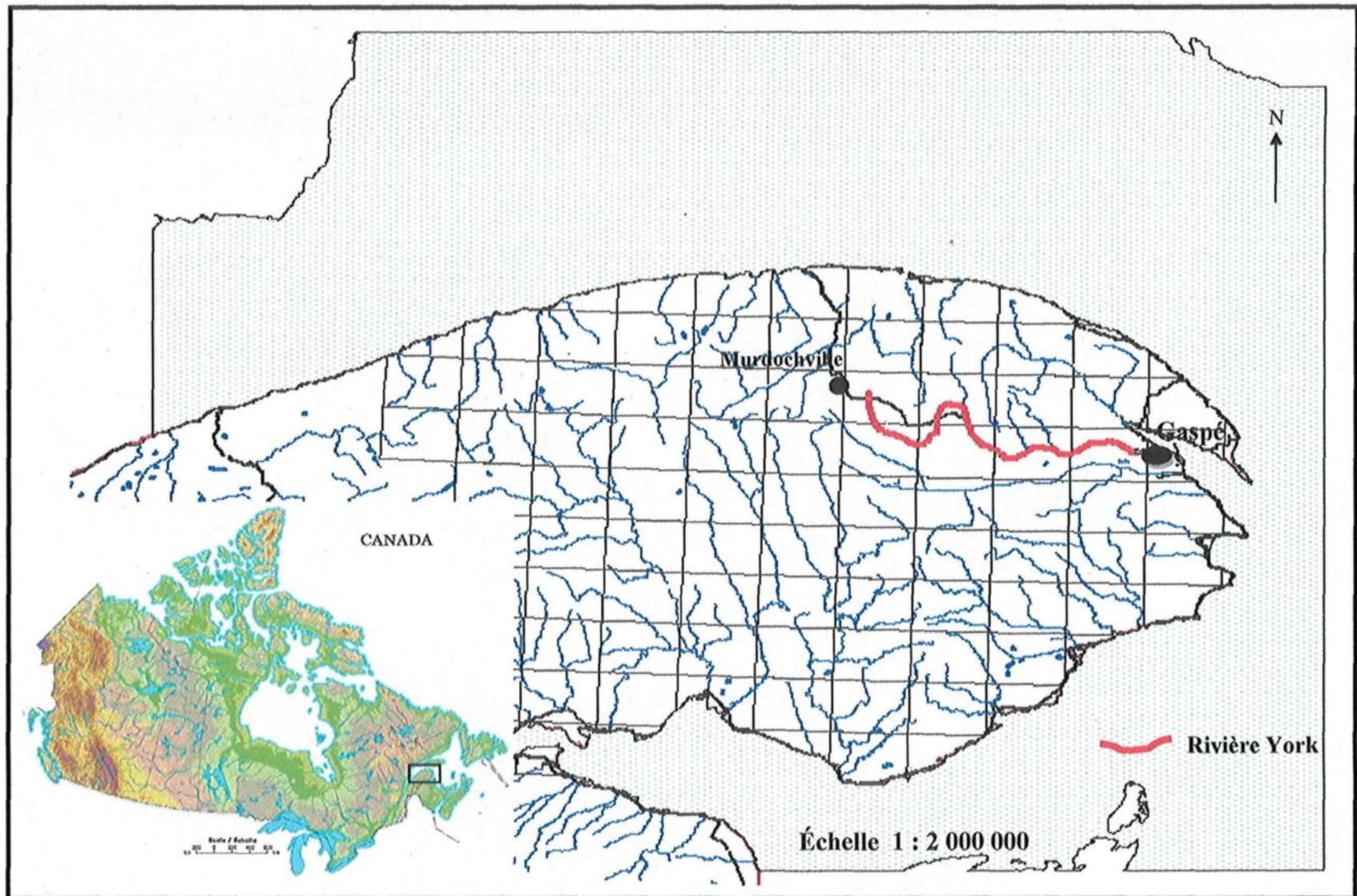


Figure 2. Localisation de la rivière York.

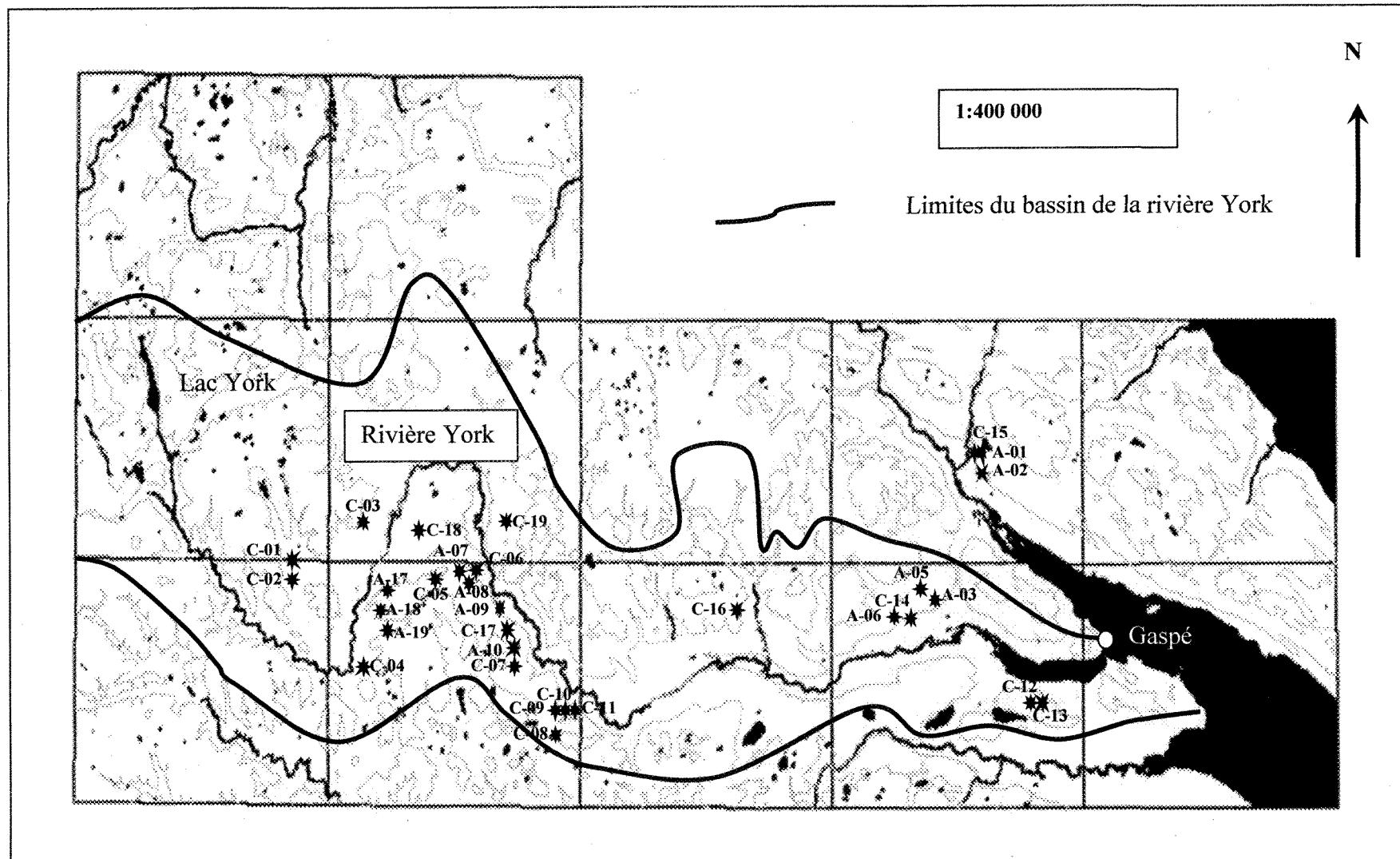


Figure 3. Distribution des sites des séries de données 1 (sites avec préfixes A) et 3 (sites avec préfixes C) dans le bassin de la rivière York.

Selon la classification de Thibault (1985), le territoire se situe dans les régions écologiques 9b, 9a, 8a et 5c qui correspondent respectivement à la sapinière à épinette noire étage montagnard supérieur, à la sapinière à épinette noire étage montagnard inférieur, à la sapinière à bouleau blanc étage inférieur et à la sapinière à bouleau jaune (*Betula alleghaniensis* Britton).

Le bassin de la rivière York a été retenu pour notre étude en raison des facteurs suivants : la présence importante de trembles, la facilité d'accès à l'ensemble du territoire, la disponibilité de données historiques et les travaux antérieurs de l'auteur portant sur ce même territoire (Fortin 1999).

On retrouve, à la figure 3, la localisation des sites liés aux objectifs 1 et 3 pour lesquels la recherche a porté sur le bassin de la rivière York. En ce qui concerne les sites liés à l'objectif 2, leur localisation sera traitée avec les résultats, alors que la localisation de sites ne s'applique pas à l'objectif 4. Dans ces deux derniers cas, la recherche a été faite à l'échelle de la Gaspésie.

Chapitre 3

Méthodologie

3. Méthodologie

3.1 Plan d'échantillonnage

La cueillette de données s'est faite de manière différente pour chacun des objectifs.

Dans le cas du premier objectif, validation du potentiel d'expansion du tremble après perturbations en Gaspésie, les sites ont été choisis de manière à vérifier la capacité du tremble à occuper davantage d'espace après différents types de perturbations dans le contexte gaspésien.

En ce qui concerne les objectifs 2, identification de sites avec expansion récente de tremble, et 3, validation du remplacement historique *in situ* d'espèces à partir de macrorestes, les sites ont été sélectionnés par échantillonnage stratifié au hasard.

Enfin, pour ce qui a trait à l'objectif 4, recherche de peuplements de tremble en phase de transition, la tâche consistait à détecter ces peuplements systématiquement lors des déplacements en auto, à pied ou en avion, peu importe leur localisation.

3.2 Validation du potentiel d'expansion actuel du tremble après perturbations en Gaspésie (objectif 1)

Pour valider, conformément à la littérature existante, le potentiel actuel d'expansion du tremble après perturbations en Gaspésie, plus particulièrement dans le bassin de la rivière York, les sites choisis devaient avoir fait l'objet de perturbations récentes. Ils devaient être colonisés par des jeunes tremblaies et représenter les perturbations importantes sur le territoire : le feu, les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE), la coupe ainsi que la construction de chemins et d'aires d'empilement. La connaissance exhaustive du territoire par l'auteur a été mise à profit pour déterminer les sites avec tremble ayant fait l'objet de perturbations récentes. Les critères de sélection ont été les suivants :

- Sites présentant les principales perturbations qui agissent en Gaspésie
- Sites perturbés récemment (moins de 20 ans)

- Sites à dominance actuelle de tremble.

Les sites ont été choisis afin de s'assurer de disposer de jeunes tremblaies installées après perturbations, pour valider, dans le contexte gaspésien, le potentiel de l'espèce à y réagir positivement. Douze sites ont ainsi été sélectionnés dans le bassin de la rivière York ou dans les environs immédiats. Leur position relative est illustrée à la figure 3. Deux sites sont associés au feu, trois à la dernière épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette, quatre à des coupes récentes et trois à des chemins forestiers et aires d'empilement récents. Les chemins forestiers, le long desquels des parcelles ont été établies, sont des sites qui ont été complètement décapés, ramenés au sol minéral, sans tremble visible à moins de 500 m et sans souche de tremble détectée dans un rayon de 50 m.

Sur chacun des sites, une parcelle de 10 m x 10 m (1/100 ha) a été établie dans un endroit représentatif des caractéristiques moyennes en termes de densité, de distribution et de taille des espèces présentes. Cette parcelle servait à déterminer la nature du peuplement présent avant la perturbation, le comportement du tremble après perturbation c'est-à-dire son mode d'installation, la densité de semis ou de drageons, la rapidité relative de sa croissance par rapport aux autres espèces présentes et la durée de la période d'établissement.

Les méthodologies propres à chacun des sous objectifs sont les suivantes:

a. Mesurer la rapidité d'installation du tremble après perturbations.

- Au moins 25 segments de tiges de tremble, incluant le système racinaire, ont été prélevés au niveau du sol, dans la parcelle établie sur chacun des sites, afin d'établir la structure d'âge. Les échantillons étaient sélectionnés de manière à fournir une représentation proportionnelle à la structure diamétrale du peuplement. Ce sont les mêmes échantillons qui ont servi pour distinguer les semis des drageons. Les échantillons étaient sablés finement avant de procéder au décompte des cernes. Le décompte des cernes était réalisé sous binoculaire.

b. Valider le potentiel de croissance en hauteur juvénile rapide du tremble par rapport aux autres espèces.

- Le dénombrement de toutes les tiges d'arbres, d'espèces commerciales par essence et par classes de hauteur, a été fait. La majorité des peuplements avaient moins de dix ans. Tous avaient moins de 20 ans. Les deux classes de hauteur retenues sont: 1 m et moins; > 1 m.

c. Valider que la régénération du tremble se fait principalement par drageonnement. Évaluer l'importance de l'installation par semis.

- Pour déterminer l'origine des trembles (semis issus de graines ou drageons issus de reproduction végétative), une méthode originale a été développée et testée dans le cadre de cette thèse. Toutes les tiges de tremble présentes dans la parcelle ont fait, de manière systématique, l'objet d'un examen morphologique du système tige/racine. Celles qui présentaient une forme en "T" résultant du déploiement linéaire de la racine principale à partir de laquelle s'est développée la tige (figure 4), étaient classées comme drageons. La présence d'un système racinaire en forme «d'étoile» (figure 4), c'est-à-dire selon un déploiement radial des racines, permettait de classer les jeunes plants dans le groupe issu de graines. Des échantillons étaient récoltés afin de mesurer l'âge de la tige et d'une racine pour valider, dans le cas des drageons, un âge racinaire plus grand que celui de la tige ou, dans le cas des semis, un âge racinaire identique à celui de la tige. Les échantillons étaient sablés finement avant de procéder au décompte des cernes. Les âges de la racine et de la tige ont été mesurés sur 50 échantillons identifiés, sur le plan morphologique, comme étant des drageons et sur 25 identifiés comme des semis. Les échantillons mesurés ont été choisis au hasard parmi les 452 échantillons prélevés dans toutes les parcelles confondues.

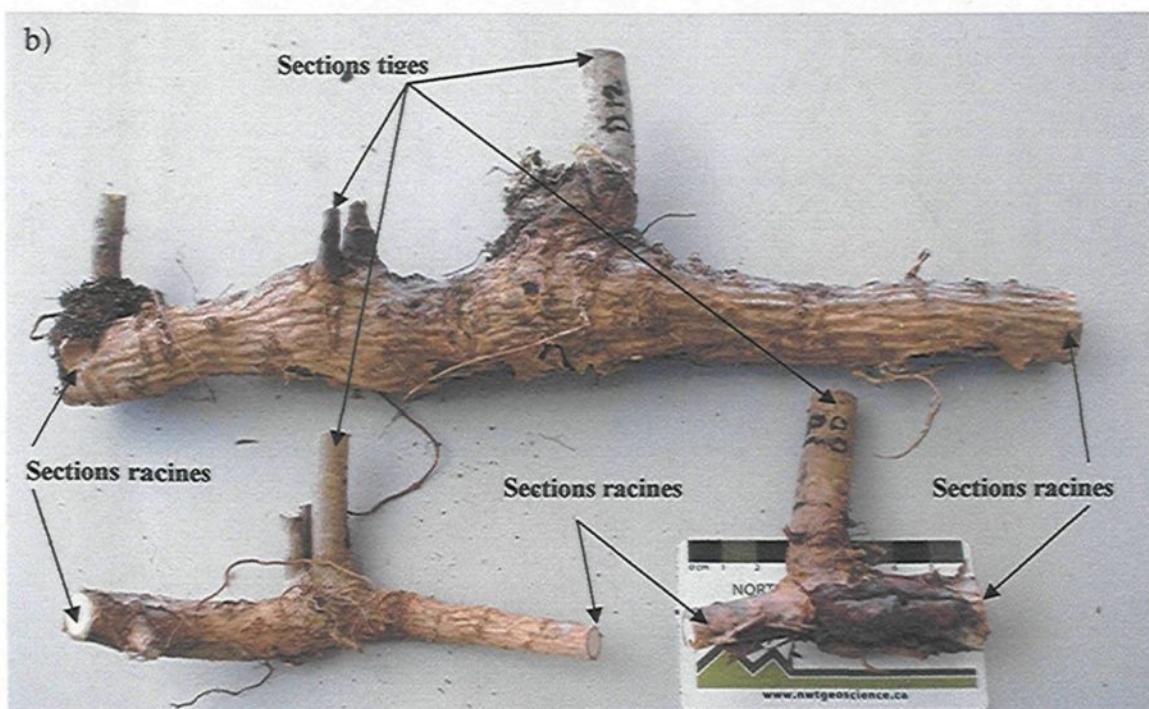
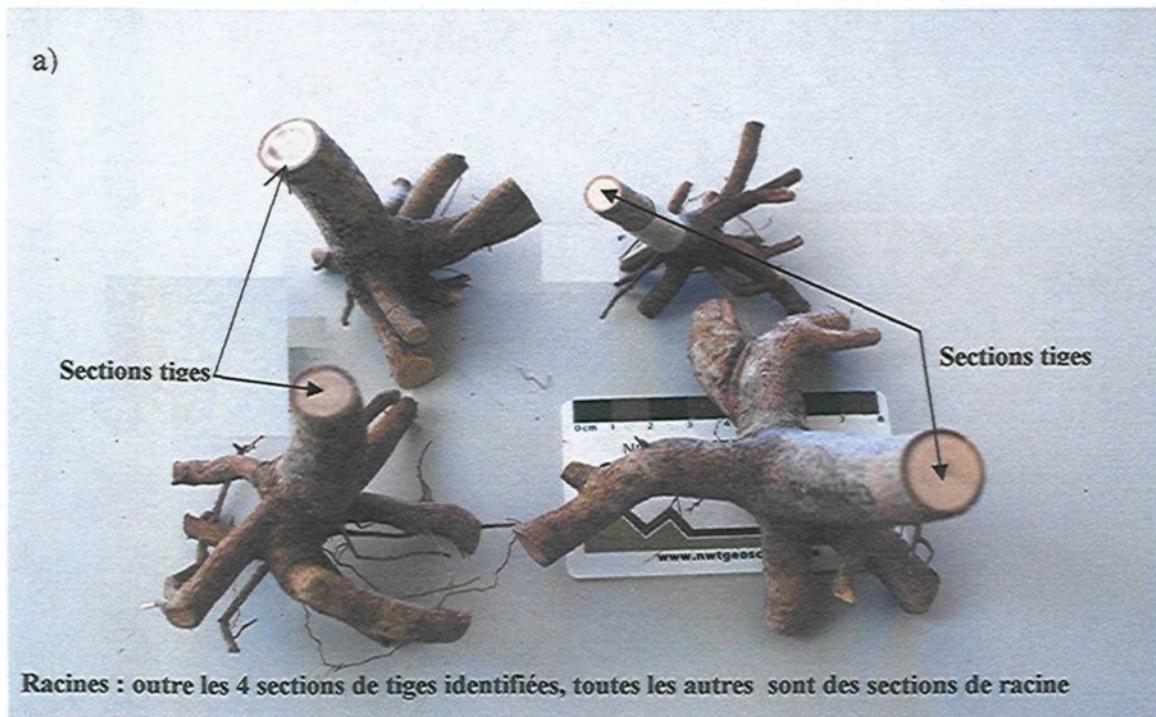


Figure 4. Caractéristiques morphologiques du système tige/racine de jeunes trembles, a) en forme "d'étoile" (semis) et, b) en forme de "T" (drageons). Chacune des divisions colorées de la carte en arrière plan représente 1 cm.

d. Comparer la composition actuelle des peuplements à la composition antérieure suggérée par le décompte des souches des tiges mortes.

- Les souches ou troncs présents ont été identifiés à l'espèce pour caractériser la nature du peuplement antérieur à la perturbation. L'identification était faite sur place à partir de caractéristiques fiables, telle la présence d'écorce. Puisque la plupart des peuplements avaient moins de dix ans, et dans tous les cas moins de 20 ans, l'identification des souches ou des troncs ne posait pas de problème.

3.3 Identification de sites avec expansion récente du tremble (objectif 2)

La recherche de sites où il y a expansion récente de tremble s'est faite à partir des données d'inventaire qui constituent, dans le jargon forestier, la banque PQAF (Plan quinquennal d'aménagement forestier). Les banques de données des 18 aires communes de la Gaspésie ont été examinées. Ces données résultent de la combinaison des données du troisième inventaire forestier décennal du ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec (MRNF) et des regroupements de strates utilisés pour la préparation des plans d'aménagement forestier. Dans cette banque de données, les peuplements recherchés étaient ceux qui avaient fait l'objet de coupe récente et dans lesquels le tremble était identifié comme faisant partie des espèces secondaires. Les peuplements sont les plus petites subdivisions des aires représentées sur les cartes écoforestières au Québec. L'appellation de ceux-ci est déterminée par l'utilisation des codes d'abréviation des noms des deux espèces arborescentes occupant la plus grande partie du peuplement et au moins 25% de celui-ci (MRN 2001). Ces espèces dominantes sont identifiées par photo-interprétation. Dans le contexte de cette thèse, si le tremble fait partie de l'appellation du peuplement, cela signifie qu'il occupe déjà plus de 25% de l'espace et sa présence est ainsi largement confirmée. Par ailleurs, la compilation des données d'inventaire permet d'identifier les autres espèces qui constituent les peuplements, c'est-à-dire les espèces secondaires. Celles-ci occupent, par définition, moins de 25% du peuplement. C'est l'étude de ces peuplements, où le tremble fait partie des espèces secondaires, qui a fait l'objet de cette partie de la thèse.

En fonction des sous objectifs identifiés, les méthodologies suivantes ont été élaborées.

a. Identifier les sites potentiels d'expansion du tremble après coupe à partir des données d'inventaire, de photographies aériennes et de cartes écoforestières.

- Dans le contexte de cette thèse, les aires de coupe récente sont celles qui ont fait l'objet de récolte au cours des années 1997, 1998, 1999 et 2000, soit des coupes vieilles de deux à cinq ans par rapport à la date d'échantillonnage. Le choix de peuplements ayant fait l'objet de coupe, entre 1997 et 2000, s'explique par le fait que les données d'inventaire utilisées permettent d'obtenir, pour ces strates, des informations sur les volumes prévus avant coupe, y compris la présence présumée de tremble. Sur des sites ayant fait l'objet de coupes récentes, il est plus facile d'examiner les souches et les empilements de résidus de coupe pour identifier les espèces qui ont été coupées. De plus, la régénération en tremble a alors atteint une hauteur qui permet de la détecter dans les parterres de coupe. On y retrouve donc des conditions qui permettent, de manière optimale, d'obtenir des données au sujet de la présence et du développement du tremble, du peuplement présent avant coupe et de la régénération qui constituera le futur peuplement.
- Procédure d'échantillonnage et choix des sites

La carte écoforestière est l'outil qui a servi pour la sélection des sites et pour le repérage sur le terrain. La Gaspésie au complet a été couverte et elle s'étend sur 104 de ces feuillets cartographiques (figure 5). Chaque feuillet cartographique, à l'échelle 1:20 000, représente 13,8 km par 18,4 km soit une superficie de 254 km².

- Identification des secteurs où il y a eu de la coupe dans les années 1997, 1998, 1999 et 2000 sur terres publiques. Les terres publiques représentent 90% du territoire gaspésien. Il y a 45 feuillets cartographiques sur lesquels il y eu de la coupe dans les années concernées.
- Montage d'un tableau avec le logiciel Microsoft Excel 2002, montrant les volumes prévus de chaque espèce, dans chacun des peuplements où il y a eu de la coupe et pour chacun des feuillets cartographiques de la Gaspésie. Ces

données sont extraites de la banque de données du PQAF en application pour la période concernée. Les volumes prévus sont des volumes théoriques déterminés par le traitement statistique des données d'inventaire. Les données sont regroupées en fonction des peuplements où le tremble fait partie des espèces secondaires. Vingt et un feuillets cartographiques montraient des secteurs de coupe récente dans des peuplements avec le tremble comme essence secondaire (figure 5). La superficie couverte par ces 21 feuillets dépasse 5000 km².

- Sélection de peuplements cibles, par pointage au hasard sur le tableau Excel des sites qui répondent aux caractéristiques précédentes. Un peuplement cible est sélectionné par feuillet cartographique. Le peuplement cible est celui à partir duquel se fera l'échantillonnage sur le terrain.
- Chacun des peuplements cibles est localisé sur le feuillet cartographique et sur la photographie aérienne prise après la récolte. Les peuplements de la même aire de coupe, qui ont été récoltés à la même période, sont aussi identifiés et feront partie de l'échantillonnage, que le tremble y soit présent comme espèce secondaire ou non.
- Sur le terrain, tous les peuplements retenus étaient examinés de manière systématique pour détecter la présence de régénération de tremble sur l'aire de coupe. La présence de tremble correspond à une concentration de tiges en régénération de l'espèce, facile à reconnaître lors du passage dans le chemin forestier qui mène au peuplement.

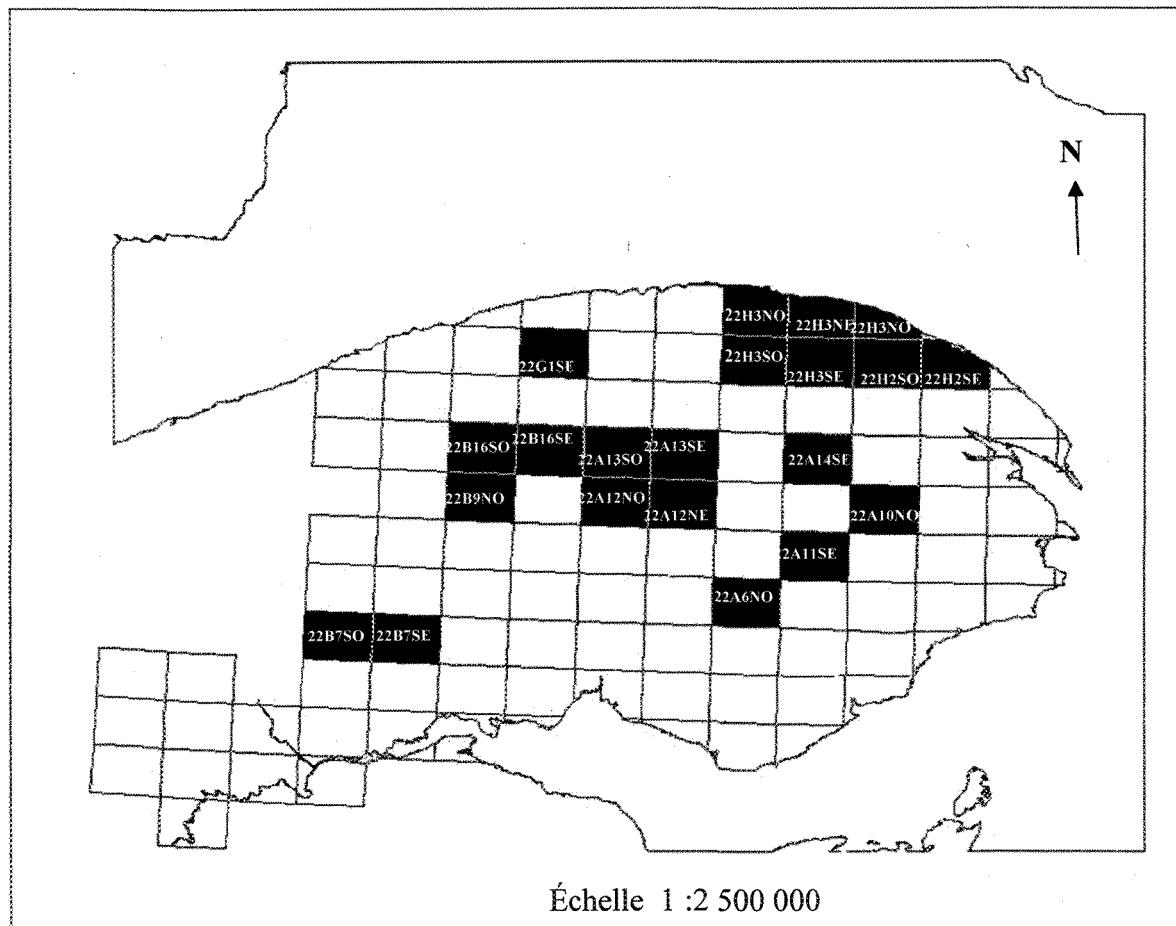


Figure 5. Découpage de la Gaspésie en feuillets cartographiques. Les rectangles représentent les feuillets cartographiques sur lesquels le territoire gaspésien s'étale. Les rectangles ombrés représentent les feuillets sur lesquels les observations ont porté.

b. Documenter les nouvelles installations de tremble en bordure des chemins forestiers.

- Lors des déplacements en auto pour se rendre sur tous les sites, une attention particulière est apportée pour détecter les individus ou groupes de tremble installés en bordure de chemin. Ainsi, pour l'ensemble des déplacements effectués sur chemins forestiers, jusqu'au site d'observation, les sections de 1 km sans présence de tremble sont notées de manière systématique. Cette observation a été effectuée sur 1155 kilomètres.

c. Comparer la composition actuelle des peuplements à la composition antérieure suggérée par les souches.

- Lorsque le tremble était présent dans les sites choisis, des parcelles-échantillons étaient établies afin de comparer les caractéristiques actuelles et passées du peuplement en termes d'espèces présentes et dominantes. Deux types de parcelles-échantillons étaient établis dans des endroits représentatifs du peuplement étudié. La détermination du nombre de souches et des espèces arborescentes auxquelles elles appartenaient, de même que la mesure du diamètre des souches étaient faites à partir de deux parcelles linéaires de 4 m de largeur sur 50 m de longueur (1/25 ha), l'une en direction nord-sud et l'autre en direction est-ouest. Celles-ci étaient établies à partir d'une parcelle de 5 m x 5 m (1/400 ha) à l'intérieur de laquelle on identifiait et dénombrait toutes les tiges ligneuses présentes qui constituaient la régénération du site. Le dénombrement des tiges se faisait selon deux classes de hauteur, soit 1 m et moins et plus de 1 m.

3.4 Validation du remplacement historique *in situ* d'espèces à partir de macrorestes (objectif 3)

Méthodologie associée au sous objectif a: **Comparer la composition actuelle des peuplements à la composition antérieure suggérée par les macrorestes.**

La troisième série de données, prélevées pour valider le remplacement *in situ* historique d'espèces à partir de macrorestes, devait permettre de vérifier s'il y avait jadis d'autres espèces arborescentes dans les secteurs où le tremble est aujourd'hui dominant. Si le tremble s'est développé au détriment de conifères, il devrait exister des indices de la dominance antérieure de ces conifères sous les trembles. La manière d'atteindre l'objectif de cette partie de l'étude consistait donc à rechercher, de manière systématique, des macrorestes, dans des peuplements à maturité actuellement dominés par le tremble, les identifier et comparer les espèces retrouvées à la composition actuelle des peuplements, afin de vérifier si le tremble a toujours été présent sur les sites ou si sa dominance est un événement récent.

Dix-neuf tremblaines ont été échantillonnées dans le bassin de la rivière York (figure 3) ou dans le voisinage immédiat. La sélection des sites s'est faite en fonction des critères suivants :

- Peuplements de plus de 40 ans dominés par le tremble;
- Peuplements de tremble voisins de peuplements dominés par des conifères;
- Peuplements d'âges différents;
- Proximité d'un chemin d'accès.

Les peuplements étaient choisis à partir des cartes écoforestières et photographies aériennes du bassin de la rivière York. Le nombre de peuplements répondant à ces critères étant élevé, la sélection finale a été faite au hasard, par pointage sur des cartes écoforestières et des photographies aériennes infrarouges fausses couleurs. Chacun des sites sélectionnés était ensuite échantillonné sur le terrain. Seul le site C-09 a été choisi, sur le terrain, en raison du caractère exceptionnel d'âge des trembles présents qui approchait les

200 ans. Il remplace le site C-11 identifié selon la procédure présentée ci-dessus. Le hasard a voulu que la parcelle relative à ce site soit implantée dans un endroit qui semble être à cheval sur la ligne de séparation de deux perturbations d'âges très différents, un feu vers 1920 et un autre feu vers 1790. La constatation de l'âge particulièrement avancé de certains trembles du site C-11 a conduit à la décision d'implanter le site C-09 choisi délibérément parmi les trembles âgés.

Une parcelle de 20 m x 20 m (1/25 ha), représentative des caractéristiques moyennes du peuplement en ce qui a trait à la densité, la distribution et la taille des espèces présentes, a été établie sur chacun des sites, à l'intérieur des tremblaies. Les données suivantes ont été recueillies dans chacune des parcelles :

- Localisation exacte de la parcelle sur carte écoforestière à échelle 1:20 000 et sur photographie aérienne I/R fausses couleurs à échelle nominale 1:15 000 de la couverture la plus récente;
- Inventaire systématique des espèces ligneuses présentant un diamètre à hauteur de poitrine (DHP) supérieur à 1 cm (par classe de 1 cm pour les tiges de moins de 9 cm, par classe de 2 cm pour les autres);
- Dénombrement de la régénération de diamètre inférieur à 1 cm;
- Décompte, par espèce, des arbres morts debout ou au sol;
- Dénombrement des souches d'exploitation et récupération d'échantillons de bois de ces souches, s'il y a lieu;
- Recherche systématique de charbons à l'interface de la matière minérale, selon le schéma de distribution des sites anthracologiques présenté à la figure 6;
- Récupération à la tarière de Pressler de 20 à 25 cylindres de bois de tremble afin d'établir la structure d'âge du peuplement. Les cylindres de bois ont été prélevés le plus près possible du sol sur la tige, soit à 30 cm de hauteur;

La récupération de macrorestes, charbons et bois de souches, a servi à identifier les espèces présentes sur le site avant l'installation de la tremblaie. Si des souches d'exploitation étaient présentes en quantité assez importante (> 5 par parcelle), on assumait qu'elles représentaient la composition du peuplement antérieur. L'examen microscopique de coupes minces de bois a permis d'identifier la ou les espèces présentes. Les pièces de bois de souche récupérées étaient sablées finement puis examinées à la loupe binoculaire, sous un grossissement de 30x, afin de faire un premier tri entre les conifères et les feuillus. Par la suite, de fines lamelles étaient découpées sur les faces radiale et tangentielle du bois des conifères. L'observation de ces coupes minces de bois au microscope permettait, par l'examen des ponctuations des champs de croisement, de reconnaître le genre ou l'espèce d'arbre. Les ponctuations observées étaient comparées aux illustrations de Panshin et DeZeeuw (1980) pour confirmer l'identification. En l'absence de souches d'exploitation, dix sites anthracologiques de 30 cm x 30 cm, répartis de manière systématique dans la parcelle (figure 6), ont été établis. Les 407 charbons différents récupérés ont été identifiés, sous microscope à lumière épiscopique, au Centre d'études nordiques de l'Université Laval.

3.5 Recherche de peuplements de tremble en phase de transition (objectif 4)

Afin d'identifier des peuplements où le tremble est au stade de sénescence en Gaspésie, lors de tout déplacement sur le terrain, une attention particulière était apportée à l'observation systématique des peuplements pour détecter des sites où des conifères seraient en train de reprendre la dominance au détriment de peuplements décadents de tremble, c'est-à-dire ayant atteint l'âge de bris, ou la phase de transition, tel que suggéré par le concept de la succession végétale. Cette décadence devrait se manifester par la présence importante de trembles morts, debout ou au sol (figure 7), accompagnés de conifères en voie de dominer le couvert.

Note : Les observations terrestres réalisées dans le cadre de cette thèse ont été complétées par seize heures de vol en Cessna, effectuées en différentes saisons, pour l'observation aérienne des sites avec tremble et l'observation de l'espèce sur le territoire gaspésien en général. Toutes les photographies aériennes obliques présentées dans le texte proviennent de ces survols.

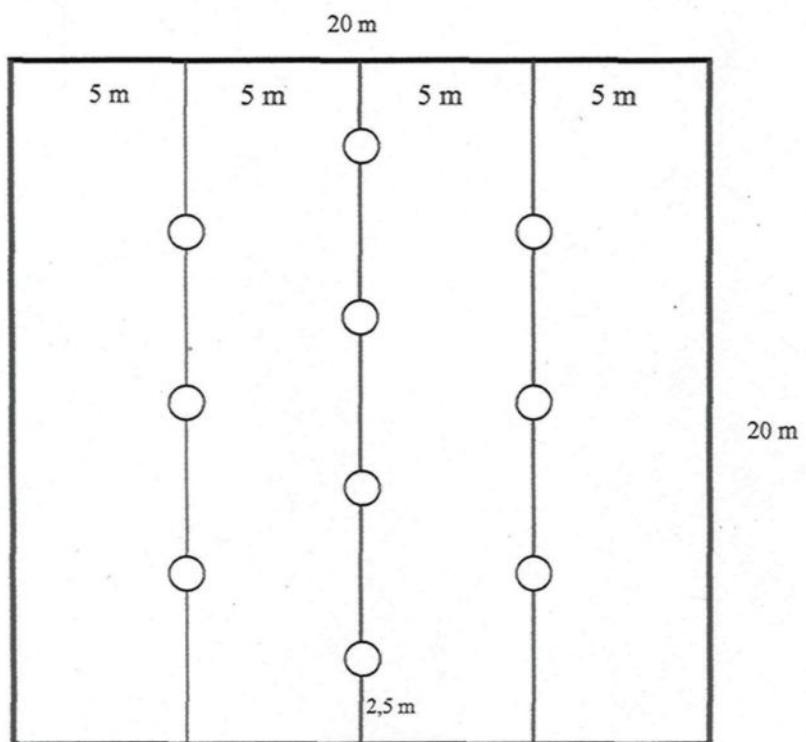


Figure 6. Répartition systématique des microsites anthracologiques dans une parcelle de 20 m x 20 m. Toutes les sections mesurent 5 m, sauf les deux extrémités de la ligne centrale qui mesurent 2,5 m.



Figure 7. Débris ligneux après bris dans une tremblaie et retour en tremble (régénération), Athabasca, Alberta, 2000.

Chapitre 4

Résultats

4 Résultats

4.1 Validation du potentiel d'expansion actuel du tremble après perturbations en Gaspésie (objectif 1)

4.1.1 Sites

Douze sites ont été analysés pour valider si, en Gaspésie, le tremble se comporte comme il est mentionné dans la littérature au plan de son potentiel à prendre de l'expansion suite à des perturbations. Ces sites ont subi diverses perturbations et sont colonisés par de jeunes tremblaies (tableau 1). En l'absence de feu récent dans le bassin de la rivière York, deux sites (A-01 et A-02) ont été retenus dans le bassin voisin, celui de la rivière Dartmouth. Les sites de tremble affectés par la dernière épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (A-03, A-05 et A-06) sont tous situés sur le territoire de la forêt d'enseignement et de recherche du Cégep de la Gaspésie et des Îles. Les sites A-07, A-08, A-09 et A-10 correspondent à des coupes récentes. Les sites A-17, A-18 et A-19 représentent des chemins forestiers et des aires d'empilement de bois récents. Les données proviennent de parcelles de 10 m X 10 m.

Tableau 1. Période d'installation des trembles après diverses perturbations en Gaspésie.

Sites	Perturbations	Périodes d'installation	
		0-4 ans	5-10 ans
A-01	Feu 1992	X	
A-02	Feu 1992	X	
A-07	Coupe 1992	X	
A-08	Coupe 1992	X	
A-09	Coupe 1998	X	
A-10	Coupe 1998	X	
A-17	Chemin et jetée 1996	X	
A-18	Chemin et jetée 1996	X	
A-19	Chemin et jetée 1996	X	
A-05	TBE (1978-1986)	X	
A-03	TBE (1978-1986)		X
A-06	TBE (1978-1986)		X

4.1.2 a: Mesurer la rapidité d'installation du tremble après perturbations.

Le décompte des cernes sur les sections de 265 tiges a permis d'établir les structures d'âge du tremble pour chacun des sites. À partir de ces structures d'âge, la durée d'installation du tremble a été déterminée (tableau 1). Dix sites sur douze montrent une installation du tremble sur une période plus courte que quatre ans. Il s'agit de A-01, A-02, A-05, A-07, A-08, A-09, A-10, A-17, A-18 et A-19. Ces sites sont principalement associés au feu, à la récolte de bois ou à la construction de chemins. Trois sites, A-03, A-05 et A-06, sont associés à la dernière épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette. L'installation des trembles s'y est faite sur une période de cinq à dix ans à l'exception du site A-05, où le processus a été plus rapide, moins de quatre ans.

4.1.2 b: Valider le potentiel de croissance en hauteur juvénile rapide du tremble par rapport aux autres espèces.

Le dénombrement de toutes les tiges d'arbres (3076 au total) d'espèces commerciales, par essence et par classes de hauteur, a été fait dans les parcelles de 10 m x 10 m afin de mesurer leur croissance en hauteur juvénile relative. La figure 8 montre la présence relative en pourcentage des tiges de plus de 1 m de hauteur pour le tremble et les conifères, pour chacun des sites. La régénération de tremble domine en nombre sur tous les sites, après perturbations. Les conifères, quoique présents, occupent toujours l'étage inférieur. Ils comptent pour plus de 10% des tiges de plus de 1 m sur seulement trois des douze sites. Ce sont les trois sites affectés par la TBE et les conifères y constituent entre 10% et 25% des tiges supérieures à 1 m.

4.1.2 c: Valider que la régénération du tremble se fait principalement par drageonnement et évaluer l'importance de l'installation par semis.

Les âges, sections tige et sections racine ont été déterminés, à partir du décompte des cernes, sur 50 sous-échantillons avec un système racinaire en "T" choisis au hasard parmi les 192 échantillons prélevés sur l'ensemble des sites où le drageonnement était présumé comme étant le mécanisme responsable de la régénération du tremble. Ils montrent

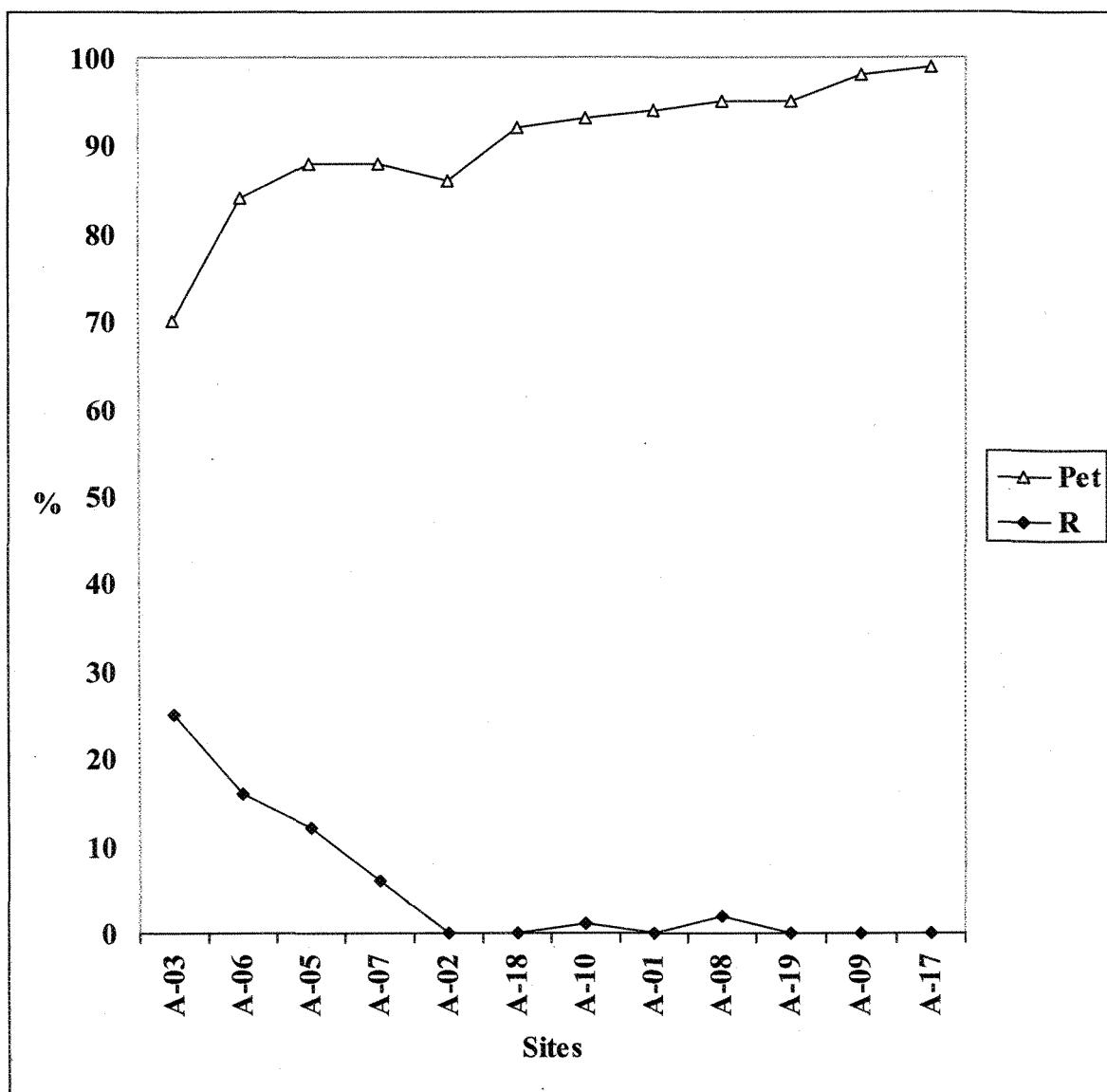


Figure 8. Présence relative en % des tiges de plus de 1 m de hauteur par site (R = résineux; Pet = tremble).

que dans 90% des cas (45 sous-échantillons sur 50) l'âge section racine est plus élevé que l'âge section tige.

De la même manière, les âges section tige et section racine ont été mesurés pour 25 sous-échantillons, choisis au hasard parmi les 260 échantillons avec système racinaire "en étoile" prélevés sur les sites où, en raison de l'absence de tremble vivant dans un rayon de 500 m et de souches de l'espèce dans un rayon de 50 m, le mécanisme de régénération présumé s'était opéré par graines. Les mesures montrent que dans 92% des cas (23 sous-échantillons sur 25) les âges section tige et section racine sont semblables. Dans les deux cas où l'âge section racine est plus grand que l'âge section tige, il s'agissait de drageons. La présence de drageons a d'ailleurs été observée sur le terrain sur des jeunes semis installés dans ces sites (notes tableau 2, site A-19).

L'évaluation de la proportion de drageons et de semis à partir de l'examen du système racinaire est présentée au tableau 2. Un nombre total de 2233 systèmes racinaires ont ainsi été examinés. Sur les sites où des trembles sont visibles à proximité et que des souches ou troncs de tremble sont présents dans la parcelle, le drageonnement s'avère le moyen presque exclusif de régénération. Là où le tremble et les vestiges de tremble sont absents, (sites A-17, A-18 et A-19) c'est la régénération par graines qui prédomine. De plus, dans tous les cas où la présence de trembles issus de graines était constatée, celle-ci s'était faite sur le sol minéral mis à nu.

Tableau 2. Décompte des tiges de tremble issues de régénération sexuée et asexuée, par sites.

Sites	Perturbations	Origine des tiges		Notes
		Drageon	Graine	
		N	N	
A-01	Feu 1992	74	0	
A-02	Feu 1992	64	0	
A-03	TBE (1978-1986)	150	0	Sol minéral non exposé. Aucun bouleversement du sol.
A-05	TBE (1978-1986)	52	0	Sol minéral non exposé. Aucun bouleversement du sol.
A-06	TBE (1978-1986)	81	0	Sol minéral non exposé. Aucun bouleversement du sol.
A-07	Coupe 1992	94	0	
A-08	Coupe 1992	195	0	
A-09	Coupe 1998	426	0	
A-10	Coupe 1998	271	1	Le semis a une hauteur de 0,8 m. Il se trouve sur le sol minéral exposé par le passage de la machinerie. Racines en étoile.
A-17	Chemin et jetée 1996	21	127	Sol minéral exposé.
A-18	Chemin et jetée 1996	0	507	Sol minéral exposé.
A-19	Chemin et jetée 1996	27	133	Sol minéral exposé. Le système racinaire d'un tremble mort, de 90 cm de hauteur, déraciné au complet, comportait huit drageons.
Total		1455	768	

4.1.2 d: Comparer la composition actuelle des peuplements à la composition antérieure suggérée par le décompte des souches des tiges mortes.

Le décompte des souches des tiges mortes dans la parcelle de 10 m x 10 m, comparé au décompte des tiges d'espèces arborescentes commerciales de plus de 1 m de hauteur (tableau 3), permet de constater la variation dans la dominance des espèces sur chacun des sites (figure 9). Dans toutes les parcelles de 10 m x 10 m, l'inventaire de résidus ligneux montre, avant la perturbation, une prédominance de conifères, sauf pour les sites associés à la construction de chemin où l'inventaire de résidus ligneux pré-perturbation ne peut être réalisé. Après la perturbation, dans tous les cas, c'est le tremble qui domine. Pour l'ensemble des sites, la proportion de la présence des conifères a diminué de plus de 60%, alors que la proportion de tremble a augmenté de plus de 70%.

Tableau 3. Inventaire des résidus ligneux et des tiges vivantes après diverses perturbations (R= conifères, F = feuillus autres que tremble, Pet = tremble).

Sites	Perturbations	Espèces	Résidus ligneux	Peuplement actuel
			Souches	Tiges vivantes H > 1 m
A-01	Feu 1992	R	20	0
		F	1	4
		Pet	1	64
A-02	Feu 1992	R	9	0
		F	4	10
		Pet	1	64
A-03	TBE (1978-1986)	R	53	40
		F	0	8
		Pet	1	113
A-05	TBE (1978-1986)	R	30	6
		Pet	4	42
A-06	TBE (1978-1986)	R	20	14
		Pet	0	73
A-07	Coupe 1992	R	14	6
		F	0	7
		Pet	0	94
A-08	Coupe 1992	R	12	3
		F	0	6
		Pet	2	190
A-09	Coupe 1998	R	14	1
		F	2	8
		Pet	2	381
A-10	Coupe 1998	R	14	1
		F	2	11
		Pet	2	174
A-17	Chemin et jetée 1996		N/A (chemin forestier)	
A-18	Chemin et jetée 1996		N/A (chemin forestier)	
A-19	Chemin et jetée 1996		N/A (chemin forestier)	

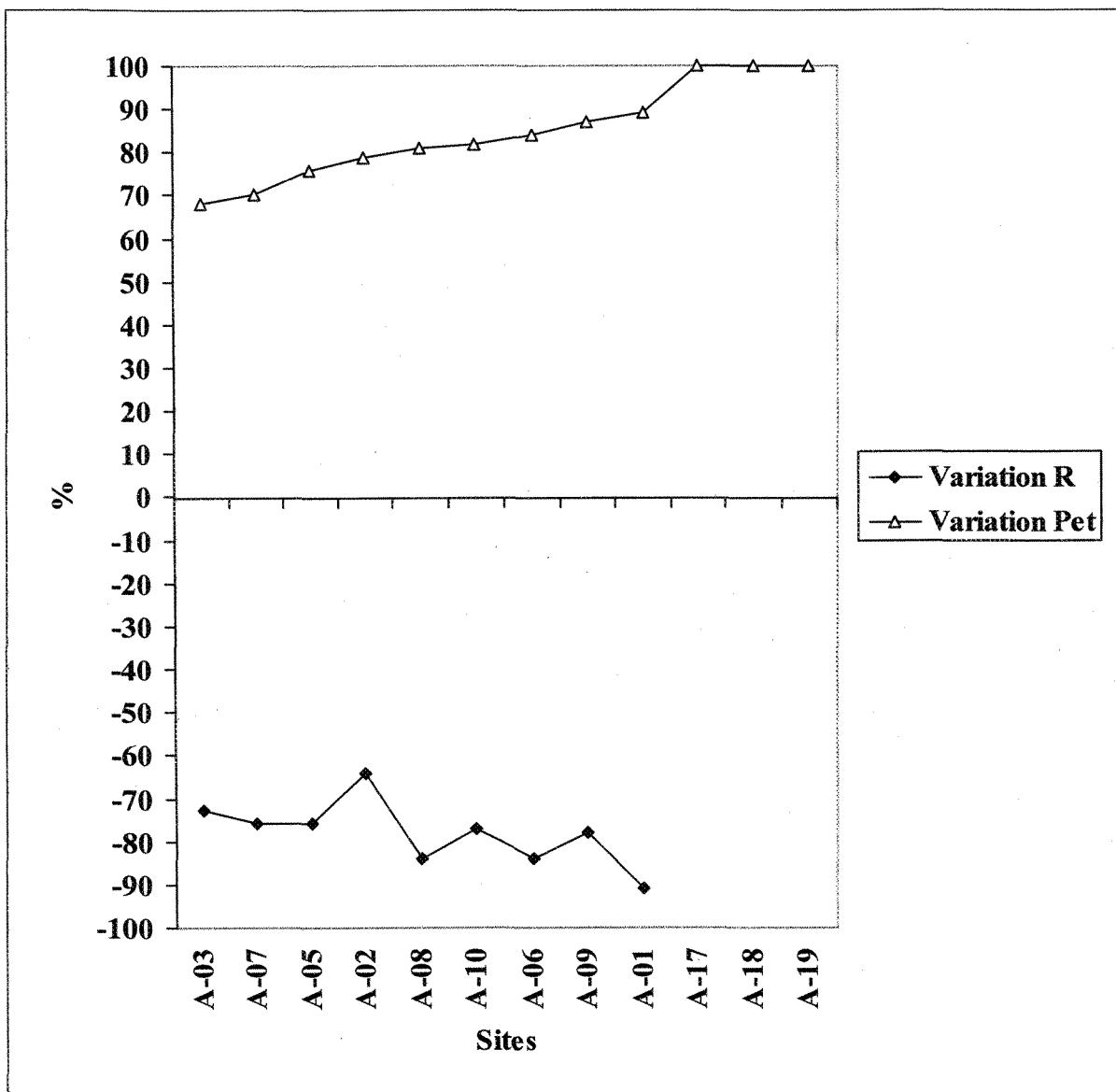


Figure 9. Variation en % de la présence relative du tremble et des conifères en fonction de la présence des tiges vivantes et le décompte des souches des tiges mortes.

4.2 Identification de sites avec expansion récente du tremble (objectif 2)

4.2.1 a: Identifier les sites potentiels d'expansion du tremble après coupe à partir des données d'inventaire, de photographies aériennes et de cartes écoforestières.

Les mesures ont porté sur 537 peuplements récoltés entre 1997 et 2000, soit 21 peuplements cibles et 516 autres peuplements appartenant aux aires de coupe correspondantes (tableau 4). La sélection des aires de coupe, à partir de peuplements cibles, mène à une certaine hétérogénéité dans leurs dimensions, car le nombre de peuplements qui la constitue n'est pas prévisible lors de la sélection.

Pour chaque peuplement, les observations consistaient principalement à vérifier la présence ou l'absence de tiges de tremble installées dans les aires de coupe après la récolte. Vingt des 537 peuplements visités portaient des quantités évidentes de tremble (tableau 4), c'est-à-dire que la régénération de l'espèce occupait un espace suffisant pour être distinguée du chemin de contour du peuplement. Ces vingt peuplements sont répartis dans six des vingt-et-un feuillets cartographiques retenus. Au total, les observations ont porté sur 7830 ha d'aires de coupe récente.

La distance séparant chacun des peuplements récoltés visités, d'un peuplement avec tremble dominant ou codominant (PeX ou XPe), a été mesurée sur les cartes écoforestières. Ces mesures montrent (figure 10) que, lorsqu'il y a présence de régénération de tremble dans des peuplements où l'espèce fait partie des essences secondaires, ceux-ci sont situés à moins de 1 km d'un peuplement où le tremble fait partie des essences principales.

Tableau 4. Répartition des peuplements inventoriés par feuillet cartographique en fonction de la présence ou de l'absence de tremble.

Feuillet cartographique (25 400 ha)	Peuplements cibles		Aires de coupe		
	No	Tremble prévu % (selon données PQAF)	Peuplements avec tremble	N total de peuplements	Superficie totale (ha)
22A6NO	3146-730	16%	11	17	180
22H3NO	4410-577	1%	3	21	150
22A14SE	1248-1175	3%	2	13	150
22H3SO	1027-653	6%	2	5	50
22A11SE	1546-1598	2%	1	18	1200
22H2NO	1078-558	3%	1	7	120
22A10NO	1361-435	2%	0	36	1200
22A12NO	2510-519	2%	0	43	600
22A12NE	2522-866	6%	0	28	400
22A13SO	4496-797	3%	0	81	800
22A13SE	2908-1474	9%	0	23	350
22B7SO	1422-1653	1%	0	15	200
22B7SE	1448-1141	3%	0	7	50
22B9NO	1903-387	2%	0	20	200
22B16SO	1904-1328	1%	0	22	250
22B16SE	4361-366	1%	0	6	50
22G1SE	4303-438	8%	0	68	750
22H2SO	1088-67	3%	0	71	750
22H2SE	1109-1220	1%	0	7	80
22H3NE	1067-991	8%	0	11	100
22H3SE	1098-830	1%	0	18	200
Nombre total			20	537	7830

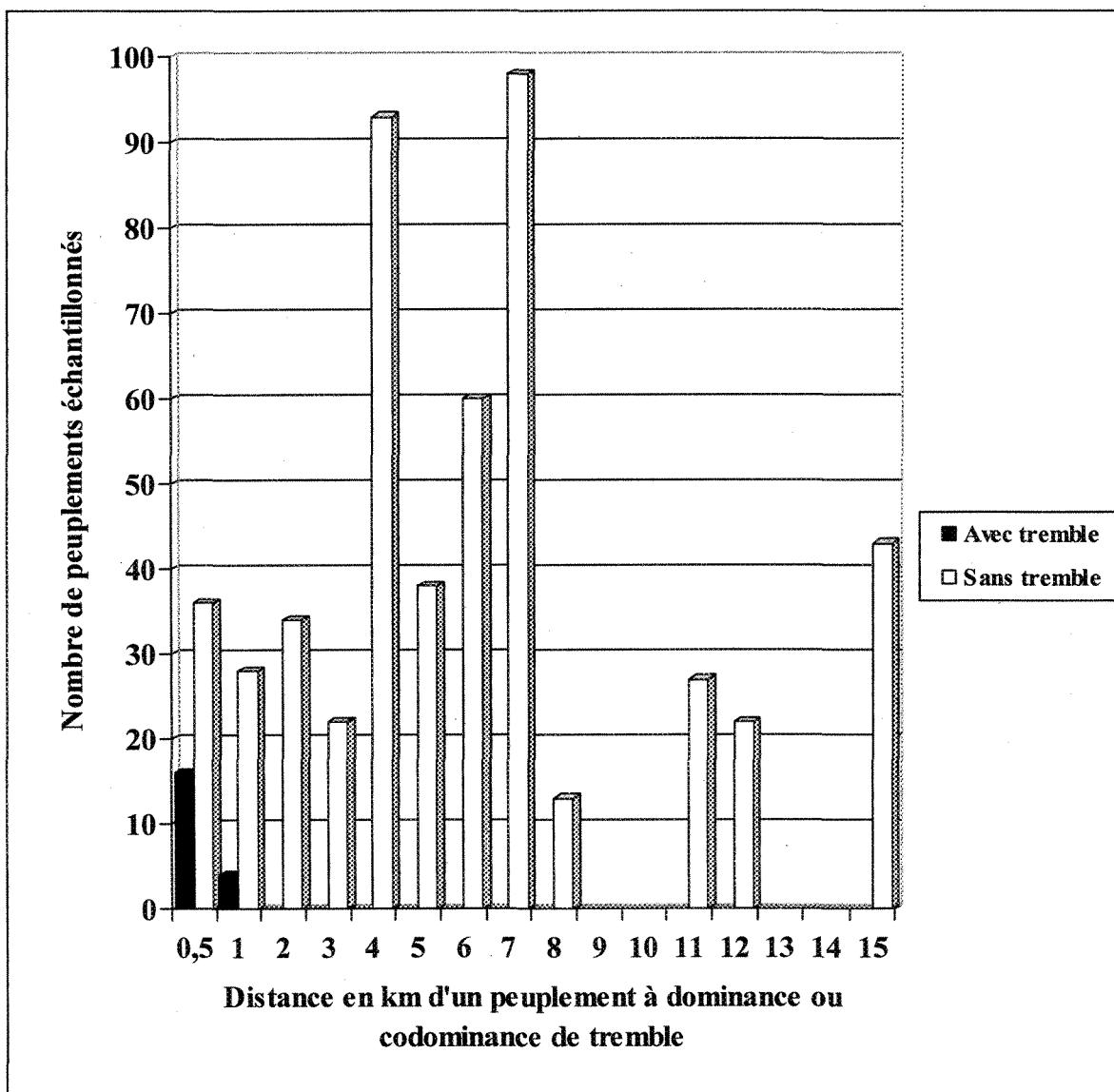


Figure 10. Répartition des peuplements avec et sans tremble après coupe.

4.2.1 b: Documenter les nouvelles installations de tremble en bordure des chemins forestiers.

En plus de l'observation de la présence ou de l'absence du tremble dans des aires de coupe récentes, des observations ont été ajoutées pour caractériser la présence de l'espèce, notamment, en bordure de chemins forestiers. Ainsi, pour l'ensemble des déplacements effectués sur chemins forestiers jusqu'au site d'échantillonnage, les sections de 1 km sans présence de tremble ont été notées systématiquement. Les données présentées au tableau 5 montrent que le tremble est présent en bordure des routes sur la presque totalité du territoire. Moins de 5% des sections de 1 km de chemins forestiers, sur les 1155 km parcourus sur les sites ou pour se rendre sur ceux-ci, ne portent aucun tremble. Il est présent en bordure de chemins sur tous les feuillets cartographiques. Trois feuillets (22A12NO, 22A13SO et 22B16SO) ne comportent aucun peuplement à dominance ou codominance de tremble. Il y est cependant présent en bordure de chemin, dans des proportions respectives de 93%, 100% et 65%.

La figure 11 montre, pour chaque feuillet cartographique, les distances minimales et maximales qui séparent les sections de 1 km de chemins forestiers avec tremble de peuplements à dominance ou codominance de tremble. Les sections de chemins avec tremble peuvent être situées près de peuplements avec tremble, mais plusieurs sections en sont passablement éloignées. Cette distance va jusqu'à 18 km (figure 11). Ainsi, sur le territoire couvert par le feuillet 22A14SE, les sections de chemins forestiers avec tremble sont situés très près de peuplements à dominance ou codominance de tremble, entre 0 et 1 km, alors qu'à l'opposé, les sections de chemins forestiers avec tremble du territoire couvert par le feuillet 22B7SO en sont très éloignées, entre 13 et 15 km.

Tableau 5. Répartition des sections de 1 km de chemins forestiers avec tremble, en fonction des distances parcourues et de l'éloignement d'un peuplement avec tremble, par feuillet cartographique.

Feuilllets cartographiques	Distances parcourues (km)	Sections de 1 km avec tremble	
		N	% p/r à la distance totale parcourue
22A14SE	46	46	100
22H3SO	43	43	100
22A11SE	83	83	100
22A6NO	31	31	100
22H2SO	133	133	100
22H2SE	18	18	100
22H3NE	16	16	100
22H2NO	19	19	100
22A10NO	79	79	100
22A13SO	92	92	100
22B16SE	4	4	100
22G1SE	55	55	100
22A12NE	45	45	100
22B7SE	63	63	100
22B7SO	42	42	100
22A13SE	66	64	97
22H3NO	57	53	93
22A12NO	100	90	90
22H3SE	83	72	87
22B9NO	34	24	71
22B16SO	46	30	65
Total	1155	1102	95

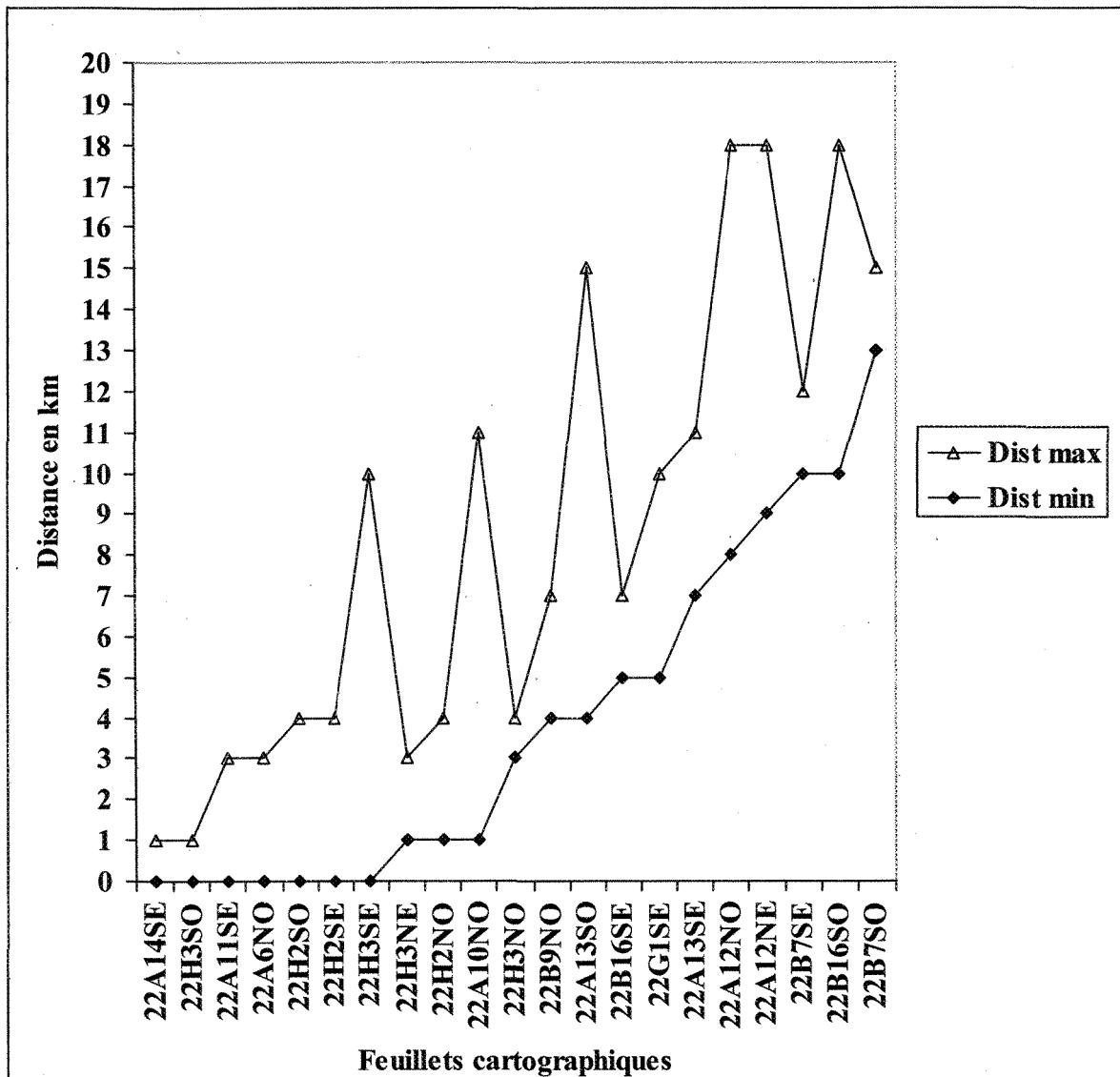


Figure 11. Distances minimales et maximales, en km, séparant les sections de 1 km de chemins forestiers avec tremble, sur un territoire, d'un peuplement à dominance ou codominance de tremble.

4.2.1 c: Comparer la composition actuelle des peuplements à la composition antérieure suggérée par les souches.

Quand le tremble était présent sur une aire de coupe, des parcelles étaient établies dans le peuplement cible et dans l'un des autres peuplements où l'expansion était constatée. Ces parcelles sont établies pour dénombrer les souches par espèce et la régénération par classe de hauteur et par espèce. Ces données servent à comparer la composition du peuplement avant la récolte à celle du futur peuplement, représenté par la régénération qui s'y est développée (tableau 6).

Toutes les tiges de tremble dénombrées montraient un système racinaire en "T" associé à des drageons.

Tableau 6. Répartition du tremble dans le peuplement antérieur d'après le dénombrement des souches et dans le peuplement actuel d'après le dénombrement des tiges de plus de 1 m en hauteur par feuillet cartographique (le numérateur représente le tremble et le dénominateur le total du tremble et des conifères)

Feuilllets cartographiques	Peuplements antérieurs	Peuplements actuels
	Souches	Tiges H > 1 m
22A6NO-1	14/44	43/43
22H3NO-3	5/47	40/40
22A14SE-2	3/61	31/31
22A6NO-2	2/21	18/18
22A14SE-1	4/97	16/16
22H3SO-2	34/48	76/77
22H3NO-2	8/18	60/61
22H3SO-1	5/28	41/42
22H3NO-1	4/24	67/69
22A11SE-1	21/41	89/99
22H2NO-1	5/44	113/118

Note: Pour les parcelles 22A11SE-1 et 22H2NO-1, ce sont les tiges après coupe de moins de 1 m qui ont été retenues puisqu'il n'y avait pas de tiges de plus de 1 m en hauteur.

Dans tous les cas, il ressort de ces mesures que la proportion de trembles est plus grande après coupe, selon le décompte de la régénération, qu'avant coupe, selon le décompte des souches (figure 12). La régénération de tremble domine toujours en hauteur celle des autres espèces.

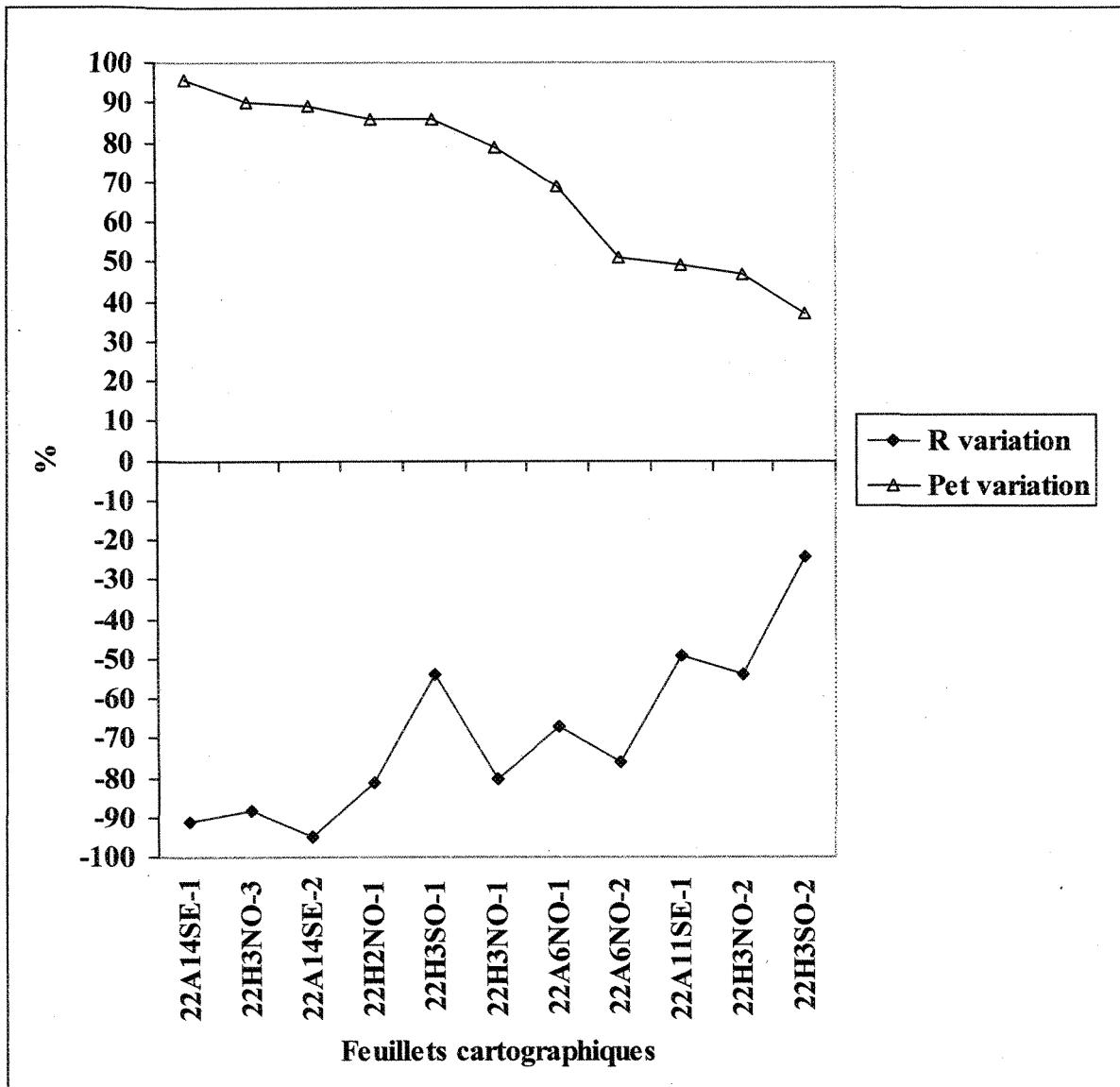


Figure 12. Variation en pourcentage de la présence relative du tremble et des conifères avant la coupe, d'après le décompte des souches par espèces et après la coupe, d'après le dénombrement des tiges de hauteur > 1 m.

Note: Pour les parcelles 22A11SE-1 et 22H2NO-1, ce sont les tiges après coupe de moins de 1 m qui ont été retenues puisqu'il n'y avait pas de tiges de plus de 1 m en hauteur.

4.3 Validation du remplacement historique *in situ* d'espèces à partir de macrorestes (objectif 3)

La troisième série de données a été recueillie afin de valider le remplacement *in situ* de conifères par le tremble, constaté lors des travaux de maîtrise de l'auteur, réalisés à partir de l'analyse de macrorestes dans le bassin de la rivière York.

Seize tremblaies (sites C-01 à C-16) ont été échantillonnées dans le bassin de la rivière York (figure 3) pour cette étude. Trois sites du même bassin (C-17, C-18 et C-19) avaient déjà été établis lors des travaux de maîtrise de l'auteur (Fortin 1999). Les sites sont représentatifs des conditions physiographiques de la Gaspésie. Les tremblaies échantillonnées proviennent de haut, bas et mi pentes ; de pentes concaves, convexes et régulières ; de haut, bas et mi versants ; elles croissent sur les dépôts de surface associés au relief accidenté de la Gaspésie, les tills et les dépôts d'altération.

4.3.1 Description sommaire des sites

Site C-01 : Le site C-01 se situe dans une bande de tremble non reboisée, à l'intérieur d'une plantation de pin gris bordant la route 198, qui longe la rivière York. Ce site représente un secteur mal régénéré suite au « Grand feu » dans le secteur de la rivière York au début des années 1940 (Gagnon 1973). L'âge d'installation du tremble correspond à cette période. À cet endroit, les trembles occupent de légères dépressions. Il y a présence de souches d'exploitation de conifères dans la tremblaie.

Site C-02 : Le site C-02 se situe lui aussi dans le secteur du « Grand feu » de la rivière York qui a sévi vers 1940. La tremblaie C-02 se retrouve à 500 mètres du site C-01, vers le sud. La tremblaie s'est installée immédiatement après le feu.

Site C-03 : Le site C-03 se trouve dans le secteur du ruisseau Whitehouse, près de la rivière York. À cet endroit, les tremblaies sont adjacentes à des pessières ouvertes à cladonie. Elle s'est installée à la fin des années 1930.

Site C-04: La tremblaie du site C-04 en est une à *Kalmia* sp., *Vaccinium* sp. et *Cladina* sp., très ouverte. Elle est enclavée dans un peuplement ouvert de pessière à épinette noire et à

cladonie. Le tremble a commencé à s'installer vers le milieu des années 1940. Le peuplement est très ouvert.

Site C-05: La tremblaie du site C-05 se retrouve sur un petit plateau sur la ligne de partage des eaux séparant les bassins des rivières York et Saint-Jean à proximité des lacs Tom. La tremblaie s'est installée au début des années 1940. Le site présente de nombreux troncs calcinés, sous l'humus.

Site C-06 : Le site C-06 occupe le haut d'une pente. Il n'y a pas de souche d'exploitation et on ne retrouve aucun charbon. Le tremble s'est installé vers le milieu des années 1930.

Site C-07 : Croissant en bordure du ruisseau Sluice, la tremblaie C-07 s'est installée au cours des années 1920. Le site comporte de nombreux troncs à surface calcinée, sous l'humus.

Site C-08 : Située au nord-est du lac Audet, la tremblaie C-08 pousse sur un flanc de colline. Son installation remonte au milieu des années 1920. Il n'y a aucune souche d'exploitation mais on retrouve de nombreux troncs à surface calcinée, sous l'humus.

Site C-09: La tremblaie C-09 se trouve près de l'endroit où le ruisseau Édouard se jette dans la rivière York. La tremblaie s'est installée vers le milieu des années 1790. Cependant, pour la plupart, les cœurs de ces arbres étaient pourris. La majeure partie de ce peuplement a été coupée pendant l'été 1999. On ne retrouve aucune souche d'exploitation ancienne et les charbons sont très petits. Malgré son âge avancé, le tremble occupe plus de 70 % de la surface terrière, le reste étant constitué de sapins, de thuyas et d'épinettes blanches.

Site C-10: Le site C-10 se trouve à 300 m au nord-est de la tremblaie C-09. Son installation remonte au milieu des années 1920.

Site C-11: La tremblaie C-11 se situe dans le même secteur que les sites C-09 et C-10, à mi-chemin (200 m) entre les deux. La structure d'âge, présentant d'un côté de très vieux trembles, dont l'installation minimale (cœur pourri) remonte à 1829 et de l'autre côté de plus jeunes trembles, dont l'installation minimale remonte à 1922, suggère que la parcelle a été établie sur la limite des perturbations qui ont permis l'installation des tremblaies C-10

vers 1920 et C-09 vers 1790. En raison du chevauchement des deux perturbations, le site C-11 a été exclu des résultats et remplacé par le site C-09.

Site C-12: La tremblaie C-12 se situe tout près de Gaspé, à l'extrémité est du lac Fromenteau. Elle s'est installée vers la fin des années 1890. Le site compte beaucoup (82) de troncs de sapins morts, debout et au sol.

Site C-13: Le site C-13 se trouve tout près du site C-12, à une centaine de mètres vers l'est; sa topographie est semblable au site C-12. Le tremble s'est installé au début des années 1910. Il s'agit d'un îlot de tremble, sur terre privée, qui a échappé à une coupe de récupération de sapins affectés par la tordeuse des bourgeons de l'épinette, il y a une quinzaine d'années.

Site C-14: Cette tremblaie croît dans le secteur de la forêt d'enseignement et de recherche du Cégep de la Gaspésie et des Îles. Le tremble s'est installé au milieu des années 1920. Le tremble est distribué en deux cohortes. La première compte 26 tiges (650/ha) et domine la canopée. Elle occupe plus de 80 % de la surface terrière. La deuxième cohorte, constituée de 96 tiges (2 400/ha), s'est installée sous couvert après TBE et dépasse en hauteur la régénération préétablie de sapin.

Site C-15: Le site C-15 se trouve au sud des lacs Bouchard dans le bassin de la rivière Dartmouth. Le tremble s'y est installé vers le milieu des années 1910.

Site C-16: Le site C-16 représente un îlot de tremble, dans un vaste peuplement d'épinette noire, issu de feu dans le secteur du ruisseau Mississippi, affluent de la rivière York. Le tremble s'y est installé vers le milieu des années 1920.

Site C-17: Le site C-17 se trouve au nord-est du lac Sirois dans le bassin de la rivière York. Le tremble s'y est installé au début des années 1930.

Site C-18: Le site C-18, à l'entrée de la route menant au lac Sirois, a fait l'objet de coupe au début des années 1960. L'examen des souches d'exploitation montre qu'on a récolté surtout de l'épinette. Quelques gros trembles, dont certains sont toujours vivants, étaient

distribués parmi les conifères. Ils ont drageonné après la coupe. C'est dans un de ces clones que la parcelle a été établie.

Site C-19: Le site C-19 se situe au nord de la rivière York. Le tremble s'y est installé vers le milieu des années 1930.

4.3.2 a: Comparer la composition actuelle des peuplements à la composition antérieure définie par les macrorestes.

4.3.2.1 Composition actuelle des peuplements

Les peuplements de tous les sites visités présentent une structure verticale semblable. Les trembles dominent, en nombre de tiges de plus de 15 cm de diamètre au DHP (figure 13), en taille et en surface terrière. Les conifères présents, en quantité variable selon les sites, sont toujours en sous-étage. Le sapin est présent dans tous les peuplements et quelques individus d'épinette noire sont présents dans plusieurs sites.

4.3.2.2 Âge des tremblaies

L'âge (2004) d'installation des trembles varie, selon les sites, entre 44 et 208 ans (figure 14). La date d'installation de la majorité des sites de tremblaies s'étale entre les années 1890 et 1960. Un site fait exception, le site C-09 où la date d'installation est 1790. L'âge de ce site, 208 ans, montre un écart important avec celui des autres sites qui ont tous moins de 110 ans (figure 14).

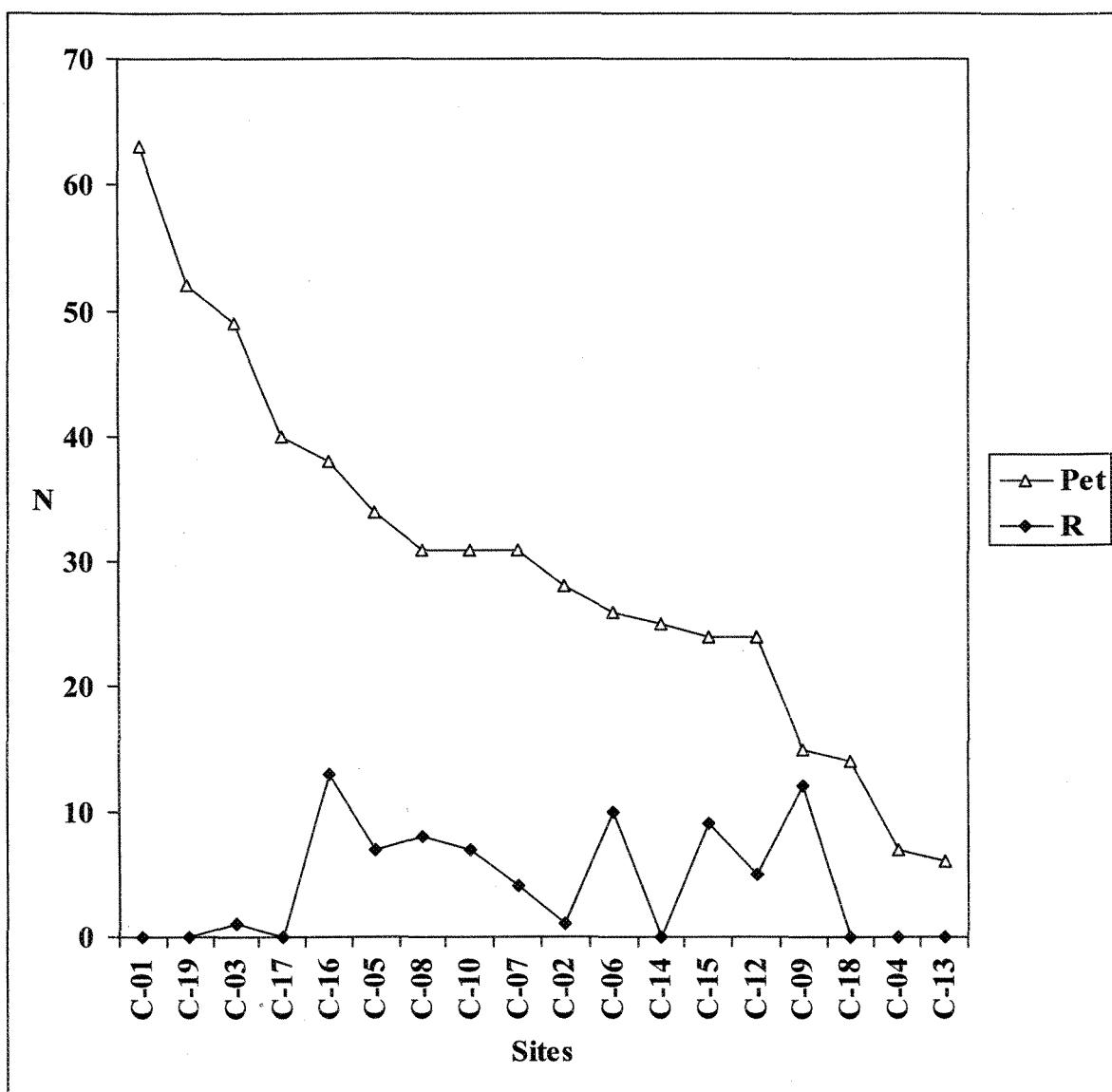


Figure 13. Dénombrement des tiges de tremble (Pet) et de conifères (R) de plus de 15 cm de diamètre.

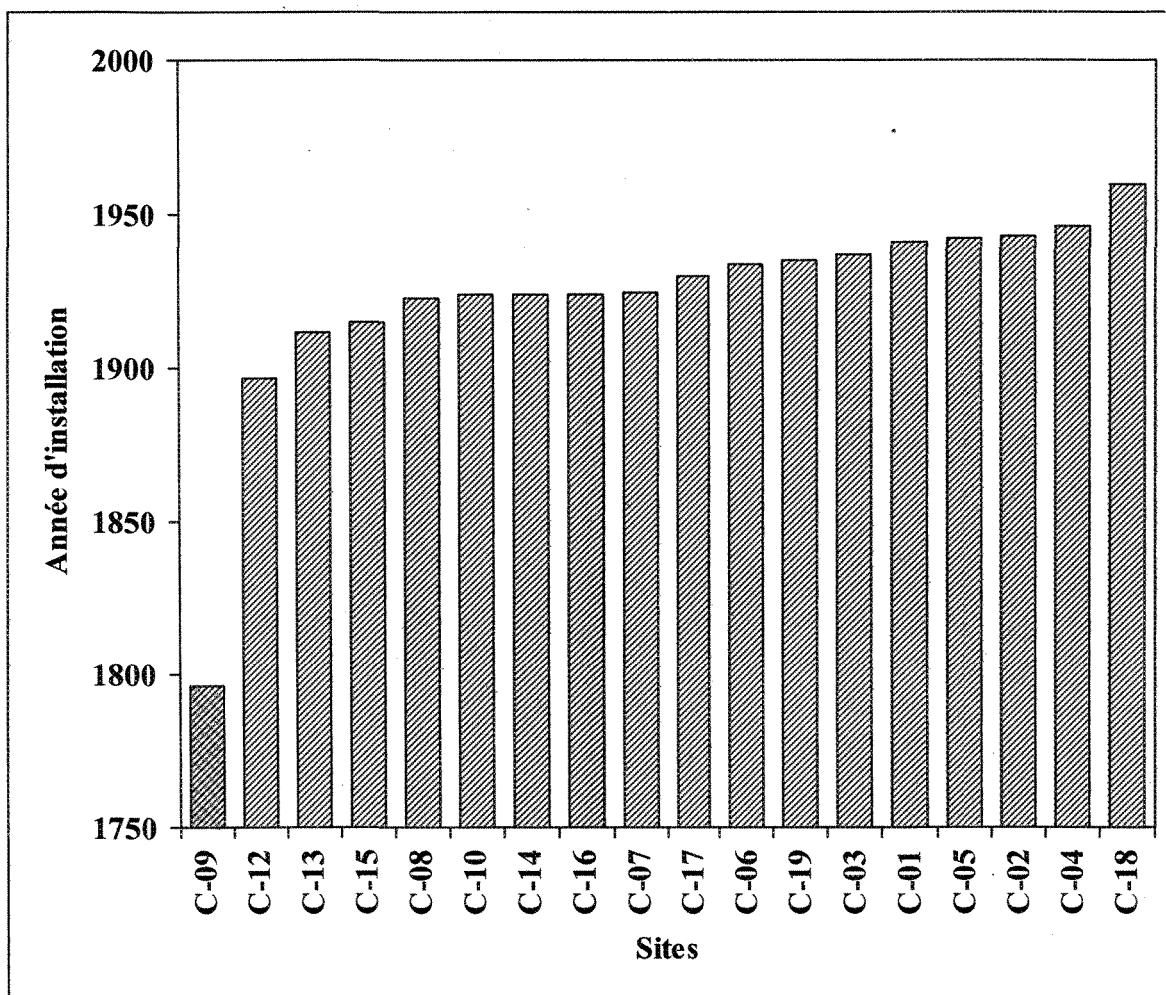


Figure 14. Année d'installation des tremblaies.

4.3.2.3 Souches d'exploitation et macrorestes enfouis

L'échantillonnage a permis de récupérer des macrorestes dans tous les sites, sauf C-03 et C-06 où ni charbons, ni souches n'étaient présents. Quatre sites (C-01, C-02, C-18 et C-19) comportaient des souches d'exploitation dont l'identification s'est faite, soit *in situ* quand les caractéristiques macroscopiques d'identification étaient nettes, soit en laboratoire, par examen microscopique d'échantillons de bois dans les autres cas. Aucune des souches identifiées n'était du tremble. Toutes, sauf trois sapins, étaient de l'épinette.

Pour les autres sites, les macrorestes sont des charbons enfouis, récupérés dans des microsites distribués systématiquement dans la parcelle de 20 m x 20 m (figure 6). Un total de 1949 fragments de charbons de bois ont été trouvés sur les 13 sites échantillonnés. L'examen méticuleux des faces des charbons a permis de reconnaître ceux qui, clairement, provenaient d'une même pièce de bois. Cet exercice aura permis de soustraire 1542 fragments de charbons de la population totale. Les quatre cent sept (407) fragments résiduels ont fait l'objet d'identification formelle (figure 15). Seulement sept fragments de charbons ont été identifiés comme du tremble.

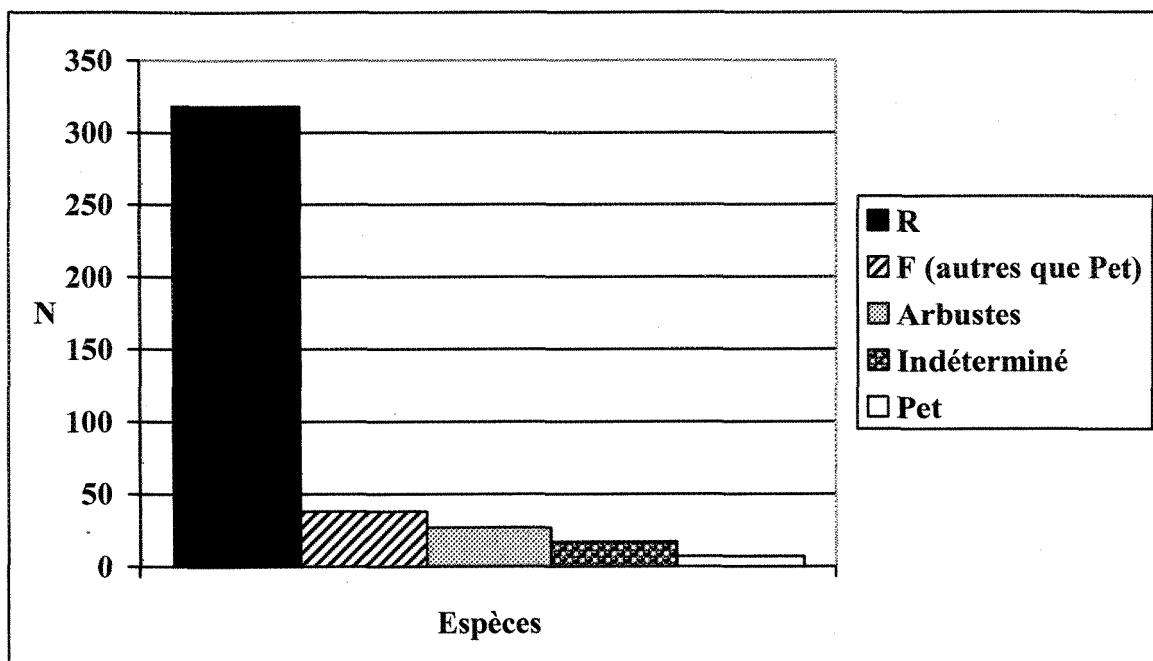


Figure 15. Identification des charbons récupérés.

Seuls les sites C-09, C-12, C-13 et C-17 comportaient des macrorestes de tremble dans de faibles proportions (1 à 3 microsites sur 10) (figure 16). Il s'agit, pour les trois premiers sites, des peuplements les plus âgés qui ont été visités. Les macrorestes d'épinette, par contre, sont présents dans la majorité des sites (13/17) et ce, en quantité plus importante que les autres espèces sur près de la moitié des sites (7/17). Les charbons de sapin sont également présents dans la majorité des sites.

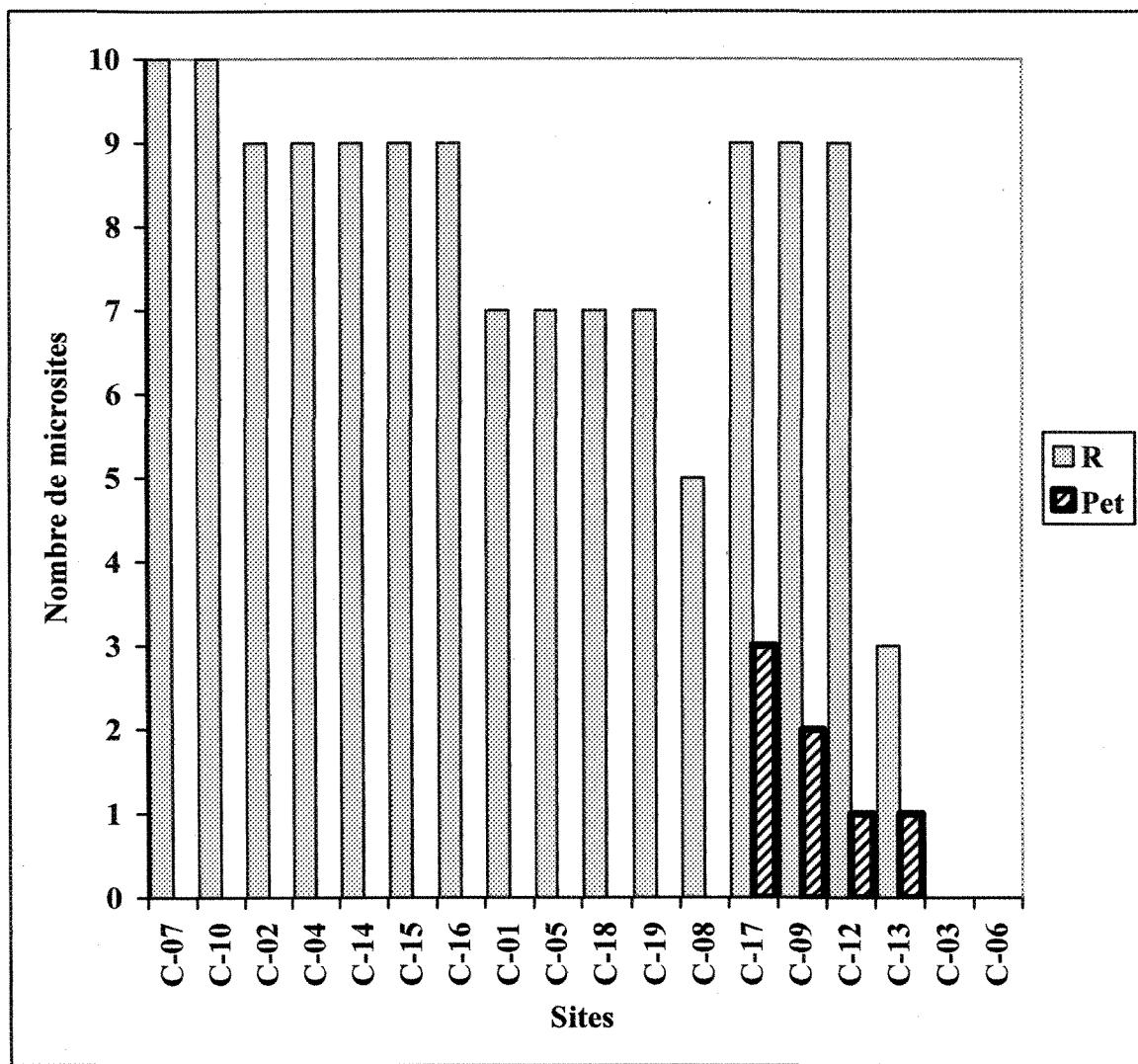


Figure 16. Identification des macrorestes (souches et charbons) de tremble et conifères récupérés dans les différents sites. Les sites C-03, et C-06 ne présentaient aucun macroreste.

La figure 16 exprime la dominance antérieure des conifères sur le tremble, d'après les macrorestes, sur tous les sites, tandis que la figure 17 montre les changements de dominance exprimée par la comparaison de l'écart en pourcentage entre la proportion des espèces ou groupes d'espèces dans la composition actuelle des peuplements par rapport à leur composition antérieure. Le tremble a connu une augmentation de sa présence relative sur tous les sites, au détriment des conifères, dont la présence a été réduite sur tous les sites.

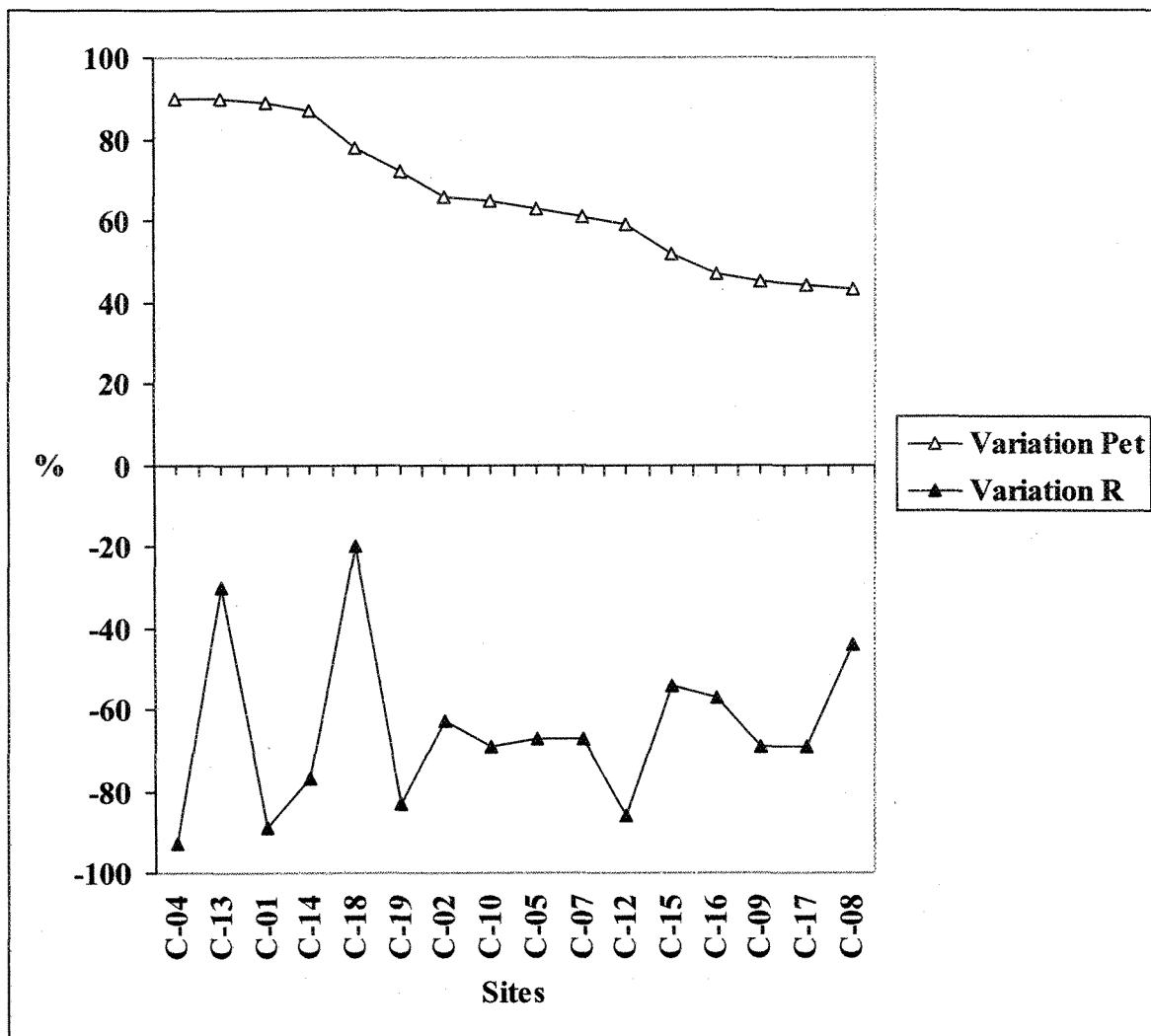


Figure 17. Variation de la présence relative du tremble et des conifères en comparant le % de tiges de plus de 15 cm dans le peuplement actuel au pourcentage de représentation antérieure des espèces dans les microsites anthracologiques ou le décompte des souches.

4.4 Recherche de peuplements de tremble en phase de transition (objectif 4)

Le dernier objectif de cette thèse consistait à localiser des peuplements en phase de transition vers des conifères, selon le modèle théorique de la succession. Lors de tout déplacement sur le terrain, des observations continues étaient faites afin de trouver des sites montrant clairement la reprise de dominance de conifères dans des peuplements de tremble décadents. Cette décadence devait se manifester par la présence de quantités significatives de trembles morts, debout ou renversés.

Lors des déplacements sur le terrain pour inventorier les sites des séries précédentes, un minimum de 2500 km de chemins forestiers ont été parcourus, dont certains à plusieurs reprises. Aucun peuplement, dans lequel on aurait pu voir clairement des indices de remplacement de tremble par les conifères, n'a été rencontré dans tous les déplacements en Gaspésie. Aucun site ne présentait d'accumulation de débris de tremble, par lesquels on aurait pu interpréter une dominance antérieure de l'espèce sous le couvert de conifères, qui auraient pu avoir pris ou repris la dominance d'un peuplement.

Par ailleurs, quelques peuplements "âgés" de tremble ont été retrouvés (observations personnelles non publiées). Mis à part le peuplement du site C-09 de la série de données liée à l'objectif 3 dont l'origine remonte à la fin du XVIII^e siècle, quelques autres individus et peuplements d'âges semblables ont été identifiés en Gaspésie, notamment dans les bassins des rivières St-Jean (*ca* 1800), York (*ca* 1780), Madeleine (*ca* 1790), Grande-Vallée (*ca* 1825) et Cascapédia (*ca* 1830).

Chapitre 5

Discussion

5 Discussion

5.1 Apport des résultats aux connaissances sur l'autécologie du tremble

Les éléments liés à l'autécologie du tremble couverts par les résultats de cette thèse ont été comparés à la présentation qu'en font Peterson et Peterson (1992) dans leur monographie exhaustive sur le genre *Populus*. Cette monographie, bien qu'elle s'adresse de manière particulière aux provinces canadiennes des prairies, constitue, à notre avis, le texte le plus complet disponible sur les différents aspects de la dynamique nord américaine du tremble. Les éléments tirés de Peterson et Peterson (1992) occupent la partie gauche du tableau 7. Les quatre dernières colonnes sont utilisées pour indiquer si les résultats obtenus en Gaspésie, dans le contexte de la forêt boréale de l'Est du Canada, confirment, complètent, contredisent ou ajoutent des éléments nouveaux à ceux proposés. Chacun des éléments est repris dans le texte de cette section.

5.1.1 La régénération par drageons

5.1.1.1 Reproduction efficace par drageons

Peterson et Peterson (1992) rapportent que la régénération par drageons est suffisante pour produire un peuplement dominé par le tremble, presque partout, après coupe dans un peuplement de tremble.

Dans toutes les parcelles établies dans des aires de coupe récentes (séries de données liées aux objectifs 1 et 2), la quantité de drageons produite dépassait celle suggérée par Steneker (1975), 10 000 tiges/ha à deux ans, et Perala (1977), 6 000 tiges/ha à trois ans pour constituer un peuplement à dominance de tremble. Ainsi, pour les sites liés à l'objectif 1, en ramenant les tiges dénombrées dans les parcelles (tableau 2) en nombre de tiges à l'hectare, on constate que dans tous les cas, sauf pour le site A-05, le nombre minimal de 6000 tiges/ha est dépassé. Dans le cas du site A-05, le nombre atteint 5200 tiges/ha, soit tout près du minimum proposé. De plus, le minimum est proposé pour un peuplement de trois ans alors que le site A-05 en a 20. Pour ce qui est des sites liés à l'objectif 2, la

Tableau 7. Synthèse des connaissances sur l'autécologie du tremble.

			Autécologie du tremble			
			Selon cette étude en Gaspésie			
			Confirmation	Complément	Contradiction	Nouveauté
Selon Peterson et Peterson, 1992						
1 Drageons	a	Reproduction efficace par drageons (5.1.1.1).	X	X		
	b	Capacité, pour un faible nombre de trembles sur place d'envahir un peuplement de conifères (5.1.1.2)	X	X		
2 Graines	a	Prépondérance de la régénération par drageons sur la régénération par graines et faible fréquence de présence de peuplements issus de graines (5.1.2.1).		X		X
	a	Installation rapide après perturbation (5.1.3.1).	X			
3 Installation	b	Peuplements très majoritairement équiennes (5.1.3.2).	X	X		
	a	Croissance juvénile en hauteur rapide (5.1.4).	X			
4 Croissance	a	Courte longévité associée à son statut d'espèce pionnière, à sa reproduction végétative et sa croissance rapide (5.1.5.1)			X	X
	b	Rareté de peuplements en phase de bris en forêt boréale (5.1.5.2).	X		X	
5 Longévité						

transformation du nombre de tiges par parcelle (tableau 6) en nombre de tiges à l'hectare montre que, dans tous les cas sauf pour les sites 22A6NO-2 et 22A14SE-1, on dépasse les 10 000 tiges/ha proposées pour un peuplement de deux ans. Lorsque l'on ajoute les tiges de moins de 1 m de hauteur (données non présentées) aux nombres inscrits au tableau 6, les deux atteignent des nombres respectifs de 10 400 et 32 000 tiges à l'hectare.

Nos résultats rejoignent les informations rapportées dans la littérature concernant la capacité du tremble à profiter des perturbations pour drageonner. Le drageonnement peut se faire après des perturbations naturelles telles que le feu (Graham 1941; Hungerford 1988; Quintilio *et al.* 1991) et les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (Batzer et Popp 1985; Ruel et Huot 1993). Le drageonnement se fait aussi après des perturbations anthropiques. Ainsi, Carleton et MacLellan (1994) soulignent qu'on retrouve le tremble plus fréquemment et en plus grande abondance dans les peuplements issus de coupes que dans ceux issus de feux en Ontario. La coupe à blanc favoriserait le drageonnement (Zehngraf 1949; Steneker 1976; Heeney *et al.* 1980; Bella 1986; Doucet 1989; Bates *et al.* 1989).

En forêt boréale, le drageonnement constitue un avantage unique pour le tremble en lui permettant d'étendre son occupation du territoire par expansion latérale à partir du système racinaire d'arbres présents (figure 18). Seuls le peuplier baumier, le peuplier à grandes dents (*Populus grandidentata* Michx.) et le cerisier de Pennsylvanie peuvent aussi produire des drageons (Farrar 1997). Ces espèces occupent cependant des niches écologiques plus restreintes que celle du tremble, en Gaspésie.

5.1.1.2 Capacité pour un faible nombre de trembles sur place d'envrir un peuplement de conifères.

Toutes les données de la série liée à l'objectif 1 montrent que le tremble occupe effectivement plus d'espace par drageonnement après tous les types de perturbations sur le territoire. Un faible nombre de trembles épars, parmi les conifères, peut suffire pour envahir le peuplement après perturbation (figure 19). Selon l'observation des souches sur le terrain



Figure 18. Drageonnemment latéral de peuplement de trembles (gauche) et de groupe de trembles (droite). Coupe 1992, bassin de la rivière York (lac Sirois).



Figure 19. Drageonnemment important de trembles épars après coupe, 2002, bassin de la rivière York (lac Sirois). Les masses vertes sont des drageons de tremble.

(tableau 3), les sites de la série de données liées à l'objectif 1 étaient, avant perturbations, dominés par des conifères parmi lesquels des trembles épars se trouvaient. De la même manière, dans des secteurs affectés par la dernière épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette, des trembles isolés ou en groupes parmi les conifères ont profité de la mort des sapins pour s'étendre latéralement par drageonnement (sites A-03, A-05 et A-06). Les trembles, bien distribués, ont couvert de leurs drageons l'ensemble de la superficie après coupe et après TBE.

L'observation de sites où le tremble est identifié comme essence secondaire (sites liés à l'objectif 2) a permis de constater, là aussi, le potentiel de l'espèce à occuper plus d'espace par drageonnement après perturbations, en l'occurrence, la coupe. Des avancées évidentes de tremble ont été constatées dans des aires de coupe récente. Ces avancées se sont faites dans les endroits où le tremble était présent avant la perturbation.

La littérature sur le sujet confirme que quelques tiges bien distribuées dans le paysage peuvent suffire pour permettre un envahissement total par le tremble (LeBarron 1948; Weetman *et al.* 1973; Doucet 1979, 1989; Schier *et al.* 1985). Jobidon (1995) indique que les drageons émergent généralement à moins de 10 m de l'arbre-mère, même si les racines latérales peuvent s'étendre au-delà de 30 m (Brinkman et Roe 1975). De la même manière, Doucet (1979; 1989) mentionne qu'une régénération de trembles sera obtenue pour autant que le peuplement renferme au moins 5 m²/ha de surface terrière en peupliers avant la coupe. Lavertu *et al.* (1994) suggèrent que la coupe de peuplements renfermant du peuplier est fortement susceptible de conduire à la venue de drageons, même lorsque les tiges résiduelles de peuplier ne représentent plus qu'une très faible surface terrière. Par ailleurs, la distribution des trembles dans les peuplements et dans le paysage n'est pas toujours uniforme, entraînant l'envahissement de la partie de l'aire de coupe où l'espèce est présente, alors que la partie voisine, qui ne contient aucun tremble, ne sera pas envahie (figure 20).



Figure 20. Distribution ponctuelle non uniforme de tremble, coupe 2000, bassin de la rivière York (ruisseau Édouard).

5.1.2 La régénération par graines

5.1.2.1 Prépondérance de la régénération par drageons sur la régénération par graines et faible fréquence de présence de peuplements issus de graines.

Quoique le drageonnement soit le moyen de régénération du tremble le plus spectaculaire et le mieux documenté, l'installation par graines a été observée le long de la majorité des chemins forestiers du territoire gaspésien (tableau 5 et figure 21). Des observations d'installation par graines ont également été faites dans des endroits où le sol minéral a été exposé par le passage de machinerie dans les aires de coupe, après feu (figure 22) et après chablis (figure 23). Le tremble s'installe par graines si le sol minéral est exposé, si des sources de graines sont disponibles et si les conditions propices à sa germination existent (Peterson et Peterson, 1992). Les trembles, installés ainsi de manière ponctuelle, représentent les noyaux à partir desquels pourra s'effectuer leur expansion subséquente. Il peut s'agir d'individus épars dispersés sur des distances plus ou moins longues, mais aussi, dans certains cas, comme pour les sites A-17, A-18 et A-19, d'installation en masse.



Figure 21. Installation du tremble par graines sur chemin forestier, 1999.



Figure 22. Installation ponctuelle de tremble par graines après feu, bassin de la rivière Bonaventure, 2000.



Figure 23. Semis de tremble issus de graines installés après chablis dans un peuplement d'épinette noire, 2000, bassin de la rivière Cascapédia.

Là où le tremble était absent avant perturbation, on n'a pas constaté d'avancée évidente de l'espèce par semis issus de graines sur les parterres de coupe. Une coupe en Gaspésie n'aboutit pas nécessairement à une installation massive de tremble par graines. Par contre, en plusieurs endroits, des individus installés dans les traces de machinerie ont été observés. L'examen du système racinaire de plusieurs de ces individus, selon la méthode originale développée dans le cadre de cette thèse, confirmait leur origine par graines. L'installation se faisait toujours sur sol minéral exposé. Ces semis n'ont pas été dénombrés car leur présence ponctuelle, par individus isolés, ne correspondait pas à la définition de présence évidente établie dans la méthodologie. La présence de ces individus pourrait cependant s'avérer importante dans la description du processus d'expansion du tremble. Une estimation de leur importance devrait faire l'objet de travaux ultérieurs à cette thèse.

Même si la présence évidente de trembles issus de graines dans les aires de coupe n'a pas été constatée, une présence importante de ces semis disséminés le long des chemins forestiers a été observée partout en Gaspésie (tableau 5). Les sections de 1 km de chemins avec tremble peuvent se retrouver à des distances allant jusqu'à 18 km (tableau 5) d'un peuplement à dominance ou codominance de tremble. D'ailleurs, dans certains secteurs tels ceux couverts par les feuillets cartographiques 22A12NO, 22A13SO et 22B16SO, il pourrait s'agir de l'installation initiale du tremble, des premiers arrivants. Ces résultats confirment la capacité de dispersion des graines de tremble. Ils constituent un élément novateur puisque, même si la littérature mentionne la possibilité que quelques semis puissent constituer les noyaux de futurs peuplements de trembles (Brinkman et Roe 1975; Doucet 1989), on n'y retrouve pas d'indication de l'importance que le phénomène pourrait avoir dans la dispersion de l'espèce et la colonisation de nouveaux territoires.

5.1.3 L'installation rapide du tremble

5.1.3.1 Installation rapide après perturbations

À la suite de perturbations, le tremble s'installe sur les sites rapidement, de manière sexuée ou asexuée. Les données de la série 1 (tableau 1) montrent que l'installation maximale du tremble se fait entre un et quatre ans après feu ou coupe. Après TBE (sites A-03, A-05 et A-06), l'installation peut s'étendre jusqu'à dix ans. Cela pourrait correspondre à l'ouverture graduelle du couvert, qui suit la mortalité du sapin, après la perturbation. Les résultats rejoignent ce que la littérature présente sur le sujet. L'installation maximale se fait rapidement après perturbations (Ahlgren 1959; Ek et Brodie 1975; Boulfroy *et al.* 1999; Frey *et al.* 2003).

5.1.3.2 Peuplements très majoritairement équiennes

Les mesures prises sur les sites des séries de données liées aux objectifs 1, 2 et 3 confirment le caractère équienne des peuplements de tremble. Dans tous les sites inventoriés, l'installation du tremble se fait rapidement sur une courte période de temps après une perturbation. La très grande majorité de ceux-ci ne comportent qu'une strate de tremble et cette cohorte montre toujours une structure d'âge peu étalée, contemporaine ou presque à la perturbation. Nos résultats sont en accord avec ceux de la littérature sur le sujet (Ahlgren 1959; Ek et Brodie 1975; Boulfroy *et al.* 1999; Frey *et al.* 2003).

Cependant, même si la majorité des tremblaies rencontrées ne comportaient qu'une cohorte de tremble, dans quelques cas, les peuplements en présentaient plus d'une. Alors, chacune des cohortes montrait une structure d'âge peu étalée en liens directs avec l'avènement d'une perturbation. Les sites C-12 et C-14 montrent des peuplements avec deux cohortes de trembles. La seconde cohorte, dans les deux cas, s'est installée après la mort des sapins en sous-étage, lors de la dernière épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (figure 24).



Figure 24. Élimination du sapin sous couvert de tremble par la TBE, site C-12, York, 1999.

5.1.4 Croissance juvénile en hauteur rapide

Les jeunes trembles dominent rapidement le couvert après diverses perturbations (figure 8). Leur croissance juvénile rapide leur permet de rattraper et dépasser en hauteur la régénération préétablie des autres espèces et, ainsi, de dominer le couvert du peuplement en formation. Ainsi, après TBE (sites A-03, A-05 et A-06), la croissance rapide des drageons leur a permis de dépasser en hauteur la régénération préétablie en sapin et de dominer le couvert de la partie du nouveau peuplement sur lequel le drageonnement s'étend. Les résultats correspondent à la littérature sur le sujet (Ahlgren 1959, 1974; Prévost et Pothier 2003).

5.1.5 La longévité du tremble

5.1.5.1 Courte longévité associée à son statut d'espèce pionnière, à sa reproduction végétative et à sa croissance rapide

L'âge des tremblaies de la série de données liée à l'objectif 3 (figure 14) montre une installation qui s'est faite dans la première moitié du XX^e siècle pour la majorité des sites. Les données du site C-12 montrent un peuplement où les trembles ont plus de 100 ans alors que ceux du site C-09 en ont plus de 200. Certains trembles du site C-11 dépassaient eux

aussi les 200 ans. Des tremblaies âgées de plus d'un siècle ont été observées par l'auteur en plusieurs endroits ailleurs en Gaspésie (Fortin, données non publiées). Ces peuplements ont été découverts au hasard des visites sur le terrain. La plupart du temps ils occupent des superficies inférieures à un hectare, comme le site C-09 (figure 25). Les potentiels de rencontre et de localisation de ceux-ci sont faibles. En certains cas ce ne sont que des individus dispersés. Sur la figure 25, à gauche du site C-09, on a observé des individus épars de tremble dont l'âge est contemporain à celui des trembles du site C-09. La présence de ces individus et îlots de trembles âgés sous-tend la possibilité que l'espèce puisse avoir une longévité plus grande que celles qui lui est généralement accordée. Cela ajoute un élément nouveau à ce qui est généralement reconnu comme longévité pour l'espèce. On lui associe souvent un âge de maturité de l'ordre de 60 ans (ministère des Ressources naturelles 1994 ; Pothier *et al.* 2004). Certains auteurs mentionnent avoir rencontrés des individus et peuplements d'âges plus élevés, mais très peu d'auteurs mentionnent des âges de plus de 200 ans (Swain 1977; Jobidon 1995).

Par ailleurs, la taille réduite et la faible présence des peuplements âgés comparée à la quantité importante de peuplements installés après le début du XX^e siècle suggèrent une arrivée et une expansion récentes du tremble sur le territoire.

Le caractère clonal du tremble constitue un élément qui pourrait également contribuer à l'hypothèse de sa longévité plus grande. Les tiges issues du drageonnement demeurent, pour la plupart, rattachées au système racinaire duquel elles proviennent (DesRochers 2000). L'ensemble des drageons inter reliés constituent un clone. Les trembles d'un même clone ne constituent qu'un seul organisme dont la survie à long terme peut être assurée par un petit nombre de tiges qui se succèdent dans le temps. La longévité du clone dépasse alors celle des "individus" qui le constituent (Otting et Lytjen 2003) et confère à l'espèce un caractère de pérennité important. Toutefois, certaines études traitent de problèmes de régénération d'individus ou de groupes de trembles, notamment lors du broutage intensif par des ongulés (Hamel et Kenkel 2001; Dingeldein *et al.* 2005) ou de conditions climatiques défavorables (Hogg 2001). La qualité et la quantité des tiges résiduelles peuvent alors être affectées mais, dans la littérature consultée, il n'y a aucune

mention de sénescence ou de disparition de clone de tremble. Des études, telle celle de Jelinski et Cheliak (1992), suggèrent même que l'installation de certains clones puisse remonter à la fin de la dernière glaciation.



Figure 25. Localisation et taille relative des sites C-09 et C-10, photo Q93605-78.

5.1.5.2 Rareté de peuplement en phase de bris en forêt boréale

Lors de tous les déplacements sur le terrain, la recherche de peuplements, qui auraient pu permettre d'illustrer de manière concrète, à partir de la présence de résidus ligneux debout ou au sol, le bris de peuplement et le remplacement du tremble par une autre espèce, constituait une préoccupation constante. Les observations étaient faites selon l'optique que, tel que proposé dans le scénario classique de la dynamique du tremble (Grondin *et al.* 1998; 1999), s'il y a transition de peuplements à dominance de cette espèce vers des peuplements à dominance de conifères après un certain temps, il serait logique de retrouver des macrorestes de tremble sur le terrain, en quantité suffisante pour montrer les étapes de cette transition (figure 7). En prenant pour acquis que le tremble produit constamment, par le processus d'auto-éclaircie, des débris ligneux; que le bois mort de tremble de faible diamètre (6-9 cm) est encore « datable » par interdatation après au moins 21 ans (Bergeron et Charron 1994); et que les sites avec trembles inventoriés couvrent des âges variant de 40 ans à plus de 200 ans, un nombre minimal de sites, à des degrés avancés de transition et comportant une quantité proportionnelle de débris ligneux, aurait dû être trouvé sur le terrain.

Le territoire sur lequel les observations ont porté est très vaste et couvre presque entièrement la Gaspésie. Des centaines de kilomètres de chemins forestiers de tous ordres ont été parcourus, dont les 1155 présentés au tableau 5, et des centaines d'hectares de peuplements, dont les 7830 présentés au tableau 4, ont été traversés ou inventoriés. Ces peuplements représentent des conditions écophysiographiques variées et représentatives de celles qui prévalent en Gaspésie.

Les nombreuses observations systématiques sur le terrain, en diverses circonstances, qui ont permis, entre autres choses, de trouver des peuplements de tremble âgés, tel le site C-09, n'ont pas permis de détecter des peuplements où le remplacement du tremble par des conifères est en voie de se réaliser. Ces observations ne laissent pas voir de recul significatif de l'espèce, proportionnel à sa présence. Au contraire, on passe, en certains secteurs, de quelques trembles à beaucoup de trembles et, en d'autres secteurs, de l'absence

de tremble à la présence de quelques trembles. Les indices de l'expansion du tremble sont nombreux, mais les indices de recul, en proportion avec la quantité et la variété des peuplements avec trembles visités, sont, à toutes fins pratiques, inexistant. Dans tout le territoire parcouru, aucun peuplement, à dominance de tremble en voie de remplacement évident par une autre espèce, n'a été rencontré.

Par ailleurs, la littérature consultée concernant le tremble, quoiqu'abondante, ne semble pas comporter de mentions systématiques d'observation *in situ* de recul de l'espèce. À part quelques mentions de recul associé à des problèmes liés au broutage intensif par la faune (White *et al.* 1998) ou à des changements de nature climatique (Hogg 2001), le recul du tremble semble toujours théorique. De plus, il ne semble pas y avoir d'étude servant à documenter le recul du tremble, qui ait porté sur l'examen des débris ligneux de tremble. Enfin, Peterson et Peterson (1992) de même que Pothier *et al.* (2004) indiquent que le bris rapide associé au tremble est peu fréquent en forêt boréale.

5.2 Évolution du régime de perturbations en Gaspésie

Les résultats montrent le potentiel du tremble à profiter des perturbations. Cependant, il appert que le régime, la nature et la fréquence des perturbations ont été modifiés, de manière importante, depuis la colonisation européenne du territoire.

5.2.1 Époque précoloniale

Les principales perturbations naturelles en Gaspésie sont les épidémies d'insectes, les feux et les chablis (Côté *et al.* 2004). À l'époque précoloniale, ce sont ces perturbations qui agissaient sur la dynamique du paysage forestier. La récurrence de celles-ci s'effectue selon des périodes variables dans le temps et dans l'espace. Ainsi, on suppose, pour la Gaspésie, que le cycle de feu devait être de l'ordre de 200 à 500 ans (Gauthier *et al.* 2001; Bélanger 2001). Pour ce qui est du chablis, sa fréquence et sa récurrence dans la forêt gaspésienne sont inconnues. La récurrence et la fréquence des épidémies d'insectes varient selon l'organisme en cause. La TBE, principal insecte défoliateur à prendre des proportions épidémiques en Gaspésie, pourrait agir, selon certains auteurs, à raison de 3 épisodes par siècle (Côté *et al.* 2004).

5.2.2 Époque postcoloniale

Avec l'arrivée des Européens, plus particulièrement depuis le XIX^e siècle, s'est rajoutée une nouvelle gamme de perturbations, hautement récurrente, liées à l'utilisation anthropique de la forêt et s'exprimant de manière plus importante par la récolte de bois.

L'importance des activités forestières anthropiques postcoloniales en Gaspésie est constatée. Ainsi, selon les documents connus actuellement par l'auteur, dans la baie de Gaspé, le premier chargement commercial de bois, sur un bateau en direction de l'Angleterre, date de 1822 (Annett, s.l.n.d.). Il s'agissait de pin blanc. L'utilisation domestique de la forêt remonte encore plus loin dans le temps, comme en témoignent des documents historiques qui font état de la présence d'une scierie à l'embouchure de la rivière York en 1756 (Bélanger *et al.* 1981).

Bureau (1882, 1884) mentionne dans ses rapports d'exploitation du bassin de la rivière York, mais aussi de ceux d'autres rivières gaspésiennes, la présence fréquente de souches, indicatrices d'exploitations antérieures. Les souches analysées sur les sites C-01, C-02 et C-19 datent de coupes réalisées dans la première moitié du XX^e siècle. Elles étaient en état de décomposition avancée, pour la plupart, mais la surface plane, indice de coupe, était cependant bien visible.

Ces éléments font ressortir qu'une nouvelle perturbation, la récolte de bois, s'ajoute à celles d'origine naturelle et peut modifier la dynamique des forêts.

5.3 Variations *in situ* de la présence du tremble d'après l'analyse de macrorestes

Les résultats de la série de données liée à l'objectif 3 de la présente étude montrent le remplacement d'espèces *in situ* documenté par l'examen de macrorestes. Si le tremble s'est développé au détriment de conifères, il devrait exister des indices de la dominance antérieure de ces conifères sous les trembles. Ces indices sont des souches ou des charbons. L'examen de macrorestes (bois de souches et charbons) montre que la grande majorité des tremblaies inventoriées dans le bassin de la rivière York ont remplacé des peuplements de

conifères, surtout de sapins et d'épinettes (série de données 3). Parmi les charbons identifiés, seulement quelques-uns provenaient de trembles.

La littérature consultée ne comporte, à la connaissance de l'auteur, aucune référence similaire à cette démonstration *in situ*, par l'examen de macrorestes, du remplacement de conifères par le tremble. Les charbons ou les méthodes anthracologiques ont surtout servi dans des études pour reconstituer l'historique postglaciaire des régimes de feu (Richard 1997; Lertzman *et al.* 2002; Gavin 2003; Higuera *et al.* 2005).

Les charbons peuvent être de tailles très différentes. Un même site anthracologique peut comporter les charbons d'une seule espèce ou d'espèces différentes. Leur dimension pourrait être un indice de l'âge relatif du feu, ceux associés à des feux plus anciens ayant été désagrégés en fragments plus petits (Carcaillet et Talon 1996). De plus, leur association avec le peuplement antérieur peut être sujet à interprétation car, dans un premier temps, les charbons proviennent de la combustion de bois sec ou mort lors du passage d'un feu plutôt que de tiges vivantes (Gagnon et Payette 1985); cela donne donc une indication des espèces composant le bois mort lors du passage du feu. Dans un deuxième temps, ils peuvent tout aussi bien provenir du dernier feu que d'un feu antérieur et, ainsi, sur un même site anthracologique, ils pourraient dater d'époques différentes. Par contre, la méthodologie utilisée permettait de déceler la présence des espèces qui ont déjà colonisé le site. Dans le cas du tremble, cela est possible s'il y a présence de débris de l'espèce dans les peuplements. Dans toutes les tremblaies inventoriées des séries liées aux objectifs 1, 2 et 3, ces débris étaient présents. Ils proviennent principalement de l'auto-éclaircie et de l'élagage naturel du tremble.

La littérature supporte l'idée que l'auto-éclaircie est importante (Strothman et Zasada 1962; Stenecker 1976), commence tôt dans les tremblaies (Strothmann et Zasada 1962; Bella 1975; Heeney *et al.* 1980; Huot et Doucet 1995; DesRochers 2000), dès la deuxième année (Perala *et al.* 1995) et se poursuit tout au long de la vie d'un peuplement (Peterson et Peterson 1992; Jobidon 1995). Les débris ligneux sont présents pour en

témoigner. Cela permet l'apport important et continu de fragments de bois mort au sol et, de là, la mise en place de charbon advenant le passage d'un feu.

L'identification des charbons a permis de faire ressortir que le tremble était peu présent ou carrément absent dans les macrorestes sur des sites où il est aujourd'hui l'espèce dominante (figure 15 et figure 16). Cela suggère un remplacement de la dominance relative des espèces après perturbations (figure 17).

Seuls les peuplements C-09, C-12, C-13 et C-17 comportaient des charbons de tremble dans de faibles proportions (1 à 3 microsites sur 10) (figure 16). Il s'agit, pour les trois premiers, des peuplements inventoriés les plus âgés (figure 14). Les charbons d'épinette noire, par contre, sont présents dans la majorité des sites (13/17) et ce, en quantité plus importante que les autres espèces, sur près de la moitié des sites (7/17). Les charbons de sapin sont également présents dans la majorité des sites. Dans le bassin de la rivière York, l'épinette noire semble être l'espèce la plus affectée par l'avancée du tremble. L'examen des charbons suggère que les peuplements antérieurs aux tremblaines étaient dominés par l'épinette noire ou par le sapin, les deux essences étant présentes en même temps dans la plupart des cas.

En ce qui concerne les données liées à l'objectif 1, l'examen des souches ou des troncs présents (tableau 3) a permis de faire ressortir, pour l'ensemble des sites, sauf pour les sites A-17, A-18 et A-19 où cela ne s'applique pas, que le peuplement antérieur dans lequel la parcelle a été établie était dominé par des conifères. L'augmentation relative de la présence de tremble est constatée sur tous les sites (figure 9). En corollaire, la présence relative des conifères diminue sur chacun des sites. Il y a remplacement de la dominance du couvert en faveur du tremble.

5.4 Expansion du tremble

5.4.1 Capacité du tremble à prendre de l'expansion

La vaste distribution du tremble et sa grande amplitude écologique (Stettler *et al.* 1996) montrent qu'il y a peu de restrictions à son expansion. De plus, l'efficacité de son recrutement, l'évidence d'avancées de l'espèce après diverses perturbations et sa capacité à se maintenir, notamment en raison de ses facultés clonales, incitent à se questionner sur 1- les raisons qui font que l'espèce n'est pas plus présente dans le paysage et 2- celles qui auraient favorisé son expansion actuelle.

5.4.2 Constats d'augmentation récente de la présence de tremble

La littérature consultée pour la réalisation de cette thèse a permis de constater que, tel qu'illustré à la figure 1, le tremble n'a pas toujours été aussi abondant qu'aujourd'hui dans le paysage du bassin de la rivière York. Les rapports d'explorateurs du XIX^e siècle (Bureau 1882, 1884) et du début du XX^e siècle (Blouin 1903, 1904) ne mentionnent pas de tremble en quantité importante dans des endroits où il est aujourd'hui dominant. L'examen préliminaire de documents anciens, consultés par le Consortium en foresterie Gaspésie-Les-Îles pour définir le portrait forestier historique de la Gaspésie (Anonyme 2007), confirme le peu de mentions de la présence de l'espèce dans les documents du XIX^e siècle (Samuel Pinna, communications personnelles). Le tremble était présent, mais en faible quantité.

D'autres auteurs constatent une augmentation de la présence du tremble depuis les débuts de la colonisation européenne de l'Amérique du Nord. Ainsi Jackson *et al.* (2000) montrent une augmentation de la présence postcoloniale du peuplier (*Populus spp.*) dans le centre de l'Ontario, déterminée en comparant des données d'inventaires des terres datant de 1857 avec des inventaires réalisés entre 1981 et 1995. Les mêmes auteurs mentionnent plusieurs études qui suggèrent un changement postcolonial d'espèces dans la forêt boréale ontarienne. Carleton et Maycock (1978) prétendent que le tremble couvre maintenant de très grandes surfaces de la ceinture argileuse est-ontarienne. Grondin *et al.* 2003 mentionnent une augmentation de la superficie couverte par les peuplements feuillus et mélangés au Québec. L'augmentation rapide du tremble depuis la fin du XIX^e siècle, dans

les états américains bordant les Grands Lacs, a été décrite par plusieurs auteurs (Shirley 1941; Zehngraff 1949; Brinkman et Roe 1975; Harlow *et al.* 1979; Friedman et Reich 2005). Friedman et Reich (2005) constatent une augmentation de la dominance du tremble dans tous les types de combinaison d'espèces arborescentes. Ils ont évalué, pour le nord du Minnesota, que la surface terrière du tremble est passée de 8% à l'époque précoloniale à 35% actuellement. Pendant la même période, la surface terrière du mélèze (*Larix laricina* (Du Roi) K. Koch.) passait de 12% à 2%, celle des épinettes de 14% à 9%, celle du bouleau à papier de 16% à 13%, celle du pin blanc de 20% à 5% et celle du sapin baumier de 5% à 8%.

L'impact postcolonial de l'ouverture du territoire pour la récolte de bois sur de grandes surfaces a été important pour plusieurs espèces d'arbres. Certaines en ont profité, comme le tremble (figure 26), mais, en corollaire, d'autres ont régressé, tels le pin blanc, le thuya et les épinettes. En certains endroits tels dans les secteurs couverts par les feuillets cartographiques 22A12NO, 22A13SO et 22B16SO, le tremble fait son arrivée via les chemins forestiers. Les perturbations humaines permettent ainsi l'installation initiale du



Figure 26. Site envahi par le tremble après récolte de sapins. Les masses vertes sont des souches de sapin.

tremble là où les perturbations naturelles seules ne l'avaient pas fait. Le développement postcolonial des activités humaines explique le caractère récent de l'expansion du tremble. Dans ce contexte, chercher à traduire la dynamique du tremble, à partir des perturbations naturelles uniquement, s'avère un exercice incomplet. Le phénomène étant nouveau, et encore en pleine évolution, les règles qui gouvernent cette dynamique et les conséquences qui pourraient en découler restent à établir.

D'autres éléments viennent appuyer l'hypothèse de la nouveauté du phénomène de l'expansion du tremble comme l'absence de stades clairs de transition de peuplements à dominance de trembles vers des peuplements à dominance de conifères.

Enfin, les caractéristiques génétiques du tremble pourraient permettre de confirmer la nature récente de l'expansion de l'espèce. Ainsi, en Abitibi, Namroud *et al.* (2005) montrent la présence de clones de trembles petits et nombreux dans les mêmes peuplements. Latva-Karjanmaa (2006) suggère, pour le tremble européen (*P. tremula*) que cette distribution spatiale de petits clones, lorsque constituée de nombreux génotypes, reflète leur relative jeunesse. Peterson et Peterson (1992) indiquent que les clones de trembles de la forêt boréale sont plus petits que ceux rencontrés plus au sud dans le contexte des Rocheuses états-unies, où certains auteurs suggèrent que des clones de trembles, qui couvrent de grandes superficies, pourraient s'être installés dès la fin de la dernière glaciation (Jelinski et Cheliak 1992).

5.4.3 Mécanismes impliqués dans l'expansion du tremble

Les caractéristiques propres à l'autécologie du tremble démontrent clairement la capacité de l'espèce à prendre de l'expansion après perturbations. Par ailleurs, le constat de modification du contexte historique, par l'addition de perturbations anthropiques récurrentes, vient confirmer l'établissement d'un contexte favorable à son expansion. Celle-ci est possible par l'action de certains mécanismes.

5.4.3.1 Mécanismes de régénération

Les mécanismes de régénération, combinant les voies sexuées et asexuées, constituent un élément de l'autécologie du tremble qui, lorsque les conditions sont favorables, permettent son expansion. La littérature confirme la production de graines nombreuses (Perala et Russell 1983) adaptées pour la dispersion sur de longues distances (Barnes 1966). Nos résultats supportent cette capacité de dispersion sur de longues distances en montrant des installations en bordure de chemins forestiers à des distances de plusieurs kilomètres de peuplements avec tremble (figure 11). Il existe cependant une contrainte principale à l'installation par graines. Il faut que le sol minéral soit mis à nu pour que celles-ci puissent germer (Perala et Russell 1983 ; Doucet 1989). Le sol minéral est mis à nu par une perturbation sévère, le feu, le chablis ou les activités humaines.

Pour ce qui est du drageonnement, son efficacité est également reconnue dans la littérature et démontrée par nos résultats. Cependant, celui-ci ne peut s'enclencher que si deux conditions sont respectées : 1- Il faut qu'il y ait eu installation initiale par graines et 2- qu'une perturbation sévère (feu, chablis, épidémie d'insectes ou activités humaines) se produise avant que les arbres issus de graines ne dégénèrent.

L'expansion est possible si la séquence de perturbations, qui permet l'installation par graines puis le drageonnement, peut se réaliser.

On suppose que, en Gaspésie, à l'époque précoloniale, la nature et la fréquence des perturbations naturelles ne permettaient pas souvent au processus de se rendre à terme. Le tremble, dans ces conditions, devait être présent de manière épars en tant qu'individu, ou en tant que peuplement, selon l'âge de la perturbation qui lui avait permis de s'établir (figure 27). Les peuplements et individus épars ont pu être la source à partir de laquelle l'expansion du tremble s'est faite (Zehngraff 1949; Harlow *et al.* 1979). Les perturbations lui permettaient de se maintenir ou de se développer, de manière sporadique, en divers endroits du territoire, mais pas d'exploser comme il l'a fait récemment.



Figure 27. Individus et groupes de trembles bicentenaires dispersés dans le paysage du bassin de la rivière Saint-Jean.

L'efficacité du tremble ayant toujours été la même, quelque chose s'est produit qui a permis à l'espèce de s'étendre. Le changement majeur qui a modifié le contexte et produit des conditions favorables au tremble semble être l'addition de perturbations qui a suivi la colonisation européenne du territoire.

5.4.3.2 Mécanismes liés à l'addition de perturbations

L'époque coloniale a introduit une nouvelle gamme de perturbations liées aux activités humaines, dont la récolte de bois, les chemins forestiers, les sentiers de débardage, l'ouverture et l'abandon de terres agricoles, les feux échappés. Ces perturbations à haute récurrence, ajoutée à celles d'origine naturelle, ont servi de déclencheur à l'expansion exponentielle du tremble en contribuant, à la fois, à l'élimination temporaire de la compétition, à l'exposition du sol minéral créant de nouveaux lits de germination favorables à l'installation par graines et, à l'ouverture du couvert propice au drageonnement.

La figure 28 illustre de manière schématique l'effet de l'addition de la gamme de perturbations anthropiques. Selon ce schéma inspiré de Kimmins *et al.* (2007), l'addition de

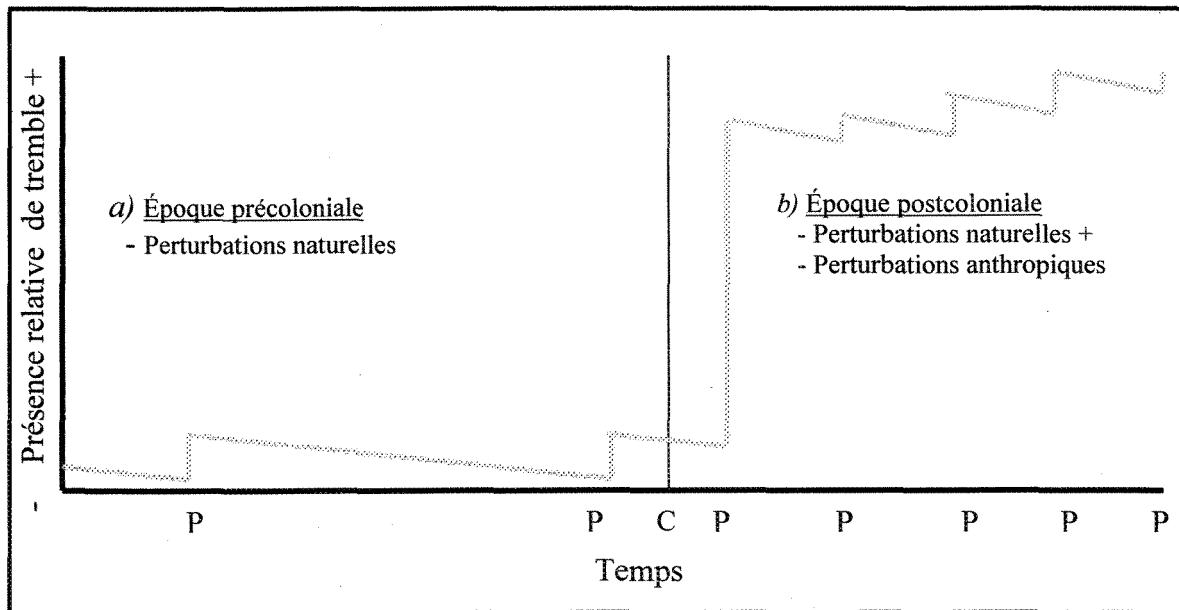


Figure 28. Incidence de la modification de la fréquence des perturbations sur la présence relative et l'expansion du tremble (inspirée de Kimmins *et al.* 2007). P = perturbation; C = colonisation.

nouvelles perturbations vont modifier la nature et la fréquence de celles-ci. Les espèces, tel le tremble, qui ont un taux de récupération rapide, profitent de la situation pour prendre de l'expansion au détriment d'espèces dont le taux de récupération est plus lent. Ainsi, la figure 28 a) représente la situation précoloniale où le tremble, après une perturbation, s'installe de manière ponctuelle. Une périodicité suffisamment longue entre les perturbations, dans la majorité des sites, aurait mené à la résorption du tremble, installé par graines, avant qu'il ne drageonne. Le drageonnement, qui permet l'expansion efficace de l'espèce et lui ajoute un caractère de pérennité, n'aurait pas eu l'occasion de se produire. Par ailleurs, la figure 28 b) montre l'impact de l'ajout des activités anthropiques récurrentes qui vient réduire l'écart temporel entre deux perturbations, créer de nouveaux lits de germination et, ainsi, changer les rapports entre les espèces. Cela favorise les essences comme le tremble qui, alors, s'installe par graines puis, lors d'une perturbation subséquente

suffisamment rapprochée, s'étend par drageonnement, au détriment d'autres dont le taux de récupération après perturbations est plus faible ou plus lent, ce qui ne leur permet pas de subsister aussi bien dans ce contexte modifié de régime de perturbations.

Dans le même ordre d'idées, Foster (1995) suggère que l'utilisation anthropique postcoloniale de la forêt contribue grandement à rendre disponibles des aires nouvelles et des conditions propices pour les espèces pionnières. Selon lui, l'intensité et la fréquence des perturbations naturelles ou anthropiques de l'ère moderne auraient provoqué la formation d'une mosaïque forestière beaucoup plus dynamique que ce qui existait à l'époque précoloniale. Carleton et Maycock (1978) associent l'augmentation exponentielle du tremble en Ontario à l'influence conjointe de la régénération après feu et de l'activité humaine plus intensive des derniers 100 ans. Shirley (1941); Zehngraff (1949); Swain (1980); Sakai et Sulak (1985); Lorimer (1989); de même que Palik et Pregitzer (1994) expliquent l'avancée du tremble dans la région des Grands Lacs, depuis l'arrivée des Européens, par l'exploitation du pin et autres espèces recherchées qui était souvent suivie d'un feu, accidentel ou volontaire, pour éliminer les débris de coupe.

La récolte d'un peuplement de conifères (perturbation anthropique) suivie, dans un court laps de temps, par le passage d'un feu (perturbation naturelle) constitue un scénario favorable au tremble dans lequel le retour des conifères s'avère difficile, car les semenciers ont été enlevés par la perturbation anthropique; ils n'ont pas eu le temps d'être remplacés et la régénération préétablie a été éliminée par le feu (Friedman et Reich 2005). La combinaison des perturbations naturelles et anthropiques et leur retour fréquent jouent en faveur du tremble (Morris et McDonald 1991; Greene et Johnson 1999).

Plusieurs des souches des sites C-01, C-02 et C-19 montraient des parties calcinées après la coupe, indices de la succession de deux perturbations, la coupe suivie du feu. Lors d'une étude sur le thuya (Fortin 2002), la présence, sous tremblaie, de nombreuses souches coupées de thuya, là où l'on ne retrouve plus que quelques individus vivants de l'espèce, a permis d'établir que le tremble l'a remplacé, selon un scénario de doubles perturbations impliquant la récolte des thuyas suivie du feu.

5.4.4 Modèle d'expansion du tremble en Gaspésie

La combinaison, des observations faites, des résultats obtenus, de l'information tirée de la littérature et des données historiques consultées, permet de proposer le modèle d'expansion du tremble présenté à la figure 29. Ce modèle de type exponentiel suggère que : 1- depuis la fin de la dernière glaciation jusqu'au début de la colonisation, le tremble a toujours été présent mais de manière éparse sur le territoire; 2- depuis la colonisation européenne, il connaît une expansion exponentielle.

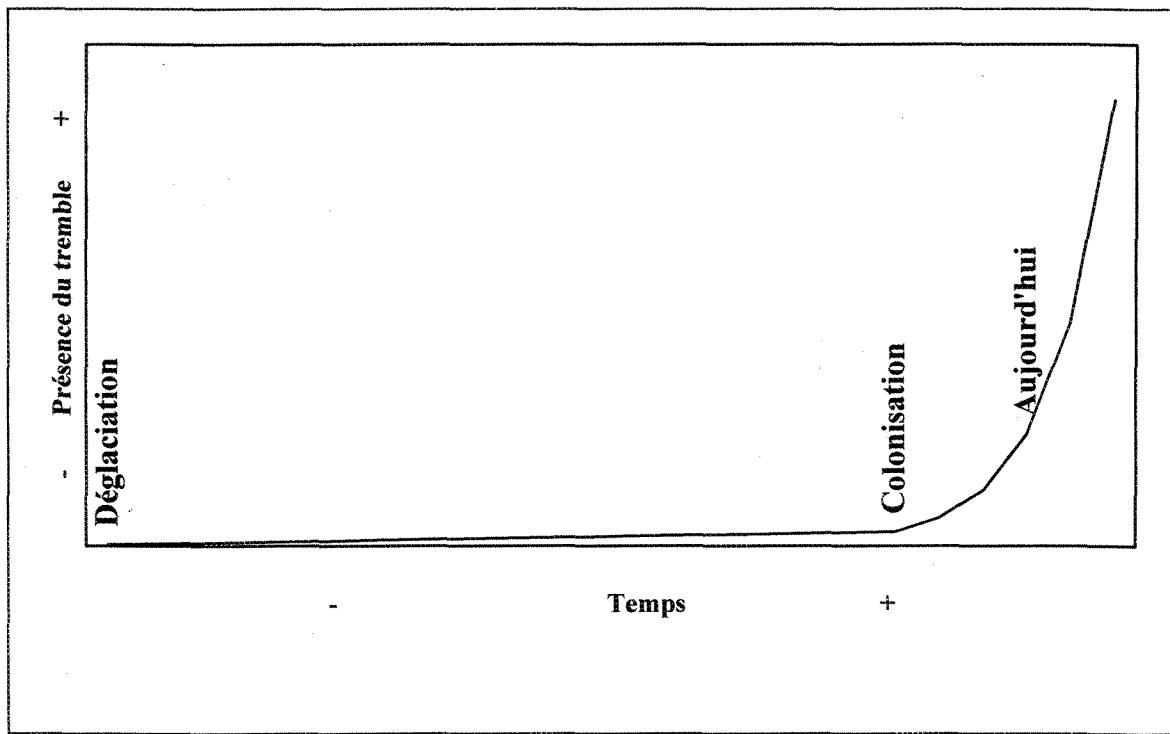


Figure 29. Modèle d'expansion du tremble montrant une expansion exponentielle après la colonisation.

L'expansion du tremble semble correspondre au scénario suivant (figure 30) :

- Addition de perturbations humaines aux perturbations naturelles qui permet la création de nouveaux lits de germination favorables à l'installation du tremble par graines;
- Installation par graines;
- Vagues d'expansion successives par drageonnement selon la fréquence et la récurrence des perturbations.

L'installation initiale par graines est essentielle, puisque c'est à partir des semis que se déclenchera le développement des drageons et l'extension clonale qui permettront l'accroissement subséquent de l'occupation du territoire (Doust et Doust, 1982 ; Comtois et Payette 1987). La régénération par graines constitue, dans le contexte d'expansion du tremble, un mode de propagation important (Kay 1993).

Le résultat du saupoudrage des graines sur sol minéral, tel qu'observé sur le territoire du feu de 1995 dans le bassin de la rivière Bonaventure, s'exprime par une distribution d'individus sur une très grande portion du territoire où l'espèce était absente avant la perturbation (Boulfroy *et al.* 1999; St-Laurent 1999; Fortin et Gagnon 2001). Ce feu a consumé plus de 1 % de la superficie totale de la Gaspésie.

La combinaison de deux perturbations survenant dans un laps de temps relativement court, pourrait être le mécanisme qui explique le mieux l'efficacité du tremble à étendre son emprise. Une seule perturbation, naturelle ou anthropique, peut lui permettre de s'installer, mais la deuxième perturbation est nécessaire pour lui permettre de former, par drageonnement, des clones dont le niveau de pérennité est plus élevé que celui d'un seul individu.

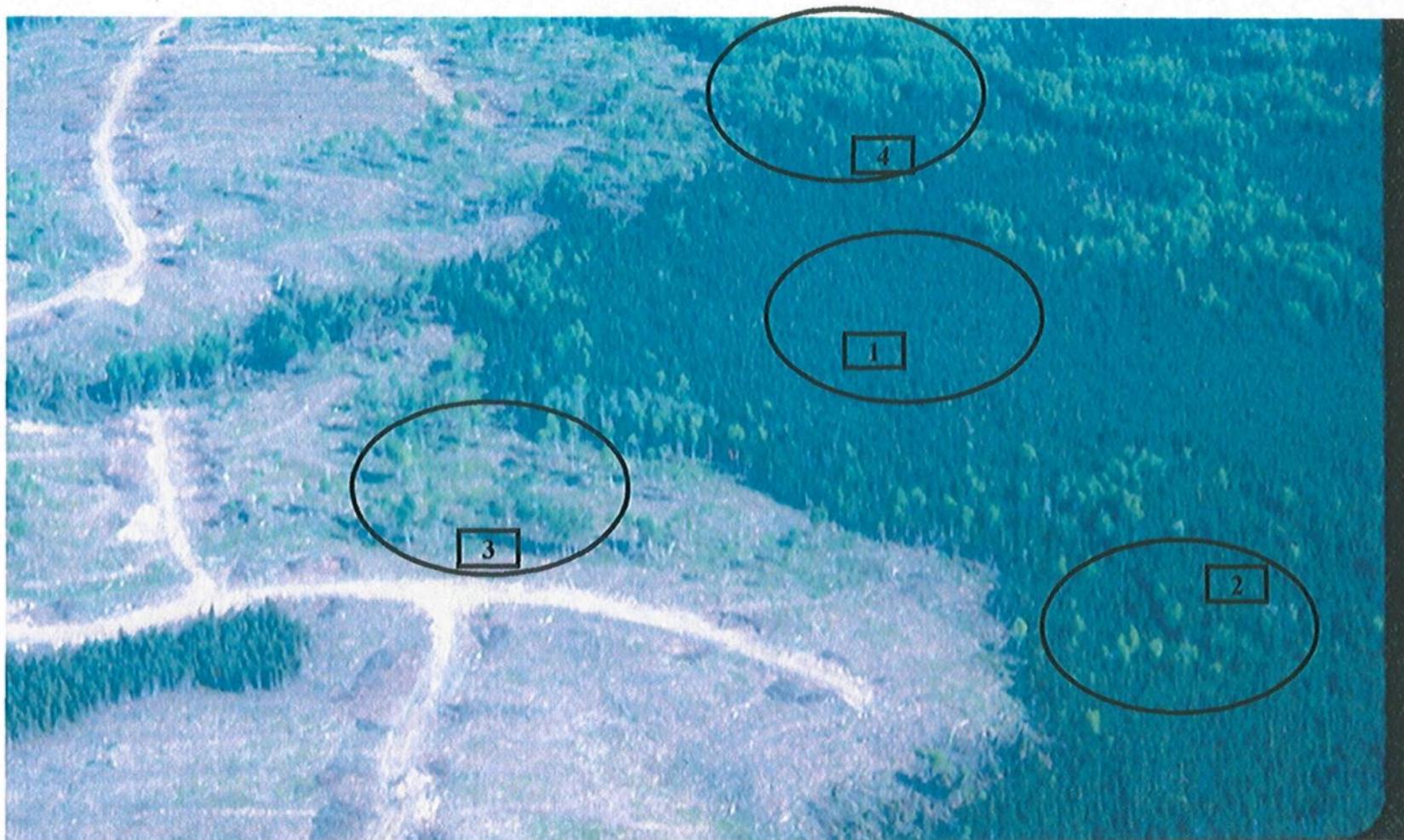


Figure 30. Scénario d'expansion postcoloniale du tremble. 1. Peuplement de conifère. 2. Installation ponctuelle de tremble par graines après perturbation majeure. 3. Drageonnement latéral des trembles ponctuels après une autre perturbation (Feu, coupe, TBE). 4. Développement vers des peuplements à dominance de tremble.

Note : Le site 2 ne comporte pas de résidus ligneux de tremble pouvant l'associer à un recul de l'espèce.

Ainsi, la conjugaison de la coupe et du feu (figure 31) confère un avantage considérable aux espèces, tel le tremble, capables à la fois de produire des graines à fort déploiement et de se régénérer par voies végétatives (Friedman et Reich 2005). Les résultats de la série de données liée à l'objectif 2 s'inscrivent dans cette hypothèse. Ceux-ci montrent en effet que l'on ne constate pas d'envahissement de peuplement par semis issus de graines après coupe en Gaspésie. L'installation par graines se fait de manière ponctuelle. L'expansion efficace suit une deuxième perturbation et se fait par drageonnement.

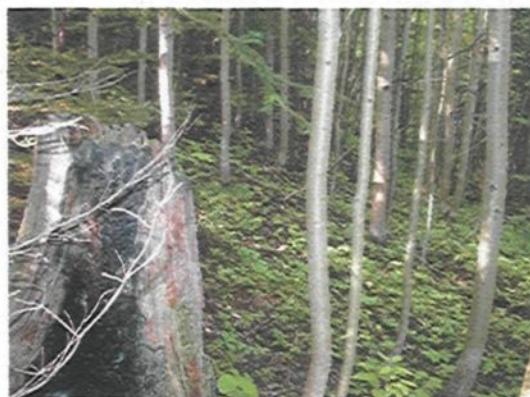


Figure 31. Remplacement d'espèces après coupe suivie de feu, bassin de la rivière York, 2000 (Murdochville). La souche en est une de conifère, coupée puis brûlée. Les tiges sont des drageons de tremble.

La distribution des tremblaines à l'intérieur de la Gaspésie contribue à appuyer le scénario proposé d'expansion du tremble suite à la colonisation (figure 32). Elle épouse de manière très serrée le contour des aires brûlées (feux du XX^e siècle) de l'intérieur de la Gaspésie et les aires perturbées de manière répétée par l'humain sur le contour habité de la Péninsule. Cette partie habitée suit le relief et occupe une bande plus étroite au nord qu'au sud. La majeure partie du territoire a fait l'objet de récoltes de bois depuis la colonisation.

Dans la zone naturelle de feux, le tremble a eu au fil du temps, l'occasion de s'installer par graines. L'ajout de perturbations anthropiques (récoltes de bois ou feux échappés) a pu déclencher l'expansion par drageonnement. Dans la partie habitée, la combinaison et la répétition de diverses activités humaines (récolte de bois, feux échappés, défrichement et abandon de terres agricoles, ...) ont pu favoriser l'installation initiale puis le drageonnement successif de tremble.

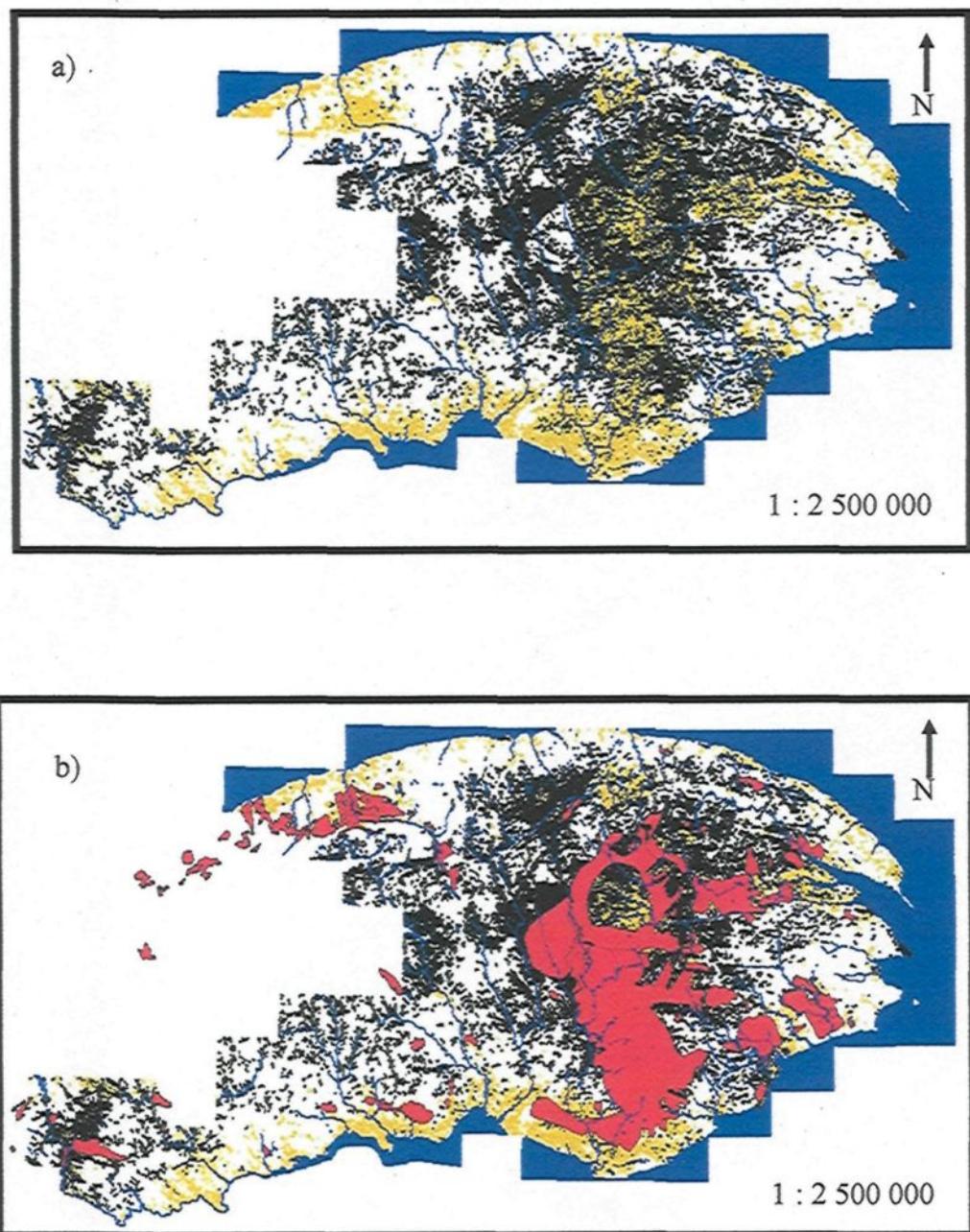


Figure 32. Cartes de distribution a) des peuplements où le tremble fait partie des espèces dominantes (jaune), b) des feux du XX^e siècle (rouge) en Gaspésie.

5.5 Statut d'espèce en expansion

Dans le cadre des études sur la dynamique des peuplements forestiers boréaux, le tremble est classé parmi les espèces pionnières ou de transition (Ordre des ingénieurs forestiers du Québec, en coll. 1996; Grondin *et al.* 1998, 1999; Bergeron et Charron 1994; Saucier *et al.* 1994; Chen et Popadiouk 2002). Ces études font appel aux concepts de succession végétale et de climax (Weaver et Clements 1938). La transition d'espèces est extrapolée à partir d'observations de peuplements différents, d'âges variés, sur des sites différents et, donc, dans des contextes de croissance différents. La transition n'est pas démontrée *in situ*. L'interprétation peut alors présenter un certain aspect spéculatif (Henry et Swain 1974; Roberts et Richardson 1984).

Par ailleurs, l'application des concepts de succession végétale sous-tend que le processus de compétitivité interspécifique puisse agir. Pour que ce processus ait le temps d'agir, il faut que les perturbations soient des phénomènes rares sur le territoire.

Les résultats des mesures et des observations faites, dans le cadre de cette étude, en Gaspésie, font ressortir deux éléments importants qui ne peuvent s'inscrire dans le scénario classique de la dynamique du tremble :

1. L'absence d'indices significatifs de recul de l'espèce ou de transition de peuplements à dominance de trembles vers des peuplements à dominance de conifères;
2. L'importance des activités anthropiques dans la modification postcoloniale du régime de perturbations et l'incidence que cela a pu avoir sur l'expansion exponentielle récente du tremble.

Aucun peuplement, mesuré ou observé, à dominance de conifères dans lequel se retrouvaient des trembles épars, ne montrait, dans le bassin de la rivière York ou ailleurs en Gaspésie, de débris ligneux permettant de conclure à une présence antérieure de tremble suggérant la transition d'un peuplement où l'espèce était dominante vers un peuplement où celle-ci n'est plus qu'une composante minoritaire du peuplement. Par contre, les résultats de

la série 3 montrent le remplacement *in situ* de conifères par le tremble. Les peuplements de conifères, ponctués de trembles observés en Gaspésie (figure 30), semblent davantage représenter une avancée de l'espèce lors de la perturbation qui a initié le peuplement plutôt qu'être une manifestation de son recul. Si les peuplements de conifères avec « vestiges » de présence plus importante de trembles existent, mais ont échappé aux efforts de recherche, ils représentent davantage l'exception que la règle.

De plus, les résultats montrent que, depuis la colonisation, des perturbations majeures et récurrentes (feux, coupes, épidémies) sont présentes en Gaspésie. Il s'ensuit que les concepts de succession végétale ne peuvent s'appliquer dans notre territoire d'étude parce que la fréquence des perturbations ne permet pas à la compétition interspécifique d'intervenir.

À la lumière de ces informations sur la dynamique des peuplements, nous suggérons que le tremble soit considéré comme une espèce en expansion et non de transition. Cette nouvelle classification du tremble devrait être prise en considération, entre autres, dans la confection des plans d'aménagement forestiers, au cours des prochaines années, en Gaspésie.

Chapitre 6

Conclusion

6. Conclusion

Tous les objectifs du départ ont été atteints.

Les résultats confirment les capacités du tremble à se régénérer et à se maintenir sur les sites qu'il occupe déjà et, à coloniser de nouveaux sites après diverses perturbations. Les observations ne montrent aucune indication concrète de recul du tremble sur le territoire. Aucune tremblaie « en période de bris » n'a été rencontrée. Par contre, les indications d'avancées de tremble après diverses perturbations existent. Cela tend à confirmer que le statut d'espèce en expansion récente pourrait être plus approprié que celui d'espèce de transition. Les interactions entre les systèmes humains et naturels ont créé un contexte postcolonial favorable au tremble. Celui-ci est plus présent qu'autrefois dans le paysage gaspésien et, dans le contexte actuel de perturbations naturelles et anthropiques récurrentes, ce développement de l'espèce peut mener à l'hypothèse que l'espèce est en expansion. Grondin *et al.* (2003) reprennent d'ailleurs cette idée d'expansion dans leur définition de la problématique de l'enfeuillage des forêts du Québec.

L'ajout de la récolte de bois, comme perturbation anthropique récurrente, aux perturbations naturelles existantes, est identifié comme un élément déclencheur et un catalyseur important dans l'expansion du tremble, permettant ainsi de situer cette expansion dans le temps et de la qualifier de post-coloniale.

L'ensemble de ces facteurs tend à confirmer l'hypothèse de départ: *le tremble prend de l'expansion dans le bassin de la rivière York, en Gaspésie, depuis la colonisation européenne du territoire.*

Au cours des travaux, certaines observations et mesures ont alimenté les interrogations de départ par rapport aux références concernant l'écologie du tremble. Ainsi, la découverte d'individus, puis de peuplements de trembles de plus de 200 ans, a constitué une surprise intéressante. De la même manière, l'observation de la présence de trembles installés par semis de manière ponctuelle sur l'ensemble du territoire, même en l'absence de l'espèce dans le paysage, a bouleversé l'idée générale que celle-ci se développe

essentiellement par drageonnement, tout en démontrant l'importance de la régénération sexuée dans son expansion.

Dans le cadre de la foresterie actuelle, où la majorité du territoire est soumis à l'aménagement et où les peuplements sont destinés à la coupe dès leur maturité, il est peu probable, à l'intérieur d'une révolution, que les tremblaies soient remplacées de manière naturelle. Elles continueront leur progression, en raison de la récurrence des perturbations de nature anthropique dans un délai suffisamment court pour permettre au tremble de se maintenir là où il est déjà présent et de profiter de l'exposition de sol minéral pour s'implanter ailleurs.

Malgré le travail accompli, il reste bien des connaissances à acquérir pour documenter l'expansion du tremble et bien comprendre les processus impliqués. Ainsi, une attention particulière devrait être apportée aux éléments suivants :

- Définir les mécanismes de régénération par graines du tremble ;
- Définir l'efficacité relative des perturbations sur l'expansion du tremble ;
- Définir les conséquences de la confirmation de l'expansion du tremble dans la planification de l'aménagement forestier.

Références

Références

- AHLGREN, C.E. 1959. Some effects of fire on forest reproduction in NE Minnesota. *J. For.* 57:194-202.
- AHLGREN, C.E. 1974. Effect of fires on temperate forests in north central United States. In: *Fires and ecosystems*. Academic Press New York, pp.195-200.
- ANNETT, K. s.l.n.d. Gaspe of yesterday. Six volumes. Edition privée.
- ANONYME. 1990. Fiche descriptive des districts écologiques. Ministère de l'Énergie et des ressources, Service de l'inventaire forestier, Québec.
- ANONYME. 2007. Rapport d'activités 2006-2007: Projets initiés en 2006-2007. Consortium en foresterie Gaspésie les Îles, 28 p.
- ARCHAMBAULT, L., J. Morissette et M. Bernier-Cardou. 1998. Forest succession over a 20-year period following clearcutting in balsam fir-yellow birch ecosystems of eastern Quebec, Canada. *Forest Ecology and Management*, 102:61-74.
- ARMSON, K.A. 1988. The boreal mixedwood forests of Ontario: past, present and future. In *Proceedings of a symposium on management and utilization of northern mixedwood*, Northern Forestry Service, Information report NOR-X-296, pp 13-17.
- BAKER, F.S. 1918. Aspen reproduction in relation to management. *J. For.* 16:389-398.
- BARNES, B.V. 1966. The clonal growth habit of american aspens. *Ecology* 47(3):439-447.
- BATES P.C., C.R. Blinn, A.A. Alm et D.A. Perala. 1989. Aspen stand development following harvest in the lake states region. *Northern Journal of Applied Forestry*, 6(1):178-183.
- BATZER, H.O. et M.P. Popp. 1985. Forest succession following a spruce budworm outbreak in Minnesota. *For. Chron.* 61:75-80.
- BÉLANGER, J., M. Desjardins et Y. Frénette. 1981. *Histoire de la Gaspésie*. Les éditions du Boréal express, Montréal, 808 p.
- BÉLANGER, L. 2001. La forêt mosaïque comme stratégie de conservation de la biodiversité de la sapinière boréale de l'Est, l'expérience de la forêt Montmorency. *Le Naturaliste canadien*, 125:18-25.
- BELLA, I.E. 1975. Growth density relations in young aspen sucker stands. Northern Forest Research Centre. Canadian Forestry Centre, Edmonton. Information report NOR-X-124.
- BELLA, I.E. 1986. Logging practices and subsequent development of aspen stands in east-central Saskatchewan. *For. Chron.* 62:81-83.
- BERGERON Y. et D. Charron. 1994. Postfire stand dynamics in a southern boreal forest: a dendroecological approach. *Ecoscience* 1(2):173-184.
- BERGERON, Y. et P.R. Dansereau. 1993. Predicting the composition of canadian southern boreal forest in different fire cycles. *J. Veg.S.* 4:827-832.
- BERGERON, Y. et M. Dubuc. 1989. Succession in the southern part of the canadian boreal forest. *Vegetatio* 79:51-63.
- BLAIS, J.R. et H.L. Archambault. 1982. Vulnérabilité du Sapin baumier aux attaques de la Tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec. CRFL 21p. LAU-X-51.

- BLOUIN, A. 1903. Rapport d'exploration du "Haut de la rivière Malbaie". Archives nationales du Québec.
- BLOUIN, A. 1904. Rapport d'exploration des "Hautes eaux" des rivières York et Petit Pabos. Archives nationales du Québec, document 2D05-4405A (dossier 1079504), 6p.
- BOULFROY, E., L. Sirois et R. Gagnon. 1999. Étude de la régénération après feu dans les territoires brûlés en 1995 en Gaspésie, région de la rivière Bonaventure. Ministère des Ressources naturelles du Québec, rapport volet 1 PMVRMF, 73 p.
- BRADSHAW, R.H.W. et O. Zackrisson. 1990. A two thousand year history of a northern swedish boreal forest stand. J.Veg.S. 1:519-528
- BRINKMAN, K.A. et E.I. Roe. 1975. Quaking aspen : Silvics and management in the lake states. USDA, Forest Service, Agriculture handbook no 486, 54 p.
- BUREAU, J. 1882. Rapport d'exploration des rivières Saint-Jean et York. Archives nationales du Québec document 2D05-4405A (Dossier 3590), 7p.
- BUREAU, J. 1884. Rapport de l'exploration des comtés de Gaspé, Rimouski et Bonaventure. Archives nationales du Québec, document 2D05-4405A (Dossier 7244), 25p.
- BUREAU, J. 1897. Rapport de son exploration des territoires arrosés par les rivières Nouvelle, Escuminac et Cascapédia. Archives nationales du Québec, 5p.
- BUREAU, J. 1898a. Rapport de son exploration de la partie Est de la rivière Grande Cascapédia. Archives nationales du Québec, 3p.
- BUREAU, J. 1898b. Rapport de son exploration de la partie Ouest de la rivière Grande Cascapédia. Archives nationales du Québec, 5p.
- BURNS, R.M., et B.H. Honkala. 1990. Silvics of North America: 2. Hardwoods. Agriculture handbook 654. USDA Forest Service, Washington, DC. vol.2, 877 p.
- CARCAILLET, C. et B. Talon. 1996. Aspects taphonomiques de la stratigraphie et de la datation de charbons de bois dans les sols : exemples de quelques sols des Alpes. Géographie physique et quaternaire, 50(2):233-244.
- CARLETON, T.J. et P.F. Maycock. 1978. Dynamics of the boreal forest south of James Bay. Can.J.Bot. 56:1157-1173.
- CARLETON, T.J. et P. MacLellan. 1994. Woody vegetation responses to fire *versus* clear-cutting logging: a comparative survey in the central Canadian boreal forest. Ecoscience 1:141-152.
- CHARLESON, Q.B. 1891. Rapport de suivi administratif de la récolte de bois sur certaines rivières de la Gaspésie adressé au gestionnaire des terres de la couronne. Archives nationales du Québec, 6p.
- CHEN, H.Y.H. et R.V. Popadiouk. 2002. Dynamics of North American boreal mixedwoods. Environ.Rev. 10:137-166.
- COGBILL, C.V. 1984. Dynamics of the boreal forests of the laurentian highlands, Canada. Can.J.For.Res. 115:252-261.
- COMTOIS, P. et S. Payette. 1987. Le développement spatial et floristique des populations clonales de peuplier baumier (*Populus balsamifera*) au Nouveau-Québec. Géographie physique et quaternaire 41(1):65-78.

- CÔTÉ, M., J. Théau et S. Fortin. 2004. Bilan forestier régional, basé sur les connaissances –Gaspésie-Les îles. Consortium pour le développement durable de la forêt gaspésienne. 189 p.
- DAMMAN, A.W.H. 1964. Some forest types of central Newfoundland and their relation to environmental factors. Canadian Forest Service. Monograph 8 : 1-68.
- DESROCHERS, A. 1996. Détermination de l'âge de l'épinette noire (*Picea mariana*) en sous-étage de peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.) dans la forêt boréale, Québec. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Chicoutimi, Chicoutimi, 82 p.
- DESROCHERS A. 2000. Aspen (*Populus tremuloides* Michx.) clonal root dynamics and respiration. Ph.D. Thesis, Department of Natural Resources, University of Alberta, 55p.
- DESROCHERS A. et V.J. Lieffers. 2001. The coarse root system of mature *Populus tremuloides* in declining stands in Alberta, Canada. J.Veg.S. 12(3):355-360.
- DINGELDEIN, J., R.V. Taylor et H.L. Getz. 2005. Baseline photo-monitoring of quaking aspen (*Populus tremuloides*) and deciduous shrub conditions in ungulate exclosures on the Zulmat prairie preserve, Wallowa county, Oregon, USA. The nature conservancy of Oregon. 5 p.
- DIX R.L. et J.M.A. Swan. 1971. The roles of disturbance and succession in upland forest at Candle Lake, Saskatchewan. Can.J.Bot. 49:657-676.
- DOUCET, R. 1979. Méthodes de coupe et de préparation du terrain pour favoriser la régénération naturelle de quelques tremblaies de l'est du Québec. For. Chron. August:133-136.
- DOUCET, R. 1989. Regeneration silviculture of Aspen. For. Chron. 65:23-27.
- DOUCET, R. 1999. Établissement de la régénération résineuse après éclaircie de tremblaies. Note de recherche forestière no 94. Ministère des Ressources naturelles du Québec, 6p.
- DOUST L. et J. Doust. 1982. The battle strategies of plants. New Scientist 95: 81–85.
- EK, A.R. et J.D. Brodie. 1975. A preliminary analysis of short-rotation aspen management. Can.J.For.Res. 5:245-258.
- FARRAR, J.L. 1997. Trees in Canada. Fitzhenry & Whiteside limited et Canadian Forestry Service, Ottawa, 506 p.
- FERNALD, M.L. 1970. Gray's manual of botany. D. Van Nostrand company, New York, 1632 p.
- FETHEROLF, J.M. 1917. Aspen as a permanent forest type. J.For. 15:757-760.
- FORTIN, S. 1999. Expansion du tremble (*Populus tremuloides* Michx.), au cours du XXième siècle, dans le bassin de la rivière York, en Gaspésie, Québec. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Chicoutimi, 67 p.
- FORTIN, S. 2002. Le thuya en Gaspésie. Ministère des Ressources naturelles du Québec, rapport volet 1 PMVRMF, 90 p.
- FORTIN, S. et R. Gagnon. 2000. Dynamique et aménagement de la forêt mixte boréale associée au tremble en Gaspésie. Ministère des Ressources naturelles du Québec, rapport volet 1 PMVRMF, 67 p.

- FORTIN, S. et R. Gagnon. 2001. Dynamique et aménagement de la forêt mixte boréale associée au tremble en Gaspésie- II: Expansion du tremble après perturbation. Ministère des Ressources naturelles du Québec, rapport volet 1 PMVRMF, 86 p.
- FOSTER, D.R. 1995. Land-use history and four hundred years of vegetation change in New England. In: B.L. Turner, A.G. Sal et F.G. Bernaldez. Global land use change: A perspective from the columbian encounter. Madrid, pp. 253-319.
- FOWELLS, H.A. 1965. Silvics of forest trees of United States. USDA Forest Service, Agriculture handbook no 271, pp 523-534.
- FREY B.R., V.L. Lieffers, S.M. Landhäusser, P.G. Comeau et K.J. Greenway. 2003. An analysis of sucker regeneration of trembling aspen. Can.J.For.Res. 33:1169-1179.
- FRIEDMAN, S.K. et P. B. Reich. 2005. Regional legacies of logging: Departure from presettlement forest conditions in Northern Minnesota. Ecological Applications 15(2):726-744.
- GAGNON, J.D. 1973. Le grand brûlé de 1938-1941 de la rivière York: son histoire, son évolution naturelle et sa restauration forestière. Envir. Canada, Serv. des forêts. INF Rep. LAU-X-7, 57 p.
- GAGNON, R. 1989. Maintien après feu des limites abruptes entre des peuplements d'épinette noire (*Picea mariana*) et des formations de feuillus intolérants (*Populus tremuloides* et *Betula papyrifera*) dans la région du Saguenay Lac St-Jean (Québec). Le Naturaliste canadien 116:117-124.
- GAGNON, R. et H. Morin. 2001. Les forêts d'épinette noire au Québec : dynamique, perturbations et biodiversité. Le Naturaliste canadien 125:26-35.
- GAGNON, R. et S. Payette. 1985. Régression holocène du couvert coniférien à la limite des forêts (Québec nordique). Can.J.Bot. 63(7):1213-1225.
- GAUTHIER, S., A. Leduc, B. Harvey, Y. Bergeron et P. Drapeau. 2001. Les perturbations naturelles et la diversité écosystémique. Le Naturaliste canadien 125:10-17.
- GAVIN D.G. 2003. Forest soil disturbance intervals inferred from soil charcoal radiocarbon dates. Can.J.For.Res. 33:2514-2518.
- GHENT, A.W. 1958. Mortality of overstory trembling aspen in relation to outbreaks of the forest tent caterpillar and the spruce budworm. Ecology, 39(2): 222-232.
- GRAHAM, S.A. 1941. Climax forests of the upper Peninsula of Michigan. Ecology 22(4): 355-362.
- GREENE D.F. et E.A. Johnson. 1999. Modelling recruitment of *Populus tremuloides*, *Pinus banksiana* and *Picea mariana* following fire in the mixedwood boreal forest. Can.J.For.Res. 29:462-473.
- GRIMM, W.C. 1983. The illustrated book of trees. Stackpole books, Harrisburg, Pa, 494 p.
- GRONDIN, P., J. Blouin, P. Racine, H. D'Avignon et S. Tremblay. 1998. Rapport de classification écologique du sous-domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc de l'est. Forêt Québec, Direction des inventaires forestiers, ministère des Ressources naturelles du Québec, 230 p.
- GRONDIN, P., J. Blouin et P. Racine. 1999. Rapport de classification écologique du sous-domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau jaune de l'est. Direction des inventaires forestiers, ministère des Ressources naturelles du Québec, 198 p.

- GRONDIN P., L. Bélanger, V. Roy et J. Noel. 2003. Envahissement des parterres de coupe par les feuillus de lumière (enfeuillage) pp. 131-174 *in:* Les enjeux de biodiversité relatifs à la composition forestière, P. Grondin et A. Cimon, coordonnateurs, ministère des Ressources naturelles de la faune et des parcs du Québec, Direction de la recherche forestière et Direction de l'environnement forestier.
- HAMEL, C. et N. Kenkel. 2001. Structure and dynamics of boreal forest stands in the duck mountains, Manitoba. Sustainable forest management network. Project report 2001-4, 49 p.
- HARLOW, W.M., E.S. Harrar et F.M. White. 1979. Textbook of dendrology, covering the important forest trees of the United States and Canada. McGraw-Hill book Company, New York, 510 p.
- HARVEY, B.D. et Y. Bergeron. 1989. Site patterns of natural regeneration following clearcutting in north western Quebec. *Can.J.For.Res.* 19:1458-1469.
- HEENEY, C.J., J.A. Kemperman et G. Brown. 1980. A silvicultural guide to the aspen working group in Ontario. MNR Ontario, 47p.
- HEINSELMAN, M.L. 1973. Fire in the virgin forests of the Boundary Waters Canoe Area, Minnesota. *Quaternary Research* 3:329-382.
- HENRY, J.D. et J.M.A. Swain. 1974. Reconstructing forest history from live and dead material-an approach to the study of forest succession in SouthWest New Hampshire. *Ecology* 55:772-783.
- HOGG, E.H. 2001. Modeling aspen responses to climatic warming and insect defoliation in western Canada. USDA Forest Service, Proceedings RMRS-P-18. pp. 325-338.
- HIGUERA P.E., D.G. Sprugel et L.B. Brubaker. 2005. Reconstructing fire regimes with charcoal from small hollow sediments: a calibration with tree-ring records of fire. *The Holocene* 15-2:238-251.
- HUNGERFORD, R.D. 1988. Soil temperature and suckering in burned and unburned aspen stands in Idaho. USDA Forest service. Intermountain Research Center, Ogden, UT. Res note INT-378. 6 p.
- HUOT, M. et R. Doucet 1995. Mesure des effets réels des traitements sylvicoles: Éclaircie précommerciale et commerciale pour la production de peuplier et de bouleau à papier. Synthèse des informations disponibles et évaluation des besoins de recherche. Ministère des Ressources naturelles, Gouvernement du Québec. Rapport interne no 394. 16 p.
- JACKSON M.J., F. Pinto, J.R. Malcolm et E.R. Wilson. 2000. A comparison of pre-European settlement (1857) and current (1981-1995) forest composition in central Ontario. *Can.J.For.Res.* 30: 605-612.
- JELINSKI, D.E. et W.M. Cheliak. 1992. Genetic diversity and spatial subdivision of *Populus tremuloides* (Salicaceae) in a heterogeneous landscape. *American Journal of Botany.* 79(7):728-6.
- JOBIDON, R. 1995. Autécologie de quelques espèces de compétition d'importance pour la régénération forestière au Québec. Revue de littérature. Mémoire de recherche forestière no.117. Ministère des Ressources naturelles du Québec, 180 p.

- JOHNSON E.A. et J.S. Rowe. 1977. Incendies et changements floristiques dans l'ouest de la zone subarctique. Min aff. Indiennes et du Nord, dir. des Ress. Naturelles et de l'environnement du Nord. RUTA 75-76-61, 58p.
- KAY, C.E. 1993. Aspen seedling in recently burned areas of Grand Teton and Yellowstone national parks. Northwest Science 67-2:94-104.
- KIMMINS, J.P., R.S. Rempel, C.V.J. William, B. Seely et K.C.J. Van Rees. 2007. Biophysical sustainability, processed-base monitoring and forest ecosystem management decision support systems. For. Chron. 83(4):502-514.
- KITTREDGE, J.jr. 1938. The interrelations of habitat, growth rate and associated vegetation in the aspen community of Minnesota and Wisconsin. Ecological Monographs, vol. 8 no 2, pp 151-246.
- KRICHER, J.C. et G. Morrison. 1988. Ecology of eastern forests. Peterson field guide, Houghton Mifflin company, New York, 370 p.
- LAFOND, A. et G. Ladouceur. 1968. Les groupements forestiers de la province de Québec. Ministère des Terres et forêts (Québec), rapport interne no 28. 726 p.
- LAFOND, A. 1984. Les types écologiques forestiers des régions de la Gaspésie et du Bas Saint-Laurent. 176 p. Non publié.
- LANDHÄUSSER S.M. et V. J. Lieffers. 1998. Growth of *Populus tremuloides* in association with *Calamagrostis canadensis*. Can.J.For.Res. 28:396-401.
- LATVA-KARJANMAA, T. 2006. Reproduction and population structure in the European aspen. Academic dissertation. Metapopulation research group, University of Helsinki. 25 p.
- LAVERTU, D., Y. Mauffette et Y. Bergeron. 1994. Effects of stand age and litter removal on the regeneration of *Populus tremuloides*. J.Veg.S. 5:561-568.
- LeBARRON, R.K. 1948. Silvicultural management of black spruce in Minnesota. USDA Forest Service, circular no 791. 56 p.
- LERTZMAN, K., D.G. Gavin, D. Hallett, L. Brubaker, D. Lepofsky et R. Mathewes. 2002. Long term fire regime estimated from soil charcoal in coastal temperate rainforests. Conservation Ecology 6(2):5.
- LORIMER, C.G. 1989. Relative effects of small and large disturbances on temperate hardwood forest structure. Ecology 70(3): 565-567.
- LUTZ, H.J. 1956. Ecological effects of forest fires in interior Alaska. USDA Forest Service, Alaska Research Center, Tech. Bull. no1 133, 121 p.
- MACLEAN, D.A. 1988. Effects of spruce budworm outbreaks on vegetation, structure and succession of balsam fir forests on Cape Breton Island, Canada. In: Plant form and vegetation structure pp.253-261, edited by M.J.A. Werger, P.J.M. Vander Aart, H.J. During et J.T.A. Verhoeven, SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherland.
- MAINI, J.S. et K. W.W. Horton. 1966. Vegetative propagation of *Populus* spp. I. Influence of temperature on formation and initial growth of aspen suckers. Can.J.Bot. 44:1183-1189.
- MERCIER, R. 1992. Développement et application d'une méthode dendrométrique permettant de caractériser l'origine (graines ou drageons) du peuplier faux-tremble

- (*Populus tremuloides* Michx.). Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Montréal, 52 p.
- Ministère des Ressources naturelles. 1994. Une stratégie: aménager pour mieux protéger les forêts. Gouvernement du Québec. 198 p.
- Ministère des Ressources naturelles (MRN). 2001. Normes d'inventaire forestier: Placettes-échantillons temporaires peuplements de 7 m et plus. Gouvernement du Québec. 192 p.
- MORRIS, D.M. et G.B. MacDonald. 1991. Development of a competition index for young conifer plantations established on boreal mixedwood sites. For.Chron. 67(4):403-410.
- MUEGGLER, W.F. 1976. Type variability and succession in rocky mountain aspen. In : Proceeding of the symposium : utilization and marketing as tools for aspen management in the rocky mountains. USDA Forest Service, General Technical Report RM-29.
- NAMROUD, M.C., A. Park, F. Tremblay et Y. Bergeron. 2005. Clonal and spatial genetic structures of aspen (*Populus tremuloides* Michx.). Mol.Ecol. 14(10):2969-2980.
- NAVRATIL, S., K. Branter et J. Zasada. 1991. Regeneration in the mixedwoods. In proceeding of a symposium held at fort St-John, B.C. on northern mixedwoods, Forestry Canada, Pacific Forestry Service, FRDA report 164, pp 32-48.
- Ordre des ingénieurs forestiers du Québec, en coll. 1996. Manuel de foresterie. Presses de l'Université Laval, Québec. 1428 p.
- OTTING, N. et D. Lytjen. 2003. Steens mountain aspen assessment and monitoring. Report from Duckfoot survey company to Bureau of Land Management, Hines, Oregon, 18 p.
- PALIK, B.J. et K.S. Pregitzer. 1994. White pine seed-tree legacies in an aspen landscape: influence on post-disturbance white pine population structure. Forest Ecology and Management 67:191-201.
- PANSHIN, A.J. et C.I. DeZeeuw. 1980. Textbook of wood technology: Structure, identification, properties and uses of the commercial woods of the United states and Canada. McGraw Hill, New York, 4th edition. 722 p.
- PAYETTE, S. 1992. Fire in North American boreal forest. In: A System analysis of the global boreal forest. H.H. Shugart, R. Leemans et G.B. Bonan, éditeurs, Cambridge University Press, New York, pp 144-169.
- PERALA, D.A. 1977. Manager's handbook for aspen in the north-central states. USDA Forest Service, North Cent. For. Exp. Stn., St-Paul, Minnesota. General Technical Report NC-36.
- PERALA, D.A., R.A. Leary et C.J. Cieszewski. 1995. Stockability, growth and yield of the circumboreal aspens (*Populus tremuloides* Michx – *P. tremula* L.). USDA, Forest Service, NC. Res. Pap. 1-24.
- PERALA, D.A. et J. Russel. 1983. Silvicultural systems for the major forest types of the United States. USDA Forest Service, Agriculture handbook no 445:113-115.
- PETERSON, C.J. et E.R. Squiers. 1995. Competition and succession in an aspen-white pine forest. Journal of Ecology 83:449-457.

- PETERSON, E.B. 1988. An ecological primer on major boreal mixedwood species. In Proceedings of a symposium on Management and utilization of northern mixedwoods. Northern Forestry Centre, Cdn Forestry Service, Northwest region. Special report 1. 252 p.
- PETERSON, E.B. et N.M. Peterson. 1992. Ecology, management and use of aspen and balsam poplar in the Prairie provinces, Canada. Northern Forestry Centre, Cdn Forestry Service, Report no NOR-X-296.
- PICKETT, S.T.A. et P.S. White. 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, New York.
- POTHIER, D., F. Raulier et M. Riopel. 2004. Ageing and decline of trembling aspen stands in Quebec. Can.J.For.Res. 34:1251-1258.
- PRÉVOST, M. et D. Pothier. 2003. Partial cuts in a trembling aspen-conifer stand: effects on microenvironmental conditions and regeneration dynamics. Can.J.For.Res. 33:1-15.
- QUINTILIO, D., M.E. Alexander et R.L. Ponto. 1991. Spring fires in a semimature trembling aspen stand in central Alberta. Northern Forestry Centre. Information Report NOR-X-323. 30 p.
- RICHARD, P.J.H. 1997. Réurrence naturelle des feux pendant les derniers 2000 ans dans la région du parc national Forillon, Gaspésie. Étude de potentiel de la méthode anthracologique dans le contexte Gaspésien, non publié, 78 p.
- ROBERTS, M.R. et C.J. Richardson. 1985. Forty one years of population change and community succession in aspen forests on 4 soil types, northern lower Michigan, USA. Can.J.Bot. 63:1641-1651.
- ROWE, J.S. 1972. Les régions forestières du Canada. Service canadien des forêts, publication no 1300F, Ottawa, 174 p.
- RUEL, J.C. et M. Huot. 1993. Impact de la tordeuse de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* (Clem.)) sur la régénération des sapinières après la coupe à blanc. For. Chron. 69 (2):163-172.
- SAKAI, A.K. et J.H. Sulak. 1985. Four decades of secondary succession in two lowland permanent plots in northern lower Michigan. The American Midland Naturalist 113(1):146-157.
- SAKAI, A.K., M.R. Roberts et C. L. Jolls. 1985. Successional changes in a mature aspen forest in northern lower Michigan: 1974-1981. The American Midland Naturalist 113(2):271-282
- SARGENT, S.C. 1884. Report of the forest of North America (exclusive of Mexico), Government printing office, Washington, 1884, 614 p.
- SAUCIER, J.P., J.P. Berger, H. D'Avignon et P. Racine. 1994. Le point d'observation écologique. Normes techniques. Ministère des ressources naturelles du Québec. 116 p.
- SCHIER, G.A. 1976. Physiological and environmental factors controlling vegetative regeneration of aspen. In Proceedings of a symposium on Utilization and marketing as tools for aspen management in the Rocky mountains. USDA Forest Service, Rocky Mountains Forest and Range Experiment Station.

- SCHIER, G.A, J.R Jones et R.P. Winokur. 1985. Vegetative regeneration. P. 29-33 in L. DeByle N.V. et Winokur R.P. eds. Aspen: ecology and management in the western United States. USDA Forest Service, Rocky Mt. For. Ranger Stn, Fort Collins, Colorado. Gen. Tech. Rep. RM-119
- SCOGGAN, H.J. 1978. The flora of Canada. National Museum of Natural Sciences, Ottawa, 1712 p.
- SHIRLEY, H.L. 1941. Restoring conifers to aspen lands in the lake states. USDA Forest Service, Technical Bulletin no 763.
- SHOPMEYER, G.S. 1974. Seeds of woody plants in the United States. USDA Forest Service. 886 p.
- SPURR, S.H. et B.V. Barnes. 1980. Forest ecology. John Wiley & Sons, New York, 688 p.
- STENEKER, G.A. 1976. Guide to the silvicultural management of trembling aspen in the prairie provinces. Environment Canada Forestry Service, Information Report NOR-X-164. Northern Forest Research Centre, Edmonton, Ab, 6 p.
- STETTLER, R.F., H.D. Bradshaw, P.E. Heilman et T.M. Hinckley. 1996. Biology of *Populus* and its implications for management and conservation. NRC Research Press, Ottawa, 540 p.
- ST-LAURENT, P. 1999. Suivi de la régénération artificielle et naturelle du territoire des feux de la Bonaventure ensemencé par voie aérienne. Ministère des Ressources naturelles du Québec, rapport volet 1 PMVRMF. 86 p.
- STROTHMANN, R.O. et Z.A. Zasada. 1962 Silvical characteristics of Quaking aspen (*Populus tremuloides*). USDA Forest Service, Lake States Experimental Station, Paper No49, 30 p.
- SWAIN, A.M. 1977. Environmental changes during the past 2000 years in north central Wisconsin: analysis of pollen, charcoal and seeds from varved lakes sediments. Quaternary Research, 10:55-68.
- SWAIN, A.M. 1980. Landscape patterns and forest history in the boundary waters canoe area, Minnesota: A pollen study from Hug lake. Ecology 61(4):747-754.
- THIBAULT, M. 1985. Les régions écologiques du Québec méridional, 2^{ième} approximation. Carte 1:1 250 000. Ministère de l'Énergie et des ressources, Québec.
- VIERECK, L.A. 1973. Wildfire in the taiga of Alaska. Quaternary Research 3:465-495.
- WEAVER, J.E. et F.E. Clements. 1938. Plant ecology. McGraw-Hill Book Company, New York, 602 p.
- WEETMAN, G.F., W.W. Grapes et G.J. Frisque. 1973. Reproduction and ground conditions 5 years after pulpwood harvesting: results from 37 study areas in eastern Canada. Pulp and Paper Res. Inst. of Can. Logging. Res. Rep. LRR15, 97 p.
- WENGER, K.F. 1984. Section forest ecology. Forestry handbook. Society of American Foresters. John Wiley and sons inc. New York 1342 p.
- WHITE C.A., C.E. Olmsted et C.E. Kay. 1998. Aspen, elk and fire in the Rocky Mountain national parks of North America. Wildlife Society Bulletin, 26:449-462.
- ZASADA, J.C. et R. Densmore. 1979. A trap to measure *Populus* and *Salix* seedfall. Canadian Field-Naturalist 93(1):77-79.
- ZEHNGRAFF, P.J. 1949. Aspen as a forest crop in the lake states. J.For. 47(7):555-565.

