

UNIVERSITE DU QUEBEC A MONTREAL

MEMOIRE

PRESENTE

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAITRISE EN BIOLOGIE

par

LOUIS DE GRANDPRE

SUCCESSION APRES FEU CHEZ LES PLANTES DE SOUS-BOIS
A LA LIMITE SUD DE LA FORET BOREALE

JUIN 1991





BIBLIOTHÈQUE

Cégep de l'Abitibi-Témiscamingue
Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue

Mise en garde

La bibliothèque du Cégep de l'Abitibi-Témiscamingue et de l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue a obtenu l'autorisation de l'auteur de ce document afin de diffuser, dans un but non lucratif, une copie de son œuvre dans Depositum, site d'archives numériques, gratuit et accessible à tous.

L'auteur conserve néanmoins ses droits de propriété intellectuelle, dont son droit d'auteur, sur cette œuvre. Il est donc interdit de reproduire ou de publier en totalité ou en partie ce document sans l'autorisation de l'auteur.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier mon directeur de recherche Daniel Gagnon, pour m'avoir donné la chance d'entreprendre des études graduées après cinq ans d'absence du milieu universitaire. Je tiens aussi à souligner sa disponibilité. Je tiens aussi à remercier l'ensemble de l'équipe FCAR pour la problématique de recherche et le financement. Je tiens aussi à souligner l'étude préliminaire de Marise Rochefort qui m'a été très utile pour m'orienté au début de ma recherche.

Le travail sur le terrain aurait sans doute été terriblement ennuyant sans la présence et l'aide de Marc-André Martin pendant l'été 1989 et de Patrick Boivin pendant deux semaines en été 1990.

Je tiens à remercier tout particulièrement Naomi Cappuccino pour m'avoir supporté pendant que j'étais insupportable et pour m'avoir encourager quand je sombrais quotidiennement dans les abysses du découragement, ainsi que mes parents, pour m'avoir nourri à tous les dimanches soirs.

Enfin, je tiens à remercier tous les membres du GREF pour leurs précieux conseils et leur intarissable bonne humeur. Je ne pourrais pas terminer la section remerciements sans mentionner le nom de Jacques Tardif, à qui je dois des solutions à bien des problèmes.

RESUME

Les principaux objectifs de ce projet sont de décrire la succession après feu chez les espèces de sous-bois en forêt boréale en utilisant des communautés successioneilles de différents âges ainsi que d'identifier les facteurs écologiques responsables des changements observés dans la composition et l'abondance des espèces. Le projet s'inscrit dans le cadre d'une étude de la dynamique de la forêt boréale en Abitibi. Huit sites d'âge successioneil variant de 26 à 230 ans ont été échantillonnés. Ces sites sont tous sur dépôt argileux. La succession arborescente se dirige vers une forêt dominée par Abies balsamea et Thuja occidentalis. Le type de succession observé chez les arbustes et les herbacées correspond au modèle de la composition floristique initiale de Egler et au modèle de tolérance de Connell et Slatyer.

Les changements observés dans la composition et l'abondance des espèces de sous-bois sont corrélés à l'âge des sites, à l'épaisseur des horizons organiques et au changement de dominance de la strate arborescente. La situation topographique de même que le pourcentage de pente expliquent une certaine variabilité observée à l'intérieur même des sites.

La succession des espèces de sous-bois ne répond pas linéairement au gradient temporel, car on observe dans les sites âgés un retour d'espèces pionnières. Cette observation semble liée aux épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette et à la mortalité après environ 150 ans de vieux individus de Populus tremuloides, qui entraînent des ouvertures dans le couvert forestier.

TABLE DES MATIERES

Remerciements.....	ii
Résumé.....	iii
Table des matières.....	iv
Liste des tableaux.....	vi
Liste des figures.....	vii
1. INTRODUCTION	1
1.1 LES MODELES DE SUCCESSION.....	1
1.2 PERTURBATIONS ET SUCCESSION EN FORET BOREALE.....	7
1.3 SUCCESSION APRES FEU CHEZ LES PLANTES DE SOUS-BOIS EN FORET BOREALE.....	9
2. AIRE D'ETUDE.....	14
3. METHODES.....	17
3.1 ECHANTILLONNAGE.....	17
3.2 ANALYSE DES DONNEES.....	20
4. RESULTATS.....	22
4.1 ORDINATION DE LA VEGETATION: LA VARIABILITE.....	22
4.2 ORDINATION DE LA VEGETATION LA CHRONOSEQUENCE.....	29
4.3 DISTRIBUTION TEMPORELLE DES ESPECES.....	31
A) STRATE ARBORESCENTE.....	31
B) STRATE ARBUSTIVE.....	34
C) STRATE HERBACEE.....	39
D) STRATE MUSCINALE.....	48
5. DISCUSSION.....	52
5.1 TYPES DE SUCCESSION.....	52
A) PLANTES VASCULAIRES.....	52
B) BRYOPHYTES.....	53

5.2 PATRON SUCCESSIONNEL.....54
 A) HETEROGENEITE POUR LES 75 PREMIERES ANNEES DE LA SUCCESSION.....54
 B) IMPACT DES PERTURBATIONS DE LA STRATE ARBORESCENTE SUR LA STRUCTURE DES STRATES INFERIEURES.....58

5.3 CHANGEMENT DU CYCLE DES FEUX.....64

6. CONCLUSION.....67

7. BIBLIOGRAPHIE.....70

8. ANNEXES.....76

 8.1 ANNEXE A: Liste des espèces utilisée pour l'analyse d'ordination (ACD).....76

 8.2 ANNEXE B: Caractéristiques édaphiques des sites d'échantillonnage.....77

 8.3 ANNEXE C: Liste des facteurs abiotiques pour l'ensemble des quadrats.....79

LISTE DES TABLEAUX

TABLEAU 1	Coefficients de corrélation de Spearman entre les deux premiers axes de l'ordination des 79 quadrats et les facteurs écologiques, les caractéristiques des communautés et l'abondance des espèces d'arbres.....	25
TABLEAU 2	Moyennes et écart-types de l'ouverture du couvert forestier, de l'épaisseur des horizons organiques, du pourcentage de pente et de la situation topographique, en fonction de l'âge des sites après feu.....	28
TABLEAU 3	Fréquence et valeur d'importance des arbres des gaulis et des semis selon l'âge des sites après feu.....	32
TABLEAU 4	Fréquence et recouvrement moyen des arbustes selon l'âge des sites après feu	38
TABLEAU 5	Fréquence et recouvrement moyen des herbacées selon l'âge des sites après feu	41
TABLEAU 6	Fréquence et recouvrement moyen des taxons muscinaux selon l'âge des sites après feu	50
TABLEAU 7	Résistance au feu et mode de recolonisation des arbustes et des herbacées retrouvés le long du gradient de succession.....	56

LISTE DES FIGURES

FIGURE 1	Localisation des sites d'échantillonnage sur les berge du lac Duparquet.....	15
FIGURE 2	Schéma du plan d'échantillonnage d'un quadrat de 10mX10m.....	19
FIGURE 3	Ordination (ACD) de la végétation de sous-bois de 79 quadrats provenant de 8 sites d'âges différents après feu.....	24
FIGURE 4	Epaisseur des horizons organiques (A) et pourcentage d'ouverture du couvert forestier (B), en fonction de l'âge des sites après feu.....	27
FIGURE 5	Représentation schématique du cheminement successional sur le premier axe de l'ordination (ACD).....	30
FIGURE 6	Abondance des feuillus et des conifères en fonction de l'âge des sites après feu....	33
FIGURE 7	Richesse totale, des arbustes et des herbacées en fonction de l'âge des sites après feu.....	35
FIGURE 8	Diversité totale, des arbustes et des herbacées en fonction de l'âge des sites après feu.....	36
FIGURE 9	Recouvrement arbustif total en fonction de l'âge des sites après feu.....	37
FIGURE 10	Recouvrement herbacée total en fonction de l'âge des sites après feu.....	40
FIGURE 11	Recouvrement moyen de quatre espèces en fonction de l'âge des sites après feu.....	44
FIGURE 12	Recouvrement moyen de quatre espèces en fonction de l'âge des sites après feu.....	46
FIGURE 13	Recouvrement muscinal total en fonction de l'âge des sites après feu.....	49
FIGURE 14	Recouvrement moyen de quatre taxons muscinaux en fonction de l'âge des sites après feu.....	51

1. INTRODUCTION GENERALE

1.1 LES MODELES DE SUCCESSION

La composition de la végétation et la distribution des espèces varient selon plusieurs échelles spatiales et temporelles. A une échelle géologique, la variation des conditions climatiques et la dérive des continents ont entraîné une multitude de changements dans la composition de la végétation. La distribution actuelle des espèces résulte en majeure partie de la dernière glaciation. On a pu déterminer, en Amérique du Nord, en Europe et en Asie, qu'il y avait eu une recolonisation vers le nord suivant la retraite progressive des glaciers. Il est même probable que la distribution de quelques espèces ne soit pas encore stabilisée, en réponse à un récent changement climatique (Petit Age Glaciaire) (Davis, 1981; Shuggart, 1984). A une échelle plus réduite, tant au niveau spatial que temporel, on observe aussi un changement dynamique dans la composition végétale. L'initiation de ce processus de transformation se caractérise, soit par la colonisation d'un nouveau site, ou tout simplement par la recolonisation d'un site suivant une perturbation. Ce phénomène de succession se définit comme un changement directionnel dans le temps, de la composition en espèces

et de la physionomie végétale d'un site particulier, où le climat demeure constant (Finegan, 1984).

Le développement de la théorie de la succession remonte au début du vingtième siècle. Clements (1916) fût l'un des premiers à élaborer les bases d'une théorie successioneuse qui, encore aujourd'hui malgré son âge, retient toujours l'attention.

Selon Clements (1916), suite à une perturbation, il y a invasion par vague d'un groupe d'espèces, qui pendant un certain temps domine l'habitat, tout en le modifiant profondément. Ces changements autogéniques se font au détriment des espèces dominantes, mais favorisent l'invasion et l'établissement du prochain groupe d'espèces (Weaver et Clements, 1938; Egler, 1954; Clements, 1963; Noble et Slatyer, 1980). Le climax est atteint quand l'occupation et la réaction de une ou des l'espèce(s) dominante(s) prévient l'invasion d'autres espèces. La succession selon Clements (1916) est directionnelle et prévisible, dans la mesure où elle converge vers un climax unique et stable (Whittaker, 1974). De plus, le climax est permanent, car seule la communauté climacique est en équilibre avec les conditions environnementales qui règnent (Noble et Slatyer, 1980). Ainsi, on suppose que pour une même

région géographique, on observe un seul et même climax (théorie du mono-climax), dont les caractéristiques sont uniquement déterminées par le climat (Whittaker, 1974). Les communautés qui ne correspondent pas au mono-climax, constituent des subclimax, préclimax, postclimax ou disclimax (Whittaker, 1974).

Toute communauté climacique est capable de se reproduire elle-même en répétant avec fidélité les stages de son développement. On se rend compte que la prémisse implicite à la théorie de Clements repose sur le fait qu'il considère la communauté comme un super-organisme et la succession comme une forme d'ontogénèse (Drury et Nisbet, 1973; Noble et Slatyer, 1980).

Gleason (1927) développa par la suite une nouvelle approche de la communauté végétale. Contrairement aux affirmations de Clements, Gleason considère la communauté comme un assemblage aléatoire de populations, ayant chacune un comportement propre. Le fondement de cette approche est supporté par l'évidence qu'il y a quelques alternatives de cheminement successional pour un même type de végétation (Finegan, 1984).

Ces propos furent partagés par Egler (1954), qui proposa un nouveau concept pour expliquer la succession. Ce concept, la composition floristique initiale, soutend

que suite à une perturbation toutes les espèces s'établissent immédiatement, ou très peu de temps après l'initiation de la succession (Egler, 1954; Finegan, 1984). Egler affirme que dans plusieurs situations, la composition floristique initiale détermine les changements futurs de dominance. Les changements de dominance sont associés aux stratégies vitales des espèces (Noble et Slatyer, 1980).

Contrairement à ce que pensait Clements, Egler conclut que le cheminement de la succession, du moins pour les premiers stages, est déterminé par la chance et la différence de longévité des plantes. Le cheminement successional n'est ni fixe ni prévisible (Barbour et al., 1980).

Au cours des trente dernières années, plusieurs modèles ont été élaborés pour tenter d'expliquer la succession, ou bien pour élucider certains mécanismes impliqués dans le cheminement successional. De ces modèles, on s'attardera surtout sur ceux de Connell et Slatyer (1977).

Ces chercheurs ont développé trois modèles pour expliquer, selon eux, tous les types de successions. Ces modèles sont: la facilitation, la tolérance et l'inhibition.

Le modèle de la facilitation, reprend essentiellement la théorie de Clements (Noble et Slatyer, 1980; Horn, 1981). Les changements autogéniques causés par la présence d'une espèce ou d'un groupe d'espèces, modifient l'environnement pour le rendre viable au prochain groupe d'espèces et ainsi faciliter le changement successional (Connell et Slatyer, 1977; Noble et Slatyer, 1980; Finegan, 1984). La succession est interprétée comme un procédé de développement d'un écosystème vers un maximum de stabilité et un maximum d'efficacité dans l'utilisation des ressources (Finegan, 1984).

Les modèles de tolérance et d'inhibition sont par contre des sous-divisions du concept de la composition floristique initiale. Ce qui distingue les deux modèles résulte des changements autogéniques qui peuvent être neutres ou inhibiteurs (Finegan, 1984). La théorie met l'emphase sur la disponibilité des ressources, qui peut diminuer au cours de la succession à cause d'une augmentation de densité des individus. Les espèces pionnières sont considérées comme opportunistes, exploitant un environnement sans compétition, tandis que les arbres de forêt sont efficaces et conservateurs dans leur utilisation des ressources (Connell et Slatyer, 1977; Finegan, 1984).

Le modèle de la tolérance décrit la situation selon laquelle les espèces de fin de succession vont s'établir avec succès, peu importe que les pionnières les aient précédées. Elles peuvent s'établir et croître à maturité avec la présence d'autres espèces, car elles peuvent croître à un niveau moins élevé de ressources (Connell et Slatyer, 1977; Noble et Slatyer, 1980). Bien que cette tolérance peut être en partie dû à des facteurs affectant la disponibilité en eau et en éléments minéraux du sol, la tolérance est devenue synonyme, pour la théorie successionnelle, à la capacité de survivre ou de croître à l'ombre (Finegan, 1984).

Le modèle de l'inhibition décrit la situation où les espèces pionnières et de fin de succession ne peuvent croître en présence de la communauté établie (Connell et Slatyer, 1977; Noble et Slatyer, 1980). Tant qu'il n'y aura pas de perturbations de la communauté, les espèces pionnières et de fin de succession ne pourront croître ou envahir le milieu (Connell et Slatyer, 1977). Certains types de végétation, principalement des peuplements monospécifiques d'arbustes à propagation végétative empêchent l'établissement des espèces du climax (Finegan, 1984).

1.2 PERTURBATIONS ET SUCCESSION EN FORET BOREALE

La forêt boréale constitue un écosystème dont les processus sont dominés par les perturbations, principalement le feu (Rowe, 1961). Le feu représente un élément essentiel de l'écosystème boréal qui contribue à conserver la diversité au niveau du paysage par le maintien d'un assemblage de plusieurs communautés successionales de différents âges (Rowe et Scotter, 1973; White, 1979; Heinselman, 1981). Le feu peut être caractérisé par son intensité, sa fréquence et son étendue, des facteurs contrôlés à la fois par le macroclimat, la topographie des sites et la mosaïque végétale (Knight, 1987; Bergeron, 1991). Ainsi, le cycle des feux peut varier sensiblement d'une région à l'autre et même à l'intérieur d'une région. Par exemple, dans des forêts du sud-est du Labrador, où les précipitations sont abondantes, le cycle des feux est d'environ 500 ans (Foster et King, 1986), en comparaison avec le nord-ouest du Québec à climat plus sec, où il est d'environ 100 ans (Bergeron, 1991).

Les types de succession décrits pour la forêt boréale s'apparentent surtout au modèle de la composition floristique initiale de Egler (1954) et à celui de la tolérance de Connell et Slatyer (1977)

(Bergeron et Dubuc, 1989; Sirois et Payette, 1989; Morneau et Payette, 1989; Taylor et al., 1987; Foster, 1985; Viereck, 1983; Dix et Swan, 1971). La majorité des espèces de la forêt boréale peuvent survivre au feu et ainsi recoloniser rapidement après l'initiation de la succession (Rowe, 1983; Flinn et Pringle, 1983; Carleton et Maycock, 1980; Alghren, 1960). D'autre part, certaines espèces peuvent recoloniser après feu grâce à la survie de propagules enfouies (Rowe, 1983; Archibold, 1979) ou réenvahir rapidement par dispersion de leurs graines en provenance d'autres sites.

L'étude de la succession après feu de la strate arborescente dans la région de l'Abitibi a permis de décrire les types de succession selon les différents dépôts de surface (Bergeron et Dubuc, 1989). Ainsi, la succession caractéristique en milieu mésique et sur dépôt argileux met en évidence une succession directionnelle avec remplacement d'espèces qui se dirige vers une forêt dominée par Abies balsamea et Thuja occidentalis (Bergeron et Dubuc, 1989). Une autre étude, sur l'historique des feux de forêt dans la même région, a permis de déterminer les dates et la localisation des différents feux ayant eu lieu sur une période d'environ 300 ans (Bergeron et Gagnon, 1987; Bergeron, 1991). Enfin, une étude préliminaire de Marise Rochefort, dans

le cadre d'un projet d'initiation à la recherche, a permis de choisir les sites avec plus de précisions (au niveau de la grandeur des quadrats et de la localisation de ceux-ci) et d'identifier certains paramètres important à mesurer. Ses outils nécessaires pour entreprendre une étude sur la succession après feu des espèces des strates arbustive, herbacée et muscinale sont donc disponibles. Nous pourrons ainsi décrire les changements observés dans la composition et l'abondance des strates de sous-bois dans une succession après feu sur dépôt argileux de même que d'identifier les principaux facteurs écologiques responsables de ces changements.

1.3 SUCCESSION APRES FEU CHEZ LES PLANTES DE SOUS-BOIS EN FORET BOREALE.

La tendance actuelle, pour les études de la végétation forestière est d'intégrer le régime des perturbations comme élément structurant majeur de la mosaïque végétale (Pickett et White, 1985). La nature des perturbations (type, fréquence, intensité et superficie) est un élément essentiel qui aura des implications directes sur la structure des populations et sur le cours de la succession (Harnett et Richardson, 1989). La forêt boréale constitue un exemple d'un écosystème dont les processus écologiques sont dominés

par les perturbations (Rowe, 1961). Le feu, principal agent perturbateur, couvre généralement de grandes superficies et est de forte intensité (Rowe, 1983; Van Wagner, 1983). Les cycles des feux décrits pour certaines régions de la forêt boréale démontrent des variations très importantes (Wein et MacLean, 1983). La fréquence des feux peut varier de 100 ans dans le nord-ouest du Québec (Bergeron, 1991) à 500 ans dans le sud-est du Labrador (Foster et King, 1986). Ces variations de fréquence des feux sont attribuables régionalement au macroclimat (Rowe, 1983), tandis que localement elles peuvent dépendre de la topographie des sites et de la mosaïque végétale (Heinselman, 1981; Knight, 1987; Bergeron, 1991).

Les espèces des strates de sous-bois de la forêt boréale possèdent différentes stratégies pour recoloniser un site après feu. La plus importante de ces stratégies, pour un grand nombre d'espèces, est sans doute la résistance au feu par la survie de parties végétatives ou de propagules enfouis (Rowe, 1983; Flinn et Pringle, 1983; Carleton et Maycock, 1980; Archibold, 1979; Alghren, 1960). Certains ont démontré qu'il y avait peu de changements dans la composition des strates de sous-bois après la fermeture du couvert forestier (Shafi et Yarranton, 1973a, 1973b). Par contre, d'autres études,

dans le nord de la forêt boréale où Picea mariana est l'espèce dominante de la strate arborescente, ont démontré des processus successionnels seulement chez les mousses et les lichens après la fermeture du couvert forestier (Morneau et Payette, 1989; Taylor et al., 1987; Foster, 1985; Clayden et Bouchard, 1983; Viereck, 1983; Black et Bliss, 1978; Dix et Swan, 1971). Dans le sud de la forêt boréale, le cycle des feux plus long permet une succession directionnelle et l'établissement de vieilles communautés successionnelles, dominées par Abies balsamea et Thuja occidentalis (Bergeron et Dubuc, 1989). Ce développement vers un stade successional stable devrait avoir des implications directes sur les strates de sous-bois, où l'on devrait observer des changements plus prononcés dans la composition et l'abondance des espèces arbustives et herbacées.

La fermeture et le changement dans la composition du couvert forestier entraînent des changements des conditions abiotiques des sites. Le taux de décomposition de la litière et le recyclage des éléments minéraux varient en fonction du type de couvert forestier. En forêt boréale, pour un site dominé par des feuillus, les temps de résidence des éléments minéraux, de même que le temps de décomposition de la litière seront environ 10 fois inférieurs à ceux d'une

forêt dominée par des conifères (Kozlowski et al., 1991). La quantité d'éléments minéraux retournée au sol par la litière et par la chute des feuilles est plus importante pour une forêt dominée par les feuillus que par les conifères (Kozlowski et al., 1991). Avec la fermeture du couvert forestier, les espèces de sous-bois doivent être adaptées à de faibles intensités lumineuses et à différentes qualités spectrales, elles seront cependant moins soumises à des stress hydriques et pourront bénéficier d'un apport plus important d'éléments nutritifs (Anderson et al., 1969).

Puisqu'il est rarement possible de suivre la succession sur une longue période de temps, les changements doivent plutôt être déduits à partir d'un continuum de communautés successionnelles sur des sites semblables. Des analyses d'ordination nous permettront d'identifier les principaux facteurs écologiques associés à la succession.

Les principaux objectifs de cette étude sont de (1) décrire le cheminement successional des strates arbustive, herbacée et muscinale après feu en utilisant des communautés de différents âges situées sur un même type de dépôt de surface, et (2) d'identifier les facteurs écologiques associés à la succession et

d'évaluer leur effet sur les changements observés dans la composition végétale.

2. AIRE D'ETUDE

La majorité du territoire à l'étude est concentré sur les berges du lac Duparquet, dans la région de l'Abitibi, au nord-ouest du Québec (figure 1). Un seul site d'échantillonnage se situe à quelques kilomètres au nord-ouest du lac. Le lac Duparquet, couvrant une superficie de 50km², fait partie d'un vaste bassin versant qui se draine vers le nord, à travers le lac Abitibi, jusqu'à la Baie James.

Des dépôts lacustres, qui datent de l'extension maximale, après la glaciation, au Post-Wisconsin des lacs post-glaciaux Barlow et Ojibway, caractérisent cette vaste région physiographique, aussi connue sous le nom de ceinture d'argile du Québec et de l'Ontario (Vincent et Hardy, 1977). La station météorologique la plus près est située à LaSarre, 35km au nord du lac Duparquet. La température annuelle moyenne est de 0,6°C et les précipitations moyennes annuelles sont de 822,7mm. La période annuelle moyenne sans gel (température de l'air au dessus de 0°C à 1,5m au-dessus du sol) est de 64 jours. Cependant, des températures sous le point de congélation peuvent survenir à toute période de l'année (Anonyme, 1982).

Le lac Duparquet est situé à la limite sud de la

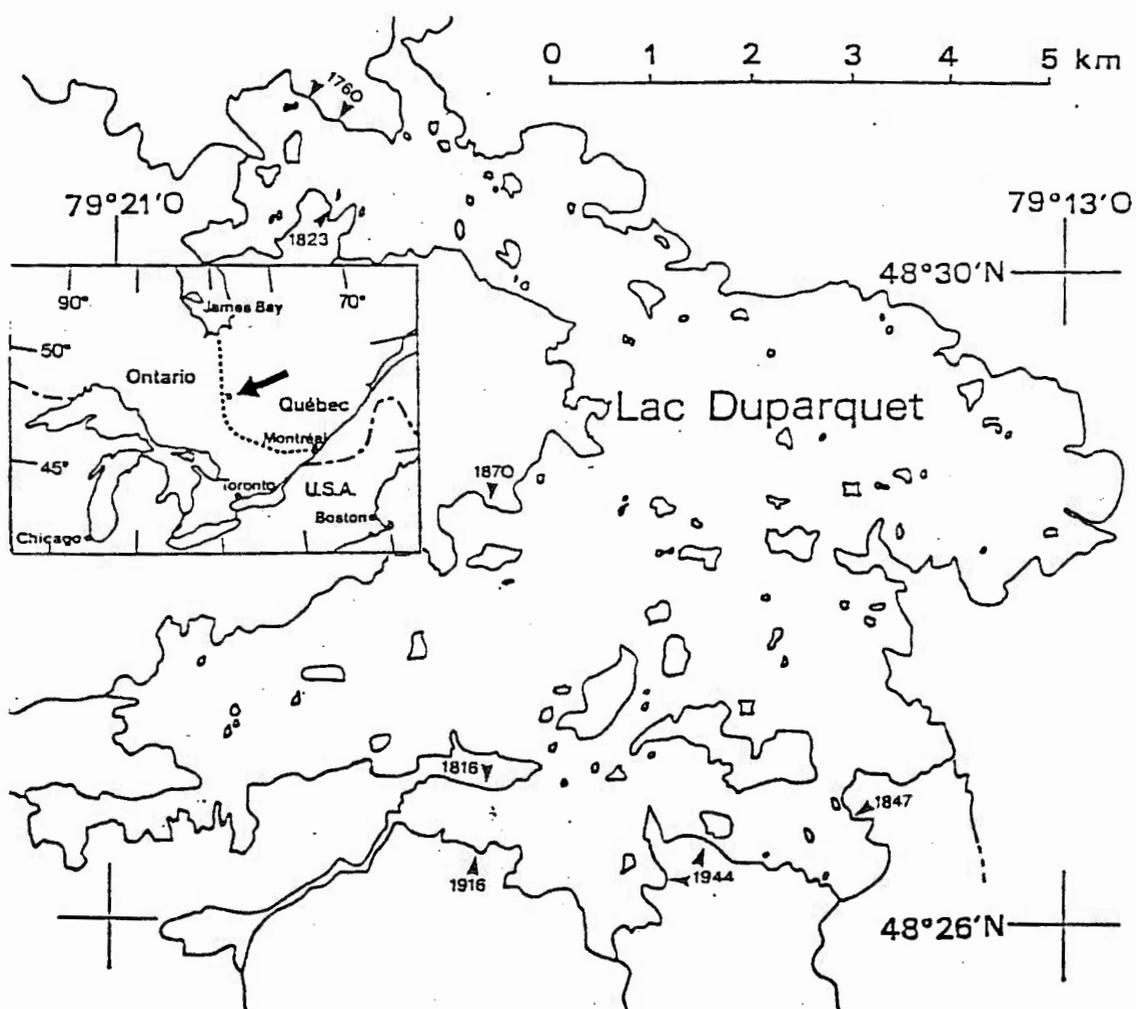


Figure 1 Localisation des sites d'échantillonnage sur les berges du lac Duparquet.

forêt boréale, où une association de Abies balsamea, Picea mariana et Betula papyrifera domine avec Picea glauca et Populus tremuloides (Rowe, 1972). La végétation qui entoure le lac est composée d'Abies balsamea et Betula papyrifera en association avec Picea glauca sur les sites mésiques. Picea mariana, Thuja occidentalis et Larix laricina dominent les sites hydriques et les tourbières. Fraxinus nigra et Ulmus americana se retrouvent sur les plaines inondables. Picea mariana et Pinus strobus se retrouvent généralement sur les sites xériques (Bergeron et Bouchard, 1984).

Les feux de forêt ont engendré plusieurs communautés successionnelles dominées par Populus tremuloides et Betula papyrifera sur les sites mésiques, par Populus balsamifera sur les sites hydriques et Pinus banksiana sur les sites xériques (Bergeron et Bouchard, 1984).

3. METHODES

3.1 ECHANTILLONNAGE

Le choix des sites d'échantillonnage a été orienté en fonction d'une étude sur l'historique des feux de forêt sur les berges du lac Duparquet (Bergeron et Gagnon, 1987; Bergeron, 1991). Parmi les feux les plus importants, sept ont été retenus pour la chronoséquence, soit ceux de 1944, 1916, 1870, 1847, 1823, 1816, 1760 (figure 1.1). Un dernier site, à proximité des autres, a été choisi en consultant le registre des feux de forêt du Ministère des Forêts. Ce feu récent, qui date de 1964, se situe à quelques kilomètres au nord-ouest du lac Duparquet. Tous les sites sont situés sur des emplacements à régime hydrique mésique, sur dépôt argileux. Leur type écologique selon Bergeron et al. (1983) est la sapinière à bouleau blanc et épinette blanche (A3), qui se caractérise par un luvisol gris orthique. Les sites représentent les différents stades d'une succession arborescente qui se dirige vers une forêt dominée par Abies balsamea et Thuja occidentalis (Bergeron et Dubuc, 1989).

Pour chacun des sites, 10 quadrats de 10m par 10m (80 au total) ont été établis. Le pourcentage de

recouvrement des arbustes, des herbacées et des bryophytes terricoles a été estimé par classe de recouvrement (1:0-1%, 2:1-5%, 3:5-25%, 4:25-50%, 5:50-75%, 6:75-100% et 7:100%) pour 20 micro-quadrats de 1m² à l'intérieur des quadrats de 100m². Ces micro-quadrats étaient distribués aléatoirement par groupes de 5 à l'intérieur de 4 divisions (5m X 5m) du quadrat principal (figure 2). Une valeur minimale de recouvrement était donnée aux espèces présentes à l'extérieur des micro-quadrats, mais à l'intérieur du quadrat. Le dénombrement des semis d'arbres a aussi été fait pour chacun des micro-quadrats, de même qu'une mesure de l'épaisseur des horizons organiques (LFH). Les arbres et les gaulis ont été répertoriés par classe de diamètre à hauteur de poitrine (DHP) dans chacun des quadrats. Le pourcentage de pente, l'orientation, l'ouverture (estimation visuelle du pourcentage d'ouverture pour 5 points du quadrat de 100 m²), la situation topographique (1:sommet vif; 2:haut de versant; 3:mi-versant; 4:bas de versant; 5:terrain plat; 6:dépression) et la hauteur maximale du couvert forestier ont été aussi mesurés dans tous les quadrats. Un profil de sol a été creusé sur chacun des sites, et des analyses du pH et des concentrations de NO₃, PO₄, Ca, K, Mg ont été effectuées pour tous les horizons selon la méthode d'injection par flux avec l'appareil Tecator

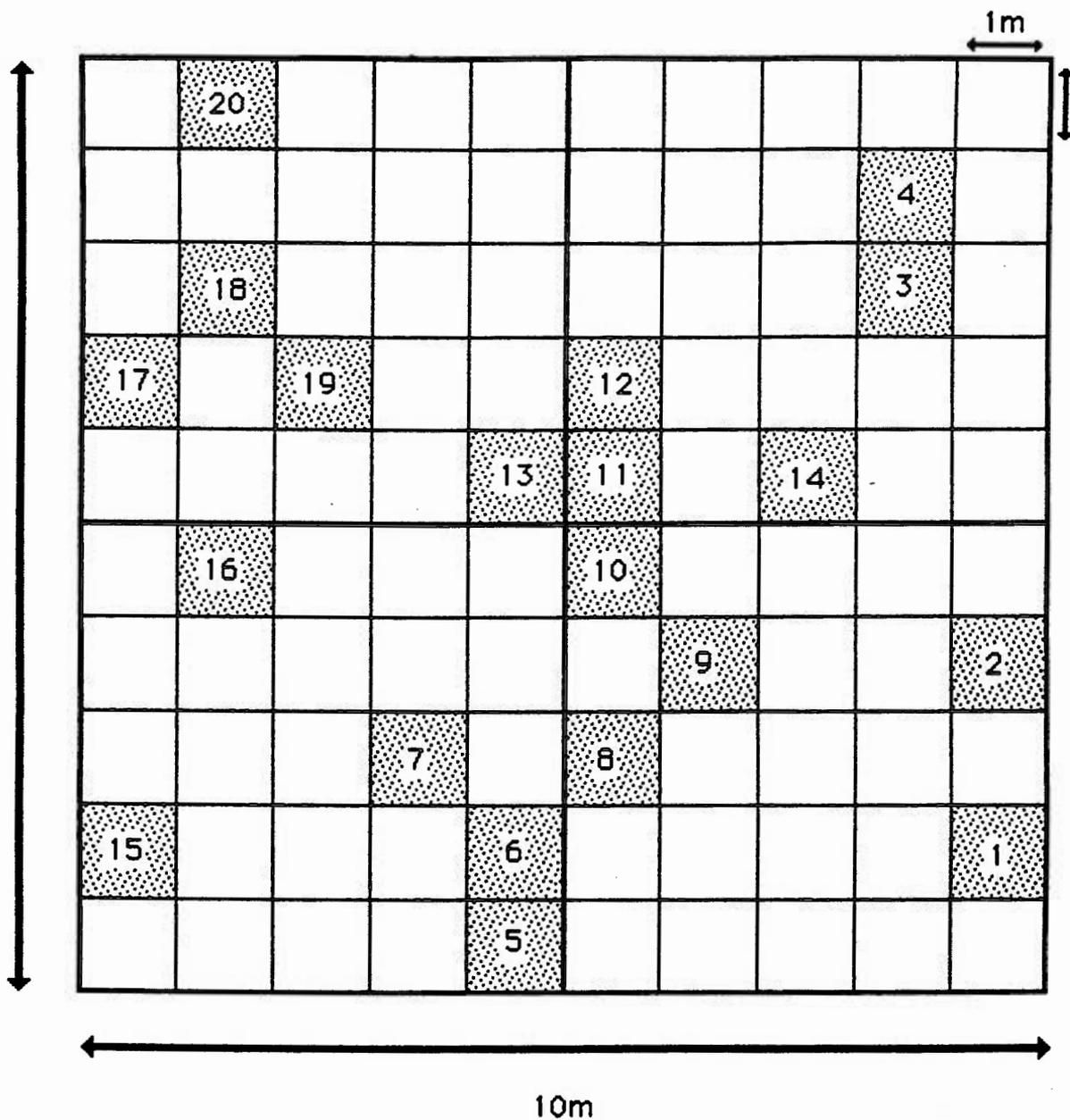


Figure 2 Schéma du plan d'échantillonnage d'un quadrat de 10mX10m.

FIAstar. La nomenclature des plantes vasculaires est celle de Marie-Victorin (1964). La nomenclature des bryophytes est celle de Crum et Anderson (1981).

3.2 ANALYSE DES DONNEES

Des analyses d'ordination (logiciel DECORANA, Hill, 1979) ont été effectuées avec les données de végétation des strates arbustive, herbacée et muscinale. L'analyse des correspondances détendancées (ACD; Hill et Gauch, 1980) a été préférée à l'analyse des correspondances (RA), car elle réduit l'effet d'arche qui était relativement prononcé pour cet ensemble de données. Une première analyse a été faite avec la moyenne de recouvrement (de 20 micro-quadrats) des espèces dans chacun des 80 quadrats. Une autre analyse d'ordination a été effectuée à partir des moyennes de recouvrement pour chacun des sites (10 quadrats par site).

Au niveau de la strate arborescente, une valeur d'importance a été calculée pour chacune des espèces, tenant compte à la fois de la densité relative et de la surface terrière relative. On a aussi calculé des indices de richesse (nombre total d'espèces), de diversité ($H = -\sum p_i \ln p_i$) et d'équitabilité (H / \ln richesse) (Krebs, 1978) pour l'ensemble des espèces arbustives et herbacées dans chacun des quadrats, et pour

l'ensemble des quadrats d'une même date de feu. Ces valeurs, de même que l'ensemble des facteurs écologiques, ont par la suite été corrélés (corrélations de rang de Spearman) avec les deux premiers axes de l'ordination de l'ensemble des quadrats.

4. RESULTATS

4.1 ORDINATION DE LA VEGETATION: LA VARIABILITE

Une première ordination a été réalisée avec l'ensemble des 80 quadrats. Un quadrat appartenant au feu de 1847 a été éliminé car il n'était pas représentatif de l'ensemble, et contribuait à comprimer de façon importante la variabilité sur l'axe 2 de l'ordination. L'ordination a donc été reprise avec les autres 79 quadrats. Seuls les deux premiers axes de l'ordination seront analysés puisqu'ils contiennent le maximum d'information (valeurs propres de 0.63 pour l'axe 1 et 0.31 pour l'axe 2).

La représentation graphique de l'ensemble des quadrats sur les deux premiers axes de l'ordination met en évidence un gradient temporel (figure 3). A l'exception des quadrats du site de 26 ans, qui semble se distinguer comme un groupe relativement indépendant, la majorité des autres quadrats ne forment pas de groupements distincts en fonction de leur âge successional. Néanmoins, les quadrats qui appartiennent aux sites les plus jeunes sont retrouvés majoritairement à la gauche de l'axe 1. Les quadrats du site du feu de 230 ans sont regroupés à la droite de l'axe 1. Pour ce

qui est des stations qui appartiennent aux sites d'âges intermédiaires, on les retrouve soit majoritairement à la gauche de l'axe 1 pour ceux de 167 et 174 ans, ou soit au centre et à la droite pour ceux de 120 et 143 ans. On remarque une forte variabilité, s'exprimant sur l'axe 2, pour les quadrats appartenant à une même date de feu. Cette variabilité semble cependant diminuer à mesure que l'on progresse vers la droite de l'axe 1, vers les sites relativement plus vieux (figure 3).

L'axe 1 est fortement corrélé avec l'épaisseur des horizons organiques et à l'âge des sites (tableau 1). La surface terrière totale des arbres est corrélée avec l'axe 1, mais on observe des corrélations beaucoup plus fortes entre la surface terrière des feuillus (corrélation négative) et des conifères (corrélation positive) et l'axe 1. Les deux espèces d'arbres dont la valeur d'importance est la plus fortement corrélées avec l'axe 1 sont Populus tremuloides (corrélation négative) et Abies balsamea (corrélation positive). Les indices de richesse, de diversité et d'équitabilité sont tous corrélés négativement avec l'axe 1 (tableau 1).

L'axe 2 est faiblement corrélé avec l'âge des sites. On note aussi que le pourcentage de pente et la situation topographique sont corrélés significativement avec l'axe

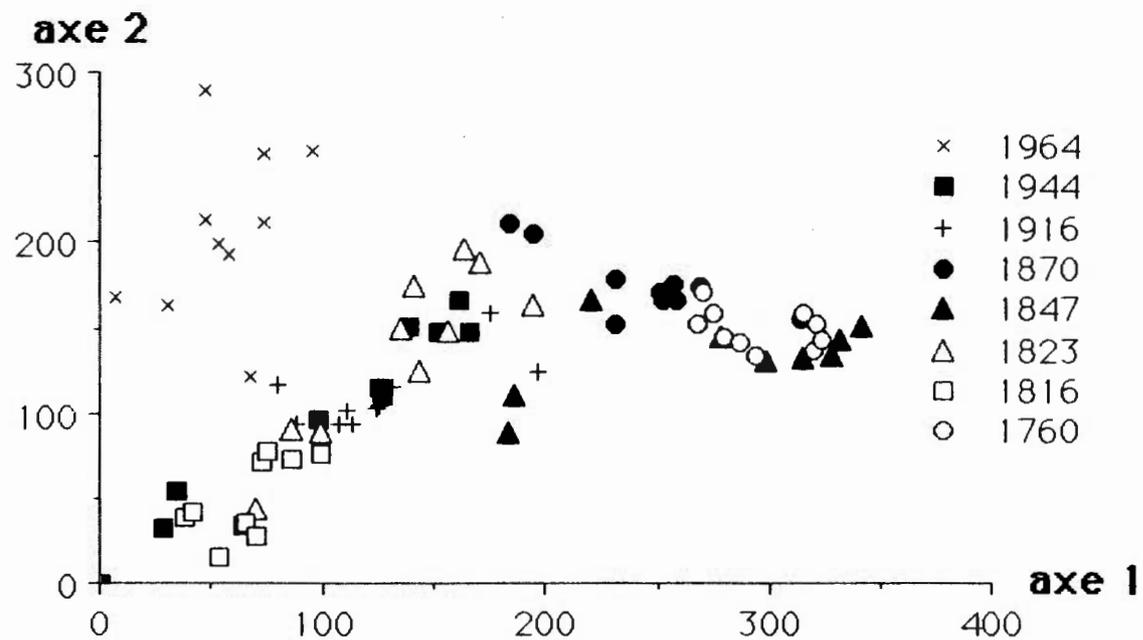


Figure 3 Ordination (ACD) de la végétation de sous-bois de 79 quadrats provenant de 8 sites d'âges différents après feu.

Tableau 1 Coefficients de corrélation de Spearman entre les deux premiers axes de l'ordination des 79 quadrats et les facteurs écologiques, les caractéristiques des communautés et l'abondance des espèces d'arbres.

	AXE 1	AXE 2
Epaisseur des horizons organiques	0,60 ***	0,03
Age des sites	0,43 ***	-0,28 *
Pente	-0,02	-0,35 **
Ouverture du couvert forestier	-0,25 *	-0,25 *
Situation topographique	0,10	0,52 ***
Surface terrière totale	0,30 **	-0,19
Surface terrière totale (feuillus)	-0,41 ***	-0,01
Surface terrière totale (conifères)	0,59 ***	-0,22
Richesse	-0,39 ***	0,04
Diversité	-0,44 ***	0,11
Equitabilité	-0,29 **	0,11
<u>Populus tremuloides</u>	-0,62 ***	0,15
<u>Abies balsamea</u>	0,63 ***	-0,02
<u>Picea glauca</u>	0,18	-0,36 **
<u>Thuja occidentalis</u>	0,30 **	-0,13

* = $p < 0.05$
 ** = $p < 0.01$
 *** = $p < 0.001$

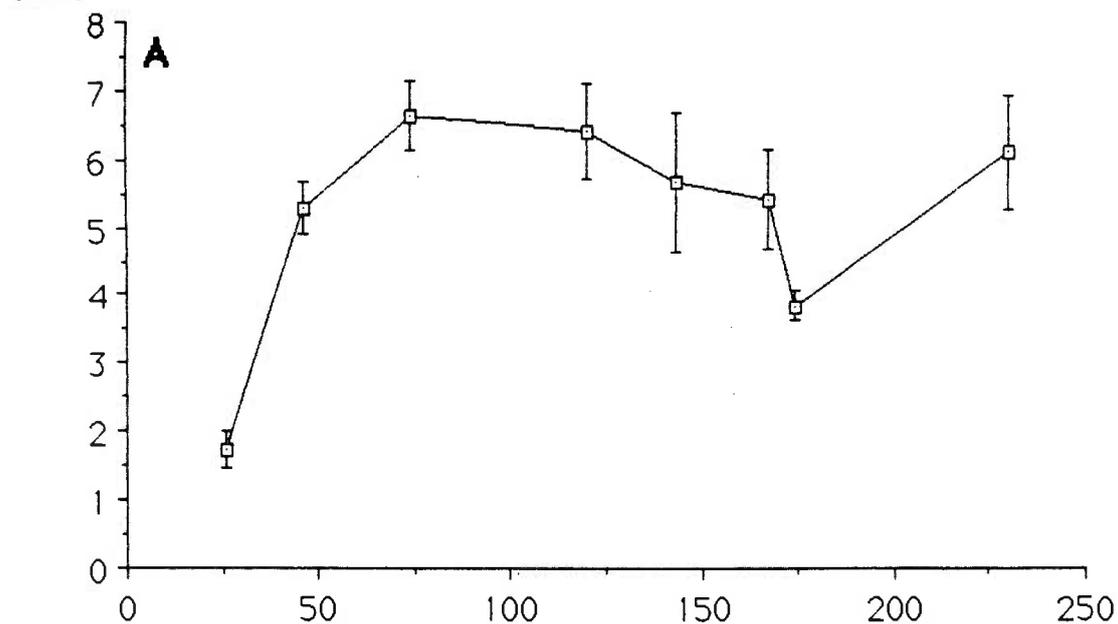
2. L'axe 2 est aussi corrélé significativement avec la valeur d'importance de Picea glauca (tableau 1).

Une analyse plus approfondie des facteurs abiotiques nous révèle que pour certaines dates de feu, la variabilité exprimé sur le graphique d'ordination semble associée à l'ouverture du couvert forestier et à l'épaisseur des horizons organiques. Pour ces deux facteurs, on note un écart-type plus important pour les quadrats des sites de feu de 120, 143 et 167 ans (figure 4). On note aussi une forte variabilité pour la pente et la situation topographique (tableau 2)

Les quadrats du site de feu de 26 ans présentent une forte variabilité sur l'axe 2 de l'ordination. On ne peut cependant associer cette variabilité à des différences dans les conditions abiotiques des sites, car ces dernières semblent relativement homogènes pour l'ensemble des quadrats (figure 4 et tableau 2).

Les quadrats du site de feu de 46 ans ont en réalité été échantillonnés sur deux sites différents. Un de ces sites se situe à proximité d'un cap rocheux et est beaucoup plus élevé que l'autre. L'ordination rend compte de cette situation en positionnant les quadrats échantillonnés près du cap rocheux à l'extrême gauche de l'axe 1 et au bas de l'axe 2 (figure 3).

Horizons organiques
(cm)



% d'ouverture

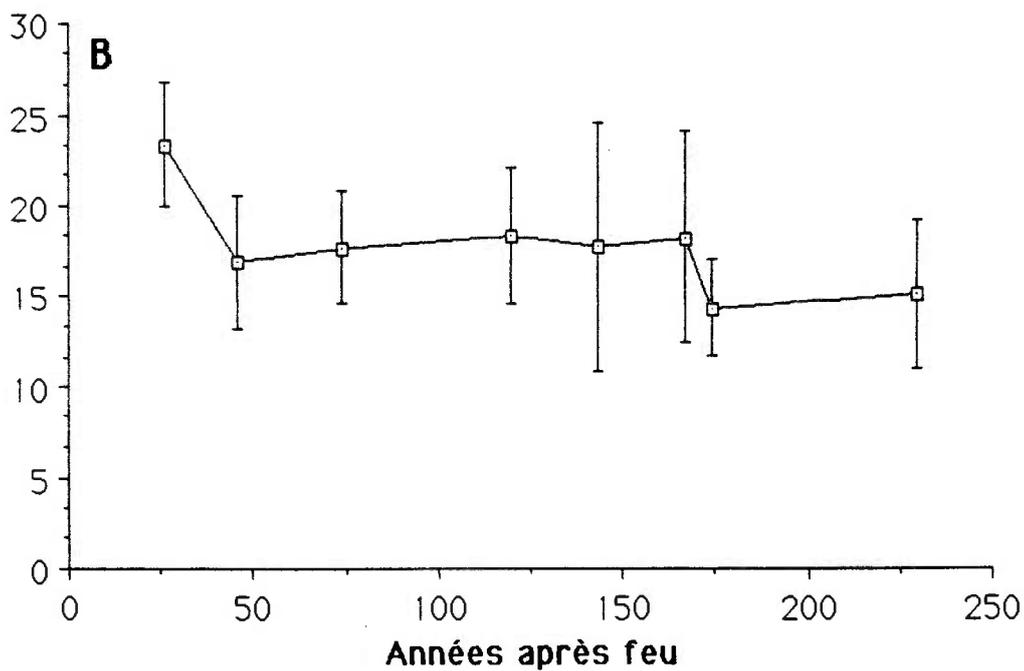


Figure 4 Epaisseur des horizons organiques (A) et pourcentage d'ouverture du couvert forestier (B), en fonction de l'âge des sites après feu.

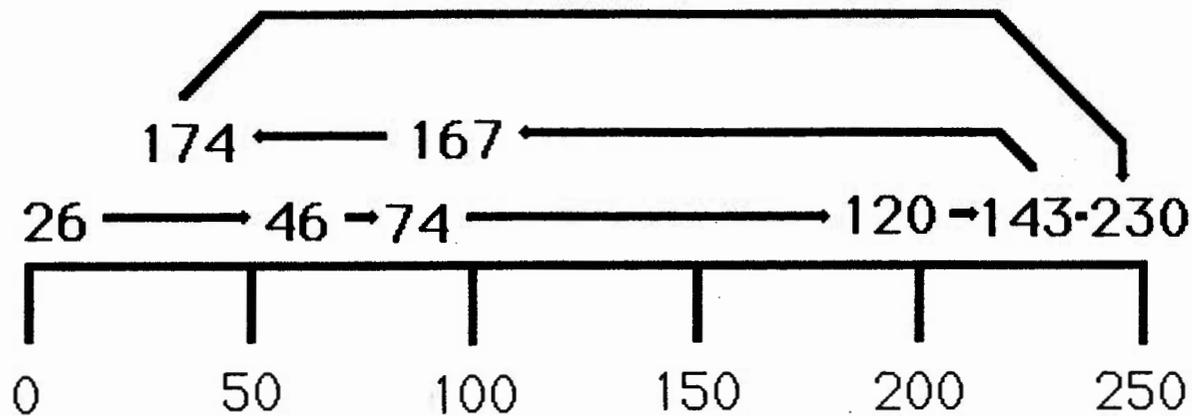
Tableau 2 Moyennes de l'ouverture du couvert forestier, de l'épaisseur des horizons organiques, du pourcentage de pente et de la situation topographique, en fonction de l'âge des sites après feu. Les écarts types sont entre parenthèses.

âge des sites (années)	ouverture du couvert (%)	horizons organiques (cm)	pente (degré)	Situation topo.
26 ans	23,4 (3,35)	1,75 (0,27)	6,4 (2,2)	3,6 (0,5)
46 ans	16,9 (3,73)	5,29 (0,39)	9,0 (4,3)	3,3 (0,5)
74 ans	17,7 (3,13)	6,64 (0,51)	7,2 (3,7)	3,3 (0,5)
120 ans	18,4 (3,75)	6,41 (0,68)	7,4 (5,4)	4,3 (0,6)
143 ans	17,8 (6,87)	5,67 (1,03)	10,4 (5,8)	2,8 (1,0)
167 ans	18,3 (5,90)	5,41 (0,74)	7,3 (7,8)	4,2 (1,0)
174 ans	14,4 (2,65)	3,83 (0,21)	12,8 (6,9)	2,4 (0,4)
230 ans	15,2 (4,14)	6,09 (0,83)	8,5 (6,5)	3,6 (1,4)

On note une faible variabilité pour les quadrats des sites de feu de 74, 174 et 230 ans sur le graphique d'ordination. Cette faible variabilité pour le site de 230 ans s'observe malgré des différences importantes entre les variables abiotiques (tableau 2). Cependant, pour les sites de 74 et 174 ans, on observe une certaine homogénéité des variables abiotiques entre quadrats (tableau 2).

4.2 ORDINATION DE LA VEGETATION: LA CHRONOSEQUENCE

Une deuxième ordination a été effectuée à partir des moyennes de recouvrement des 10 quadrats pour chaque date de feu. La variabilité provenant des données étant compressée sur un ensemble de seulement 8 points, seul l'axe 1 est interprétable. La variance représentée par l'axe 2 est très faible (valeur propre de 0.02). La figure 1.5 illustre sur le premier axe de l'ordination le changement du recouvrement et de la composition des espèces dans le temps. L'axe 1 met en évidence l'âge des sites, où l'on retrouve à l'extrême gauche le site de 26 ans et à l'extrême droite celui de 230 ans (figure 5). A l'exception des feux de 167 et 174, ans qui se retrouvent à la gauche de l'axe 1, les autres sites expriment assez clairement le gradient temporel (26 ans - 46 ans - 74 ans - 120 ans - 143 ans). La succession ne



Premier axe de l'ordination (ACD)

Figure 5 Représentation schématique du cheminement successional sur le premier axe de l'ordination (ACD). L'ordination a été effectuée à partir de la moyenne des recouvrements pour chacun des sites. Les chiffres sur la figure indiquent l'âge des feux.

montre pas un changement constant, car on observe pour deux des sites relativement vieux (167 et 174 ans) un retour d'espèces pionnières. Malgré ces retours, on observe tout de même un changement directionnel.

4.3 DISTRIBUTION TEMPORELLE DES ESPECES

A) STRATE ARBORESCENTE

La strate arborescente est entièrement dominée par Populus tremuloides sur le site du feu le plus jeune. Cependant, on remarque que les gaulis et les semis sont très peu abondants (tableau 3). Les feuillus Populus tremuloides et Betula papyrifera, domineront la strate arborescente jusqu'à environ 120 ans après feu (figure 1.6). A partir de 46 ans après feu, on observe qu'Abies balsamea et Picea glauca commencent à s'installer dans la strate arborescente. Les strates inférieures sont dominées par les conifères, soit Abies balsamea, Picea glauca et un peu plus tard par Thuja occidentalis. Thuja occidentalis apparaît dans la strate arborescente à partir de 74 ans après feu. Enfin, on remarque une diminution substantielle de la dominance des conifères pour le site du feu de 174 ans, qui se caractérise surtout par une forte baisse de l'importance d'Abies balsamea. Par contre Abies balsamea est très fortement représenté dans les strates inférieures (tableau 3).

Tableau 3 Fréquence et valeur d'importance des arbres, des gaullis et des semis selon l'âge des sites après feu. F= fréquence de l'apparition de l'espèce pour un même site après feu (de 0 à 10). I= valeur d'importance moyenne de l'espèce.

	26 ans		46 ans		74 ans		120 ans		143 ans		167 ans		174 ans		230 ans	
	F	I	F	I	F	I	F	I	F	I	F	I	F	I	F	I
ARBRES																
<i>Populus tremuloides</i>	10	99.5	8	60.6	10	49.4	10	43.0	9	24.5	8	30.1	10	61.1	3	6.1
<i>Betula papyrifera</i>	1	0.5	10	33.1	8	14.5	10	18.3	8	17.0	6	11.4	4	4.0	3	4.0
<i>Picea glauca</i>			2	1.9	10	10.7	9	22.2	8	19.8	7	7.4	9	16.7	2	6.1
<i>Abies balsamea</i>			4	4.5	10	24.5	10	10.9	10	37.5	9	20.2	8	8.1	10	38.8
<i>Thuja occidentalis</i>					1	0.9	4	3.8	1	1.7	8	31.0	6	8.7	10	44.8
GAULLIS																
<i>Populus tremuloides</i>	2	55.0	1	1.4			1	1.0	5	31.4			3	2.7		
<i>Betula papyrifera</i>	1	45.0	6	36.1			6	12.0			3	4.8	3	4.3		
<i>Picea glauca</i>			2	3.1	10	25.4	3	4.7	1	0.7	1	0.7	2	1.4		
<i>Abies balsamea</i>			6	48.4	10	74.6	10	66.5	10	67.9	10	45.8	10	84.6	7	50.7
<i>Thuja occidentalis</i>							4	15.7			8	48.7	4	6.9	7	49.3
SEMIS																
<i>Populus tremuloides</i>	5	42.2	9	29.2	8	1.3	6	3.4	9	4.7	3	0.3	5	1.9	6	0.5
<i>Betula papyrifera</i>	1	2.5	6	13.4	2	0.2	1	0.3	10	1.8	6	4.4			3	0.0
<i>Picea glauca</i>			6	9.5	10	70.4	10	54.4	10	38.6	10	21.4	7	2.6	6	0.5
<i>Abies balsamea</i>	6	35.3	10	47.9	10	28.0	10	41.0	10	55.0	10	66.3	10	94.3	10	98.7
<i>Thuja occidentalis</i>					2	0.1	3	0.9			10	7.1	4	1.3	4	0.3

Valeur d'importance (%)

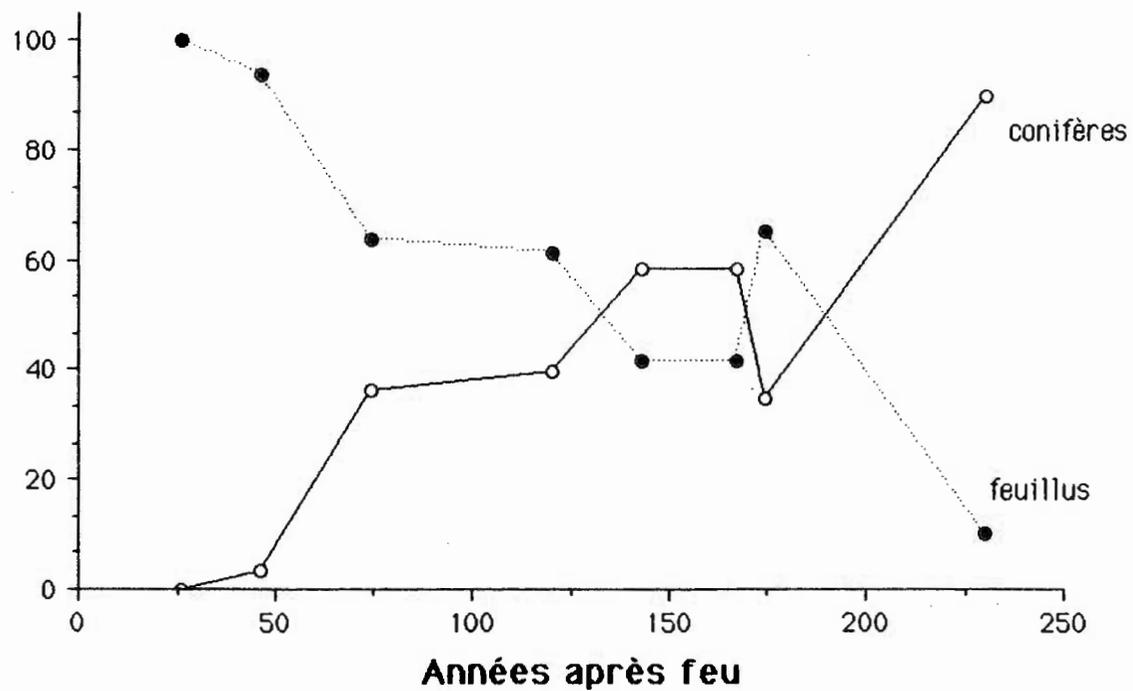


Figure 6 Abondance des feuillus et des conifères en fonction de l'âge des sites après feu.

B) STRATE ARBUSTIVE

A son pic de richesse, la strate arbustive est composée de 17 espèces, et à son plus bas niveau il n'en reste que 9 (figure 7 et 8). Ces deux extrêmes correspondent respectivement aux sites de 26 et 230 ans. On observe une baisse du recouvrement arbustif pour la période de 26 à 74 ans (figure 9). La disparition d'espèces comme Rubus idaeus, Prunus virginiana et Sambucus pubens, associée à une forte baisse de recouvrement de Coryllus cornuta, est responsable de cette diminution du recouvrement total (tableau 4). Seul Acer spicatum se maintient dans le milieu avec de forts taux de recouvrements après 26 ans. Taxus canadensis apparaît pour la première fois dans le site de 46 ans. Pour le site de 120 ans, on observe une hausse spectaculaire du recouvrement arbustif, qui se caractérise par des recouvrements importants d'Acer spicatum et de Taxus canadensis (tableau 4). Le recouvrement des autres espèces est très faible. La période de 143 à 174 ans présente de faibles recouvrements arbustifs. Enfin, on note pour le site le plus âgé (230 ans) une dominance presque exclusive de Taxus canadensis.

De façon globale, la succession de la strate

nombre d'espèces

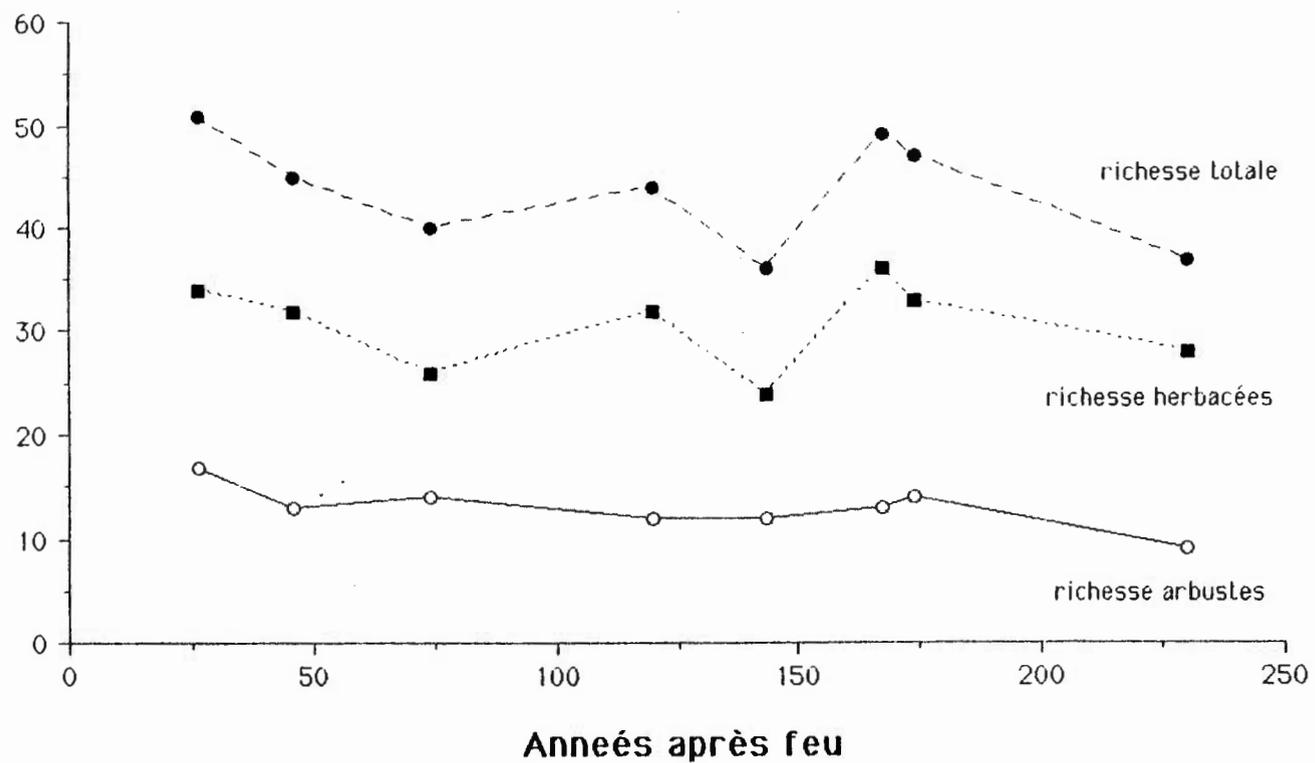


Figure 7 Richesse totale, arbustive et herbacée en fonction de l'âge des sites après feu.

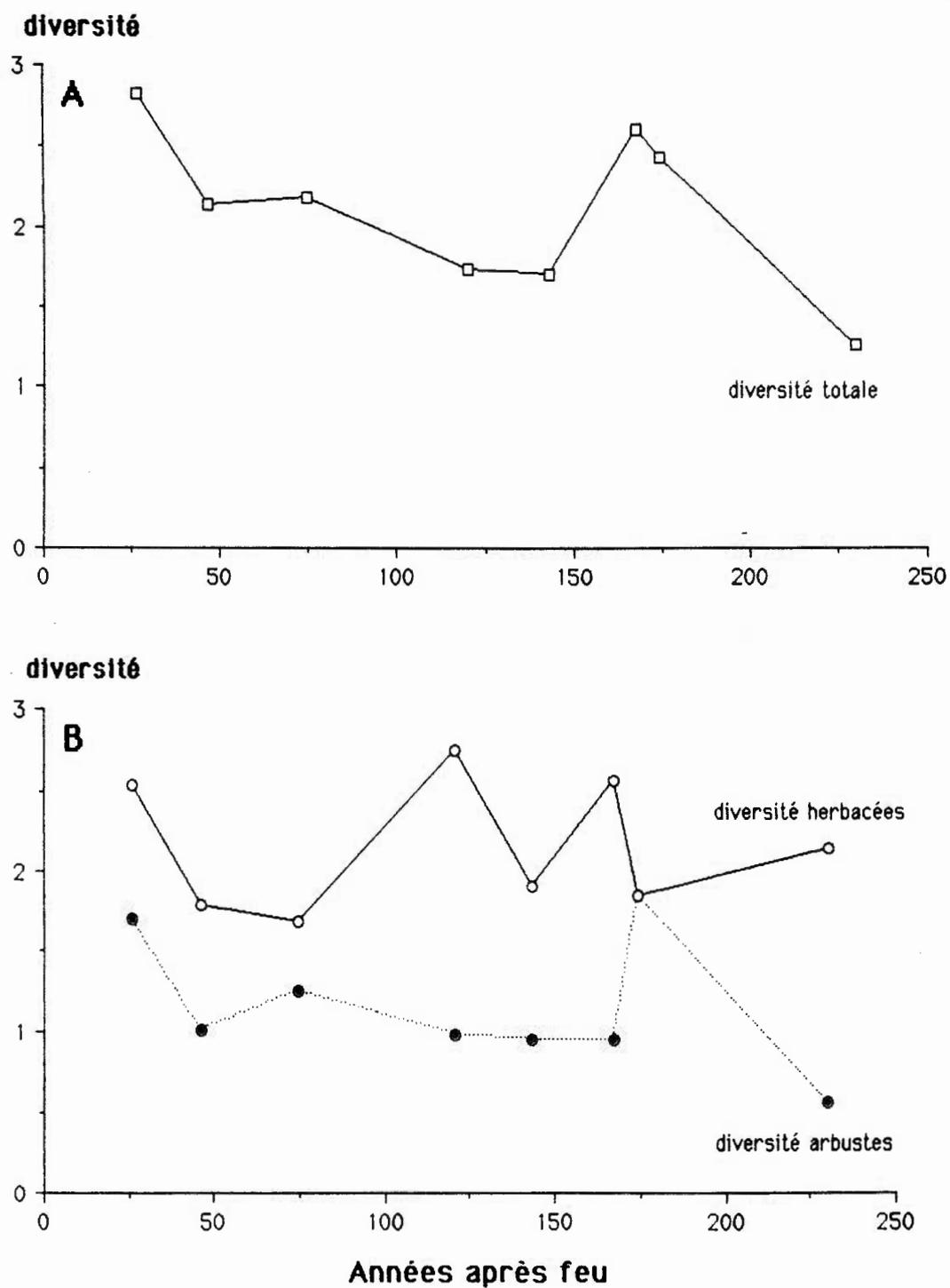


Figure 8 Diversité totale, des arbustes et des herbacées en fonction de l'âge des sites après feu.

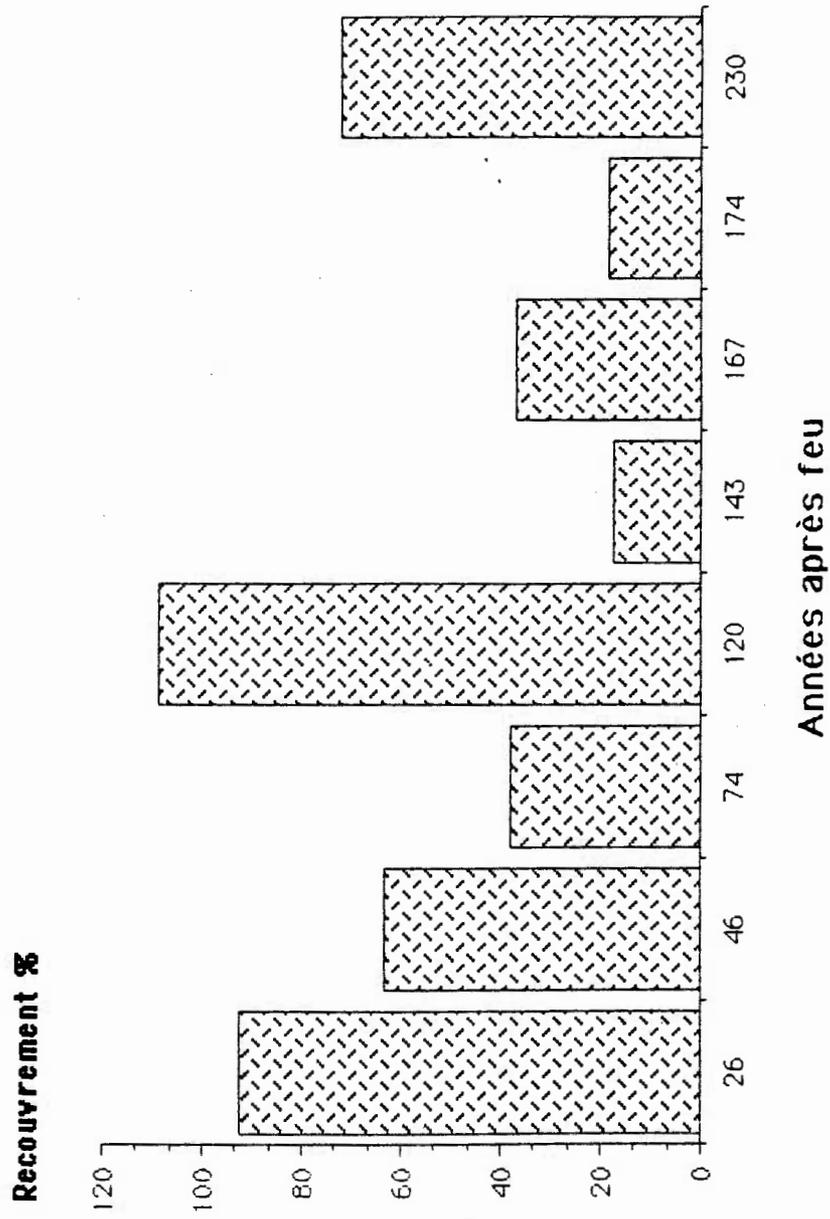


Figure 9 Recouvrement arbustif total en fonction de l'âge des sites après feu.

Tableau 4 Fréquence et recouvrement moyen des arbustes selon l'âge des sites après feu. F= fréquence de l'apparition de l'espèce pour un même site après feu (de 0 à 10). R= Recouvrement moyen de l'espèce.

	26 ans		46 ans		74 ans		120 ans		143 ans		167 ans		174 ans		230 ans	
	F	R	F	R	F	R	F	R	F	R	F	R	F	R	F	R
<i>Corylus cornuta</i>	10	31.0	8	4.0	6	2.4	10	3.1	1	0.1	9	1.1	8	2.7		
<i>Rubus idaeus</i>	7	11.5													1	+
<i>Prunus virginiana</i>	8	4.7			1	0.2										
<i>Ribes glandulosum</i>	9	4.2	8	0.6	9	0.1	4	0.7	1	+	7	0.3	3	0.1	1	+
<i>Amelanchier spp.</i>	10	3.8	1	0.3	1	+	4	0.8					4	0.2		
<i>Lonicera hirsuta</i>	6	1.0	1	+	2	0.4	0	0.0	1	0.2						
<i>Diervilla lonicera</i>	8	3.1	6	4.7	8	0.5	4	0.1			5	1.6	9	2.1	1	0.2
<i>Lonicera canadensis</i>	6	0.3	9	2.7	8	1.7	7	0.9	3	0.2	10	0.9	10	1.9	10	0.9
<i>Vaccinium angustifolium</i>	2	+	2	0.1			1	+	4	+	4	0.2	5	0.1	1	+
<i>Sorbus americana</i>	2	0.1			3	0.1	1	+	1	+	7	0.3	1	0.1	3	+
<i>Ribes lacustre</i>	2	+	3	0.2	9	2.2	5	1.0	4	0.3	7	0.1	2	0.1	5	0.1
<i>Acer spicatum</i>	10	30.9	10	47.8	10	26.1	10	56.8	9	7.0	10	28.9	10	7.0	10	12.6
<i>Viburnum edule</i>	6	0.4	8	0.6	10	0.9	4	0.3	1	0.1	8	1.6	4	0.6		
<i>Rosa acicularis</i>	2	0.4	6	0.3	10	0.7	2	0.1	1	0.1	2	0.2	9	2.1		
<i>Cornus stolonifera</i>	3	0.4	3	1.0							2	+	5	1.7		
<i>Taxus canadensis</i>			5	1.0	4	2.6	9	45.2	7	9.6	5	1.7	2	+	10	57.9

arbustive se caractérise par la disparition de quelques espèces pionnières après une période d'environ 30 ans. Cette même période est caractérisée par un recouvrement arbustif total partagé entre plusieurs espèces. Par la suite, et ce pour environ une cinquantaine d'années, Acer spicatum deviendra la seule espèce vraiment dominante dans le milieu, avec quelques espèces sous-dominantes. Après une centaine d'années, Taxus canadensis s'établit dans le sous-bois et deviendra graduellement de plus en plus important, jusqu'à dominer complètement après environ 200 ans. Acer spicatum voit son importance diminuer progressivement après 120 ans, mais il se maintiendra tout de même en profitant de perturbations mineures.

C) STRATE HERBACEE

On observe que le recouvrement total de la strate herbacée diminue sensiblement pour la période de 26 à 143 ans (figure 10). Durant cette période, la richesse passe de 34 à 23 espèces et la diversité diminue (figures 7 et 8). Pour le site du feu de 26 ans, on note que trois espèces dominent principalement le milieu, soit Aster macrophyllus, Aralia nudicaulis et Clintonia borealis (tableau 5). D'autres espèces comme Rubus pubescens, Athyrium filix-femina, Mitella nuda et

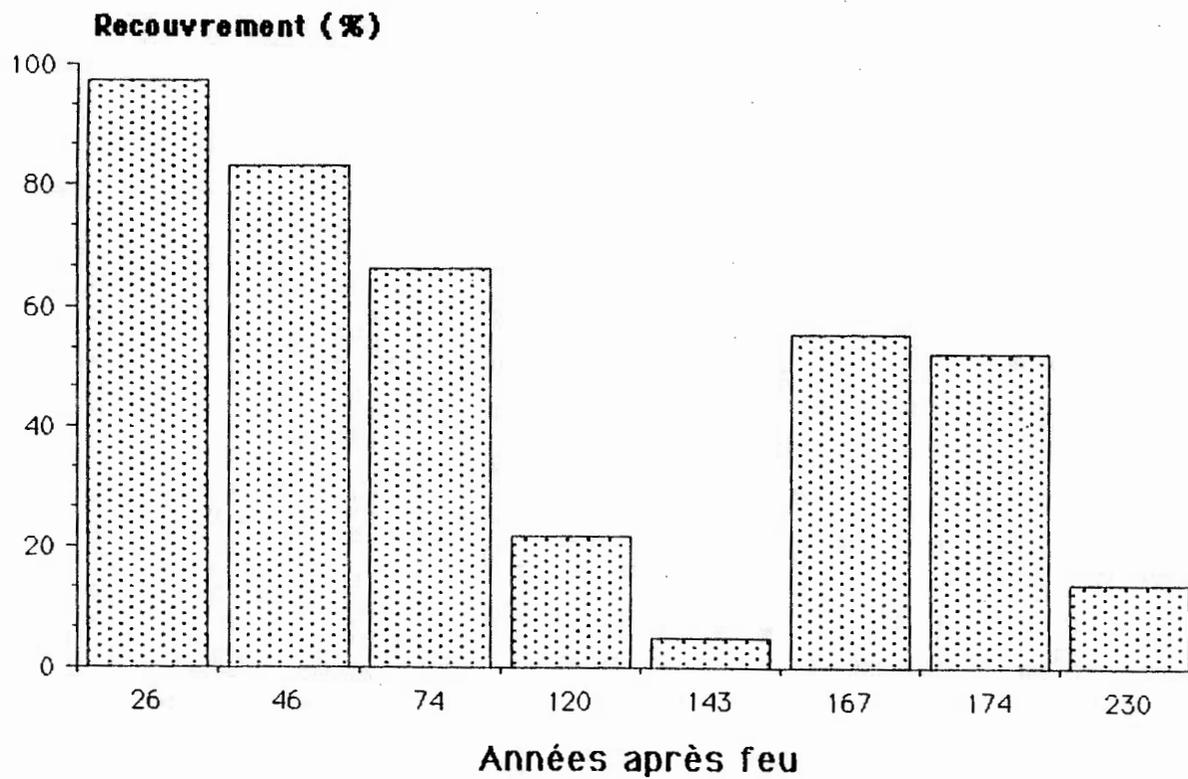


Figure 10 Recouvrement herbacée total en fonction de l'âge des sites après feu.

Tableau 5 Fréquence et recouvrement moyen des herbacées selon l'âge des sites après feu.
 F= fréquence de l'apparition de l'espèce pour un même site après feu (de 0 à 10).
 R= Recouvrement moyen de l'espèce.

	26 ans		46 ans		74 ans		120 ans		143 ans		167 ans		174 ans		230 ans	
	F	R	F	R	F	R	F	R	F	R	F	R	F	R	F	R
<i>Solidago rugosa</i>	9	2.6														
<i>Impatiens capensis</i>	7	1.0														
<i>Cirsium muticum</i>	7	0.5														
<i>Carex leptalea</i>	6	0.1														
<i>Aster macrophyllus</i>	9	31.6	10	35.2	10	25.4	9	1.8			10	9.5	10	17.4	2	0.1
<i>Clintonia borealis</i>	9	11.0	10	9.6	8	2.7	10	3.0	1	+	10	5.9	10	3.1	9	2.3
<i>Aralia nudicaulis</i>	10	8.9	10	19.4	10	23.2	8	2.7	5	2.1	10	13.0	10	17.6	7	4.7
<i>Athyrium filix-femina</i>	8	7.0	1	0.2			2	0.6			6	2.8	1	0.1		
<i>Rubus pubescens</i>	9	5.8	6	1.0	10	3.0	4	0.7	2	0.2	10	3.0	8	0.8	2	+
<i>Mitella nuda</i>	8	3.8	7	2.0	10	4.0	10	2.3	4	0.4	10	2.6	8	0.4	9	1.7
<i>Dryopteris spinulosa</i>	9	3.5	2	+	1	0.1	3	0.9	1	+	6	0.2			3	+
<i>Cinna latifolia</i>	10	2.6	2	+			2	0.1								
<i>Mertensia paniculata</i>	9	2.1	2	0.2	5	0.3	3	0.2								
<i>Viola incognita</i>	9	2.0	10	0.8	10	0.6	9	1.2	4	+	10	1.8	10	0.5	9	0.6
<i>Galium triflorum</i>	10	1.9	7	0.4	7	0.3	7	0.4	8	0.1	10	0.5	3	0.1	10	0.2
<i>Actaea rubra</i>	9	1.8	4	0.2	5	0.2	4	0.1	1	+	5	0.1	1	+		
<i>Streptopus roseus</i>	10	1.7	8	0.4	1	+	9	1.0			10	0.8	9	0.5	3	0.1
<i>Equisetum sylvaticum</i>	7	1.6	4	0.1	7	0.3	5	0.2			2	+				
<i>Carex pedunculata</i>	10	1.3	1	+	3	+							1	+		

Tableau 5 suite

	26 ans		46 ans		74 ans		120 ans		143 ans		167 ans		174 ans		230 ans	
	F	R	F	R	F	R	F	R	F	R	F	R	F	R	F	R
<i>Carex arctata</i>	10	1.1	1	+	2	+										
<i>Viola selkirkii</i>	8	0.7	2	0.2			1	0.1			7	0.4	1	+	1	+
<i>Pyrola asarifolia</i>	6	0.2	8	0.1	10	0.7	4	+	6	0.6	10	0.9	7	0.7	2	+
<i>Botrychium virginianum</i>	6	0.2	1	+			1	0.1								
<i>Pteridium aquilinum</i>	4	2.3	4	6.1									10	4.7		
<i>Maianthemum canadensis</i>	8	0.8	10	4.3	7	0.6	10	0.4	4	+	10	1.7	10	1.7	7	0.1
<i>Trientalis borealis</i>	5	0.4	10	1.0	7	0.8	10	0.8	3	0.2	10	0.7	7	0.2	8	0.3
<i>Cornus canadensis</i>			5	0.4	8	0.4	2	0.1	1	0.2	10	2.0	10	0.9	2	0.1
<i>Linnaea borealis</i>			7	0.3	7	2.1	5	0.2	3	0.7	9	2.4	10	1.9	9	1.3
<i>Viola renifolia</i>	5	0.1	9	0.3	10	1.4	10	0.6	2	0.1	10	0.7	9	0.2	10	0.9
<i>Coptis groenlandica</i>	2	+	5	0.3			4	+			7	0.3	1	+	4	0.1
<i>Dryopteris noveboracensis</i>			1	0.1	1	+	2	0.2			6	0.1				
<i>Dryopteris disjuncta</i>	2	+	3	0.1	1	+	5	3.2	1	+	7	1.3			6	0.2
<i>Dryopteris phegopteris</i>					2	0.1	2	0.3			5	3.7			2	+
<i>Pyrola secunda</i>	1	+			1	+			3	+	3	+	5	0.1	2	+
<i>Goodyera tessellata</i>					3	+	3	+	7	+	6	+	4	+	4	+
<i>Lycopodium clavatum</i>							2	0.2			3	+	8	1.2		
<i>Petasites palmatus</i>											6	0.3	1	+		
<i>Goodyera repens</i>									3	+	4	+	4	+	4	+
<i>Circaea alpina</i>							3	0.2			8	0.3	1	+	7	0.7
<i>Moneses uniflora</i>							1	+	5	+	5	0.1	3	+	3	+
<i>Lycopodium annotinum</i>											7	0.1	1	+	6	0.1

Dryopteris spinulosa présentent des recouvrements supérieurs à ceux observés dans tous les autres sites (tableau 5). Enfin, ce site se caractérise par la présence exclusive d'espèces comme Solidago rugosa, Polygonum cilinode, Cirsium muticum, Aster puniceus, Impatiens capensis et quelques Carex spp.

Pour le site de 46 ans, on remarque que les recouvrements d'espèces comme Aster macrophyllus et Aralia nudicaulis ont augmentés (tableau 5 et figure 11). Le recouvrement de Clintonia borealis est demeuré à peu près le même. Cependant, la baisse de recouvrement total s'explique par la diminution importante de recouvrement des espèces qui étaient co-dominantes dans le site de 26 ans. Seulement deux espèces, Maianthemum canadense et Pteridium aquilinum, présentent des augmentations de recouvrement.

Dans les sites du feu de 74 ans, on observe une augmentation du recouvrement d'Aralia nudicaulis, et une diminution nette pour Aster macrophyllus et Clintonia borealis (figure 11). Ceci, combiné à une diminution de la richesse, explique la diminution du recouvrement total (figure 10).

Pour le site de 120 ans, malgré une augmentation importante de la richesse et de la diversité (figure 7

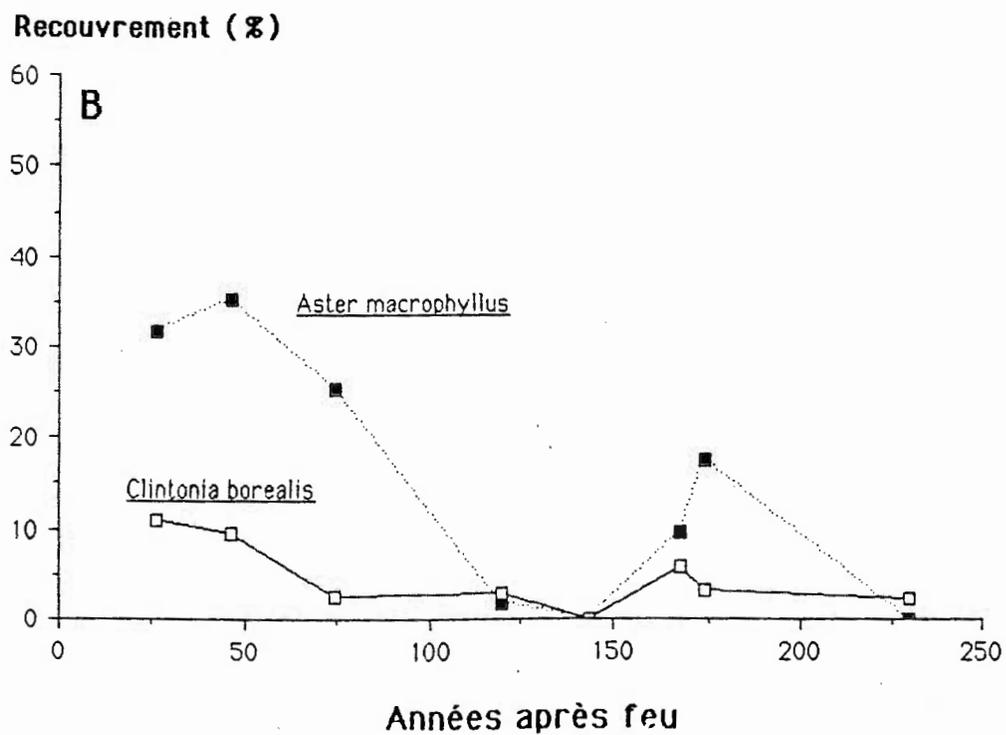
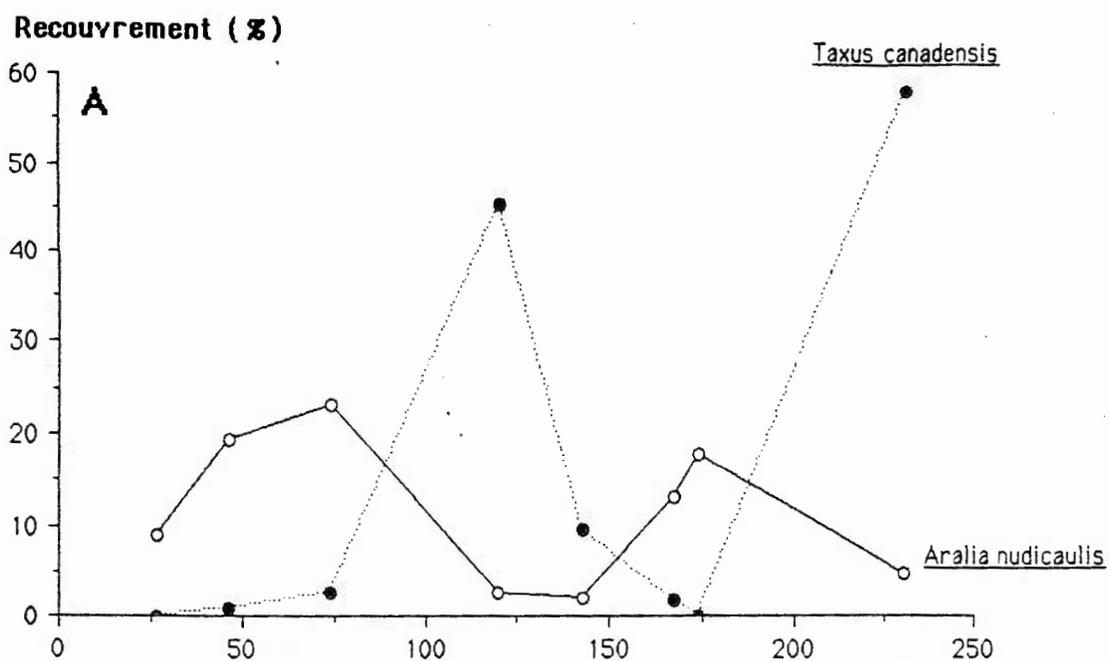
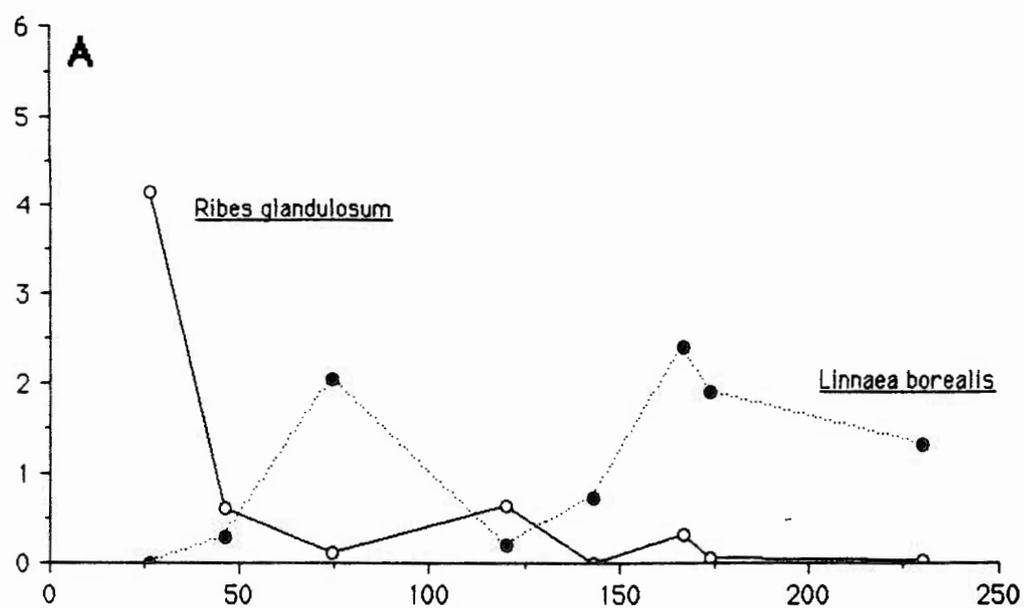


Figure 11 Recouvrement moyen de quatre espèces en fonction de l'âge des sites après feu.

et 8), le recouvrement des espèces qui étaient dominantes dans les sites précédents (Aster macrophyllus, Aralia nudicaulis et Clintonia borealis) diminue de façon abrupte. La seule espèce à présenter une augmentation notable de son recouvrement est Dryopteris disjuncta. Enfin, pour le site de 143 ans, on remarque que la richesse et le recouvrement de la strate herbacée présentent des chutes importantes (tableau 5). Aster macrophyllus disparaît même du milieu.

Dans les sites des feux de 167 et 174 ans, on observe une augmentation importante du recouvrement total herbacé (figure 10). Cette augmentation du recouvrement coïncide à une augmentation de la richesse. La richesse herbacée atteint 35 espèces pour le site de 167 ans, 33 espèces pour celui de 174 ans et 28 espèces pour le site de 230 ans. On remarque une augmentation du recouvrement de plusieurs espèces pour le site de 167 ans, dont principalement Aster macrophyllus, Aralia nudicaulis, Clintonia borealis, Rubus pubescens, Ribes glandulosum et Cornus canadensis (figure 11 et 12). Pour le site de 174 ans, on note des augmentations de recouvrement substantiellement plus importantes que pour le site de 167 ans, pour Aster macrophyllus et Aralia nudicaulis (figure 10). Cependant, la baisse globale de recouvrement s'exprime par la diminution de recouvrement

Recouvrement (%)



Recouvrement (%)

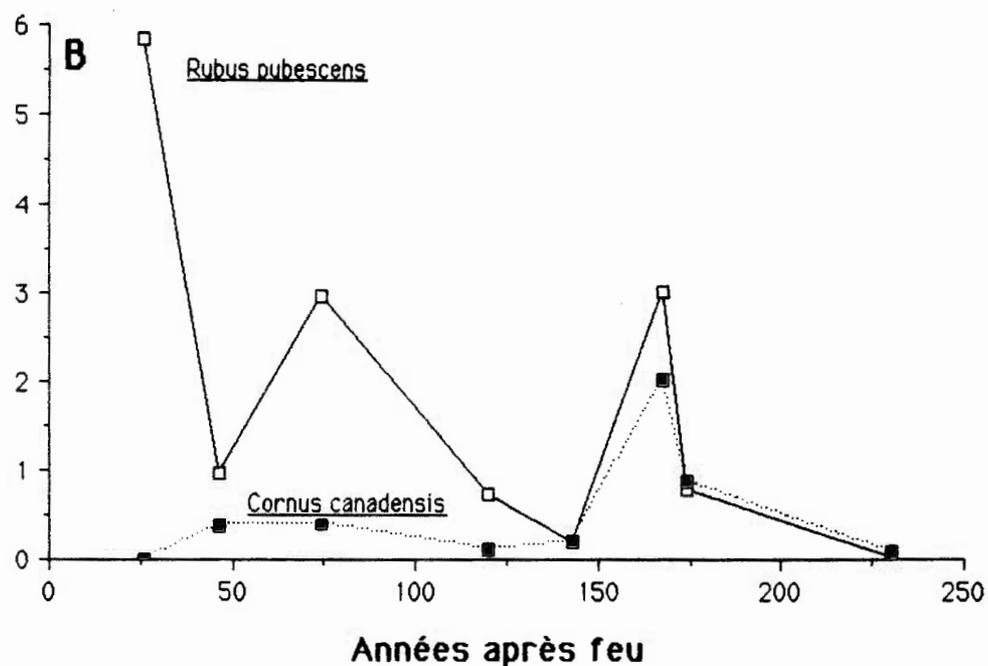


Figure 12 Recouvrement moyen de quatre espèces en fonction de l'âge des sites après feu.

des espèces co-dominantes (figure 10 et tableau 5). Pour les sites du feu de 230 ans le recouvrement total diminue à nouveau, les sites présentent des recouvrements d'herbacées relativement faibles et une richesse peu élevée (tableau 5 et figure 7 et 8).

De façon générale, on observe pendant une cinquantaine d'années une diminution du recouvrement total, qui est attribuable à une baisse de la richesse herbacée. Puis, malgré une augmentation de la richesse, après une centaine d'années, on note tout de même une diminution de recouvrement. Cette baisse de recouvrement total est attribuable à une diminution importante du recouvrement des espèces qui dominaient le milieu auparavant, soit Aster macrophyllus, Aralia nudicaulis et Clintonia borealis. La diminution de recouvrement se poursuit encore pour une vingtaine d'années, et cette fois elle s'explique par une chute importante de la richesse. Par la suite, et ce pour une période relativement courte, on note une hausse importante du recouvrement total, attribuable à la fois à une augmentation de la richesse et du recouvrement des espèces préalablement importantes. Enfin, le recouvrement diminue à nouveau pour le site le plus âgé.

D) STRATE MUSCINALE

La strate muscinale est très peu représentée tout au long de la chronoséquence. On observe le maximum de recouvrement pour le site de 143 ans et le minimum pour le site de 26 ans. A partir de 46 ans, on note une augmentation du recouvrement total et par la suite, sauf pour le site de 174 ans, il se maintient entre 2 et 3% (figure 13). Les espèces des genres Brachythecium et Mnium sont présentes dans l'ensemble des sites. Les espèces des genres Dicranum, Pleurozium et Drepanocladus présentent des recouvrements plus forts dans les sites de 143 et 167 ans après feu (tableau 6 et figure 14). Le faible recouvrement pour le site le plus jeune est associé à une richesse peu élevée.

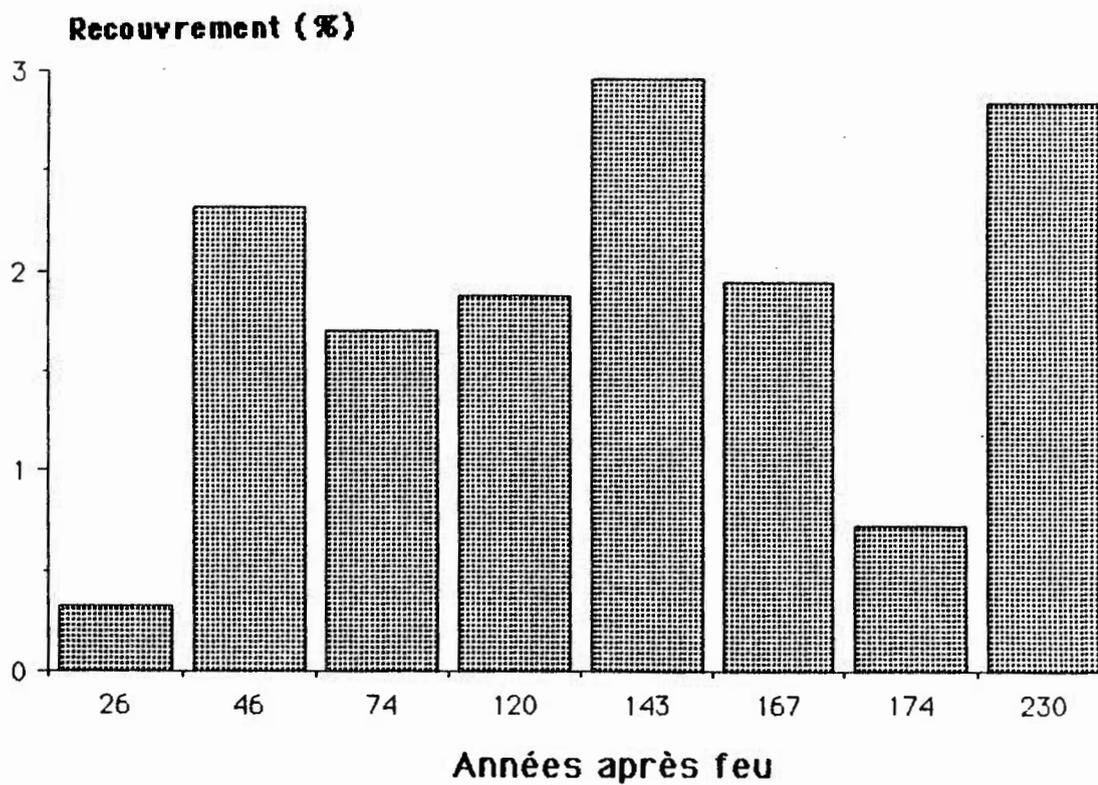


Figure 13 Recouvrement muscinal total en fonction de l'âge des sites après feu.

Tableau 6 Fréquence et recouvrement moyen des taxons muscinaux selon l'âge des sites après feu.
 F= fréquence de l'apparition de l'espèce pour un même site après feu (de 0 à 10).
 R= Recouvrement moyen du taxon.

	26 ans		46 ans		74 ans		120 ans		143 ans		167 ans		174 ans		230 ans	
	F	R	F	R	F	R	F	R	F	R	F	R	F	R	F	R
<i>Cladonia coniocraea</i>			6	0.1	5	+	3	+	9	0.1	4	+	1	+	3	+
<i>Brachythecium</i> spp.	10	0.2	10	1.8	10	1.2	10	1.3	10	1.1	10	0.7	10	0.4	10	1.5
<i>Drepanocladus</i> spp.					7	0.2	9	0.2	9	0.2	10	0.1	7	0.1	10	0.1
Hépathique spp.	1	+	2	+	2	+	6	0.1	10	0.1	7	+	6	+	8	0.1
<i>Ptilium crista-castrensis</i>	1	+					2	+	5	+	2	+	5	+	4	+
<i>Pleurozium shreberi</i>			3	0.1	6	0.2	6	0.1	10	0.9	10	0.4	9	0.1	10	0.4
<i>Dicranum</i> spp.	1	+	8	0.3	7	0.1	9	0.1	10	0.4	10	0.2	9	0.1	10	0.3
Dicr.pol			3	+	1	+	2	+	8	0.1	7	0.1	3	+	8	0.1
<i>Mnium</i> spp.	8	0.1	1	+	6	0.1	10	0.1	9	0.1	8	0.3	5	+	8	0.4
<i>Hylocomium splendens</i>			1	+			1	+			8	0.1	1	+	7	+

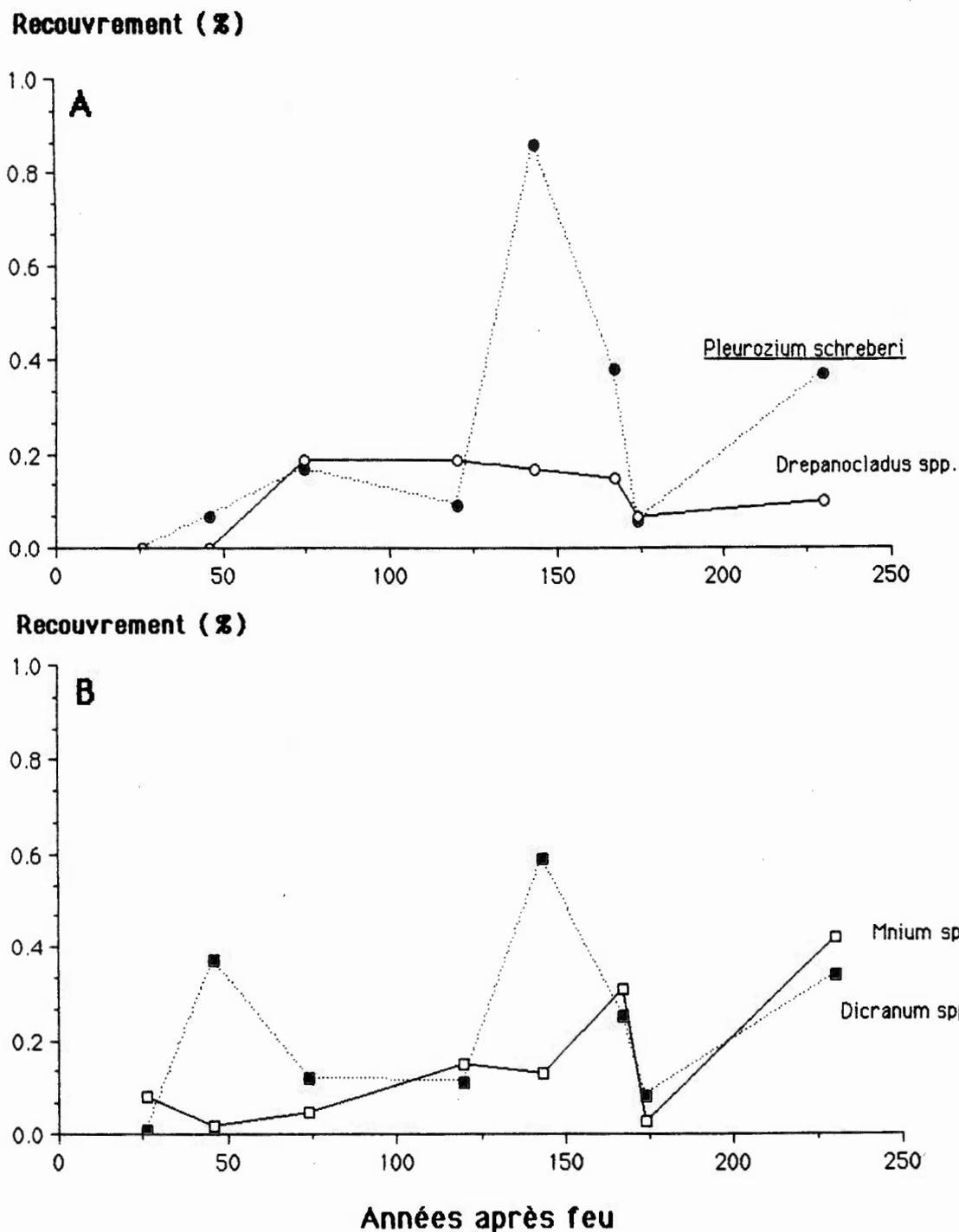


Figure 14 Recouvrement moyen de quatre taxons muscinaux en fonction de l'âge des sites après feu.

5. DISCUSSION

5.1 TYPES DE SUCCESSION

A) PLANTES VASCULAIRES

Les résultats de cette étude semblent en accord avec le concept de la composition floristique initiale de Egler (1954) et le modèle de la tolérance de Connell et Slatyer (1977). La majorité des espèces herbacées et arbustives sont capables de se régénérer après feu de façon végétative, ou envahir rapidement par graines le site perturbé (Rowe, 1983; Carleton et Maycock, 1980; Archibold, 1979; Alghren, 1960; Flinn et Pringle, 1983). Quoique quelques espèces disparaissent du milieu après 26 ans, la majorité sont présentes tout au long de la succession et se maintiennent végétativement. Avec la fermeture progressive du couvert forestier, les changements observés chez les espèces des strates de sous-bois résultent de variations dans le recouvrement. L'importance des espèces intolérantes à l'ombre diminue avec le temps.

La succession est donc prévisible selon les stratégies vitales des espèces, comme l'établissement, la longévité et la tolérance à l'ombre (Noble et Slatyer, 1980; Peet et Christensen, 1980; Halpern, 1989).

L'augmentation de l'importance d'Abies balsamea dans la strate arborescente, coïncide avec une diminution de la richesse, de la diversité et de l'équitabilité des plantes vasculaires de sous-bois. Ceci s'explique par le fait qu'Abies balsamea est la principale espèce pouvant dominer le milieu en fin de succession, comparativement au début de la succession, où plusieurs espèces arborescentes sont présentes (Dix et Swan, 1971). La dominance des feuillus en début de succession crée des conditions plus favorables au développement d'espèces sous couvert forestier, que dans un milieu dominé par les conifères. Les conditions printannières d'ouverture du couvert forestier permettent un apport lumineux plus intense, ainsi que des températures au sol plus élevées, favorisant pour plusieurs espèces en une augmentation de la productivité (Foster et King, 1986).

B) BRYOPHYTES

Les résultats pour la strate muscinale suggèrent que certaines espèces ont besoin de conditions particulières avant de pouvoir s'établir ou qu'elles ne se retrouvent pas dans les endroits souvent perturbés. Entre autre, Rowe (1983) souligne que Hylocomnium splendens est une espèce qui recolonise tardivement les milieux perturbés. Cette affirmation semble en accord avec nos résultats,

car l'espèce apparaît dans le milieu 46 ans après feu et présente ses plus hauts niveaux de recouvrements à partir de 167 ans après feu. La tendance générale observée pour le recouvrement de la strate muscinale montre que les plus forts recouvrements et les plus hauts niveaux de richesse se retrouvent dans les plus vieux sites. L'accumulation de matière organique ainsi que des changements des conditions abiotiques des sites, semblent donc responsables de la disparition de quelques espèces et de l'établissement de certaines autres.

Le type de succession observé pour la strate muscinale semble correspondre en partie au modèle de Clements (1916) et à celui de la facilitation de Connell et Slatyer (1977).

5.2 PATRON SUCCESSIONNEL

A) HETEROGENEITE POUR LES 75 PREMIERES ANNEES DE LA SUCCESSION.

Les quadrats du site de feu de 1964 présentent une forte homogénéité pour les facteurs abiotiques et pour la couverture arborescente (dominée presque exclusivement par Populus tremuloides). Malgré ces similitudes les quadrats présentent des différences importantes au niveau de leur composition et de leur abondance en espèces.

Cette hétérogénéité pourrait cependant être attribuable à la composition végétale du site avant la perturbation ainsi qu'au feu lui-même. Car même si un feu est de forte intensité, on observe tout de même une variabilité spatiale de l'intensité (Shafi et Yarranton, 1973a et b). Des espèces présentes dans le site de feu de 26 ans, environ 70% étaient potentiellement présentes avant la perturbation et ont survécu au feu (tableau 7). Ces résultats semblent concorder avec les observations de certains auteurs qui mentionnent qu'environ 75% des espèces de la forêt boréale peuvent survivre à un feu (Archibold, 1989; Rowe, 1983; Flinn et Pringle, 1983; Carleton et Maycock, 1980; Archibold, 1979; Alghren, 1960).

La composition végétale et l'abondance des espèces avant la perturbation, de même que l'intensité et la taille de celle-ci, auront tous été des facteurs déterminants de l'allure du site après la perturbation.

Pour le site de feu de 46 ans, l'effet site contribue à expliquer l'hétérogénéité observée entre les quadrats. D'une part, les quadrats situés à proximité du cap rocheux sont principalement dominés par Betula papyrifera, tandis que d'autre part les autres sont dominés par Populus tremuloides. On ne peut cependant

Tableau 7 Résistance au feu et mode de recolonisation des arbustes et des herbacées retrouvés le long du gradient de succession.

	Première presence	Presence en 1823	Presence en 1760	Résistance au feu	Mode de recolonisation
<i>Acer spicatum</i>	26 ans	oui	oui	non†	G
<i>Actaea rubra</i>	26 ans	oui	non	oui†	V-6
<i>Amelanchier</i> spp.	26 ans	non	non	oui	V
<i>Aralia nudicaulis</i>	26 ans	oui	oui	oui (F)	V (g)
<i>Aster macrophyllus</i>	26 ans	oui	oui	oui (F)	V (g)
<i>Athyrium filix-femina</i>	26 ans	oui	non	oui†	V
<i>Botrychium virginianum</i>	26 ans	non	non	oui†	V
<i>Carex</i> spp.	26 ans	non	non	oui	V-6
<i>Cinna latifolia</i>	26 ans	non	non	non	G
<i>Circaea alpina</i>	120 ans	oui	oui	non	G
<i>Cirsium muticum</i>	26 ans	non	non	non	G
<i>Clintonia borealis</i>	26 ans	oui	oui	oui (f)	V (g)
<i>Coptis groenlandica</i>	26 ans	oui	oui	non†	G
<i>Cornus canadensis</i>	46 ans	oui	oui	oui	V-6(b)
<i>Cornus stolonifera</i>	26 ans	oui	non	non	G(b)
<i>Corylus cornuta</i>	26 ans	oui	non	oui	V (g)
<i>Diervilla lonicera</i>	26 ans	oui	oui	oui	V (g)
<i>Dryopteris disjuncta</i>	26 ans	oui	oui	oui†	V
<i>D. noveboracensis</i>	46 ans	oui	non	oui†	V
<i>D. phegopteris</i>	74 ans	oui	oui	oui†	V
<i>D. spinulosa</i>	26 ans	oui	oui	oui	V (g)
<i>Equisetum sylvaticum</i>	26 ans	oui	non	oui	V
<i>Galium triflorum</i>	26 ans	oui	oui	non	G
<i>Goodyera repens</i>	143 ans	oui	oui	non	G
<i>Goodyera tessellata</i>	74 ans	oui	oui	non	G
<i>Impatiens capensis</i>	26 ans	non	non	non	G
<i>Linnaea borealis</i>	46 ans	oui	oui	non	G
<i>Lonicera canadensis</i>	26 ans	oui	oui	oui (f)	G (v)
<i>Lonicera hirsuta</i>	26 ans	non	non	oui	G (v)
<i>Lycopodium annotinum</i>	167 ans	oui	oui	oui	V
<i>Lycopodium clavatum</i>	120 ans	oui	non	oui	V
<i>Maianthemum canadense</i>	26 ans	oui	oui	oui (f)	V (g)
<i>Mertensia paniculata</i>	26 ans	non	non	?	G
<i>Mitella nuda</i>	26 ans	oui	oui	non	G
<i>Moneses uniflora</i>	120 ans	oui	oui	non	G
<i>Petasites palmatus</i>	167 ans	oui	non	oui†	V

Tableau 7 suite

	Premiere presence	Presence en 1823	Presence en 1760	Resistance au feu	Mode de recolonisation
<i>Prunus virginiana</i>	26 ans	non	non	non*	G
<i>Pteridium aquilinum</i>	26 ans	non	non	oui	V
<i>Pyrola asarifolia</i>	26 ans	oui	oui	non*	G
<i>Pyrola secunda</i>	26 ans	oui	oui	non*	G
<i>Ribes glandulosum</i>	26 ans	oui	oui	non	G(b)
<i>Ribes lacustre</i>	26 ans	oui	oui	non	G(b)
<i>Rosa acicularis</i>	26 ans	oui	non	non	G(b)
<i>Rubus idaeus</i>	26 ans	non	oui	oui	V-G
<i>Rubus pubescens</i>	26 ans	oui	oui	oui	V-G
<i>Solidago rugosa</i>	26 ans	non	non	non	G
<i>Streptopus roseus</i>	26 ans	oui	oui	oui	V-G
<i>Taxus canadensis</i>	46 ans	oui	oui	?	G
<i>Trientalis borealis</i>	26 ans	oui	oui	oui	V (g)
<i>Vaccinium angustifolium</i>	26 ans	oui	oui	oui	V (g)
<i>Viburnum edule</i>	26 ans	oui	non	non	G(b)
<i>Viola incognita</i>	26 ans	oui	oui	oui	V (g)
<i>V. renifolia</i>	26 ans	oui	oui	non	G
<i>V. selkirkii</i>	26 ans	oui	oui	non	G

Légende: V= espèces pouvant se régénérer de façon végétative.

G= espèces pouvant se régénérer par graines.
(g) ou (v)= mode de régénération secondaire.
(b)= régénération à partir de la banque de graines.

F= très bonne résistance au feu.

f= faible résistance au feu.

*= déduit à partir d'observations personnelles, de données d'espèces du même genre ou selon la flore Laurentienne.

Tiré de: Archibold (1989), Rowe (1983), Archibold (1979) et Ahlgren (1960).

pas conclure, à une corrélation entre la strate arborescente et les espèces de sous-bois, mais plutôt à des différences dans les conditions abiotiques des sites qui favorisent la présence conjointe de certaines espèces de sous-bois et de certaines espèces arborescentes (Carleton et Maycock, 1981).

Pour le site du feu de 74 ans on note une diminution importante de la variabilité entre les stations. Ce phénomène apparaît étroitement lié à la convergence observée pour la strate arborescente. Bergeron et Dubuc (1989), dans une étude de la succession de la strate arborescente dans la même région, ont observé que pour des conditions abiotiques uniformes, les communautés convergent, quelque soit l'espèce dominante immédiatement après le feu. Ce patron est étroitement relié à l'augmentation en abondance des espèces d'arbres tolérantes à l'ombre, dont principalement Abies balsamea et Thuja occidentalis. Ainsi, avec des compositions arborescentes relativement semblables entre les quadrats, on observe une diminution de l'hétérogénéité de la végétation des strates inférieures.

B) IMPACT DES PERTURBATIONS DE LA STRATE
ARBORESCENTE SUR LA STRUCTURE DES STRATES
INFÉRIEURES

La succession apparaît linéaire en fonction du temps

pour la période de 26 à 74 ans après feu. La fermeture du couvert forestier, de même que le remplacement progressif des feuillus par les conifères semblent responsables de cette situation. Par contre, pour la période de 120 ans à 174 ans après feu, à l'exception du site du feu de 143 ans, on observe un regain d'abondance pour certaines espèces pionnières, de même qu'une augmentation importante de la richesse et de la diversité.

Deux facteurs peuvent expliquer cette situation. Dans un premier temps, selon Bergeron et Dubuc (1989), on observe une diminution de l'abondance de Populus tremuloides environ 150 ans après feu. La mortalité de quelques arbres de cette espèce crée des ouvertures dans le couvert forestier et permet le retour à de fortes abondances pour certaines espèces pionnières et des augmentations de la diversité. Cependant, ces ouvertures sont de courte durée, car Abies balsamea profitera de la lumière disponible pour augmenter sa croissance et fermer à nouveau le couvert forestier. Bormann et Likens (1979) ont émis l'hypothèse que la suppression de la croissance et la mortalité d'espèces arborescentes pionnières créent de petites ouvertures dans le couvert forestier, ce qui favoriseraient une augmentation de la croissance des espèces tolérantes présentes sous le couvert. Peet

(1981) a observé ce phénomène d'accélération de la succession dans des forêts de Pinus contorta, où des arbres sont déracinés par le vent et rapidement remplacés par des espèces plus tolérantes à l'ombre, qui profitent de ces ouvertures pour croître rapidement. On souligne un phénomène semblable dans des forêts mésiques du sud-est des Etats-Unis, où les feuillus tolérants sous couvert forestier, profitent de petites perturbations qui entraînent la mort de conifères de début de succession (Pinus spp.) pour accélérer leur croissance (Quaterman et Keever, 1962; Blair et Brunett, 1976).

De plus, une épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (Choristoneura fumiferana) a fait rage dans la région vers la fin des années soixante-dix (H. Morin, communication personnelle) et a créé des ouvertures considérables dans le couvert forestier et ce principalement pour le site du feu de 174 ans.

La réaction des espèces des strates de sous-bois à ces ouvertures dans le couvert forestier a été très différente selon les sites. L'âge du feu, la composition floristique avant le feu et la proximité d'espèces qui pouvaient potentiellement envahir les endroits brûlés semblent expliquer les différences observées entre les sites.

Pour le site du feu de 120 ans, on remarque que la réaction la plus importante à l'ouverture du couvert forestier, se caractérise par une augmentation importante des espèces de la strate arbustive. Acer spicatum semble avoir le plus bénéficié des trouées. Par contre, on observe aucune augmentation importante de recouvrement pour la strate herbacée. Ceci peut être attribuable au fait que Taxus canadensis dominait le sol forestier et par le fait même empêchait la croissance de toute espèce herbacée. La forte abondance de Taxus canadensis dans ce site est sans doute relié à la perturbation d'origine, où des parcelles contenant cette espèce ont pu échapper au feu et par la suite envahir rapidement le site perturbé. Aussi, il se peut tout simplement que les endroits échantillonnés, de même que la façon d'échantillonner, n'ont pas permis une représentation adéquate de l'abondance réelle de l'espèce. Taxus canadensis est une espèce où la propagation végétative est importante et présente donc une distribution contagieuse.

Malgré l'impact important de l'épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette, le site du feu de 143 ans ne présente que de très faibles taux de recouvrement et une faible richesse. Ceci peut s'expliquer par l'isolement du site par rapport au reste de la forêt environnante. Il est situé sur une pointe

dans le lac Duparquet. Les possibilités d'invasion par les propagules des plantes des zones avoisinantes sont restreintes et la forêt environnante est relativement vieille.

On peut aussi supposer que le feu a été très intense. L'intensité de la perturbation est un élément clé qui a un impact majeur sur la régénération (Archibold, 1979; Pickett et White, 1985; Noble et Slatyer, 1980). Le degré selon lequel la communauté se rétablit après une perturbation, de même que le taux de changement dans la composition végétale, peuvent dépendre des caractéristiques de l'assemblage végétal avant feu et des caractéristiques de la perturbation elle-même (Halpern, 1988).

La faible diversité et le faible recouvrement des plantes vasculaires pourraient être expliqués par le fait que la forêt présente avant la perturbation était très âgée et que probablement certaines espèces étaient disparues du site. La faible diversité et le faible recouvrement pour plusieurs espèces du site de feu de 1760 semblent appuyer cette hypothèse. De plus, Rowe (1983) mentionne qu'avec le temps, des espèces qui étaient à l'origine enracinées dans le sol minéral pourront être enracinées dans les horizons organiques,

où leur susceptibilité aux dommages par le feu sera grandement augmentée.

Les ouvertures dans le couvert forestier entraînent une augmentation de l'abondance des espèces des strates de sous-bois; les espèces pionnières qui persistent dans les sites réagissent aux nouvelles conditions lumineuses en augmentant leur croissance. En l'absence de Taxus canadensis, les espèces herbacées ont pu se maintenir longtemps sous couvert forestier et ainsi profiter des ouvertures dans le milieu pour augmenter de façon importante leur recouvrement. Horn (1974) affirme que les espèces pionnières peuvent persister dans la forêt climax tant et aussi longtemps que des ouvertures surviennent de temps en temps dans le couvert forestier.

Aralia nudicaulis et Aster macrophyllus, deux espèces qui se maintiennent après fermeture du couvert de façon végétative, ont le plus profité des ouvertures en augmentant considérablement leur recouvrement moyen (figure 1.10). Des études sur la dynamique des populations de certaines espèces clonales ont démontré que la propagation des clones se fait en fonction des variations micro-climatiques des sites (Cook, 1983). Slade et Hutchings (1987a) ont démontré de façon expérimentale, avec Glechoma hederacea, que les stolons

établissent plus de nouveaux clones dans des sites riches en éléments nutritifs que dans des sites pauvres. Le même patron de croissance s'exprime aussi en fonction des conditions lumineuses (Slade et Hutchings, 1987b). Ainsi, les espèces qui ont pu se maintenir longtemps sous couvert forestier profiteraient des nouvelles conditions de lumière pour augmenter sensiblement leur recouvrement.

Le site du feu de 230 ans semble avoir été plus faiblement touché par l'épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette. La présence d'une forte abondance dans le couvert forestier de Thuja occidentalis, une espèce non hôte, est probablement la raison principale. Maclean et Ostaff (1989) soulignent que la mortalité d'Abies balsamea est moindre dans des sites immatures, ou dans des peuplements mixtes, que dans des peuplements purs. Comme Thuja occidentalis est très abondant dans ce site, la susceptibilité du site à l'épidémie devait s'être trouvée considérablement réduite.

5.3 CHANGEMENT DU CYCLE DES FEUX

Une étude récente de Bergeron (1991) démontre que depuis la fin du Petit Age glaciaire, le cycle des feux pour la région de l'Abitibi a été modifié. D'une longueur moyenne de 63 ans avant 1870, il est passé à au

moins 99 ans après 1870. Ce changement de longueur du cycle de feu a des implications directes sur la succession arborescente et implicitement sur les strates inférieures. Le cycle plus long permet une succession directionnelle et l'établissement de communautés successioneilles stables, principalement dominées par Abies balsamea et Thuja occidentalis.

Une étude en cours sur l'historique des épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette dans la région du lac Duparquet révèle que quatre épidémies ont fait rage au 20e siècle, comparativement à aucune pour le 19e siècle (H. Morin, communication personnelle).

Le changement du cycle des feux semble avoir eu comme conséquence d'augmenter l'incidence des épidémies d'insectes. Nos résultats montrent que les épidémies d'insectes ont pour effet d'augmenter sensiblement la diversité et le recouvrement des espèces de sous-bois.

On peut aussi penser que si un feu survenait dans un site qui a été affecté par la tordeuse des bourgeons de l'épinette, un plus grand nombre d'espèces de sous-bois pourraient survivre et recoloniser rapidement ce dernier, que si un feu survenait dans un site peu ou pas affecté, comme celui de 1760 (tableau 7). Si on prend l'exemple des sites de 1823 et de 1760, on remarque que

près de 70% des espèces du site de 1823 peuvent survivre au feu et recoloniser de façon végétative ou par des propagules enfouies, contrairement à 60% des espèces du site de 1760. Si en plus on tient compte de la fréquence et du recouvrement de ces espèces dans chacun des sites, on peut penser que le taux de recolonisation du site de feu de 1760 sera grandement réduit en comparaison à celui de 1823.

Connell (1978) a émis l'hypothèse que des perturbations de niveau intermédiaire (superficie, fréquence et intensité) conduisent à un maximum de diversité végétale, à cause de la présence conjointe des espèces successioneuses et climaciques. Selon Suffling et al. (1988) et Dix et Swan (1971), la diversité végétale au niveau du paysage est plus faible sous un régime de perturbation à forte récurrence. Il semble ainsi probable que la diversité arbustive et herbacée soit supérieure à ce qu'elle était avant la modification du cycle des feux.

6. CONCLUSION

On remarque qu'en général en forêt boréale, suite à une perturbation, la recolonisation d'un site se fait rapidement, car la majorité des espèces présentes avant le feu se régénèrent végétativement ou envahissent par graines à partir de sites à proximité. La variabilité observée au début de la succession entre les stations d'une même date de feu semble étroitement liée à la composition du site avant le feu et à des différences locales d'intensité. Avec la fermeture du couvert forestier, on observe cependant que la variabilité diminue à mesure que la strate arborescente converge vers une forêt dominée par Abies balsamea et Thuja occidentalis. Le remplacement des feuillus par les conifères et les épidémies d'insectes viennent par la suite bouleverser le patron successional chez les strates inférieures. La réaction de celles-ci est très différente selon la composition végétale des sites. On remarque cependant que la richesse et la diversité augmentent généralement pour ces sites.

Enfin, avec la dominance croissante de Thuja occidentalis sur les plus vieux sites, on observe à nouveau une diminution de l'abondance et de la diversité des strates arbustive et herbacée. Il apparaît probable

que si ces vieilles communautés ne sont pas perturbées dans un court laps de temps, que la diversité diminuera encore, car plusieurs espèces herbacées n'étaient que très faiblement représentées dans les quadrats du feu de 230 ans. Thuja occidentalis pouvant pousser très densément, réduira de plus en plus la quantité de lumière parvenant au sol. L'accumulation de la litière de cette espèce pourrait aussi avoir des conséquences sur les espèces de sous-bois.

Le changement du cycle des feux depuis la fin du Petit Age Glaciaire a entraîné des modifications importantes au niveau des communautés végétales. L'apparition des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette depuis le début du 20e siècle semble avoir contribué à l'augmentation de la richesse, de la diversité et du recouvrement des plantes vasculaires. L'augmentation de la richesse semble attribuable au fait que dans des sites d'âge intermédiaire, affectés par la tordeuse des bourgeons de l'épinette, on observe la présence à la fois des espèces pionnières et de fin de succession.

Dans une perspective de modification du cycle des feux, il serait intéressant de faire une étude sur la dynamique des populations de certaines espèces pionnières

et de fin de succession du sous-bois. Ces études pourraient permettre de mieux comprendre l'effet des types de perturbations (feu et épidémies d'insectes), de la fréquence de celles-ci et de la période successionale à laquelle elles surviennent, sur les réactions des espèces telles que décrites dans ce mémoire.

7. BIBLIOGRAPHIE

- Ahlgren, C.E. 1960. Some effects of fire on reproduction and growth of vegetation in northeastern Minnesota. *Ecology*. 41: 431-445.
- Anonyme. 1982. Canadian climate normals. Canadian climate program. Environment Canada, Atmospheric Environment Service. Downsview, Ontario.
- Anderson, R.C., O.L. Loucks et A.M. Swain. 1969. Herbaceous responses to canopy cover, light intensity, and throughfall precipitation in coniferous forests. *Ecology*. 50: 255-263.
- Archibold, O.W. 1989. Seed banks and vegetation processes in coniferous forests. Dans: *Ecology of soil seed banks*. M.A. Leck, V.T. Parker et R.L. Simpson (Eds). Academic Press. p. 107-122.
- Archibold, O.W. 1979. Buried viable propagules as a factor in postfire regeneration in northern Saskatchewan. *Can. J. Bot.* 57: 54-58.
- Barbour, M.G., J.H. Burk et W.D. Pitts. 1980. *Terrestrial plant ecology*. The Benjamin Cumming publishing company. California. 604p.
- Bergeron, Y., Bouchard, A., Gangloff, P. et Camiré, C. 1983. La classification écologique des milieux forestiers de la partie Ouest des Cantons d'Hébécourt et de Roquemaure, Abitibi, Québec. 169p.
- Bergeron, Y. et A. Bouchard. 1984. Use of ecological groups in analysis and classification of plant communities in a section of western Quebec. *Vegetatio*. 56: 45-63.
- Bergeron, Y. et D. Gagnon. 1987. Age structure of red pine (*Pinus resinosa*) at its northern limit in Québec. *Can. J. For. Res.* 17: 129-137.
- Bergeron, Y. et M. Dubuc. 1989. Succession in the southern part of the boreal forest. *Vegetatio* 79: 51-63.
- Bergeron, Y. 1991. The influence of lake and mainland landscapes on the fire regime of the boreal forest. *Ecology*. Sous-presse.

- Black, R.A. et L.C. Bliss. 1978. Recovery sequence of Picea mariana - Vaccinium uliginosum forests after burning near Inuvik, Northwest Territories, Canada. Can. J. Bot. 56: 2020-2030.
- Blair, R.M. et L.E. Brunett. 1976. Phytosociological changes after timber harvest in a southern pine ecosystem. Ecology. 57: 18-32.
- Bormann, F.H. et G.E. Likens. 1979. Pattern and process in a forested ecosystem. Springer-Verlag, New York, New York, USA.
- Carleton, T.J. et P.J. Maycock. 1980. Vegetation of the boreal forests south of James Bay: non-centered component analysis of the vascular flora. Ecology. 61: 1199-1212.
- Carleton, T.J. et P.J. MayCock. 1981. Understorey-affinities in boreal forest vegetation. Can. J. Bot. 59: 1709-1716.
- Clayden, S. et A. Bouchard. 1983. Structure and dynamics of conifer-lichen stands on rock outcrops of Lake Abitibi, Québec. Can. J. Bot. 61:850-871.
- Clements, F.E. 1916. Plant succession. An Analysis of the Development of Vegetation. Carnegie Inst. Washington. No. 242: 512p.
- Clements, F.E. 1963. Plant succession and indicators: A definitive edition of plant succession and indicators. Hafner Press. New-York. 453p.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. Science. 199: 1302-1310.
- Connell, J.H. et R.O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. Am. Nat. 111: 1119-1144.
- Cook, R.E. 1983. Clonal plant populations. American Scientist. 71: 244-253.
- Crum, H.A. et L.E. Anderson. 1981. Mosses of eastern North America. Vols. 1 et 2. Columbia University Press, New York.

- Davis, M.B. 1981. Quaternary history and the stability of forest communities. Dans: Forest succession: concepts and application. pp: 132-151. Springer-Verlag. New-York.
- Dix, R.L. et J.M.A. Swan. 1971. The roles of disturbance and succession in upland forest of Candle lake, Saskatchewan. Can. J. Bot. 49: 657-676.
- Drury, W.H. et C.T. Nisbet. 1973. Succession. J. Arnold Arb. 54: 331-368.
- Egler, F.E. 1954. Vegetation science concepts I: Initial floristic composition, a factor in old field vegetation development. Vegetatio 4: 412-417.
- Finegan, B. 1984. Forest succession. Nature (Lond). 312:109-114.
- Flinn, M.A. et J.K. Pringle. 1983. Heat tolerance of rhizomes of several understory species. Can. J. Bot. 61: 452-457.
- Foster, D.R. 1985. Vegetation development following fire in Picea mariana (Black spruce)-Pleurozium forests of southeastern Labrador, Canada. J. Ecol. 73: 517-534.
- Foster, D.R. et G.A. King. 1986. Vegetation pattern and diversity in S.E. Labrador, Canada: Betula papyrifera (Birch) forest development in relation to fire history and physiography. J. Ecol. 74: 465-483.
- Halpern, C.B. 1988. Early successional pathways and the resistance and resilience of forest communities. Ecology. 69: 1703-1715.
- Halpern, C.B. 1989. Early successional patterns of forest species: interactions of life history traits and disturbance. Ecology. 70: 704-720.
- Harnett, C.D. et D.R. Richardson. 1989. Population biology of Bonamia grandiflora (Convolvulaceae): effects of fire on plant and seed bank dynamics. Am. J. Bot. 76: 361-369.

- Heinselman, M.L. 1981. Fire and succession in the conifer forests of northern North America. In: West, D.C. et Botkin, D.B. (eds), Forest succession: concepts and application, pp. 374-406. Springer-Verlag, New-York.
- Hill, M.O. 1979. DECORANA - A FORTRAN program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging. Cornell University. Ithaca, New York.
- Hill, M.O. et H.G. Gauch Jr. 1980. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio*. 42: 47-52.
- Horn, H.S. 1974. The ecology of secondary succession. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 5: 25-37.
- Horn, H.S. 1981. Some causes of variety in patterns of secondary succession. Dans: Forest succession: concepts and application. pp 24-35. Springer-Verlag, New-York.
- Knight, D.H. 1987. Parasites, lightning and vegetation mosaic in wilderness landscape. Pages 59-83. Dans: M. Goigel Turner, (ed). Landscape heterogeneity and disturbance. *Ecological studies* 64. Springer-Verlag, New-York.
- Kozlowski, T.T., P.J. Kramer et S.G. Pallardy. 1991. The physiological ecology of woody plants. Academic Press inc. 657p.
- Krebs, C.J. 1978. *Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance*, second edition. Harper et Row publishers. New York.
- MacLean, D.A. et D.P. Ostaff. 1989. Patterns of balsam fir mortality caused by an uncontrolled spruce budworm outbreak. *Can. J. For. Res.* 19: 1087-1095.
- Marie-Victorin, F. 1964. *Flore laurentienne*. 2e édition (revue et mise à jour par E. Rouleau). Les Presses de l'Université de Montréal, Montréal.
- Morneau, C. et S. Payette. 1989. Postfire lichen - spruce woodland recovery at the limit of the boreal forest in northern Quebec. *Can. J. Bot.* 67: 2770-2782.

- Noble, I.R. et R.O. Slatyer. 1980. The use of vital attributes to predict successional changes in plant community subject to recurrent disturbances. *Vegetatio*. 43: 5-21.
- Peet, R.K. 1981. Forest vegetation of the Colorado Front Range: composition and dynamics. *Vegetatio*. 45:63-75.
- Peet, R.K. et N.L. Christensen. 1980. Succession: a population process. *Vegetatio*. 43: 131-140.
- Pickett, S.T.A. et P.S. White. (Eds). 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic press.
- Quateman, E. et C. Keever. 1962. Southern mixed hardwood forest: climax in the southeastern coastal plain, USA. *Ecological Monographs*. 32: 167-185.
- Rowe, J.S. 1961. Critique of vegetational concepts as applied to forests of northwestern Alberta. *Can. J. Bot.* 39: 1007-1015.
- Rowe, J.S. 1972. Forest regions of Canada. Environment Canada, Ottawa.
- Rowe, J.S. et G.W. Scotter. 1973. Fire in the boreal forest. *Quat. Res.* 3: 444-464.
- Rowe, J.S. 1983. Concepts of fire effects on plant individuals and species. In: Wein, R.W. et MacLean, D.A. (eds). The role of fire in northern circumpolar ecosystems. *Scope*. 18: 135-154. Wiley, New-York.
- Shafi, M.I. et G.A. Yarranton. 1973a. Diversity, floristic richness, and species evenness during a secondary (post-fire) succession. *Ecology*. 54:897-902.
- Shafi, M.I. et G.A. Yarranton. 1973b. Vegetational heterogeneity during a secondary postfire succession. *Can. J. Bot.* 51: 73-90.
- Shuggart, H.H. 1984. A theory of forest dynamics. Springer-Verlag. New-York. 278p.

- Sirois, L. et S. Payette. 1989. Postfire black spruce establishment in subarctic and boreal Quebec. *Can. J. For. Res.* 19: 1571-1580.
- Slade, A.J. et M.J. Hutchings. 1987a. The effects of nutrient availability on foraging in the clonal herb Glechoma hederacea. *Journal of Ecology*. 75: 95-112.
- Slade, A.J. et M.J. Hutchings. 1987b. The effects of light intensity on foraging in the clonal herb Glechoma hederacea. *Journal of Ecology*. 75: 639-650.
- Suffling, R., C. Lihou et Y. Morand. 1988. Control of landscape diversity by catastrophic disturbance: A theory and a case study of fire in a canadian boreal forest. *Env. Man.* 12: 73-78.
- Taylor, S.I., T.J. Carleton et S.J. Adams. 1987. Understorey vegetation change in a Picea mariana chronosequence. *Vegetatio*. 73: 63-72.
- Van Wagner, C.E. 1983. Fire behaviour in northern conifer forest and shrublands. In: Wein, R.W. et D.A. MacLean (eds), *The role of fire in northern circumpolar ecosystems*. *Scope*, 18: 65-80. Wiley, New York.
- Viereck, L.A. 1983. The effects of fire in black spruce ecosystems of Alaska and northern Canada. In: Wein, R.W. & MacLean, D.A. (eds), *The role of succession in northern circumpolar ecosystems*. *Scope*. 18: 202-220. Wiley, New York.
- Vincent, J.S. et L. Hardy. 1977. L'évolution et l'extinction des lacs glaciaires Barlow et Ojibway et territoire québécois. *Géogr. Phy. Quat.* 31: 357-372.
- Weaver, J.E. et F.E. Clements. 1938. *Plant ecology*. McGraw-Hill book company. New-York. 601p.
- Wein, R.W. et D.A. MacLean. 1983 *Fire in northern circumpolar ecosystems*. *Scope*, 18. Wiley, New-York.
- White, P.S. 1979. Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *Bot. Rev.* 45: 229-299.
- Whittaker, R.H. 1974. Climax concepts and recognition. In: *Vegetation dynamics*. Ed: R.Knapp. p123-136.

8.1 ANNEXE A Liste des espèces utilisée pour l'analyse d'ordination (ACD).

<i>Acer spicatum</i>	<i>Hylocomnium splendens</i>
<i>Actaea rubra</i>	<i>Impatiens capensis</i>
<i>Amelanchier</i> spp.	<i>Linnaea borealis</i>
<i>Aralia nudicaulis</i>	<i>Lonicera canadensis</i>
<i>Aster macrophyllus</i>	<i>Lonicera hirsuta</i>
<i>Aster puniceus</i>	<i>Lycopodium annotinum</i>
<i>Athyrium filix-femina</i>	<i>Lycopodium clavatum</i>
<i>Botrychium virginianum</i>	<i>Maianthemum canadense</i>
<i>Brachythecium</i> spp.	<i>Mertensia paniculata</i>
<i>Carex</i> 1	<i>Mitella nuda</i>
<i>Carex</i> 2	<i>Mnium</i> spp.
<i>Carex</i> 3	<i>Moneses uniflora</i>
<i>Carex arctata</i>	<i>Monotropa uniflora</i>
<i>Carex leptalea</i>	<i>Petasites palmatus</i>
<i>Carex pedunculata</i>	<i>Pleurozium shreberi</i>
<i>Cinna latifolia</i>	<i>Polygonum cilinode</i>
<i>Circaea alpina</i>	<i>Polythricum juniperinum</i>
<i>Cirsium auticum</i>	<i>Prunus virginiana</i>
<i>Cladina rangiferina</i>	<i>Pteridium aquilinum</i>
<i>Cladonia coniocraea</i>	<i>Ptilium crista-castrensis</i>
<i>Clintonia borealis</i>	<i>Pyrola asarifolia</i>
<i>Coptis groenlandica</i>	<i>Pyrola secunda</i>
<i>Cornus canadensis</i>	<i>Pyrola virens</i>
<i>Cornus stolonifera</i>	<i>Ribes glandulosum</i>
<i>Coralorrhiza trifida</i>	<i>Ribes lacustre</i>
<i>Corylus cornuta</i>	<i>Rosa acicularis</i>
<i>Dicranum polysetum</i>	<i>Rubus idaeus</i>
<i>Dicranum</i> spp.	<i>Rubus pubescens</i>
<i>Diervilla lonicera</i>	<i>Sambucus pubens</i>
<i>Drepanocladus</i> spp.	<i>Solidago rugosa</i>
<i>Dryopteris disjuncta</i>	<i>Sorbus americana</i>
<i>Dryopteris noveboracensis</i>	<i>Sorbus decora</i>
<i>Dryopteris phegopteris</i>	<i>Streptopus roseus</i>
<i>Dryopteris spinulosa</i>	<i>Taxus canadensis</i>
<i>Epilobium angustifolium</i>	<i>Trientalis borealis</i>
<i>Equisetum sylvaticum</i>	<i>Vaccinium angustifolium</i>
<i>Galium triflorum</i>	<i>Viburnum edule</i>
<i>Goodyera repens</i>	<i>Viola incognita</i>
<i>Goodyera tessellata</i>	<i>Viola renifolia</i>
<i>Hepathique</i> spp.	<i>Viola selkirkii</i>

8.2 ANNEXE B Caractéristiques édaphiques des sites d'échantillonnage.

	feu 1964	b85 1944	b98 1944	b115 1916	b115 1916	b224 1870
pH LFH		5.10	4.30	5.50	5.10	4.80
LFH (cm)	1.00	4.80	4.50	5.60	5.50	6.00
Ae (cm)	6.50	4.00	20.50	6.00	5.00	9.50
Bt (cm)	36.00	26.50	25.00	10.00	17.50	16.50
BC (cm)	59.00	18.50	18.50	57.00	44.50	53.00
P04 Ae	17.52	25.00	23.00	134.60	55.20	124.80
P04 Bt	25.60	42.60	131.60	76.60	55.20	199.60
P04 BC	8.94	172.80	52.80	2.28	239.20	194.80
P04 C	34.40	2.50	118.80		117.00	142.80
N03 Ae	4.95	15.00	17.50	13.00	11.50	17.50
N03 Bt	3.30	13.00	11.00	9.00	12.00	12.50
N03 BC	4.50	12.50	8.50	14.50	15.50	9.50
N03 C	21.90	12.00	12.00	14.50	14.50	14.50
Ca Ae	608.30	169.50	48.90	221.10	128.70	83.70
Ca Bt	502.30	257.70	41.10	237.30	197.70	113.10
Ca BC	600.70	419.40	132.90	848.70	455.40	222.30
Ca C	646.10	780.30	138.90	788.40	273.90	189.90
Mg Ae	123.40	42.17	8.17	38.90	32.58	14.25
Mg Bt	125.60	79.61	12.30	54.58	70.96	26.03
Mg BC	70.90	117.74	54.81	66.90	141.14	127.75
Mg c	70.10	67.91	68.46	56.37	79.85	87.18
K Ae	30.30	56.63	27.38	51.00	54.38	32.13
K Bt	33.60	63.00	25.38	58.13	58.88	40.50
K BC	36.70	56.25	32.50	56.25	60.75	54.00
K C	33.10	55.50	40.88	51.00	48.75	43.50

ANNEXE B Suite

b72 1847 b266 1823 b266 1823 b128 1816 b300 1760 b300 1760 P2

pH LFH	4.90	4.20	4.40	5.30	4.70	4.60
LFH (cm)	5.00	6.00	3.50	3.50	8.00	6.50
Ae (cm)	7.50	9.00	14.00	12.00	12.00	6.00
Bt (cm)	7.00	21.50	14.00	18.00	19.00	20.00
BC (cm)	47.50	30.00	44.50	31.00	42.50	32.50
P04 Ae	107.20	88.40	92.60	134.20	34.40	45.00
P04 Bt	88.80	135.80	143.20	110.20	26.20	107.60
P04 BC	170.20	171.00	107.80	156.00	183.60	4.62
P04 C	3.38	5.22	145.20	156.20	223.20	14.48
NO3 Ae	12.50	11.50	7.50	14.00	64.00	15.50
NO3 Bt	13.00	8.00	11.50	42.50	17.00	9.50
NO3 BC	13.00	10.00	13.50	42.50	8.50	11.00
NO3 C	49.50	13.50	12.00	12.50	15.00	14.00
Ca Ae	206.10	150.30	53.10	125.10	185.70	263.70
Ca Bt	253.50	198.90	99.90	183.30	216.90	195.90
Ca BC	824.40	212.70	164.70	206.70	428.40	814.50
Ca C	777.60	669.60	144.90	198.30	494.10	704.70
Mg Ae	43.34	42.56	8.24	31.49	42.33	47.01
Mg Bt	63.39	69.16	40.22	64.40	51.92	52.47
Mg BC	84.45	75.40	83.12	89.36	129.18	64.09
Mg c	44.12	84.06	72.67	87.57	120.47	67.06
K Ae	42.38	45.00	28.00	54.00	40.25	60.00
K Bt	53.63	42.38	26.25	54.38	49.13	47.25
K BC	59.25	40.13	30.13	52.13	58.13	61.13
K C	54.00	42.00	27.13	45.38	55.50	57.38

8.3 ANNEXE C Liste des facteurs abiotiques pour l'ensemble des quadrats.

STATION	LFH (cm)	age	pente %	orient. degre	ouvert. %	topo	hauteur arbres
q2 1944	4.8	46	5.00	112	13.00	3	25.1
q3 1944	5.3	46	4.00	98	15.00	3	26.0
q4 1944	5.8	46	11.00	143	17.00	3	22.9
q6 1944	5.7	46	12.00	267	16.00	3	14.1
q7 1944	5.2	46	3.00	168	16.00	4	12.4
q8 1944	5.0	46	12.00	274	21.00	3	11.9
q9 1944	5.9	46	10.00	265	15.00	3	13.8
q20 1944	5.4	46	15.00	168	11.00	3	17.5
q21 1944	4.7	46	14.00	104	23.00	4	20.0
q22 1944	5.1	46	4.00	101	22.00	4	20.2
q10 1916	6.0	74	2.00	91	13.00	4	20.6
q11 1916	7.6	74	5.00	14	15.00	3	18.2
q12 1916	6.8	74	4.00	84	19.00	4	21.9
q13 1916	6.6	74	12.00	56	13.00	3	23.0
q14 1916	6.6	74	3.00	119	19.00	4	19.2
q15 1916	6.9	74	6.00	78	18.00	3	25.9
q16 1916	6.2	74	6.00	98	19.00	3	21.6
q17 1916	5.9	74	12.00	63	18.00	3	23.4
q18 1916	7.3	74	12.00	86	19.00	3	26.1
q19 1916	6.5	74	10.00	103	24.00	3	21.3
q23 1847	7.7	143	9.00	266	14.00	2	16.6
q24 1847	6.3	143	6.00	117	27.00	2	22.5
q25 1847	6.5	143	14.00	191	12.00	2	21.8
q26 1847	6.7	143	24.00	88	14.00	2	22.0
q27 1847	5.4	143	8.00	261	27.00	2	23.5
q28 1847	5.4	143	7.00	163	14.00	4	18.0
q55 1847	4.6	143	6.00	243	16.00	4	17.1
q56 1847	4.9	143	7.00	208	17.00	4	17.7
q57 1847	4.9	143	6.00	159	29.00	4	19.5
q76 1847	4.3	143	17.00	256	8.00	2	21.8
q29 1870	7.1	120	10.00	162	17.00	4	21.1
q30 1870	7.3	120	18.00	121	20.00	3	18.2
q31 1870	6.0	120	9.00	185	21.00	4	19.0
q32 1870	6.6	120	2.00	98	12.00	5	18.7
q33 1870	5.5	120	1.00	165	16.00	5	18.7
q34 1870	5.3	120	2.00	163	16.00	5	18.2
q35 1870	6.9	120	5.00	155	17.00	5	22.7
q36 1870	5.7	120	7.00	180	19.00	4	20.9
q37 1870	6.9	120	5.00	197	27.00	4	21.9
q38 1870	6.8	120	15.00	152	19.00	4	20.5

ANNEXE C Suite

STATION	LFH (cm)	age	pente %	orient. degre	ouvert. %	topo	hauteur arbres
q39 1760	5.8	230	5.00	274	18.00	5	19.3
q40 1760	5.6	230	3.50	257	23.00	5	19.5
q41 1760	6.3	230	2.00	244	12.00	5	17.5
q42 1760	8.0	230	14.00	262	9.00	4	16.5
q43 1760	4.6	230	8.00	241	15.00	2	20.3
q44 1760	5.7	230	10.00	241	21.00	2	16.9
q45 1760	6.5	230	20.00	253	15.00	4	17.1
q46 1760	6.6	230	1.00	202	14.00	5	15.1
q47 1760	5.9	230	18.00	212	11.00	2	14.9
q48 1760	5.9	230	3.00	239	14.00	2	21.1
q49 1823	5.1	167	0.00		28.00	5	16.2
q50 1823	5.4	167	5.50	6	20.00	2	17.9
q51 1823	4.7	167	13.00	50	15.00	3	16.6
q52 1823	5.6	167	19.00	350	13.00	3	17.8
q53 1823	4.8	167	3.00	27	15.00	5	25.3
q54 1823	4.4	167	23.00	355	22.00	4	18.2
q58 1823	5.5	167	1.00	14	28.00	5	23.4
q59 1823	5.8	167	1.00	131	19.00	5	21.7
q60 1823	5.6	167	2.00	129	12.00	5	20.1
q61 1823	7.2	167	5.00	176	11.00	5	20.3
q66 1816	3.9	174	10.00	193	18.00	2	21.7
q67 1816	3.8	174	10.00	172	15.00	2	22.5
q68 1816	3.9	174	2.00	184	18.00	2	19.0
q69 1816	3.8	174	9.00	215	14.00	2	19.9
q70 1816	4.1	174	11.00	277	14.00	2	21.4
q71 1816	4.2	174	27.00	194	18.00	3	20.4
q72 1816	3.9	174	15.00	169	11.00	3	21.3
q73 1816	3.6	174	19.00	220	13.00	3	21.8
q74 1816	3.6	174	19.00	228	12.00	3	21.6
q75 1816	3.5	174	6.00	98	11.00	2	21.4
077 1964	2.0	26	5.00	223	21.00	3	14.2
078 1964	1.8	26	7.00	198	21.00	4	16.2
079 1964	1.4	26	4.00	176	23.00	4	15.4
080 1964	1.5	26	5.00	160	27.00	4	13.6
081 1964	1.9	26	5.00	165	24.00	4	14.8
082 1964	1.7	26	4.50	182	21.00	4	15.2
083 1964	1.4	26	8.00	165	19.00	3	14.2
084 1964	1.7	26	5.00	134	30.00	4	13.8
085 1964	2.3	26	11.00	198	21.00	3	16.2
086 1964	1.8	26	9.00	183	27.00	3	13.4