

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

MÉMOIRE
PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR

CHRISTINE GALIPEAU

EFFETS DE LA PROXIMITÉ DES SOURCES DE GRAINES
ET DES LITS DE GERMINATION SUR LA RÉGÉNÉRATION
DE L'ÉPINETTE BLANCHE ET DU SAPIN BAUMIER
OBSERVÉES 70 ANS APRÈS FEU

AOÛT 1994





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

Cette étude a été rendue possible grâce à des subventions du ministère de l'Éducation du Québec par le biais du Fonds pour la Formation de Chercheurs et l'Aide à la Recherche. Je tiens à remercier tout particulièrement mon directeur de maîtrise, le professeur Yves Bergeron, pour ses judicieux conseils, sa patience, son enthousiasme et son appui tout au long de cette étude. J'aimerais exprimer également ma reconnaissance envers mon assistante de recherche, Martine Picard, pour le plaisir que j'ai eu de travailler avec elle et pour son travail consciencieux, ainsi qu'envers tous ceux qui m'ont aidé lors de la prise de données sur le terrain. Finalement je voudrais remercier toute l'équipe du laboratoire d'Écologie forestière dont Danièle Charron, Alain Leduc, Sylvie Gauthier, Jacques Tardif pour leur appui technique.

RÉSUMÉ

Cette étude vise à décrire la stratégie de recolonisation de l'épinette blanche et du sapin baumier dans une forêt dévastée par un feu intense, en 1923. La régénération est évaluée en tenant compte de la distance d'une source de graines et des caractéristiques écologiques du site.

Le plan d'échantillonnage a été effectué sur cinq transects couvrant le peuplement en régénération. Ces transects débutaient d'une zone préservée ou à la marge de la forêt intacte et se dirigeaient vers l'intérieur perturbé par le feu, tout en discriminant deux types de dépôt de surface. Les mesures démographiques des deux espèces ont été effectuées par dendrochronologie sur au moins dix individus à l'intérieur de quadrats. La superficie et la distance des quadrats ont été établies en fonction du changement dans la structure et la composition du peuplement.

La distribution d'âge a révélé une faible régénération du sapin baumier durant les trente premières années de la succession, puis un recrutement abondant et croissant. La recolonisation de l'épinette blanche est caractérisée par deux vagues successives, dont un premier pic d'établissement durant la phase initiale et un second pic, moins abondant, durant la progression de la succession. La distance par rapport à la zone préservée -déterminant la disponibilité de graines- ainsi que le dépôt de surface -déterminant la réceptivité de lit de germination- se sont avérés les facteurs ayant le plus de pouvoir de prédiction sur la densité de la recolonisation de ces deux conifères. L'épinette blanche semble bénéficier d'une capacité de recolonisation plus rapide que celle du sapin baumier, en réenvahissant le site ouvert grâce à des individus isolés sur une grande distance dès le stade initial de la succession. Le sapin baumier, par contre, réenvahit le site par des fronts qui avancent, les individus s'y implantent sur une moins grande distance et se retrouvent plus groupés. Plus lent à recoloniser la forêt, le sapin baumier démontre une meilleure capacité de recolonisation à long terme dans une forêt établie.

Dans une perspective de prédiction sur la régénération naturelle des forêts après un feu, les résultats de cette étude démontrent l'importance de la distribution spatiale des sources de graines et de la qualité des lits de germination sur le patron de recolonisation. Donc, seul un modèle comportant ces deux variables pourra adéquatement prédire le type et la rapidité de la succession forestière après un feu.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	ii
RÉSUMÉ.....	iii
TABLE DES MATIÈRES.....	iv
LISTE DES TABLEAUX.....	vi
LISTE DES FIGURES.....	viii
INTRODUCTION.....	1
LE TERRITOIRE ÉTUDIÉ.....	4
MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	7
Le plan d'échantillonnage	
Les analyses	
RÉSULTATS.....	14
Caractéristiques de la zone préservée.....	14
Analyses du patron de régénération de l'épinette blanche	18
Structure d'âge	
Distribution spatiale	
Analyses du patron de régénération du sapin baumier.....	28
Structure d'âge	
Distribution spatiale	
Relation entre la densité de la recolonisation et	
les conditions abiotiques et biotiques du site.....	36
Analyses de régression de la régénération de	
l'épinette blanche.....	36
Analyses de régression de la régénération du	
sapin baumier.....	37
DISCUSSION.....	42
conditions antérieures au feu	42
Stade initiale de la succession.....	42
Période pré-éclaircie naturelle.....	48
Période post-éclaircie naturelle.....	50
CONCLUSION.....	54
BIBLIOGRAPHIE.....	57
ANNEXE	
A. Dépendance de la densité des cohortes d'épinette blanche	
et de sapin baumier à la source de graines.....	65
B. Distribution des épinettes blanches et des sapins baumiers	
morts et semenciers.....	68

C. Tableaux de corrélations entre la densité de l'épinette blanche et du sapin baumier et les variables de l'environnement.....	70
D. Densité et surface terrière des espèces arborescentes du peuplement en régénération.....	77

LISTE DES TABLEAUX

TABLEAU 1	Composition floristique et structure de la zone préservée.....	15
TABLEAU 2	Paramètres démographiques caractérisant la régénération de l'épinette blanche en fonction de la distance de la zone préservée.....	25
TABLEAU 3	Paramètres démographiques caractérisant la régénération du sapin baumier en fonction de la distance de la zone préservée.....	33
TABLEAU 4	Prédiction de la densité de la régénération de l'épinette blanche.....	37
TABLEAU 5	Prédiction de la densité de la régénération du sapin baumier.....	39
TABLEAU 6	Prédiction de la densité des cohortes d'épinette blanche par la source de graines.....	66
TABLEAU 7	Prédiction de la densité des cohortes de sapin baumier par la source de graines.....	67
TABLEAU 8	Corrélations entre la densité de l'épinette blanche et les variables échantillonnées.....	71
TABLEAU 9	Corrélations entre la densité du sapin baumier et les variables échantillonnées.....	72
TABLEAU 10	Corrélations entre les variables échantillonnées.....	73
TABLEAU 11	Surface terrière et densité des espèces arborescentes échantillonnées à l'intérieur de la zone en régénération.....	78

TABLEAU 12	Surface terrière et densité des espèces arborescentes échantillonnées sur le transect "Argile 1" en fonction de la distance de la zone préservée.....	79
TABLEAU 13	Surface terrière et densité des espèces arborescentes échantillonnées sur le transect "Argile 2" en fonction de la distance de la zone préservée.....	80
TABLEAU 14	Surface terrière et densité des espèces arborescentes échantillonnées sur le transect "Moraine 1" en fonction de la distance de la zone préservée.....	81
TABLEAU 15	Surface terrière et densité des espèces arborescentes échantillonnées sur le transect "Moraine 2" en fonction de la distance de la zone préservée.....	82
TABLEAU 16	Surface terrière et densité des espèces arborescentes échantillonnées sur le transect "Moraine 3" en fonction de la distance de la zone préservée.....	83

LISTE DES FIGURES

FIGURE 1	Les superficies incendiées lors du feu de 1923 dans le canton d'Hébécourt en Abitibi au Québec.....	6
FIGURE 2	Localisation des quatre transects échantillonnés dans le site brûlé en 1923 dans le canton d'Hébécourt en Abitibi au Québec.....	8
FIGURE 3	Courbe de croissance indicée de 6 épinettes blanches (11 rayons) à l'intérieur de la zone préservée; indice de croissance en fonction de l'année.....	17
FIGURE 4	Structure d'âge de la population d'épinette blanche	19
FIGURE 5	Structure de diamètre (haut) et de hauteur (bas) de la population d'épinettes blanches.....	21
FIGURE 6	Courbes de survie de l'épinette blanche (haut) cohorte de régénération (bas) cohorte initiale.....	23
FIGURE 7	Régressions entre la densité des cohortes de recrutement de l'épinette blanche et la distance de la zone préservée.....	27
FIGURE 8	Structure d'âge de la population du sapin baumier.....	29
FIGURE 9	Structure de diamètre (haut) et de hauteur (bas) de la population de sapin baumier.....	30
FIGURE 10	Courbes de survie du sapin baumier (haut) cohorte de régénération (bas) cohorte initiale.....	32
FIGURE 11	Régressions entre la densité des cohortes de recrutement du sapin baumier et de la distance de la zone préservée.....	35

FIGURE 12 Distribution des épinettes blanches et des sapins
baumiers morts et semenciers en fonction de la distance
de la zone préservée..... 69

INTRODUCTION

Les perturbations naturelles de grande échelle jouent un rôle majeur dans la structure et la composition forestière en Amérique du Nord (Henry et Swan, 1974). Les deux principaux agents contrôlant les perturbations naturelles de la sapinière au sud de la forêt boréale ont été largement étudiés, ce sont les feux (Bergeron et Dubuc, 1989; Bergeron et Dansereau, 1993; Dansereau et Bergeron, 1993) et les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (Choristoneura fumiferana (Clem.)) (Morin, Laprise et Bergeron, 1993). Le régime des feux en forêt boréale est caractérisé par des feux de canopé de grande intensité couvrant de grandes étendues qui laissent peu d'arbres vivants sur leur passage (Heinselman, 1981).

L'interaction entre le régime du feu et les caractéristiques écologiques des espèces s'avère le facteur principal mis de l'avant pour déterminer le type et l'abondance de la recolonisation forestière après un feu (Furyaev et al., 1983). Le sapin baumier (Abies balsamea (L.) Mill.) survit moins bien au feu et fournit moins de graines après un feu que l'épinette blanche (Picea glauca (Moench) Voss) (Furyaev et al., 1983). Le sapin baumier résiste mal au feu à cause de son écorce très mince, il ne fait pas de banque de graines et ne dissémine pas ses graines sur une très grande distance (Anonyme, 1948; Fowells, 1965). Ces deux espèces, rappelons-le, survivent au feu et réenvahissent un site brûlé seulement par des graines soufflées venant d'îlots de forêt non brûlée ou des peuplements intacts adjacents (Lutz, 1956; Fowells, 1965; Furyaev et al., 1983).

L'étendue du feu et les caractéristiques du lit de germination après feu sont les principaux paramètres affectant l'établissement des espèces qui réenvahissent une forêt par graines (Stahelin, 1943; Dix et Swan, 1971; Oliver, 1981). La qualité, la quantité et la distance de dispersion des graines est une indication de la quantité potentielle de graines pour la régénération et de la capacité des espèces à ensemercer de grandes étendues brûlées (Zasada, 1971). La dispersion de l'épinette blanche peut atteindre 300 mètres pour un arbre adulte (Lutz, 1956; Fowells, 1965). Quant au sapin baumier, sa distance de dispersion est beaucoup plus faible, car les graines sont grosses et plusieurs tombent avec leurs écailles pour atterrir au pied de l'arbre

(Anonyme, 1948; Fowells, 1965). L'épinette blanche, ayant de plus petites graines, semble avantagée pour reensemencer de grandes étendues par rapport au sapin baumier qui ne dissémine pas ces graines sur une très grande distance. Le substrat a été mentionné par Rowe (1961) comme un facteur important dans la détermination du patron de développement de la forêt boréale. Le sapin baumier a une plus grande facilité d'établissement que l'épinette blanche (Place, 1955). Il a des graines quatre fois plus grosses que l'épinette blanche (Anonyme, 1948) formant ainsi des semis plus résistants, un système racinaire se développant plus rapidement et une racine pivotante plus profonde lui permettant de rejoindre une couche plus humide dans le sol (Place, 1955). De plus, très tolérant à l'ombre, le sapin baumier ne semble s'établir que de manière sporadique au début de la succession lorsqu'il est présent, et ne se régénère que sous un couvert arborescent (Dix et Swan, 1971). L'épinette blanche semble, quant à elle, avoir une plus grande difficulté d'établissement, avec un taux de mortalité beaucoup plus élevé que le sapin au stade de semis (Place, 1955). Ce phénomène semble relié à la petite taille de ses graines, de ses semis et de son système racinaire. Au stade de semis, l'épinette blanche est très sensible à la dessiccation, à la compétition avec les herbacées, et beaucoup plus restreinte à un lit de germination favorable (Anonyme, 1948; Place, 1955; Fowells, 1965).

La régénération après feu et le patron successional ne dépendent pas seulement du temps depuis la perturbation, mais semble également fonction de la distance des sources de graines et des caractéristiques du lit de germination. Nous pensons que l'établissement des espèces résineuses peut être relié à la distance des sources de graines et à la qualité du lit de germination. Plus spécifiquement: 1) la densité de la régénération de Abies balsamea et de Picea glauca est assujettie à la disponibilité de graines dépendante du nombre et de la distance des arbres reproducteurs non brûlés sur le site ou dans les peuplements adjacents; 2) selon la qualité du lit de germination, liée au dépôt de surface, le succès de la régénération est plus faible sur les sites stressés (plusieurs facteurs limitants) ou très riches (où la compétition est plus forte), et liée à la texture du sol, dépendante du type de dépôt de surface, qui détermine la qualité de la couche d'enracinement, la quantité nutritive du site et l'abondance du couvert

végétal; et 3) Abies balsamea s'implante de manière continue dans la forêt et sa fréquence augmente dans le temps tandis que Picea glauca se réintroduit dans la forêt au début de la succession et sa fréquence diminue sous une forêt établie.

Cette étude documente l'établissement du sapin baumier et de l'épinette blanche après un feu de grande surface qui brûla la forêt en 1923 dans le sud de la forêt boréale au Québec. La régénération est évaluée en relation avec la distance d'une source de graines et avec les caractéristiques écologiques du site.

LE TERRITOIRE ÉTUDIÉ

Le site à l'étude est localisé au nord-ouest du Québec, en Abitibi dans le canton d'Hébécourt, à une latitude entre 48° 30' et 48° 15' Nord et une longitude entre 79° 30' et 79° 15' Ouest (figure 1). Cette région est connue comme la "ceinture d'argile nordique du Québec-Ontario", qui est caractérisée par des dépôts d'argile lourd provenant des lacs glaciaires Barlow-Objiway qui se trouvent au-dessus des roches cristallines et des pierres vertes archéennes du bouclier précambrien (Vincent & Hardy, 1977). Les lacs Barlow et Ojibway furent les derniers d'une série de lacs glaciaires qui suivirent le recul du front de l'inlandsis laurentidien au cours de la dernière glaciation (Vincent et Hardy, 1977). La déglaciation a eu lieu vers 9 000 BP et le retrait du lac proglaciaire Ojibway vers 7 900 BP (Vincent et Hardy, 1977). Le canton d'Hébécourt est caractérisé par deux grands types de géomorphologie, d'abord un complexe de petites collines rocheuses atteignant parfois 550 mètres sur lesquels de la moraine de fond a été remaniée et délavée, et une association de dépôts lacustres, alluviaux et organiques plus récents (Bergeron et al., 1983). D'une étude antérieure effectuée par Bergeron et Dansereau (1993), on sait que plusieurs conditions de sites et de dépôts de surface couvrent la superficie à l'étude, soient 18 % de sites xériques, 46 % de sites mésiques morainiques, 31 % de sites mésiques argileux et 5 % de sites hydriques. Le climat de la région est froid et continental avec une température annuelle moyenne de 0,6° C et des précipitations annuelles moyennes de 800 à 900 mm (Env. Canada, 1982). Le nombre moyen de jours sans gel est de 64, cependant quelques gelées occasionnelles durant les mois d'été ne sont pas rares (Env. Canada, 1982).

Le peuplement en régénération à l'étude se situe à l'extrême sud de la forêt boréale. Selon la description des milieux forestiers du Québec (Thibault et al., 1988), le territoire se situe dans le domaine de la sapinière à Bouleau blanc. La récolte de la forêt a commencé dans la région avec l'ouverture de la route ferroviaire transcontinentale en 1910. Les premières coupes ont été principalement situées au Nord du lac Abitibi et dans la zone de La Sarre. La région à l'étude n'a été que partiellement affectée après 1940, toutefois après 1978 des coupes de grande envergure ont perturbé la partie ouest du canton d'Hébécourt

(Harv y et Bergeron, 1989).

Au Qu bec, le feu d truit en moyenne quelque 34 000 hectares de for t annuellement (minist re de l'Environnement, 1993). 1923 fut une ann e o  le feu a  t  des plus d vastateurs, en d truisant 1 229 890 hectares de for t au Qu bec (minist re de l'Environnement, 1993). Le cycle du feu de la sapini re au Sud de la for t bor ale est estim    63 ans pour la p riode avant 1870, et se montre sup rieur   99 ans apr s 1870 (Bergeron et Dansereau, 1993).

Cette  tude s'est effectu e   l'int rieur d'un peuplement en r g n ration qui fut initi e en 1923 par un feu intense (figure 1). Avant ce feu, la for t  tait vraisemblablement une sapini re   bouleau blanc devenue une for t en r g n ration compos e principalement de peuplier faux-tremble, de bouleau blanc et de pin gris. Les caract ristiques de ce feu -c'est- -dire sa date, sa superficie, son intensit  et son parcours- ont  t  pr alablement  tudi s et document s par Dansereau et Bergeron (1993). Ce feu a couvert une grande superficie dont 3 282 hectares dans le canton d'H b court. La composition foresti re de cette for t en r g n ration, d crite dans l' tude de Bergeron et Dansereau (1993) par type de peuplement, comprend 10 % de d cidus purs, 15 % de d cidus mixtes, 2 % de conif res mixtes, 4 % de conif res purs et 69 % de Pinus banksiana pur. La for t d'origine a elle-m me  t  initi e par un feu datant de 1760. Cette sapini re d'origine configure la for t  tablie en marge de la zone br l e et compose  galement des flots de v g tation pr serv e parsem s   l'int rieur de la zone du feu de 1923. Ces zones pr serv es totalisent une superficie de 495.5 hectares dans le canton d'H b court.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

LE PLAN D'ÉCHANTILLONNAGE

L'échantillonnage utilisé pour la description de la régénération du sapin baumier et de l'épinette blanche après le feu comporte trois niveaux.

LES TRANSECTS

Le premier niveau décrit le patron d'établissement de la régénération en fonction de la distance de la source de graines. Un flot de forêt préservé du feu d'environ 36 hectares situé à l'intérieur de la zone brûlée a été choisi comme point de départ des transects (figure 2). Sur quatre transects tirés à partir de cette zone préservée, trois ont été dirigés vers l'intérieur de la zone brûlée et le quatrième a traversé la zone brûlée pour se terminer à la marge de la forêt non perturbée par le feu. Afin de connaître l'effet de la nature du dépôt de surface sur la régénération du Sapin baumier et de l'Épinette blanche, deux grands types de dépôt de surface ont été séparés lors de l'échantillonnage. Pour ce faire, une carte écologique couvrant la zone à l'étude, Béland (1989), a permis d'identifier les différents types de dépôt de surface. Deux transects ont été tirés à l'aide d'une boussole à 5° et à 90° en s'éloignant de la zone préservée. Les directions de ces transects comprenaient des dépôts de surface majoritairement morainiques. Deux autres transects ont été tirés à 140° et à 160°, dont les directions comprenaient des dépôts de surface majoritairement argileux (figure 2).

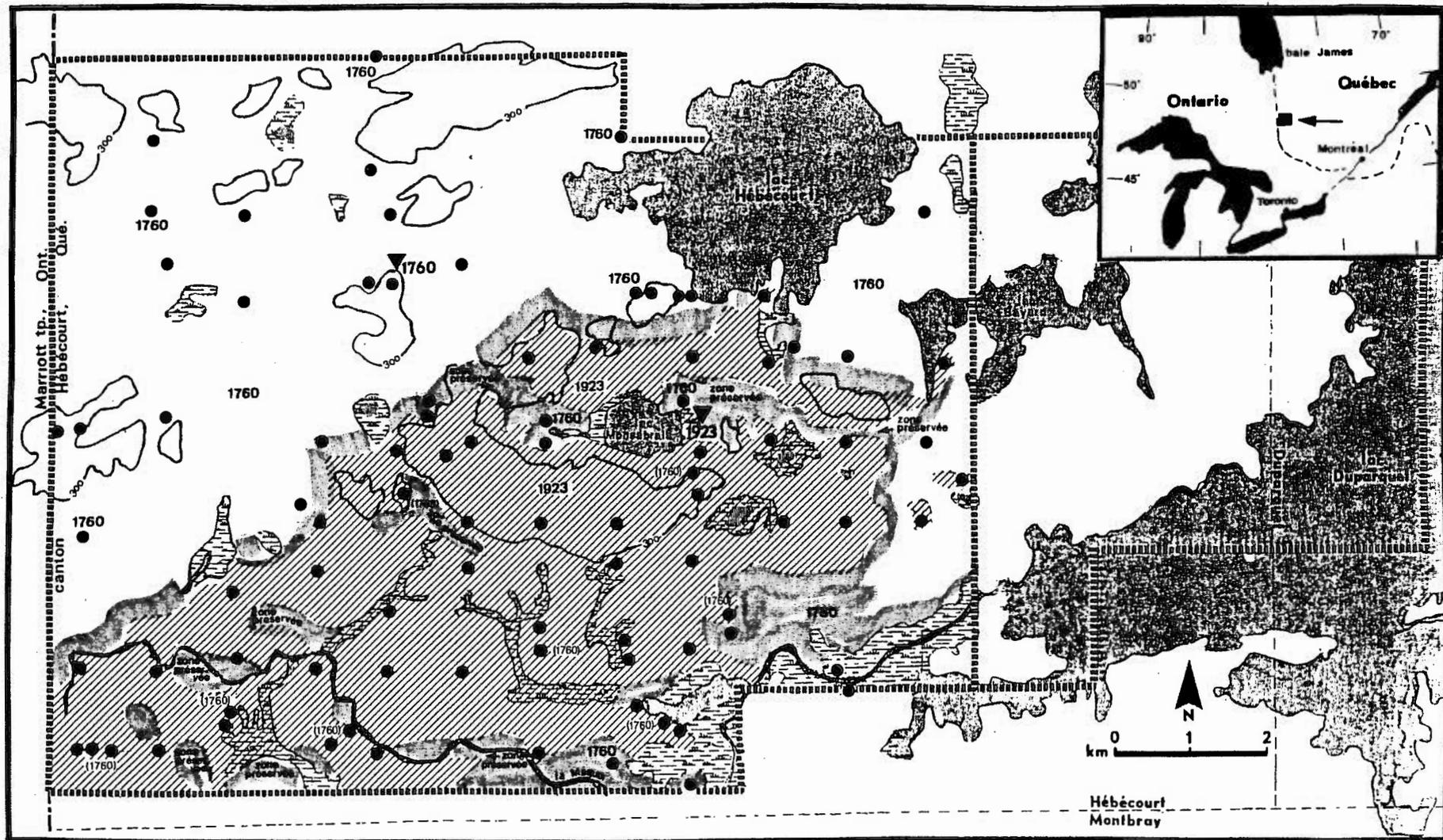


FIGURE 1: Les superficies incendiées lors du feu de 1923 (zones hachurées) dans le canton d'Hébecourt en Abitibi, Québec. Le passage du feu précédent survenu en 1760 a été documenté à l'intérieur (1760 entre parenthèses) comme à l'extérieur des secteurs incendiés en 1923. Les points indiquent les sites où un recrutement après-feu a été observé. Les triangles symbolisent les sites où des cicatrices de feu ont été récoltées et ont permis de retrouver l'année exacte du feu (Dansereau, 1990).

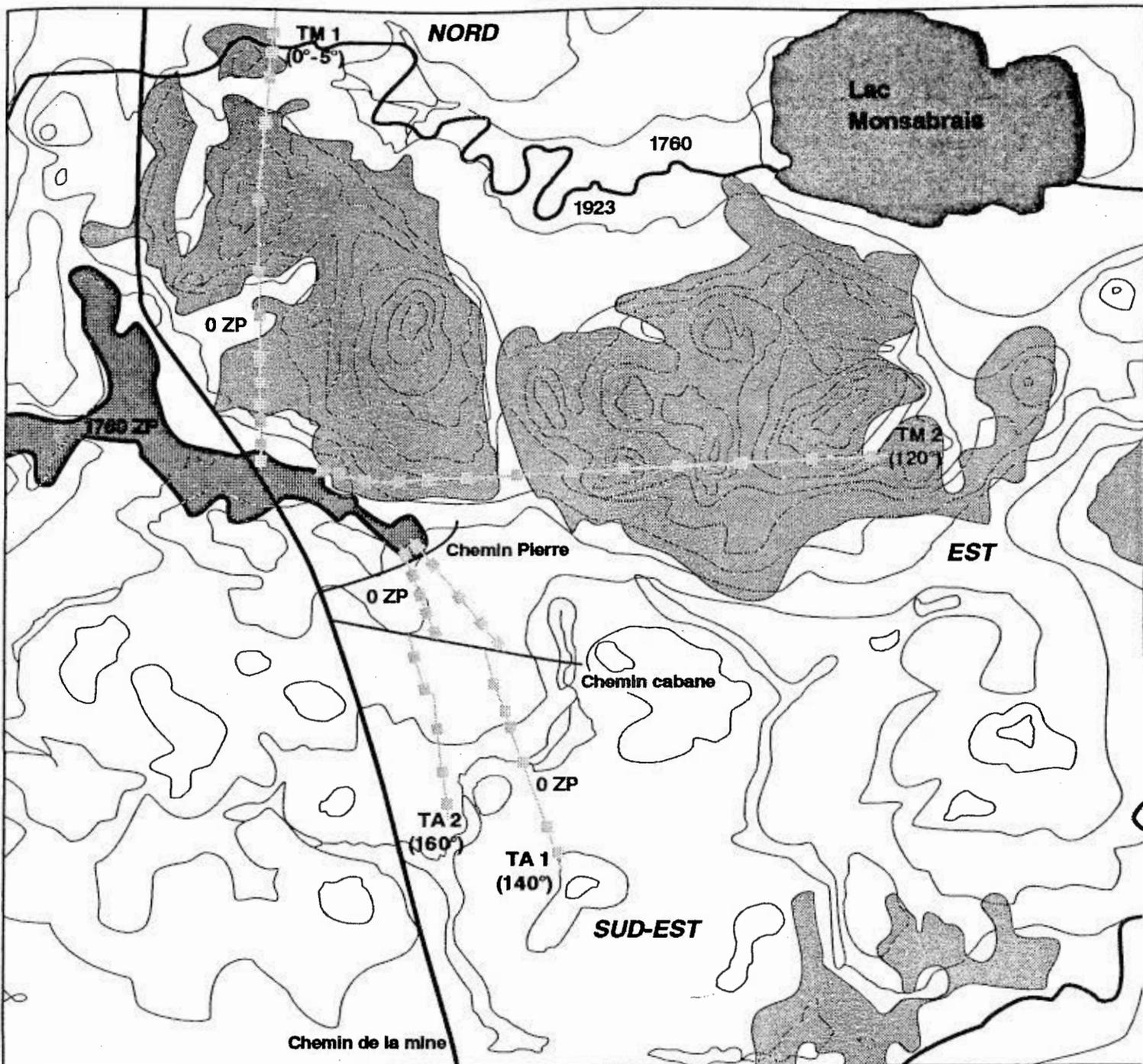


Figure 2 : Localisation de la zone préservée et des quatre transects échantillonnés à l'intérieur de la zone brûlée par le feu de 1923.

LÉGENDE :

-  Limite du feu de 1923
-  Zone préservée du feu
-  Dépôt morainique (sols à texture sableuse)
-  Dépôt argileux (sols à texture argileuse)

LES QUADRATS

La description du peuplement et la caractérisation écologique du site ont été faites à l'intérieur de quadrats de dix mètres sur vingt mètres situés le long des transects. Pour obtenir un échantillonnage statistique le plus représentatif possible de la régénération du sapin et de l'épinette, la superficie des quadrats a souvent été augmentée (dans 37% des cas pour le sapin et dans 71% des cas pour l'épinette) afin d'y inclure au moins dix individus de plus de 2,5 centimètres de diamètre à hauteur de poitrine (DHP), pour chaque espèce. Le premier quadrat de chaque transect a été délimité à l'intérieur de la zone préservée pour caractériser le peuplement d'arbres semenciers. La distance qui séparait les quadrats entre eux a été déterminée en fonction du changement observé dans la structure et la composition forestière au fur et à mesure de l'éloignement de la zone préservée. Les populations de ce peuplement montraient un changement très rapide autant dans leur densité que dans leur structure en diamètre et en hauteur jusqu'à environ 400 mètres de la zone préservée, les quatre premiers quadrats ont été placés à 50 mètres d'intervalle. Cette variation s'estompant à mesure de l'éloignement, les quadrats suivants ont plutôt été positionnés à 100 mètres d'intervalle, pour une moyenne de douze quadrats par transect.

Afin de comprendre les relations existantes entre la structure de la régénération et les caractéristiques écologiques du site, différentes mesures des conditions abiotiques du site ont été recueillies dans chaque quadrat. Le pourcentage de pente, son exposition, l'altitude, la texture du sol, le dépôt de surface, l'épaisseur de la couche de matière organique (LFH) et le drainage ont été estimés. Les textures de sol ainsi que les classes de drainage ont été déterminées à l'aide d'un guide de terrain développé par Béland, Brais et Harvey (1990).

Toute la végétation arborescente a été identifiée, dénombrée et le diamètre mesuré. Des mesures démographiques plus précises ont été recueillies pour les épinettes blanches et les sapins baumiers de plus de dix centimètres de hauteur retrouvés à l'intérieur des quadrats. Pour ces arbres, la hauteur a été mesurée et une carotte de croissance

prise à l'aide d'une sonde de presler ou une section transversale à la base du tronc a été récoltée et ramenée au laboratoire.

LES MICROQUADRATS

Pour procéder à l'échantillonnage des semis de sapin baumier et d'épinette blanche, c'est-à-dire des tiges de moins de dix centimètres de hauteur, la récolte des données s'est effectuée à l'intérieur de cinq microquadrats de un mètre sur un mètre disposés au hasard dans chaque quadrat. Ces semis ont été identifiés et comptés, leur hauteur et leur diamètre mesurés. Les sections à la base des tiges ont ensuite été ramenées au laboratoire et l'âge des semis y a été compté. L'identification des espèces arbustives et herbacées ainsi que le pourcentage de recouvrement par strate ont également été effectués à l'intérieur de ces microquadrats. Pour connaître l'effet de la quantité de la matière organique au sol sur la structure de la régénération, la profondeur des trois horizons de sol organique a été mesurée, soit la litière (L), la fibre (F) et l'humus (H). De plus, la composition de la litière a été évaluée par une estimation du pourcentage de feuilles, d'aiguilles, de bois mort et de roches dans les microquadrats.

LES ANALYSES

Les carottes et les sections transversales de Sapin baumier et d'Épinette blanche ont été finement sablées, puis leur âge déterminé en comptant le nombre d'anneaux à l'aide d'une loupe binoculaire (Stokes and Smiley, 1968).

STRUCTURE D'ÂGE

La détermination de l'âge des arbres échantillonnés a permis la reconstitution de la recolonisation des sapins et des épinettes vivants observée 68 ans après le feu. Ces données démographiques ont été transformées en un graphique de distribution d'âge montrant l'année d'établissement en fonction du nombre de tiges par hectare. Cette distribution d'âge a été effectuée pour chaque transect et pour chaque espèce. La distribution d'âge de l'épinette blanche montrant un patron

similaire sur chaque transect (confirmé par une analyse de covariance non-significative (S.A.S., 1987)), les données ont alors été rassemblées en un graphique représentant la distribution d'âge de tous les individus échantillonnés. La même procédure a été suivie pour la distribution d'âge du sapin baumier.

Les populations d'épinettes blanches et de sapins baumiers dans cette étude ne forment pas un groupe homogène, c'est-à-dire que les naissances des individus se sont effectuées à l'intérieur d'un grand intervalle de temps. Ces populations, difficiles à étudier, ont alors été divisées en subpopulations appelées cohortes, qui forment des groupes d'individus plus homogènes et dont les naissances ont eu lieu dans le même intervalle de temps. Selon Johnson (1992), une cohorte de recrutement est définie par l'année où la subpopulation a été ajoutée à la population et le recrutement signifie ici la germination des graines venant de parents indéterminés. Les populations d'épinettes blanches et de sapins baumiers ont donc été divisées en deux cohortes de recrutement en utilisant les graphiques de structure d'âge et des relations: âge versus diamètre et hauteur. Pour déterminer le taux de mortalité de l'épinette blanche et du sapin baumier, des courbes de survie ont ensuite été effectuées pour chaque cohorte de recrutement. Les deux modèles proposés par Hett and Loucks (1971, 1976) ont été mis à l'épreuve, soit la fonction "exponentielle négative" qui s'exprime par une relation linéaire entre le logarithme du nombre en fonction de l'âge et qui assume une probabilité de mortalité constante et, "la fonction de puissance" qui s'exprime aussi par une relation linéaire entre le logarithme du nombre versus le logarithme de l'âge et qui assume une mortalité décroissante. Puis, des analyses de covariance (S.A.S., 1987) ont été faites pour comparer les droites de régression de ces distributions.

COURBE DE CROISSANCE

Une perturbation comme une épidémie de Tordeuse des bourgeons de l'épinette cause des variations importantes, durant plusieurs années, dans la croissance, dans la production de cônes et dans la pluie de graines des individus infestés, en modifiant également le patron de recolonisation des espèces susceptibles. Pour vérifier si la zone

préservée n'a pas été touchée par une telle perturbation, une courbe de croissance moyenne a été effectuée sur les épinettes établies dans les quatre quadrats situés à l'intérieur de la zone préservée. Ces épinettes ont survécus au feu et sont présumées être la source de graines pour la régénération de cette espèce. Pour effectuer le patron de croissance, six coupes transversales datées ont été utilisées. La largeur des cernes annuels a été mesurée sur deux rayons opposés pour cinq coupes transversales et un seul rayon pour la sixième. La croissance des cernes a été mesurée en centième de millimètre pour toutes les années à l'aide d'un vernier informatisé et d'un binoculaire. Une courbe de croissance moyenne des six coupes transversales (deux rayons par individus) a été réalisée en ajustant les données brutes de croissance des cernes annuels en un indice de croissance afin d'amenuiser les variations dues aux effets de facteurs individuels et de faire ressortir d'une manière plus marquée un patron de séquence de croissance commun. Cette indice consistait à diviser les données brutes de la largeur du cerne pour une année dans un rayon par la moyenne de croissance obtenue pour ce rayon (largeur totale du rayon) (Fritts, 1976).

PATRONS SPATIAUX

La distribution de l'âge des tiges en fonction de la distance de la zone préservée ne s'est pas avérée une distribution normale. Les paramètres tels que l'âge maximal, le mode de l'âge et la moyenne, accompagnés par la densité en nombre de tige par hectare ont été calculés en fonction de la distance de la zone préservée pour chaque espèce.

Pour déterminer si le patron de distribution des cohortes de recrutement était similaire en fonction de la distance de la zone préservée, une analyse de covariance faite à l'aide du logiciel S.A.S (1987) a été effectuée pour chaque espèce.

Pour identifier la source de graines de chaque cohorte de recrutement, des analyses de régression ont été effectuées en utilisant la distance de la zone préservée (sous-entendue la source de graines directement après le feu) et/ou la densité de la cohorte initiale

(sous-entendue la nouvelle source de graines dans la forêt établie) comme variables explicatives de la densité des cohortes et ce, pour chaque espèce.

EFFETS DES CONDITIONS DE L'ENVIRONNEMENT

Afin de discerner les facteurs environnementaux qui influencent la densité de la recolonisation de l'épinette blanche et du sapin baumier, des analyses de régression multiple par étapes ont été effectuées. Pour ce faire, les 42 variables de l'environnement échantillonnées sur les sites ont été soumises à une analyse de corrélation. Les variables corrélées entre elles (tableau 1 Annexe C) ou sous le seuil de probabilité déterminé par la correction de Bonferroni (Annexe C) ont été éliminées, pour ne garder que 18 variables utilisables dans les analyses de régression. Les analyses de régression par étapes ont été faites à l'aide de la procédure stepwise (S.A.S., 1987).

Une autre série d'analyses de régression multiple, faite selon la même méthodologie, a été effectuée par cohorte de recrutement pour chaque espèce.

RÉSULTATS

CARACTÉRISTIQUES DÉMOGRAPHIQUES DE LA ZONE PRÉSERVÉE

La végétation arborescente de ce peuplement est composée majoritairement de bouleau blanc qui domine autant en nombre par hectare qu'en surface terrière. Le sapin baumier est la deuxième espèce ayant le plus d'individus et la plus grande surface terrière. Ces deux espèces sont suivies en ordre d'importance par l'épinette blanche, le peuplier faux-tremble, l'épinette noire et quelques pin gris (tableau 1). Le sapin baumier se retrouve en plus grande densité que l'épinette blanche autant chez les individus adultes que chez les semis. Seuls parmi les bouleaux blancs et les sapins baumiers, des individus morts ont été observés. L'âge moyen du sapin baumier de cet flot est de 73 ans tandis que la classe d'âge modale est de 66 ans. Le plus vieux sapin échantillonné est âgé de 154 ans. La population d'épinettes blanches semble plus jeune puisque l'âge moyen est de 64 ans, la classe d'âge modale est de 57 ans et la plus vieille épinette blanche échantillonnée est âgée de 108 ans.

TABLEAU 1. Composition floristique et structure du peuplement de la zone préservée

	SAPIN BAUMIER				ÉPINETTE BLANCHE		BOULEAU BLANC		ÉPIN. NOIRE	PEUP. F-T	PIN GRIS
	VIVANT		MORT		V		V	M	V	V	V
	ADULT	SEMIS	A	S	A	S	A	A	A	A	A
Nbre/ha	710	11770	70	200	274	1158	2000	100	150	200	50
Surf.Te m ² /ha	102.9	47.9	9.8	1.02	50.6	5.2	360.4	25.5	25.7	72.2	15.7
Age moy. Qn-1	72.6 ±19.9				64.2 ±27.2						
Age max.	154				108						
Age min.	24				43						
Age mode	66				57						

La courbe de croissance moyenne des épinettes blanches établies à l'intérieur de la zone préservée, figure 3, montre une suppression de croissance avant 1930. Après cette période suit une augmentation abrupte et soudaine de la croissance radiale. Lorimer (1985) identifie ce phénomène comme une relâche de croissance qui se traduit par quinze années consécutives de croissance rapide donnant des anneaux qui sont environ 50 à 100% plus larges que ceux des quinze années précédentes. Pour Lorimer (1985), une relâche de croissance se rencontre lorsqu'un arbre est exposé à une plus grande intensité de lumière après avoir été réprimé par des arbres voisins en compétition pour la lumière ou par les racines. Cette relâche de croissance semble être associée, ici, à l'ouverture partielle du site à la suite du feu de 1923. Après cette date, la croissance a tendance à se stabiliser. Le ralentissement de la croissance associé à une épidémie est typique. Il est graduel au début et atteint son niveau le plus bas, puis l'arbre retrouve lentement sa croissance normale (Blais, 1962). Le patron de croissance après 1930 ne semble pas montrer de diminution pouvant être associée à une épidémie de Tordeuse des bourgeons de l'épinette.

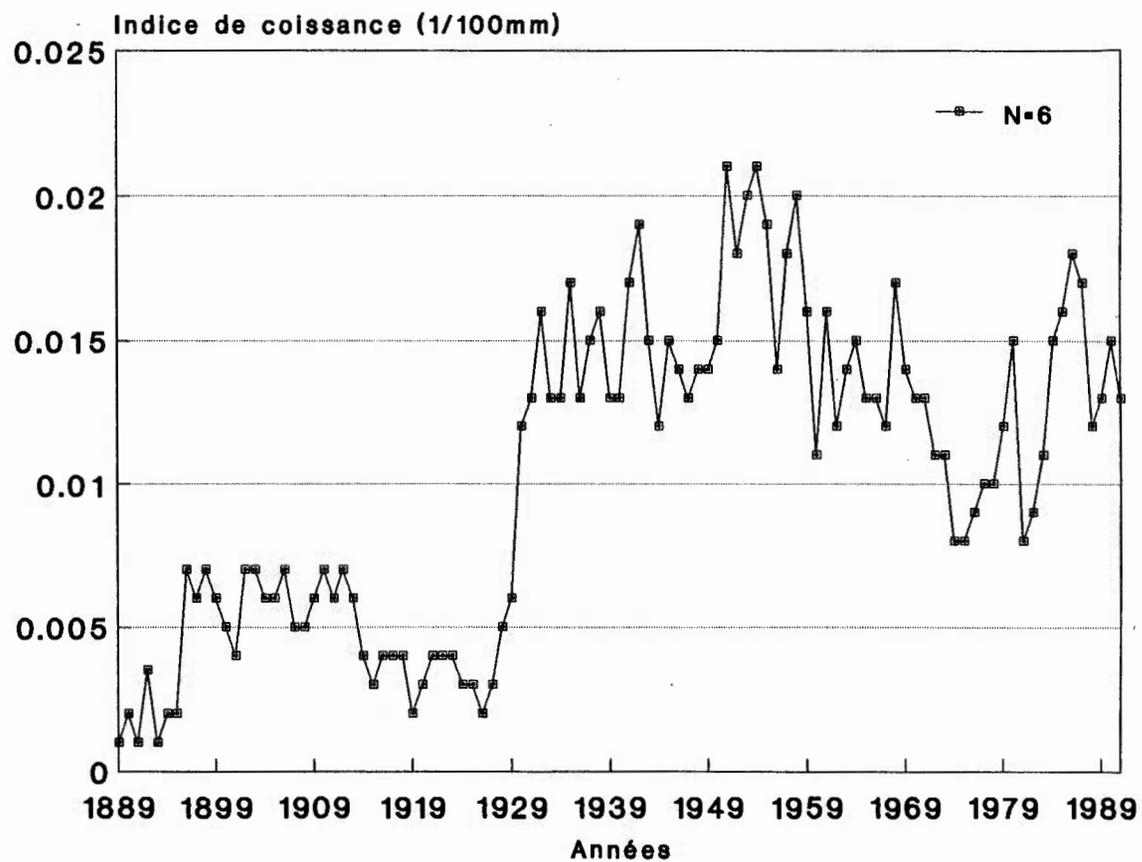


FIG.3. Courbe de croissance indicée de 6 Épinettes blanches

(11 rayons) à l'intérieur de la zone préservée;

indice de croissance en fonction de l'année

ANALYSES DU PATRON DE RÉGÉNÉRATION DE L'ÉPINETTE BLANCHE

STRUCTURE D'ÂGE

La structure d'âge de la population d'épinettes blanches (figure 4) montre un patron de distribution formant une courbe bimodale. Après 68 ans, le patron de la distribution d'âge de la population d'épinettes blanches est caractérisé par deux pics de plus forte densité. Ces deux pics reflètent des périodes où le recrutement et/ou la survie de l'espèce ont été plus favorables. Ces deux périodes de densité élevée sont entre coupées d'une phase durant laquelle peu d'épinettes se sont établies ou ont survécu. Durant la phase initiale de la succession, une première vague de recrutement d'épinettes commence quatre ans après le feu, soit en 1927 et se continue jusqu'en 1946. Cette période constitue le plus abondant pic de régénération et de survie de l'épinette blanche, soit entre 1931 et 1946. Durant la décennie qui suivit, soit entre 1947 et 1960, la densité de recrutement de l'épinette diminue et devient parcimonieuse. Puis une deuxième vague de forte densité de recrutement recommence à partir de 1960. Cette nouvelle vague où le recrutement et la survie sont redevenus favorables dure jusqu'en 1984 et est marquée d'un pic de densité de recrutement se situant entre 1970 et 1978. Le nombre d'établissement d'épinettes blanches durant cette deuxième vague de recrutement est cependant moins abondant que durant la première vague de recrutement lors de la phase initiale de la succession.

La période où le recrutement de l'épinette blanche est le plus important se situe donc au cours de la phase initiale de la succession, c'est-à-dire durant les 25 premières années après la perturbation.

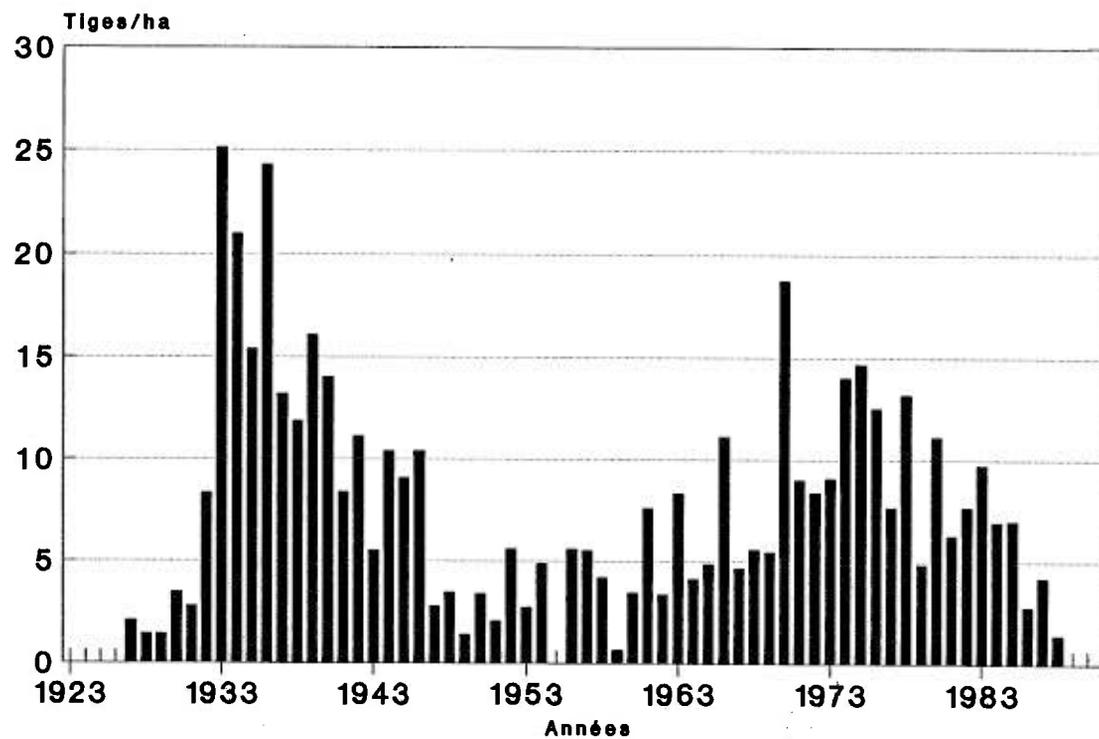
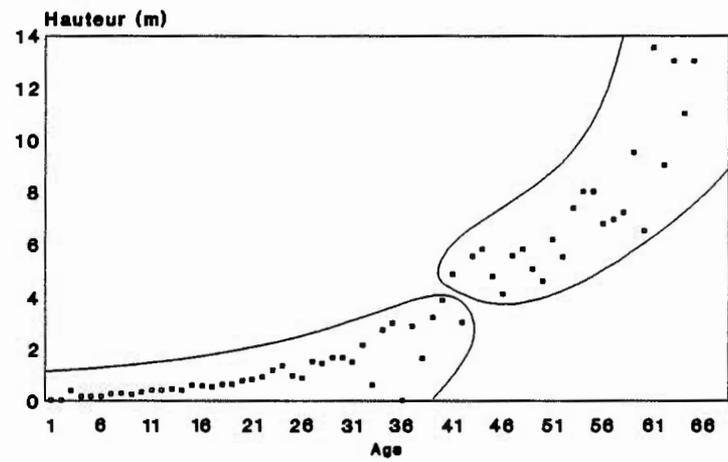
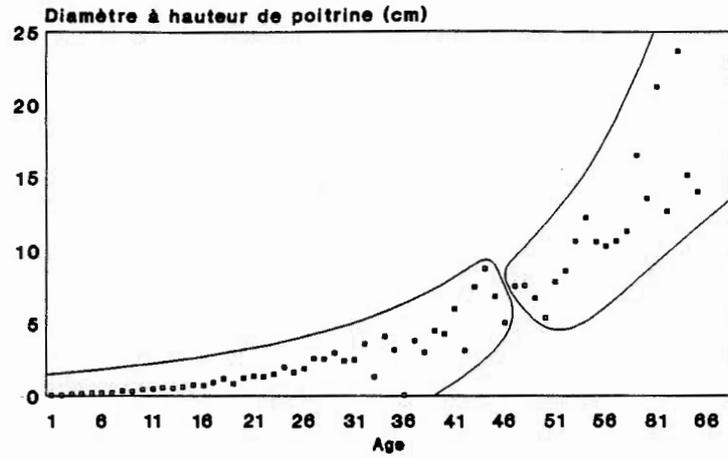


FIG.4. Structure d'âge de la population d'Épinette blanche
N=515

Les graphiques structuraux du diamètre moyen à hauteur de poitrine (DHP) et de la hauteur moyenne par classe d'âge annuelle (figure 5 A et B) nous indiquent qu'après 45 ans les épinettes ont atteint un dhp moyen de plus de cinq centimètres et une hauteur moyenne de plus de quatre mètres, formant ainsi une cohorte dont les individus ont dépassé le stade de gaulis. Cette cohorte s'est établie durant les 22 premières années après le feu, soit de 1923 à 1945. Les épinettes de cette cohorte sont les mêmes épinettes qui constituent la première vague de recrutement décrite par la structure d'âge sur la figure 4. Cette génération d'épinettes qui s'est établie durant la phase initiale de la succession sera identifiée comme la cohorte initiale. Les épinettes de 45 ans et moins sont encore pour la grande majorité aux stades de semis et de gaulis, c'est-à-dire qu'elles ont un diamètre moyen de moins de cinq centimètres et une hauteur moyenne de moins de quatre mètres (figure 5 A et B). Ces épinettes qui se sont implantées dans le peuplement entre 1946 et 1991 constituent la seconde vague de recrutement représentée sur la structure d'âge (figure 4). Cette deuxième cohorte d'épinettes plus jeunes qui se sont établies plus tard dans la succession sera identifiée comme la cohorte de régénération.

Les graphiques structuraux du diamètre moyen à hauteur de poitrine (DHP) et de la hauteur moyenne par classe d'âge annuelle (figure 5 A et B) nous indiquent qu'après 45 ans les épinettes ont atteint un dhp moyen de plus de cinq centimètres et une hauteur moyenne de plus de quatre mètres, formant ainsi une cohorte dont les individus ont dépassé le stade de gaulis. Cette cohorte s'est établie durant les 22 premières années après le feu, soit de 1923 à 1945. Les épinettes de cette cohorte sont les mêmes épinettes qui constituent la première vague de recrutement décrite par la structure d'âge sur la figure 4. Cette génération d'épinettes qui s'est établie durant la phase initiale de la succession sera identifiée comme la cohorte initiale. Les épinettes de 45 ans et moins sont encore pour la grande majorité aux stades de semis et de gaulis, c'est-à-dire qu'elles ont un diamètre moyen de moins de cinq centimètres et une hauteur moyenne de moins de quatre mètres (figure 5 A et B). Ces épinettes qui se sont implantées dans le peuplement entre 1946 et 1991 constituent la seconde vague de recrutement représentée sur la structure d'âge (figure 4). Cette deuxième cohorte d'épinettes plus jeunes qui se sont établies plus tard dans la succession sera identifiée comme la cohorte de régénération.



**FIG.5. Structure de diamètre (haut) et de hauteur (bas)
de la population d'épinettes blanches**

Les deux modèles proposés par Hett and Loucks (1971, 1976), déterminant le taux de mortalité d'une population, ont été effectués pour la population d'épinettes blanches. Une analyse de covariance testant la linéarité de ces deux distributions a ensuite été effectuée pour déterminer lequel des deux modèles convenait le mieux à cette population. Le coefficient de l'analyse de covariance s'est avéré plus fort en utilisant le modèle "exponentiel négatif" ($R^2=0.962$) comparé au modèle "fonction de puissance" ($R^2=0.944$). Le modèle "exponentiel négatif" qui s'exprime par une relation linéaire entre le logarithme du nombre en fonction de l'âge et qui assume une probabilité de mortalité constante a donc été retenue pour déterminer le taux de mortalité des deux cohortes de recrutement.

La figure 6 représente les courbes de survie des cohortes de recrutement de l'épinette blanche ainsi que les droites de régression selon le modèle "Exponentiel négatif". La distribution du Log du nombre cumulé de tiges en fonction de l'âge de la cohorte de régénération s'ajuste mieux au modèle ($R^2=0.977$) que la distribution de la cohorte initiale ($R^2=0.91$). L'équation de ce modèle nous permet de connaître deux paramètres de la distribution d'âge, soient (Yo) l'ajout initial et (b) le taux de mortalité (Hett and Loucks, 1976). Une analyse de covariance comparant les courbes de survie des cohortes montre une différence significative ($P<0.001$) entre les ordonnées à l'origine et les pentes des deux droites du modèle. Cette différence significative dans les coefficients des équations suggère un taux de survie qui diffère entre les deux cohortes. Le coefficient de pente de -0.104 de la cohorte initiale montre un plus fort taux de mortalité que celui de la cohorte de régénération qui est de -0.011 et donc moins élevé.

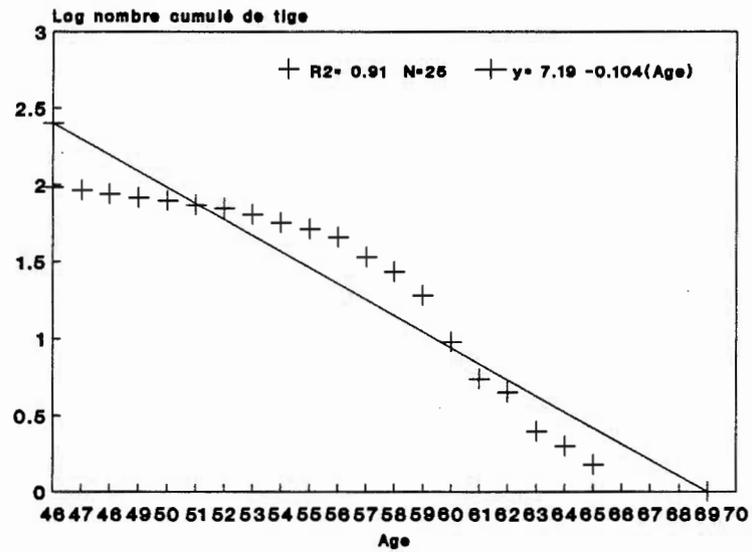
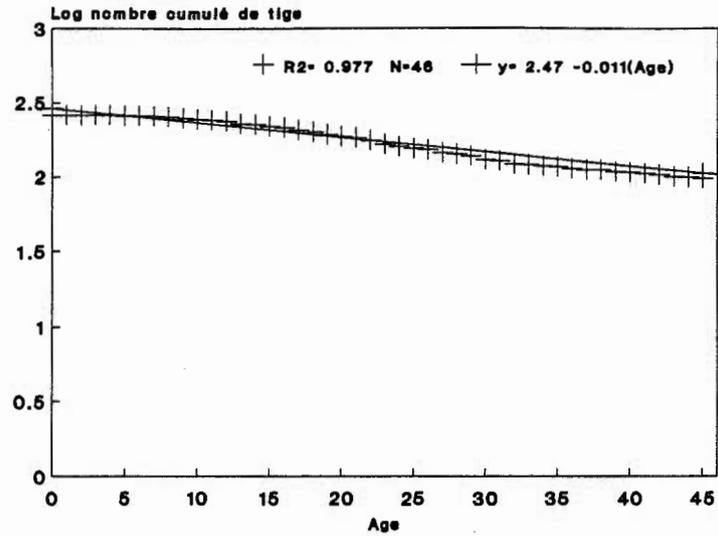


FIG.6. Courbes de survie de l'Épinette blanche

haut) cohorte de régénération bas) cohorte initiale

DISTRIBUTION SPATIALE

Selon les paramètres démographiques (tableau 2) caractérisant la régénération de l'épinette blanche en fonction de la distance de la zone préservée, la densité moyenne diminue au fur et à mesure de l'éloignement de la zone préservée, allant de 1 007 épinettes\ha à 75 épinettes\ha. Les premières épinettes ayant recolonisés le site sont âgées entre 64 à 51 ans. L'âge modal, qui représente l'âge de la majorité des épinettes, en fonction de la distance de la zone préservée fait ressortir deux cohortes distinctes. La cohorte initiale, composée d'individus âgés en majorité entre 47 et 55 ans qui s'est établie jusqu'à 150 mètres et entre 359 et 550 mètres de la zone préservée. Et la cohorte de régénération, composée d'épinettes âgées en majorité entre 8 et 21 ans, qui s'est établie entre 151 et 358 mètres et entre 551 et 2000 mètres de la zone préservée.

TABLEAU 2. Paramètres démographiques caractérisant la régénération de l'épinette blanche en fonction de la distance de la zone préservée

Distance de la zone préservée (m)	0 à 60	61 à 150	151 à 252	253 à 358	359 à 480	481 à 550	551 à 700	701 à 1000	1001 à 1200	1201 à 1600	1600 à 2000
Age Maximum	61	63	61	65	64	51	58	64	58	57	58
Age Modal	52	55	16	15	55	47	9	15	8	10	21
Densité Moyenne (Nbre/ha)	1007 ±844	634 ±445	648 ±321	306 ±189	228 ±175	700 ±0	248 ±197	158 ±188	172 ±76	167 ±81	75 ±35

La figure 7 représente l'effet de la distance par rapport à la zone préservée comme variable explicative de la variabilité de la densité trouvée pour chaque cohorte. L'analyse de régression de la densité de la cohorte initiale en fonction de la distance montre que la variabilité de la densité de cette cohorte est expliquée à 37% ($P < 0.05$) par la distance de la zone préservée. Par contre, la même analyse de régression montre que la distance par rapport à la zone préservée n'explique que 17% ($P < 0.05$) de la densité de la cohorte de régénération. Les résultats d'une analyse de covariance révèlent qu'il n'y a aucune différence significative entre la distribution de ces deux cohortes ($P < 0.0001$), tant au niveau de leur densité au début des transects (ordonnée à l'origine des droites de régression) qu'au niveau de l'effet de la distance de la zone préservée sur l'établissement respectif de ces deux cohortes (pente des droites de régression). La densité de ces deux cohortes plus abondante à proximité de la zone préservée diminue avec la distance de la zone préservée, formant cependant un pic d'établissement vers 550 mètres de distance. Cette augmentation de recrutement semble être plutôt associée au fait qu'un seul quadrat a été échantillonné dans cette classe de distance qu'à un phénomène particulier.

Pour vérifier si la cohorte initiale n'aurait pas une influence comme source de graines sur la densité de la cohorte de régénération, la densité de cette première cohorte a été intégrée dans le modèle de régression avec la distance de la zone préservée (tableau 6, annexe A). Le coefficient de régression a alors doublé atteignant un R^2 de 0.36 ($P < 0.0001$), cependant la distance de la zone préservée devient une variable non significative ($P = 0.5868$). Par contre, si on enlève du modèle de régression la distance par rapport à la zone préservée, la densité de la cohorte initiale peut prédire à elle seule 36% de la variabilité de la cohorte de régénération ($P < 0.0001$). La variabilité de la densité de la cohorte de régénération peut donc être prédite de manière deux fois plus fiable par la densité de la cohorte initiale.

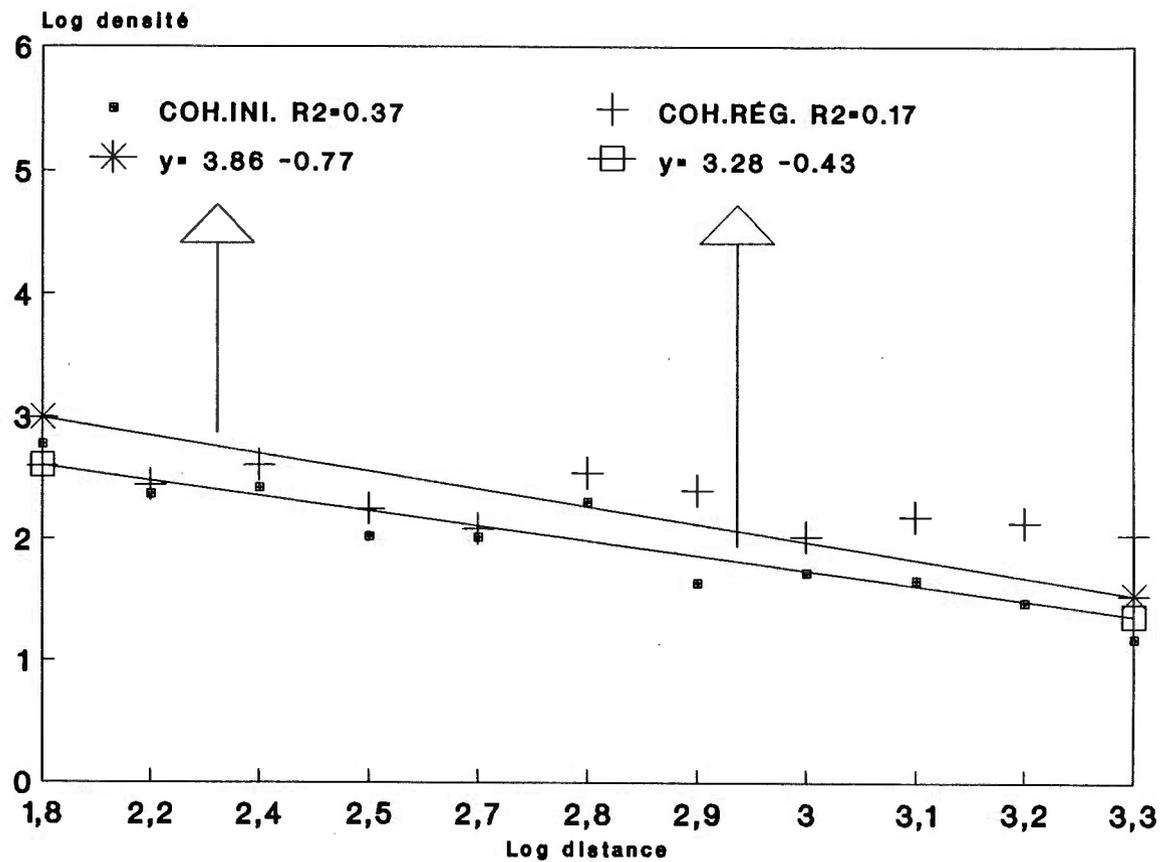


FIG.7.Régressions entre la densité des cohortes de recrutement de l'Épinette blanche et la distance de la zone préservée

ANALYSES DU PATRON DE RÉGÉNÉRATION DU SAPIN BAUMIER

STRUCTURE D'ÂGE

La structure d'âge du sapin baumier (figure 8) établit le début de la colonisation de cette espèce en 1928, soit cinq ans après le feu. Cependant la structure d'âge de cette espèce montre peu d'individus durant la phase initiale de la succession, soit jusqu'en 1946. Après 1946, le nombre d'individus augmente formant un pic de densité dans les classes d'âge jeune. Dans cette succession, l'établissement de la population de sapin baumier décrit une distribution en "J" inversé où l'on rencontre beaucoup d'individus dans les classes d'âge jeune, soient chez les semis et les gaulis et peu de vieux sapins. Cette structure d'âge nous révèle donc une population relativement jeune qui montre un pic d'établissement depuis une trentaine d'années, peu d'individus durant la phase initiale et une absence de tiges les deux dernières années avant l'échantillonnage.

Comme pour l'épinette blanche, des graphiques du DHP et de la hauteur moyenne (figure 9 A et B) ont été utilisés pour définir deux cohortes de recrutement lors de la recolonisation du sapin baumier. La cohorte initiale comprend les sapins ayant pour la majorité dépassé le stade de gaulis avec un DHP moyen supérieur à cinq centimètres et une hauteur moyenne de plus de deux mètres. Ces sapins se sont établis de 1923 à 1945 durant la phase initiale de la succession. La cohorte de régénération regroupe les sapins encore majoritairement aux stades de semis et de gaulis, c'est-à-dire ayant moins de deux mètres et moins de cinq centimètres de DHP. Cette cohorte regroupe les trois-quarts des sapins échantillonnés (figure 8). Cette génération de sapins, établie après 1946, comprend les sapins de moins de 45 ans et forme une vague d'établissement importante et continue (figure 8).

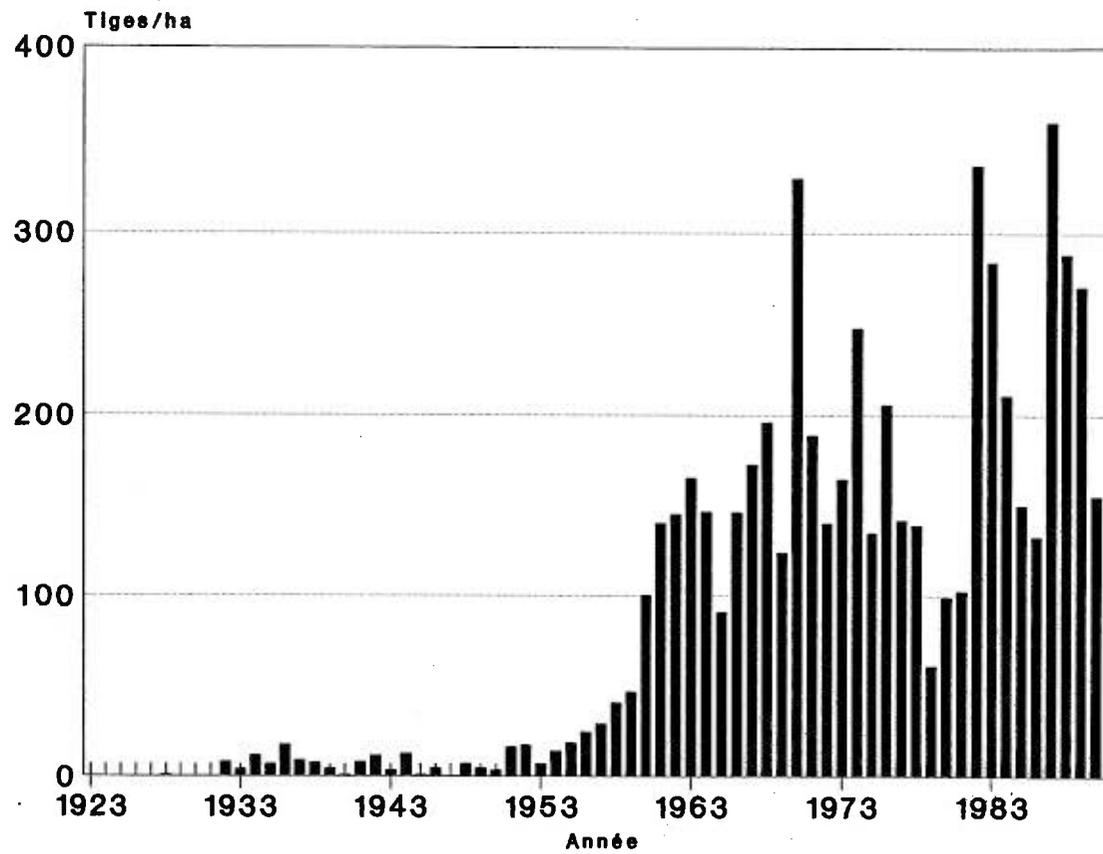


FIG.8. Structure d'âge du Sapin baumier
N=1450

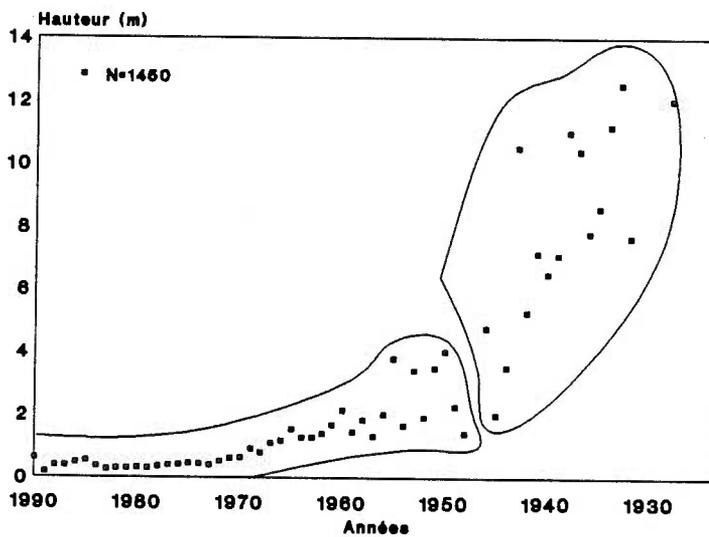
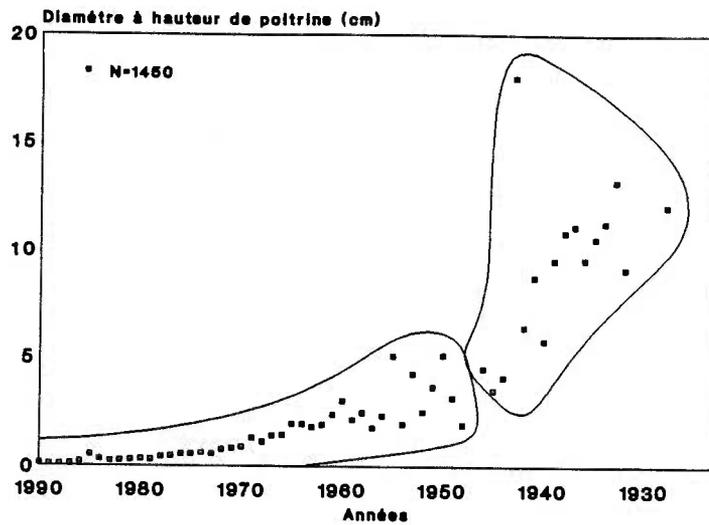


FIG.9. Structure de diamètre (haut) et de hauteur (bas) de la population de sapins baumiers

Comme pour l'épinette blanche, la comparaison des coefficients de régression des covariances effectuées sur les deux modèles de survie montre que le coefficient du modèle "Exponentiel négatif" de 0.966 ($P < 0.05$) est plus élevé que celui du modèle "fonction de puissance", qui est de 0.902 ($P < 0.05$). Selon l'analyse de covariance effectuée entre les modèles "Exponentiel négatif" des deux cohortes de recrutement de sapin baumier (figure 10), les ordonnées à l'origine et les pentes de ces droites sont significativement différentes ($P < 0.0001$). Pour les deux cohortes de sapin baumier, comme pour celles de l'épinette, le taux de mortalité représenté par le coefficient de pente est significativement plus élevé pour la cohorte initiale (-0.078) que pour la cohorte de régénération (-0.041).

DISTRIBUTION SPATIALE

Les paramètres démographiques du sapin baumier (tableau 3) indiquent que la densité des Sapins baumiers diminue en fonction de la distance de la zone préservée, allant de 7 150 tiges/ha à 362 tiges/ha. La cohorte initiale de cette espèce semble avoir pu recoloniser le site aussi loin que 2 000 m puisque l'âge des plus vieux sapins est de 63 à 36 ans, cependant une grande majorité de ces individus se sont implantés entre 250 et 350 mètres (âge modal). L'âge modal du sapin en fonction de la zone préservée nous révèle une cohorte de régénération récente, caractérisée par une majorité d'individus en dessous de 23 ans, se distribuant de la zone préservée jusqu'à 2000 mètres à l'intérieur de la surface brûlée.

TABLEAU 3. Paramètres démographiques caractérisant la régénération du sapin baumier en fonction de la distance de la zone préservée

Distance de la zone préservée (m)	0 à 60	61 à 150	151 à 252	253 à 358	359 à 480	481 à 550	551 à 700	701 à 1000	1001 à 1200	1201 à 1600	1600 à 2000
Age Maximum	59	63	58	59	57	36	53	55	52	46	40
Age Modal	17	21	21	30	21	9	23	23	21	15	20
Densité Moyenne (Nbre/ha)	7150 ±5320	5486 ±9062	3606 ±4407	2230 ±1422	1141 ±1294	1300 ±0	1430 ±990	515 ±552	433 ±247	380 ±311	362 ±53

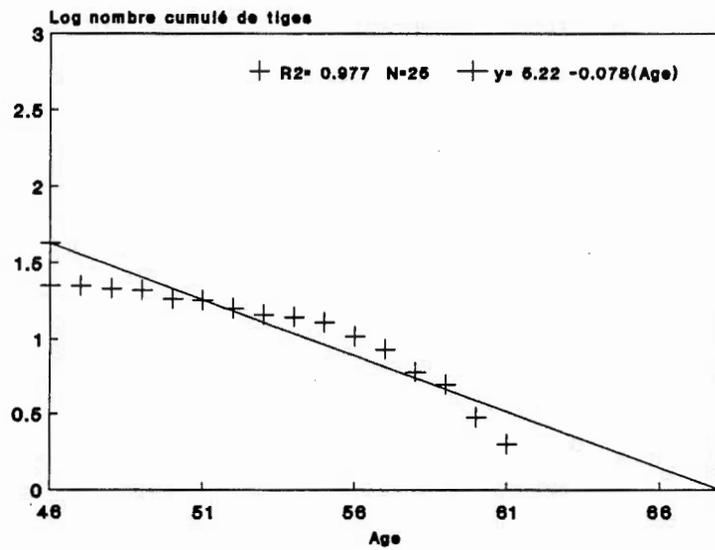
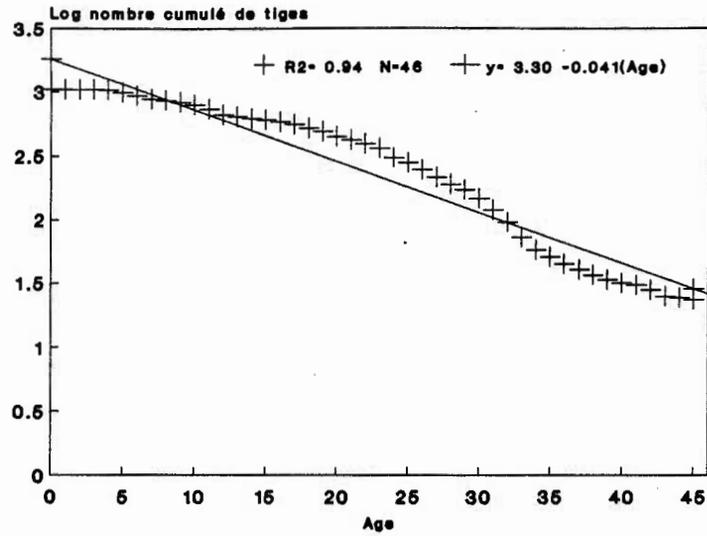


FIG.10. Courbes de survie du Sapin baumier
haut) cohorte de régénération bas) cohorte initiale

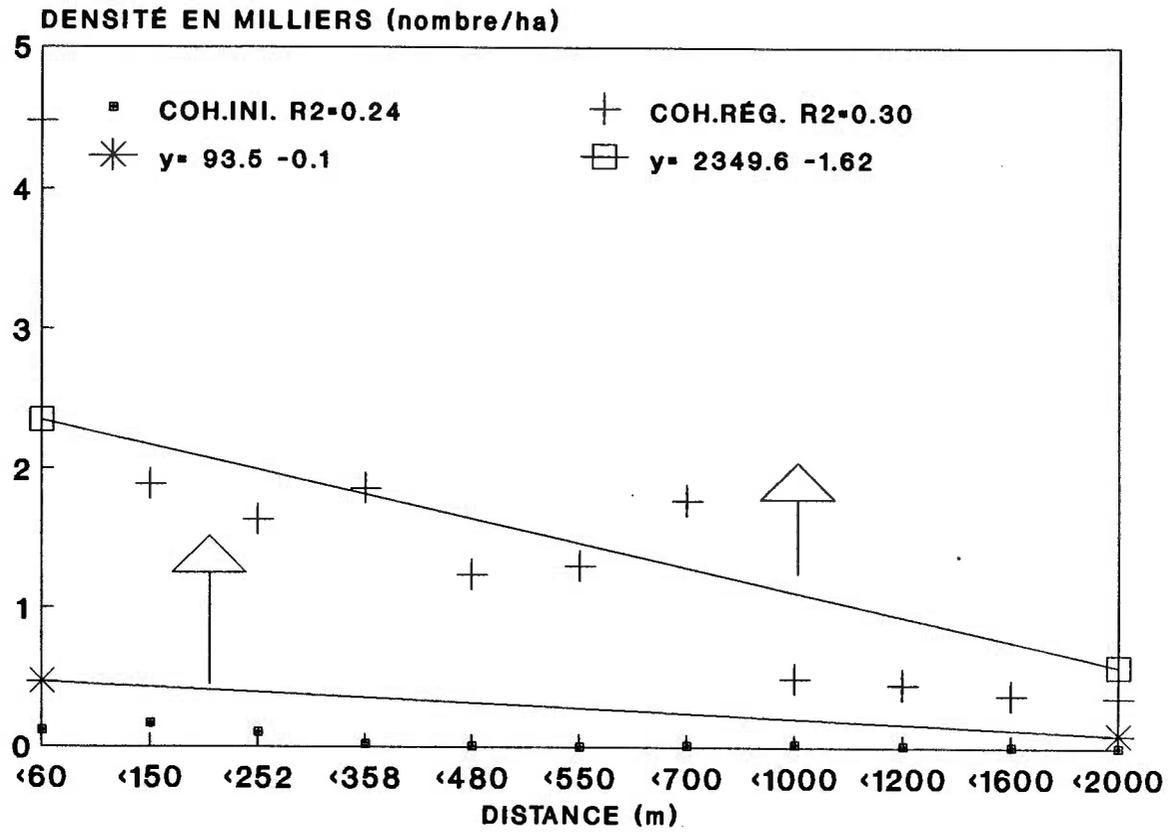


FIG.11.Régressions entre la densité des cohortes de
recrutement du Sapin baumier et de la distance
de la zone préservée

Une analyse de covariance a été effectuée sur les droites régressions décrivant la distribution de la densité des deux cohortes en fonction de la distance de la zone préservée. Les résultats de cette covariance indiquent une différence significative ($P < 0.05$) entre la densité de ces deux cohortes au début des transects (ordonnée à l'origine); aucune différence cependant au niveau de la distribution de leur densité au fur et à mesure de l'éloignement de la zone préservée (pentes des régressions) (figure 11). La différence dans la densité proche de la zone préservée est due à la faible présence de la cohorte initiale par rapport à la cohorte de régénération.

Les résultats des analyses de régression faites sur les cohortes de Sapins baumiers montrent que la variabilité de la densité de la cohorte initiale peut être prédite par la distance de la zone préservée pour une fiabilité de 39% ($P < 0.05$) et pour une fiabilité de 42% ($P < 0.05$) pour la cohorte de régénération. L'analyse de régression multiple de la densité de la cohorte de régénération, expliquée par la distance de la zone préservée et par la densité de la cohorte initiale, est significative ($P < 0.05$), atteignant un coefficient de régression de 0.74 ($P < 0.05$) (tableau 7, annexe A). Ce coefficient est beaucoup plus élevé que celui de l'analyse de régression précédente où la densité de la cohorte de régénération n'était expliquée que par la distance de la zone préservée. Lorsque la distance de la zone préservée est retirée de ce modèle de régression, la densité de la cohorte initiale explique encore 61% ($P < 0.05$) de la variabilité de la densité de la cohorte de régénération. Ces résultats, comme ceux de l'épinette blanche, font ressortir la densité de la cohorte initiale comme la variable la plus importante pour expliquer la densité de la cohorte de régénération.

**TABLEAU 4. Prédiction de la densité de la régénération
de l'Épinette blanche**

ÉPINETTE BLANCHE

VARIABLES ENTRÉES	R PARTIEL	R ² MODELE	C(p)	F VALUE	PROB >F	EFFET
TRANSECT	0.2964	0.2964	18.67	15.16	0.0004	+
DISTANCE	0.2382	0.5346	2.84	17.91	0.0002	-

COHORTE INITIALE

VARIABLES ENTRÉES	R PARTIEL	R ² MODELE	C(p)	F VALUE	PROB >F	EFFET
DISTANCE	0.3699	0.3699	26.05	23.48	0.0001	-
TRANSECT	0.2531	0.6230	2.32	26.17	0.0001	+

COHORTE DE RÉGÉNÉRATION

VARIABLES ENTRÉES	R PARTIEL	R ² MODELE	C(p)	F VALUE	PROB >F	EFFET
DISTANCE	0.1777	0.1777	6.26	9.07	0.0044	-
SOL	0.0876	0.2653	3.33	4.88	0.0327	+

La prédiction de la densité de la cohorte initiale d'épinettes blanches est possible à 62% par deux paramètres de l'environnement (tableau 4), soient en ordre d'importance: l'effet "transect" avec un pouvoir de prédiction de 37% et la distance de la zone préservée avec 25%. Comme pour tout l'échantillon de la population d'épinettes, l'effet "transect" est positif, donc la densité de la cohorte initiale s'avère plus abondante sur les transects tirés sur les dépôts morainiques. L'effet de la distance de la zone préservée reste également négatif.

La prédiction de la densité de la cohorte de régénération d'épinettes blanches est possible à 26% par deux variables explicatives, soient la distance par rapport à la zone préservée et l'épaisseur de la couche organique du sol. La distance par rapport à la zone préservée se trouve le paramètre le plus prédictif expliquant 18% de la variabilité de la densité de cette cohorte. L'épaisseur de la couche organique du sol, quant à elle, explique 9% de la variabilité de la densité, et son effet sur la densité de cette cohorte est positif, c'est-à-dire que plus la couche de matière organique au sol s'épaissit plus la densité augmente.

ANALYSES DE RÉGRESSION DE LA RÉGÉNÉRATION DU SAPIN BAUMIER

Contrairement à l'épinette blanche, la distance par rapport à la zone préservée est la première variable en importance contrôlant la régénération en sapin baumier (tableau 5). La distance de la zone préservée explique, à elle seule, 45% de la variabilité de la densité de cette espèce. L'effet de la variable "distance" est négatif, donc la densité du sapin est plus abondante proche de la zone préservée et diminue au fur et à mesure de l'éloignement de cette zone.

**TABLEAU 5. Prédiction de la densité de la régénération
du Sapin baumier**

SAPIN BAUMIER

VARIABLES ENTRÉES	R PARTIEL	R ² MODELE	C(p)	F VALUE	PROB >F	EFFET
DISTANCE	0.4538	0.4538	93.08	29.91	0.0001	-
TRANSECT	0.3097	0.7635	23.02	45.84	0.0001	+
FEUILLES	0.0424	0.8059	15.16	7.42	0.0101	-
ARBRES	0.0590	0.8649	3.44	14.39	0.0006	+
EXPOSITION	0.0134	0.8783	2.32	3.52	0.0697	+

COHORTE INITIALE

VARIABLES ENTRÉES	R PARTIEL	R ² MODELE	C(p)	F VALUE	PROB >F	EFFET
DISTANCE	0.3959	0.3959	8.86	11.79	0.0030	-
ARBRES	0.2325	0.6283	1.29	10.63	0.0046	+

COHORTE DE RÉGÉNÉRATION

VARIABLES ENTRÉES	R PARTIEL	R ² MODELE	C(p)	F VALUE	PROB >F	EFFET
ARBUSTES	0.4455	0.4455	42.47	33.75	0.0001	-
DISTANCE	0.2163	0.6619	12.29	26.23	0.0001	-
TRANSECT	0.0755	0.7374	3.06	11.50	0.0016	+

La deuxième variable en importance expliquant la densité de la régénération en sapin est l'effet "transect". Ce facteur détermine 31% de la variabilité de la densité des sapins. Comme pour l'épinette blanche, la densité du sapin baumier semble défavorisée sur les transects effectués sur les dépôts argileux et elle est avantagée sur les transects tirés sur les dépôts morainiques. Ces deux facteurs mis ensemble prédisent jusqu'à 76% de la variabilité de la densité de la régénération du sapin. Pour cette espèce d'autres variables sont rentrées dans le modèle de régression, cependant leur pouvoir de prédiction beaucoup plus faible n'est pas comparable aux deux variables précédentes. Ainsi, le pourcentage de feuilles au sol expliquant 4% de la densité a un effet négatif, c'est-à-dire que plus le pourcentage de feuilles au sol augmente plus la densité diminue. Le recouvrement arborescent prédit 6% de la variabilité de la densité avec un effet positif. Enfin, l'exposition du site influence pour 1% la régénération avec un effet positif. Il semble donc qu'une augmentation du recouvrement arborescent, qu'une diminution de feuilles mortes au sol et qu'une exposition plutôt Nord favorise la densité de la régénération en sapin. Tous ces facteurs de l'environnement mis ensemble atteignent un coefficient de prédiction de 86%.

La distance de la zone préservée (tableau 5) explique 39% de la régénération de la cohorte initiale du Sapin. Cette variable se trouve la première à rentrer dans le modèle de régression. La deuxième variable en importance expliquant la densité de cette cohorte est le recouvrement arborescent avec un pouvoir de prédiction de 23%. Ce paramètre détient un effet positif, c'est-à-dire que la densité de cette cohorte augmente en fonction du pourcentage de recouvrement arborescent. Ces deux paramètres mis ensemble expliquent 63% de la variabilité de la densité de la cohorte initiale de sapins baumiers après feu. Pour la cohorte de régénération de sapins, le facteur contrôlant le plus la densité se révèle le recouvrement arbustif. Cette variable explique 45% de la densité de la régénération récente de sapins et son effet est négatif, c'est-à-dire que la densité de cette cohorte diminue en fonction de l'augmentation du pourcentage du recouvrement arbustif. La distance de la zone préservée prédit 22% de la densité de la régénération récente du sapin. Le troisième paramètre rentré dans le modèle de régression, la variable "transect", explique

8% de la densité. La variabilité de la densité de la cohorte de régénération peut donc être prédite à 74% par ces trois facteurs de l'environnement.

DISCUSSION

CONDITIONS ANTÉRIEURES AU FEU

La forêt d'origine, avant le feu intense qui initia la succession en 1923, fut elle-même initiée par un feu ayant eu lieu en 1760 (Dansereau et Bergeron, 1993). De cette forêt, quelques îlots ont échappé à la destruction par le feu de 1923 et ont pu ainsi agir comme source de graines pour la recolonisation du sapin baumier et de l'épinette blanche. Le sapin baumier et l'épinette blanche -qui ne produisent ni de banque de graines ni de reproduction végétative- ne peuvent réenvahir un site perturbé par le feu que par leur seule capacité de dissémination de graines (Fowells, 1965). Les espèces arborescentes de cette zone préservée sont caractéristiques d'une bétulaie blanche à sapin où prédominent le bouleau blanc avec le sapin baumier et l'épinette blanche comme espèces codominantes (tableau 1). Les populations de sapins baumiers et d'épinettes blanches à l'intérieur de cette zone ont une densité et une structure d'âge assez élevées pour nous permettre de supposer que la disponibilité de graines n'a pas été un facteur limitant, sans pourtant nous assurer que cette pluie de graines ait été constante depuis le début de la recolonisation. Il est également important de remarquer que la densité et la surface terrière du sapin baumier, dans cet îlot de forêt d'origine, sont au moins deux fois plus élevées que celles de l'épinette blanche. Ce rapport de densité entre les deux espèces est assez similaire à celui qui caractérise leur distribution au Québec. L'épinette blanche se retrouve partout au Québec où le sapin baumier est présent, mais dans une proportion plus faible, en effet l'épinette blanche comprend 5% et du volume total de toutes les espèces au Québec alors que le sapin baumier couvre 22% (Blais, 1984).

STADE INITIAL - LES DIX PREMIÈRES ANNÉES APRÈS LE FEU

Pour mieux saisir l'impact des différentes variables affectant le patron de recrutement de l'épinette blanche et du sapin baumier, il nous est apparu important de relier l'établissement par cohortes à l'autoécologie de ces espèces et aux conditions environnementales du site qui prévalaient aux différents stades de succession. Le feu de

1923, couvrant une superficie de 3 282 ha a atteint, selon Dansereau (1990), un niveau d'intensité suffisant pour tuer la très vaste majorité des individus sur les sites incendiés et enclencher le recrutement d'une nouvelle cohorte d'arbres. Selon la table de corrélations entre la superficie des feux et leur intensité de Van Wagner (1983), le feu de 1923, de moyenne superficie, a pu atteindre une intensité létale ($>1\ 500\ \text{kw/m}$) lors de son parcours dans les zones plus xériques et libres de barrières naturelles. Cependant la survie d'une plus grande proportion d'individus ou de groupe d'individus, au moins à la marge des secteurs incendiés, a pu être observée, notamment dans les milieux mésiques ou hydriques qui caractérisent les zones préservées (Dansereau, 1990). À part ces zones préservées, le feu de 1923 semble avoir été de forte intensité et, en détruisant la forêt d'origine, a soumis le site à une ouverture totale et à un rayonnement solaire de 100 %. De par l'intensité de ce feu, la litière et l'horizon organique du sol ont sûrement été réduits en cendres, permettant alors un apport élevé d'éléments nutritifs. Ces nouvelles conditions du site après feu deviennent les caractéristiques des lits de germination et des sites d'établissement des cohortes initiales.

L'épinette blanche et le sapin baumier se sont implantés sur le site durant la phase initiale de la succession, cependant leur patron de recolonisation et leur taux de recrutement n'ont pas été similaires. La stratégie de recolonisation de l'épinette blanche s'apparente à celle d'une espèce pionnière où le taux d'établissement est le plus important durant la phase initiale du développement du peuplement (figure 4). Alors que le sapin baumier se montre une espèce très prolifique avec un fort taux de recrutement au stade intermédiaire de la succession, celui-ci semble moins bien se régénérer au début de la recolonisation du peuplement, où son taux d'établissement est le plus faible, restant malgré tout comparable à celui de l'épinette blanche (figure 8).

D'après nos résultats, ces deux conifères ne semblent pas s'être réintroduits dans la forêt directement après le feu. Le pic de densité de la première vague de recrutement de l'épinette blanche ne débute que dix ans après le feu soit en 1933 et se maintient jusqu'en 1946. La première cohorte de recrutement du sapin baumier n'occupe le site de

manière significative qu'en 1932 soit 9 ans après le feu et sa densité reste faible jusqu'en 1951.

Ce délais dans la réinvasion du site (également observée dans l'étude de Bergeron et Charron (1994)) peut-être dû à des conditions de site limitantes pour la germination et l'établissement. L'accumulation de cendres après feu, selon Heikinheimo (1915), inhibent la germination et le taux de croissance des semis (dans Ahlgren et Ahlgren, 1960). Une intensité lumineuse et une température au sol trop élevée peuvent s'avérer d'autres conditions limitantes pour ces espèces (Thomas et Wein, 1985; Sims et al., 1990). La levée des graines du sapin est également limitée par des conditions d'humidité et d'ombre qui, selon Thomas et Wein (1985), sont dépendantes du couvert végétal et de la profondeur de la matière organique. Thomas et Wein (1985) conclurent également que même dans un sol minéral, la germination peut être pauvre en raison du besoin apparent des semis pour des conditions d'ombre et d'humidité adéquates car ceux-ci sont très susceptibles à la sécheresse et aux dommages causés par la lumière durant les premières années.

Ce délais dans la régénération de l'épinette blanche et du sapin baumier peut également être l'effet d'un manque de production de graines par des semenciers amoindris par une infestation d'insectes défoliateurs. Il est maintenant connu grâce à l'étude de Morin, Laprise et Bergeron (1993) que la région abitibienne a été infestée par trois grandes épidémies de Tordeuse des bourgeons de l'épinette au 20^{ième} siècle. La plus vieille épidémie de 1919 à 1929 a sûrement infesté le peuplement d'origine. L'épidémie de 1919 à 1929 semble avoir été déterminante sur la croissance des l'épinettes blanches de la zone préservée puisque celles-ci démontrent une relâche de croissance importante à partir de 1929 (figure 3). La défoliation des arbres hôtes par cet insecte provoque des pertes de volume de l'arbre, une diminution dans la vigueur des racines et des radicules, une inhibition de l'arbre à initier le développement des fleurs et la production de graines, une baisse dans la taille de l'arbre par une destruction du houppier, une augmentation de la pourriture du bois, des difformités et ultimement la mort de l'arbre (Ostaf, 1984). Selon les recherches de Blais (1958), la mort des sapins survient de cinq à huit ans après

une diminution répétée de la croissance annuelle. On peut donc supposer que les effets de l'épidémie de tordeuse de 1919 à 1929 et du feu de 1923 ont affecté suffisamment les semenciers de ces deux conifères dans les zones préservées en amoindrissant la production de graines et en décalant le début de la recolonisation. La présence de pin gris à l'intérieur de la zone préservée s'avère également un indice que cette zone a été perturbée par le feu.

Il apparaît donc que la germination et l'établissement du sapin baumier et de l'épinette blanche ont été inhibés durant les dix premières années après le feu. Ce manque de régénération pourrait être attribué à une faible disponibilité de graines ou à un manque de niches de régénération adéquates. Il serait cependant nécessaire d'étudier la régénération de ces espèces directement après un feu plus récent pour pouvoir confirmer cette période d'inhibition et sa cause.

Tandis que la recolonisation de l'épinette blanche ne semble avoir été perturbée que durant les dix premières années après le feu, le sapin baumier présente une faible régénération durant les trente premières années du repeuplement de la forêt. Plusieurs hypothèses pourraient expliquer ce faible recrutement de sapins baumiers durant la phase initiale du peuplement. L'une d'elles serait que la régénération a été bonne durant cette période, mais que les individus ont graduellement été éliminés par sénescence et mort naturelle. Le sapin baumier est connu pour avoir une longévité moins élevée que celle de l'épinette blanche (Fowells, 1965). Cependant, dans le cas de cette hypothèse, on aurait dû observer dans la population de sapins en régénération un taux de mortalité élevé chez les individus âgés de la cohorte initiale et parallèlement une distinction moins importante des diamètres moyens entre les deux cohortes. Or, seulement quelques sapins morts de diamètre moyen ont été retrouvés à 150 et à 350 mètres de la zone préservée (figure 12, annexe B).

Une deuxième hypothèse possible serait que l'épidémie de Tordeuse des bourgeons de l'épinette de 1919 à 1929 ait rétrogradé la structure d'âge de la population de sapins baumiers à l'intérieur de la zone préservée. Cette population, source de graines, rétrogradée aux stades de semis et de gaulis n'aurait plus apporté la pluie de graines

nécessaire à une régénération abondante. Il est en effet connu que la Tordeuse des bourgeons de l'épinette, lorsque l'épinette blanche et le sapin baumier sont présents, préfère le sapin baumier en s'attaquant plus particulièrement aux arbres portant des fleurs (Blais, 1958). Cette période de faible recrutement chez le sapin baumier peut coïncider avec le temps requis pour que les sapins de la zone préservée atteignent l'âge optimum de production de graines, qui est de quarante ans, pour réinitier une dissémination de graines (Sims et al., 1990).

Ce délai de régénération du sapin baumier, plus long que celui de l'épinette, peut également être dû au fait que le sapin s'établit mal en milieu ouvert où les conditions de germination et de croissance, trop sèches, lui sont non favorables.

Pour ces deux conifères, la distance par rapport à la zone préservée s'avère être la variable ayant le plus de pouvoir de prédiction du patron de recolonisation au stade initial de la succession. Selon les études antérieures, la capacité maximale de dispersion d'une épinette blanche adulte est de 100 à 300 mètres (Lutz, 1956; Fowells, 1965; Zasada, 1971) et d'environ 160 mètres pour un sapin baumier (Sims et al., 1990). Les distances de dispersion des graines se révèle cependant beaucoup plus grandes dans notre étude que celles rapportées dans la documentation existante. Cette plus grande distance de dispersion pourrait être expliquée par des moyens de transport de graines autres que le vent, dont la documentation sur les données de distance de dispersion ne tient pas compte. Cette dispersion secondaire, par la fonte des neiges ou par les rongeurs, a le potentiel de réorganiser dans l'espace la pluie de graines et de l'étendre considérablement (Fenner, 1985). La plus grande sensibilité du sapin baumier à la distance par rapport à la source de graines, comparativement à l'épinette blanche, peut s'expliquer par la différence de capacité de dispersion de ces espèces et par la différence entre la grosseur de leurs graines (tableau 4 et 5). De plus, la majorité des graines de sapin baumier tombent directement en dessous des arbres reproducteurs du fait de leur poids et de leur taille, quatre fois plus élevés que celle de l'épinette blanche (Anonyme, 1948), et que les graines de sapin restent fréquemment attachées à leur écaille (Fowells, 1965; Sims et al., 1990).

Tandis que l'épinette semble envahir le site avec des individus isolés sur une grande distance -la majorité de la pluie de graines de la cohorte initiale a voyagé sur ce site aussi loin que 2 000 m- le sapin semble recoloniser le site d'une manière plus groupée et ce, sur une moins grande distance. La cohorte initiale du sapin se situant majoritairement proche de la zone préservée semble réenvahir le site par des fronts qui avancent (tableau 2 et 3).

Lors de l'établissement de la cohorte initiale de l'épinette blanche, le lit de germination est probablement devenu de la matière organique à différents stades de combustion sur le sol minéral, ce qui procure à la texture du sol une prépondérance déterminante dans la tournure du succès de germination et d'établissement. D'après les résultats de nos analyses, la densité d'établissement de la régénération de l'épinette blanche semble être favorisée sur des sols de textures sableuses à limoneuses dérivant de dépôts de surfaces morainiques (tableau 4). Ce qui suggère que les sols contenant plus de 45% d'argile n'offrent pas un lit de germination favorable à l'établissement de cette espèce. Effectivement, les sols à textures sableuses sont reconnus pour être moins fertiles que les sols argileux, mais offrent un sol plus aéré accompagné d'un meilleur drainage avec des conditions plus stables tout au long de la saison de croissance (Barbour et al., 1987). De plus, les sols argileux de la région à l'étude sont qualifiés de lourds, ils deviennent saturés d'eau avec une aération déficiente au printemps et cimentés durant les mois d'été rendant ainsi le sol imperméable à l'eau et à l'air. Ces sols à texture fine induisent beaucoup de mortalité pendant l'implantation des semis en empêchant une pénétration adéquate des racicules (Pomeroy, 1949) et ils supportent une flore après feu plus dense que les sols de texture sableuse (Lynton Martin, 1956), ce qui limite sérieusement la capacité de régénération de l'épinette blanche qui a des semis très petits et peu adaptés à la compétition (Fowells, 1965; Eis, 1967).

Par contre, le dépôt de surface et la texture du sol ne semblent pas influencer l'établissement de la cohorte initiale du sapin baumier (tableau 5). Ce conifère, ayant un plus long système racinaire avec une racine pivotante lorsqu'il est jeune, est probablement moins sensible que l'épinette blanche à ces facteurs de l'environnement. Cependant,

la relation entre le pourcentage de recouvrement arborescent et la densité de la cohorte initiale du sapin est positive. Ce qui nous laisse croire que le succès d'établissement du sapin lors de la phase initiale de la succession est, en deuxième lieu, assujéti à la présence d'un repeuplement par les espèces pionnières arborescentes. En effet, on sait qu'une fois le semis établi, sa première croissance se trouve largement déterminée par la quantité et le caractère de la compétition au-dessus de lui (Fowells, 1965). Ajoutons que le sapin présente une croissance maximale à 45% de lumière (Logan, 1969; Thomas et Wein, 1985).

PÉRIODE PRÉ-ÉCLAIRCIE NATURELLE -TRENTÉ ANS APRÈS LE FEU

La période de déclin dans la densité d'établissement de l'épinette blanche entre 1947 et 1959 (figure 4) a pu être le résultat de deux événements particuliers, soit d'une période de diminution dans la production de graines, soit d'une période de non réceptivité du lit de germination pour cette espèce, provoquant une mortalité élevée au niveau de la germination ou de l'établissement juvénile.

Parmi les épidémies plus récentes qui ont affecté la région après le feu de 1923, celle de 1930 à 1950 aurait été particulièrement virulente entre 1941 et 1949 (Hardy et al., 1986 et Brown, 1970; dans Morin, Laprise et Bergeron, 1993). Cependant, à ce stade de l'évolution de la succession, la zone préservée était déjà isolée de la forêt d'origine par un jeune peuplement en régénération et devait donc être moins susceptible aux attaques de tordeuses des bourgeons de l'épinette (Maclean et Ostaff, 1989). De plus, la période sans régénération allant de 1947 à 1959 est d'environ dix ans plus longue que la période d'infestation par la Tordeuse. Pour réfuter cette hypothèse, on peut également ajouter que la croissance des épinettes de la zone préservée s'est avérée bonne depuis 1951, ce qui nous permet de supposer une bonne production de graines depuis 1951.

Ce déclin de régénération déjà observé par Dix et Swan (1971) en

Saskatchewan a été interprété comme une germination inadéquate causée par des conditions environnementales limitantes. Cette période de déclin dans le taux d'établissement correspond au stade intermédiaire de la succession, c'est-à-dire au moment où les espèces pionnières, autant herbacées, arbustives, qu'arborescentes, sont bien implantées et forment alors une canopé, une sous-canopé où se retrouvent arbustes et représentants des espèces dites plus tolérantes à l'ombre (les cohortes initiales de sapins et d'épinettes) ainsi qu'un parterre d'herbacées et de semis. Cette zone de faible régénération semble correspondre à la période d'éclaircie naturelle des peuplements de peuplier faux-trembles et de pin gris, qui manifestent des vagues de mortalité entre 15 et 55 ans (Sims et al., 1990). On peut donc penser que ce déclin est provoqué par la fermeture maximum de la canopé avant l'éclaircie naturelle du peuplement, où les espèces pionnières arborescentes dominantes réduisent l'intensité lumineuse au sol et bloquent l'entrée des individus de la sous-canopé dans la canopé. Il s'agit aussi de la période durant laquelle les espèces pionnières arbustives et herbacées soumettent leur strate à une très forte compétition. Durant ce déclin de recrutement, il semble que toutes les niches de régénération disponibles pour l'épinette blanche soient alors comblées ou inadéquates, inhibant de ce fait la germination et l'établissement des graines de cette espèce.

Après l'apogée de croissance des espèces pionnières, celles-ci connaissent un déclin provoqué par leur propre abondance (lumière, éléments nutritifs, espaces limitants). Les épinettes et les sapins des cohortes initiales ont atteint vingt à trente ans au cours de cette période et se retrouvent probablement pour la grande majorité en état de suppression dans la sous-canopé. Malgré qu'il soit possible et même très probable que certains conifères puissent atteindre la canopé en même temps que les espèces pionnières, certains de ces conifères des cohortes initiales profiteront de trouées provoquées par l'éclaircie du peuplement pour initier une poussée de croissance leur permettant de prendre la place comme dominants (Bergeron et Charron, 1994). Ce laps de temps pourrait être le temps requis pour que quelques épinettes puissent atteindre leur maturité sexuelle et permettre une production et une dissémination de graines pour la régénération d'une deuxième vague d'établissement. Dans les peuplements naturels, les bonnes

productions de cônes de cette espèce commencent vers trente ans (Fowells, 1965; Sutton, 1967) et la production optimale se produit vers quarante ans (Fowells, 1965; Zasada, 1971). Des épinettes porteuses de cônes faisant partie de la cohorte initiale ont été retrouvées aussi loin que 2 000 m de la zone préservée, tandis qu'aucun sapin semencier n'a pu être observé dans la zone en régénération (figure 12, annexe B). Ce manque de sapins semenciers peut être simplement dû à une année de faible production de graines dont le cycle de bonne production est de deux à quatre ans (anonyme, 1948; Fowells, 1965). Houle et Payette (1991) trouvent également que la pluie de graines du sapin baumier diffère énormément d'une année à l'autre, car le sapin n'a produit aucune graine durant la deuxième année de leur étude. La structure verticale de la population de sapin baumier ainsi que la distribution des cohortes en fonction de la distance de la zone préservée montrent que les seuls sapins ayant rejoint la canopée, et faisant partie de la cohorte initiale, se situent majoritairement proche de la zone préservée, et plus la distance augmente par rapport à cette zone, plus les sapins se retrouvent dans les strates inférieures et font partis de la cohorte de régénération.

PÉRIODE POST-ÉCLAIRCIE -QUARANTE ANS APRÈS LE FEU

Les espèces arborescentes intolérantes à l'ombre dominant habituellement le début du développement de la forêt après un feu, suivant le stade herbacée-arbuste. Le peuplier faux-trembles et le bouleau à papier sont dominants sur les sites mésiques et les pins gris sur les sites plus xériques.

Après l'éclaircie du peuplement, quelques représentants des cohortes initiales auront rejoint la canopée comme dominants. La composition de la zone en régénération après le feu de 1923 (tableau 11, annexe D) montre que le bouleau blanc, le peuplier faux-trembles ainsi que le pin gris sont encore très présents dans le peuplement, ce qui nous laisse supposer que ces espèces étaient très certainement dominantes quarante ans après le feu. D'après Lavertu (1993), les jeunes peuplements de 46 ans après feu de la région sur des sols argileux sont encore des peuplements de peuplier purs. A ce stade de l'évolution de la succession, la formation d'une couche de matière

organique, pouvant atteindre 5.29 cm (De Grandpré et al., 1993), et une litière composée majoritairement de feuilles de peuplier rendent l'accès au sol minéral par les racines plus difficile.

La régénération récente de l'épinette blanche commence à s'implanter quarante ans après le feu et trente ans après le pic d'établissement de la régénération initiale. Ces épinettes sont encore aux stades de semis et de gaulis et se retrouvent toutes dans la strate de sous-bois. Ces petites épinettes semblent s'être établies dans le peuplement suivant un patron de densité et de distribution spatiale significativement similaire à la régénération initiale (figure 7). De cette constatation, nous faisons face à un nouveau questionnement. S'il est plutôt évident que la source de graines des cohortes initiales établies directement après le feu soit la zone préservée, qu'en est-il pour les cohortes de régénération? La densité des épinettes établies au stade initial de la succession a un pouvoir de prédiction de la variabilité de l'abondance de la régénération récente qui s'avère deux fois plus élevée que la dépendance à la zone préservée (figure 7, Tableau 6 annexe A). Ces résultats nous portent à croire que la cohorte initiale est devenue après quarante ans de succession la source de graines de la cohorte de régénération, expliquant alors un patron de distribution similaire pour ces deux cohortes.

La cohorte de régénération récente du sapin baumier, plus abondante, s'est implantée tout le long des transects, comparativement à la cohorte initiale localisée surtout proche de la zone préservée (figure 11). La densité de la cohorte de régénération récente s'avère plus dépendante à la zone préservée que la cohorte initiale (tableau 7, annexe A). La suite des analyses nous révèle également que la distribution de la densité de la cohorte de régénération récente peut être prédite à 61 % par la densité de la cohorte initiale. De par ces résultats, on peut donc supposer que la source de graines initiale, soit la zone préservée, est maintenant entourée, quarante ans après le feu, par la cohorte initiale devenue une source de graines et qu'elle forme une zone de dispersion de graines élargie pour la régénération récente. Dans ces conditions, il est donc normal que cette source de graines élargie affecte encore la régénération à distance. Ce qui explique également pourquoi les variables densité de la cohorte

initiale et distance de la zone préservée sont toutes les deux des variables significatives de prédiction de la variabilité de la densité de la cohorte de régénération récente.

La prédiction de la densité selon les conditions environnementales du site varie d'une cohorte à l'autre. La variable "transect" impliquant le dépôt de surface et la texture du sol, qui avait un grand pouvoir de prédiction de la densité de la cohorte initiale de l'épinette blanche, ne semble plus affecter l'établissement de la cohorte de régénération. Lors de l'établissement de la cohorte de régénération, l'horizon organique et la litière couvre le sol minéral, diminuant certainement le pouvoir de la texture sur la germination et l'établissement en exacerbant la profondeur de la couche organique comme deuxième facteur de prédiction (tableau 4). En effet à ce stade, le sol est recouvert d'une litière de feuilles, principalement de peuplier faux-trembles et de pin gris, pouvant provoquer une altération du lit de germination pour l'épinette blanche. Il est reconnu que les semis de cette espèce sont facilement enfouis et étouffés dans une litière de feuillus (Fowells, 1965; Sutton, 1967). Les lits de germination tels que l'humus, la litière et la mousse qui s'assèchent rapidement à une profondeur de 5 à 7.5 cm ne sont pas favorables à l'Épinette blanche durant la germination (Place, 1955; Sutton, 1967; Zasada et Gregory, 1969).

La régénération du sapin baumier dans une forêt établie semble très sensible à une forte compétition venant de la strate arbustive puisque la relation entre la distribution de la densité de cette cohorte et le pourcentage du recouvrement arbustif est négative (tableau 5). Une relation existe peut-être entre le dépôt de surface, la texture du sol et la compétition avec les arbustes puisque les sols argileux, moins favorables au succès d'établissement du sapin, sont réputés -comme expliqué précédemment- pour être des sols supportant une végétation herbacée et arbustive fertile et dense. De plus, certaines espèces végétales caractéristiques des sols argileux comme Acer spicatum, Rubus pubescens ou Pteridium aquilinum sont les plus féroces compétiteurs des semis du sapin baumier (Roe, 1950; Vincent, 1956). La distance de la zone préservée reste le deuxième facteur ayant le plus de pouvoir de prédiction sur la variabilité de la densité de la cohorte

de régénération.

La survie de l'épinette blanche et du sapin baumier diffère significativement d'une cohorte à l'autre. Le taux de survie et de mortalité semble en équilibre pour les épinettes âgées entre 0 et 45 ans. Le taux de recrutement ainsi que le taux de mortalité est significativement plus faible pour les épinettes de la cohorte de régénération que pour les épinettes plus âgées de la cohorte initiale (figure 6). En dépit du fait que la densité de la cohorte de régénération est moins abondante que celle de la cohorte initiale, le succès d'établissement et la survie de ces petites épinettes implantées sous une forêt établie est plus favorable que pour leurs contemporains adultes implantés au stade initial de la succession. En effet, d'après les études antérieures, l'établissement des semis de cette espèce est difficile, ceux-ci étant assujettis à une grande mortalité dans les premières années de croissance (Place, 1955). Selon Eis (1967) et d'autres auteurs (Long, 1945; Anonyme, 1948; Place, 1955; Sutton, 1967), la sécheresse est la première cause de mortalité durant la première saison de croissance en raison de la petitesse de pénétration des racines, soit d'environ 7,5 cm (Fowells, 1965). La sécheresse due à des conditions de milieu ouvert représente un facteur limitant plus important au stade initial de la succession qu'au stade intermédiaire. Comme pour l'épinette blanche, la comparaison des courbes de survie entre les deux cohortes du sapin baumier a révélé un taux de mortalité significativement plus élevé pour la cohorte initiale de cette espèce (figure 10). Les sapins établis durant la phase initiale semble donc connaître un plus haut taux de mortalité (figure 12, annexe B) comparé à ceux établis au stade intermédiaire de la succession. La courbe de survie de la cohorte de régénération déclinant en dessous de la droite de régression du modèle, les sapins de la cohorte de régénération démontrent un taux de mortalité plus élevé entre l'âge de trente et quarante cinq ans. Cette période dans le cycle de vie du sapin est connu pour être plus critique, car bien que cette espèce soit reconnue pour sa grande capacité à survivre sous une canopée en état de suppression, elle aura tendance à dépérir si une relâche de croissance n'a pas eu lieu après une trentaine d'années (Fowells, 1965).

CONCLUSION

Pour améliorer notre compréhension du patron de succession après un feu, il est important de comprendre les processus écologiques de la régénération en forêt boréale et les facteurs qui contrôlent la régénération naturelle après un feu. Dans cette perspective, cette étude a tenté de comprendre la stratégie de recolonisation de l'épinette blanche et du sapin baumier à l'intérieur d'une forêt brûlée il y a 70 ans.

La vitesse de reconquête du site par l'épinette blanche et le sapin baumier est d'abord assujettie à leur capacité de production et de dissémination de graines et, par conséquent, dépendante de l'abondance et de la localisation des zones préservées à l'intérieur du peuplement en régénération. Les épidémies d'insectes défoliateurs ainsi que d'autres stress environnementaux peuvent occasionner de l'hétérogénéité dans la reproduction et parallèlement dans la recolonisation du site. Après la disponibilité de graines, les caractéristiques écologiques de ces espèces, suivant leur degré d'adaptation aux nouvelles conditions créées par le feu, vont également déterminer le patron d'établissement durant la succession.

L'épinette blanche semble moins limitée par l'abondance et la localisation des zones préservées que le sapin baumier. L'épinette blanche, grâce à des graines très petites et légères, semble réenvahir un site ouvert à l'aide des individus isolés sur une grande distance. De plus, ce conifère démontre une capacité de recolonisation plus rapide que celle du sapin puisque sa densité d'établissement se montre plus abondante au stade initial de la succession ou lorsque le site est ouvert. La densité de cette régénération initiale s'avère très dépendante du dépôt de surface et son succès d'établissement semble favorisé sur les sols dérivant de dépôt de surface morainique. La croissance rapide et la maturation sexuelle des premières épinettes, favorisées par des conditions de site ouvert, permettent de redonner assez rapidement une nouvelle génération d'épinettes blanches. La distribution spatiale de cette deuxième génération se révèle assez semblable à la première, moins abondante mais avec un meilleur taux de survie. Cette espèce démontre donc une moins grande capacité à se régénérer sous une forêt établie. La variabilité de la densité de cette

régénération récente ne semble plus dépendante du dépôt de surface mais plutôt de l'épaisseur de la couche d'humus.

Le sapin baumier, ayant de plus grosses graines, réenvahit le site par un front qui avance, où les individus s'implantent sur une moins grande distance et se retrouvent plus groupés. Le succès d'établissement du sapin baumier semble restreint durant une trentaine d'année après le feu. Sa densité de recolonisation au stade initial de la succession s'avère plus sensible à la disponibilité de graines (qui peut être restreinte lors d'épidémie de Tordeuse des bourgeons de l'épinette) et aux conditions d'ombre et d'humidité fournies par un recouvrement arborescent. La régénération récente du sapin baumier est plus abondante et semble démontrer un meilleur taux de survie. Cette régénération récente semble dépendre, après 68 ans de succession, des zones préservées élargies, formées des zones préservées initiales entourées par la recolonisation des premiers sapins, comme source de graines. La distribution spatiale des semis et des gaulis de cette régénération récente est très similaire à celle des premiers sapins colonisateurs. De par son abondance sous une forêt établie, le sapin manifeste une meilleure capacité de recolonisation à long terme que l'épinette. La prédiction de la variabilité de la densité de la génération plus récente du sapin est fonction de trois facteurs: le recouvrement arbustif, la distance par rapport à la source de graines et le dépôt de surface.

Les résultats de cette étude démontrent que la prédiction de la succession après un feu doit tenir compte du temps écoulé depuis le feu, du contexte spatial -c'est-à-dire de l'étendue, de l'intensité du feu et de la distance à la bordure du feu ou aux zones préservées- ainsi que des caractéristiques écologiques du site interagissant avec l'autoécologie des espèces.

Pour nous permettre de mieux comprendre comment ces facteurs agissent sur la recolonisation d'un peuplement après une perturbation majeure comme un feu, il serait utile et intéressant d'étudier la stratégie de recolonisation de ces espèces dans des peuplements à différents stades de succession et de conditions de sites. La comparaison des différents patron de recolonisation pourrait amener

à une plus grande généralisation et à une modélisation de la régénération après un feu.

RÉFÉRENCES

- AGEE, J.K. & SMITH, L. 1984. Subalpine tree reestablishment after fire in the Olympic Mountains, Washington. *Ecology*, 65(3): 810-819.
- AHLGREN, I.F. & AHLGREN, C.E. 1960. Ecological effects of forest fires. *Botanical Review*, 26: 483-533.
- ANONYME, 1948. Woody-plant seed manual. Forest. Serv. U.S. dep. of Agriculture. Publ. No. 654.
- ANONYME, 1982. Normales climatiques au Canada . Environnement Canada, Service de l'environnement atmosphérique. Ottawa.
- ARCHIBOLD, O. W. 1980. Seed input into a postfire forest site in northern Saskatchewan. *Canadian Journal of Forest Research*, 10: 129-134.
- BAKER, F. S.. 1949. A revised tolerance table. *Journal of Forestry*, 47: 179-181.
- BAKUSIS, E.V. & HANSEN, H.L. 1965. Balsam fir, *Abies balsamea* (Linnaeus) Miller: a monographic review. The University of Minnesota Press, Minneapolis. 445 p.
- BARBOUR, M.G., BURK, J.H. & W.D. PITTS, 1987. Terrestrial plant ecology. The Benjamin/ Cummings Publishing Company, inc., California, 634 p.
- BÉLAND, M., 1989. Carte écologique, Région écologique 8c1: Basses Terres d'Amos. Municipalité régionale du comté M.R.C. 890 ABITIBI-OUEST. Gouvernement du Québec. Ministère de l'énergie et des ressources. Direction de l'aménagement de la forêt, service de l'inventaire forestier.

- BÉLAND, M., BRAIS, S. & HARVEY B., 1990. Guide de terrain pour la prise de données écologiques et interprétations pour la foresterie, Territoire de l'Abitibi-Témiscamingue. Unité de Recherche et de Développement Forestier de l'Abitibi-Témiscamingue. Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue. 132 p.
- BENZIE, J. W. 1960. Viability of balsam fir seed depends on age of tree. U.S. Forest Serv. Lake States Forest Expt. Sta. Tech. Note 591. 2p.
- BERGERON, Y, BOUCHARD, A., GANGLOFF, P. & C. CAMIRÉ, 1983. La classification écologique des milieux forestiers de la partie ouest des cantons d'Hébecourt et de Roquemaure, ABITIBI, Québec. Laboratoire d'Ecologie Forestière. Université Laval, Québec, Études Écologiques vol. 9. 169 p.
- BERGERON, Y. et M. DUBUC. 1989. Forest succession in the southern part of the boreal forest, Canada. *Vegetatio*, 79: 51-63.
- BERGERON, Y. & P.R. DANSEREAU, 1993. Predicting the composition of Canadian southern boreal forest in different fire cycles. *Journal of Vegetation Science* 4: 827-832.
- BERGERON, Y., et D. CHARRON. 1994. Postfire stand dynamics in a southern boreal forest (Québec): A dendroecological approach. *Écoscience* 1(2): 173-184.
- BLAIS, J.R. 1958. Effects of defoliation by spruce budworm (*Choristoneura fumiferana* Clem.) on radial growth at breast height of balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) and white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss.). *Forestry Chronicle* 34: 39-47.
- BLAIS, J.R. 1962. Collection and analysis of radial growth data from trees for evidence of past spruce budworm outbreaks. *Forestry chronicle* 38: 474-483.

- BLAIS, J.R. 1984. Réflexions sur l'épidémiologie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Chonistoneura fumiferana* (Clem.)) suite à 40 années d'études. *Revue d'Entomologie du Québec* 29:27-33.
- BLAIS, J.R. 1984. The ecology of the Eastern Spruce Budworm. A review and discussion. Recent advances in spruce budworms research, Proceedings of the Canusa Spruce Budworms Research Symposium. Maine. 49-59 p.
- BLOOMBERG, W. J. 1950. Fire and Spruce. *Forestry Chronicle* 26(2): 157-161.
- CANDY, R. H. 1951. Reproduction on cut-over and burned-over land in Canada. *Can. For. Br. Silv. Res. Note* 92. 224 p.
- DANSEREAU, P. 1990. La reconstruction historique des feux dans un secteur forestier au sud du Lac Abitibi, Quebec. Mémoire de maîtrise en biologie, Université du Québec à Montréal, Montréal, Québec.
- DANSEREAU, P-R. & Y. BERGERON, 1993. Fire history in the southern boreal forest of northwestern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 23: 25-32.
- DE GRANDPRÉ, L., GAGNON, D. & Y. BERGERON, 1993. Changes in the understory of Canadian southern boreal forest after fire. *Journal of Vegetation Science* 4: 803-810.
- DIX, R. L. & J.M.A. SWAN, 1971. The roles of disturbance and succession in upland forest at Candle Lake, Saskatchewan. *Canadian Journal of Botany* 49: 657-676.
- EIS, S. 1967. Establishment and early development of white spruce in the interior of British Columbia. *Forestry Chronicle* 43: 174-177.
- FENNER, M. 1985. Seed ecology. Chapman and Hall, New-York.

- FOWELLS, H. A. 1965. Silvics of forest trees of the United States.
U.S. Dept. of Agriculture, Agriculture Handbook No. 271, 762 p.
- FURYAEV, V. V., WEIN, R. W. & MACLEAN, D. A. 1983. Fire influences in
Abies dominated forest. In: Wein, R. W. & MacLean, D. A. (eds),
The role of fire in northern circumpolar ecosystems. Wiley, New-
York. Scope, 18: 221-234.
- FRITTS, H.C. 1976. Tree-ring and climate. Academic Press. New-york.
567 p.
- GRANDTNER, M.M. 1966. La végétation forestière du Québec méridional.
Les Presses de l'Université Laval, Québec, 216p.
- HARVEY, B.D., et BERGERON, Y. 1989. Site patterns of natural
regeneration following clear-cutting in northwestern Quebec.
Canadian Journal of Forest Research 19: 1458-1469.
- HEINSELMAN, M. L. 1981. Fire and succession in the conifer forests of
northern North America. In: West, D.C., Shugart, H. H. & Botkin,
D.B. (eds), Forest succession: concepts and application, pp. 374-
406. Springer-Verlag, New-York.
- HENRI, J.D., et SWAN, J.M.A. 1974. Reconstructing forest history from
live and dead plant material - an approach to the study of forest
succession in south west New Hampshire. Ecology 55: 772-783.
- HETT, J.M. & O.L. LOUCKS, 1971. Sugar maple (Acer saccharum Marsh.)
seedling mortality. Ecology 59: 507-520.
- HETT, J.M. & O.L. LOUCKS, 1976. Age structure models of balsam fir and
eastern hemlock. Ecology 64: 1029-1044.
- HOSIE, R. C.. 1973. Native Trees of Canada. 4th edn. Canadian Forest
Service, Ottawa. 380 p.

- HOULE, G. & S. PAYETTE, 1991. Seed dynamics of *Abies balsamea* and *Acer saccharum* in a deciduous forest of northeastern North America. *American Journal of Botany* 78(7): 895-905.
- JOHNSON, E.A. 1992. Fire and vegetation dynamics: studies from North American boreal forest. Cambridge University Press. 125 p.
- LAVERTU, D. 1993. L'effet de l'âge successional sur la régénération végétative du peuplier faux-tremble après coupe. Mémoire de maîtrise en biologie, Université du Québec à Montréal, Montréal, Québec.
- LOGAN, K.T. 1969. Growth of tree seedlings as affected by light intensity IV. Black spruce, white spruce, balsam fir, and eastern white cedar. Can. Dep. Forest. Rural. Develop. Forest. Br. Dep. Publ. No. 1256.
- LONG, H.D. 1945. Observations on spruce regeneration. Can. Pulp. and Papers Res. Inst. Woodlands Sect., Index 815 (f-2), 3p.
- LORIMER, C. G. 1985. Methodological considerations in the analysis of forest disturbance history. *Canadian Journal of Forest Research* 20: 200-213.
- LUTZ, H. J., 1956. Ecological effects of forest fires in the interior of Alaska. U.S. Department of Agriculture Technical Bulletin 1133, 121 pp.
- LYNTON MARTIN, J. 1956. An ecological survey of burned-over forest land in southwestern Nova Scotia. *Forestry Chronicle* :313-336.
- MACLEAN, D.A. & D.P. OSTAFF, 1989. Patterns of balsam fir mortality caused by uncontrolled spruce budworm outbreak. *Canadian Journal of Forest Research* 19:1087-1095.
- MOORE, J.M. & WEIN, R.W. 1977. Viable seed populations by soil depth and potentiel site recolonisation after disturbance. *Canadian Journal of Botany* 55: 2408-2412.

- MORIN, H., LAPRISE, D. & Y. BERGERON, 1993. Chronology of spruce budworm outbreaks in the Lake Duparquet region, Abitibi, Québec. Canadian Journal of Forest Research, 23(In press).
- NOBLE, D.L. & RONCO F. Jr. 1978. Seedfall and establishment of Engelmann Spruce and Subalpin Fir in clearcut openings in Colorado. Rocky Mountain Foret and Range Experiment Station, Forest Service. U.S. Dep. of Agriculture. Research paper RM-200.
- OLIVER, C. D. 1981. Forest development in North America following ~~majr~~ disturbances. Forest Ecological Management 3: 153-168.
- OSTAFF, D. P. 1984. Quantifying effects of Spruce Budworm damage in Eastern Canada. Recent advances in spruce budworms research, Proceedings of the Canusa Spruce Budworms Research Symposium. Maine. 247-248.
- PALIK, B.J. & K.S. PREGITZER, 1993. The vertical development of early successional forests in northern Michigan, USA. Ecology 81: 271-285.
- PLACE, I. C. 1955. The influence of seedbed conditions on the regeneration of spruce and balsam fir. Can. Dep. north Aff. Natur. Resour. Forest. Br. Bull. 117.
- QUÉBEC (PROVINCE), Ministère de l'Environnement, 1993. État de l'environnement du Québec, 1992. Montréal: Guérin. 560p.
- RICHARD, P. 1980. Histoire postglaciaire de la végétation au sud du à Abitibi, Ontario et Québec. Géographie Physique et Quaternaire 34(1): 77-94.
- ROWE, J. S. 1972. Forest region of Canada. Can. Dep. Fish. For. Can. For. Serv. Publ. No. 1300.
- ROWE, J. S. & G. W. SCOTTER, 1973. Fire in the boreal forest. Quaternary Research 3:444-464.

- SAS, 1987. Microsoft S.A.S., S.A.S. institut inc., Cary, N.C. 27512-8000, U.S.A.
- SIMS, R.A., KERSHAW, H.M. & G.M. WICKWARE, 1990. The autecology of major tree species in the North central region of Ontario. Ontario Ministry of Natural Resources Publication 5310. 126 p.
- STAHELIN, R. 1943. Factors influencing the natural restocking of the high altitude burns by coniferous trees in the central Rocky Mountains. *Ecology* 24: 19-30.
- STOKES, M.A. & T.L. SMILEY, 1968. An introduction to tree-ring dating. The University of Chicago Press, Chicago and London, pp. 3-68.
- SUTTON, R. F. 1967. Silvics of White Spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss). Dep. of Fish. and For. Canada. For. Br. Publ. No. 1250.
- THIBAUT, M., D. HOTTE & M. GAGNON, 1988. Description du milieu forestier du Québec méridional par domaine et sous-domaine climacique. Ministère de l'Énergie et des Ressources. Direction de la recherche et du développement. Service de la recherche appliquée: Rapport interne # 309.
- THOMAS, P.A. & WEIN, R.W. 1985. Delayed emergence of four conifer species on postfire seedbeds in eastern Canada. *Canadian Journal of Forest Research* 15: 727-729 p.
- THOMAS, P.A. & WEIN, R.W. 1985. The influence of shelter and the hypothetical effect of severity on the postfire establishment of conifers from seed. *Canadian Journal of Forest Research* 15: 148-155.
- VAN WAGNER, C.E. 1983. Fire behavior in northern conifer forest and shrublands. In: Wein, R.W. & MancLean, D.A. (eds) *The role of fire in the northern circumpolar ecosystems*. *Scope* 18: 65-80. Wiley, New York, NY.

VINCENT, J.S. & L. HARDY, 1977. L'évolution et l'extinction des lacs glaciaires Barlow et Ojibway en territoire québécois. Géographie Physique et Quaternaire, 31: 357-372.

ZASADA, J.C. & Gregory, R.A. 1969. Regeneration of white spruce with reference to interior Alaska: a literature review. U.S. Forest. Serv. Res. Pap. PNW-79.

ZASADA, J.C. 1971. Natural regeneration of interior Alaska forests - seed, seedbed, and vegetative reproduction considerations. Proceedings - Fire in the Northern Environment - A Symposium. College (Fairbanks), Alaska p. 231-245.

ANNEXE A

Dépendance de la densité des cohortes

d'épinettes blanches et de sapins baumiers à la source de graines

TABLEAU 6. Prédiction de la densité des cohortes d'épinettes blanches par la source de graines

R**2 MODELE	PROB >F	DENSITÉ DE	N=44	P<0.05
0.37	0.0001	COHORTE INITIALE	= 3.8647 (P=0.0001)	-0.77 (DIST.) (P=0.0001)
0.17	0.0044	COHORTE RÉGÉN.	= 3.286 (P=0.0001)	-0.43 (DIST.) (P=0.0044)
0.36	0.0001	COHORTE RÉGÉN.	= 1.656 (P=0.0043)	-0.0081 (DISTANCE) (P=0.5868) +0.39 (DENSITÉ COHORTE INITIALE) (P=0.0015)
0.36	0.0001	COHORTE RÉGÉN.	= 1.373 (P=0.0001)	+0.44 (COHORTE INITIALE) (P=0.0001)

* Les données de densité et de distance de la zone préservée ont été transformées par le logarithme en base 10

TABLEAU 7. Prédiction de la densité* des cohortes du sapin baumier par la source de graines

R**2 MODELE	PROB >F	DENSITÉ DE	N=44	P<0.05
0.39	0.0030	COHORTE INITIALE	= 3.235 (P=0.0001)	-0.593 (DIST.) (P=0.0030)
0.42	0.0001	COHORTE RÉGÉN.	= 4.886 (P=0.0001)	-0.752 (DIST.) (P=0.0001)
0.74	0.0001	COHORTE RÉGÉN.	= 3.22 (P=0.0002)	-0.53 (DISTANCE) (P=0.0084) +0.589 (DENSITÉ COHORTE INITIALE) (P=0.0060)
0.61	0.0001	COHORTE RÉGÉN.	= 1.33 (P=0.0008)	+0.94 (COHORTE INITIALE) (P=0.0001)

* Les données de densité et de distance de la zone préservée ont été transformées par le logarithme en base 10

ANNEXE B

Distribution des épinettes blanches et des sapins baumiers
morts et des semenciers

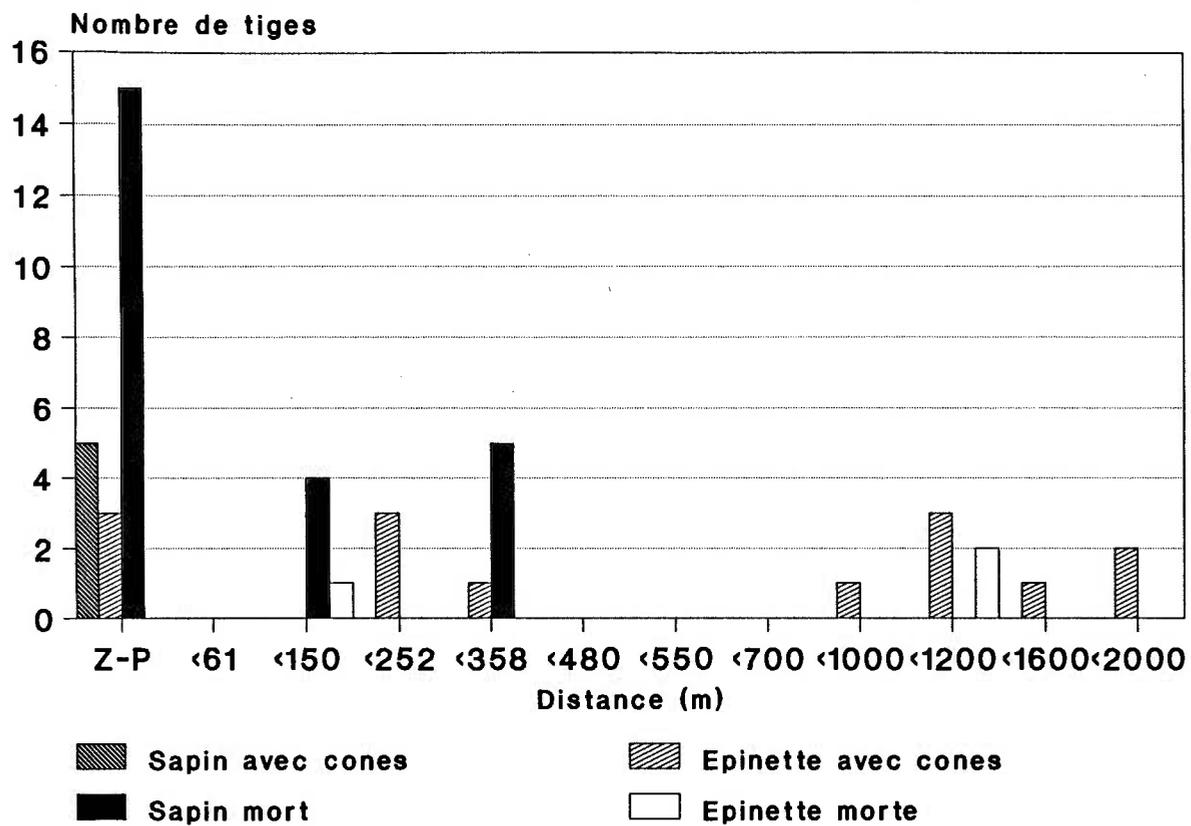


FIG.12. Distribution des Épinettes blanches et des Sapins
 baumiers morts et semenciers en fonction de la
 distance de la zone préservée

ANNEXE C

Tableaux de corrélations entre la densité
de
l'épinette blanche et du Sapin baumier
et
les variables de l'environnement

TABLEAU 8. Corrélations entre la densité de l'épinette blanche et les variables échantillonnées

	LDIST	LCTRANS	LRAU	LRAB	LRHE	LDRAI	LPENTE	LSOL
LDENSEPI	-0.53723 0.0002 44	0.5267 0.0002 44	-0.45309 0.002 44	0.02896 0.852 44	0.01632 0.9162 44	0.04489 0.7723 44	0.34886 0.0295 39	0.37296 0.127 44
DCOH1EPI	-0.59313 0.0001 44	0.44827 0.0023 44	-0.39457 0.008 44	0.1105 0.47552 44	0.21565 0.1598 44	0.01481 0.924 44	0.40352 0.0109 39	0.32492 0.0314 44
DCOH2EPI	-0.45141 0.0021 44	0.35865 0.0168 44	-0.43496 0.0032 44	0.11165 0.4706 44	-0.01292 0.9337 44	-0.02927 0.8504 44	0.18631 0.2561 39	0.43737 0.003 44
	DCOH1EPI	DCOH2EPI	RMO	RLC	RLT	FEUI	BOIS	ROC
LDENSEPI	0.71066 0.0001 44	0.80357 0.0001 44	0.10461 0.4992 44	0.00778 0.96 44	-0.10831 0.484 44	-0.12245 0.4285 44	0.08528 0.582 44	0.01985 0.8982 44
DCOH1EPI	1 0 44	0.66331 0.0001 44	-0.6187 0.6899 44	-0.11325 0.4642 44	0.04704 0.7617 44	0.0814 0.5994 44	0.04745 0.7597 44	-0.03352 0.829 44
DCOH2EPI		1 0 44	0.20565 0.1805 44	0.01906 0.9023 44	-0.16496 0.2846 44	-0.10556 0.4953 44	0.14792 0.338 44	-0.05094 0.7426 44
	LLIT	LHUM	LMTEXT	LMEXPO	FIB	LMDRHE	LMdrau	LMDRAB
LDENSEPI	-0.24771 0.105 44	0.37839 0.0113 44	0.4799 0.0011 43	0.0585 0.7129 42	0.08151 0.5989 44	0.18647 0.2255 44	-0.08872 0.5668 44	-0.23218 0.1294 44
DCOH1EPI	-0.26778 0.0789 44	0.32152 0.0333 44	0.42011 0.005 43	-0.07644 0.6304 42	0.05476 0.7241 44	0.14693 0.3412 44	0.076 0.6239 44	-0.32501 0.0313 44
DCOH2EPI	-0.02039 0.8955 44	0.23273 0.1284 44	0.34163 0.025 43	0.12303 0.4376 42	0.30159 0.0466 44	0.08806 0.5697 44	0.01969 0.8991 44	-0.21654 0.158 44

	LPENTE	LSOL	LLIT	LHUM	LMTEXT	LMEXPO	LMDRAB	LMdrau	LMDRHE	RLT
LDRAI	-0.18030 0.272 39	-0.084 0.6039 44	-0.35244 0.019 44	0.05599 0.7181 44	-0.1749 0.9114 43	0.00456 0.9772 42	0.2182 0.1548 44	-0.1622 0.2928 44	0.00477 0.9755 44	-0.16189 0.2938 44
LPENTE	1 0 39	0.10033 0.5434 39	0.12123 0.4622 39	0.19729 0.2286 39	0.59531 0.0001 38	-0.22064 0.1771 39	-0.41036 0.0095 39	-0.02193 0.8946 39	0.33988 0.0343 39	0.31425 0.0514 39
LSOL		1 0 44	0.3838 0.0101 44	0.61569 0.0001 44	0.6059 0.0001 43	0.00795 0.9602 42	-0.21747 0.1562 44	0.06431 0.6783 44	0.20793 0.1756 44	0.30875 0.0414 44
LLIT			1 0 44	-0.0112 0.942 44	0.19007 0.2222 43	0.23132 0.1405 42	-0.10672 0.4905 44	-0.00473 0.9757 44	0.07825 0.6136 44	0.3806 0.0108 44
LHUM				1 0 44	0.5025 0.0006 43	-0.2101 0.8949 42	-0.10513 0.497 44	0.16094 0.2967 44	0.15593 0.3121 44	0.08726 0.5733 44
LMTEXT					1 0 43	-0.20003 0.2099 41	-0.55112 0.0001 43	0.00856 0.9566 43	0.5456 0.0002 43	0.29018 0.059 43

	BOIS	ROC	RMO	FIB	RLC	FEUIL
LDRAI	-0.05314 0.7319 44	-0.22809 0.1365 44	-0.0732 0.6179 44	-0.07239 0.6405 44	0.04642 0.7648 44	0.08485 0.7319 44
LPENTE	-0.25216 0.1215 39	0.41256 0.0091 39	-0.06704 0.6851 39	0.01371 0.934 39	0.05014 0.7618 39	0.19307 0.239 39
LSOL	-0.0334 0.8296 44	0.46668 0.0014 44	0.38721 0.0094 44	0.52957 0.0002 44	-0.38568 0.0097 44	0.08967 0.5627 44
LLIT	0.11011 0.4768 44	0.35223 0.019 44	0.41309 0.0053 44	0.39044 0.0088 44	-0.22252 0.1466 44	0.04327 0.7803 44
LHUM	-0.13265 0.3907 44	0.26725 0.0795 44	0.21163 0.1679 44	-0.1107 0.4744 44	-0.26643 0.0804 44	0.09335 0.5467 44
LMTEXT	-0.18446 0.2364 43	0.54997 0.0001 43	0.32055 0.0361 43	0.17071 0.2737 43	-0.27304 0.0765 43	0.02831 0.857 43

Légende

LDENSEPI	Logarithme de la densité de toutes les Épinettes blanches
DCOH1EPI	Logarithme de la densité de la cohorte initiale de l'épinette
DCOH2EPI	Logarithme de la densité de la cohorte de régénération
LDIST	Logarithme de la distance de la zone préservée (m)
LCTrans	Logarithme de la classe de transect (sur argile/sur moraine)
LMTEXT	Logarithme de la classe de texture du sol (% sable/argile)
LDRAI	Logarithme de la classe de drainage
LPENTE	Logarithme du pourcentage de pente
LMEXPO	Logarithme de la classe d'exposition (point cardinaux)
LSOL	Logarithme de l'épaisseur du sol organique (LFH en cm)
LLIT	Logarithme de l'épaisseur de l'horizon litière (cm)
LHUM	Logarithme de l'épaisseur de l'horizon humus (cm)
FIB	Logarithme de l'épaisseur de l'horizon fibre (cm)
RMO	Logarithme du recouvrement de mousses (pourcentage)
RLC	Logarithme du recouvrement de lichens (pourcentage)
RLT	Logarithme du recouvrement de litière (pourcentage)
FEUI	Logarithme du recouvrement de feuilles (pourcentage)
BOIS	Logarithme du recouvrement de bois mort (pourcentage)
ROC	Logarithme du recouvrement de roche (pourcentage)
LRAB	Logarithme du recouvrement arborescent (pourcentage)
LRAU	Logarithme du recouvrement arbustif (pourcentage)
LRHE	Logarithme du recouvrement herbacée (pourcentage)
LMDRAB	Logarithme de la classe de l'espèce arborescent
LMDRAU	Logarithme de la classe de l'espèce arbustive
LMDRHE	Logarithme de la classe de l'espèce herbacée

Correction de Bonferroni

$$\begin{aligned} P &= (0.05) = (1 - (1 - \alpha)^n) \\ &= \alpha = 1 - (1 - 0.05)^{1/n} \\ &= 0.002 \end{aligned}$$

n = Totale de toutes les variables
appliquer à l'analyse
alpha = probabilité individuelle

ANNEXE D

Densité et surface terrière des espèces arborescentes
du peuplement en régénération

TABLEAU 11. Surface terrière et densité des espèces arborescentes échantillonnées à l'intérieur de la zone en régénération

N=44	Sapin baumier	Epinette blanche	Bouleau blanc	Peuplier F-T	Pin gris	Épinette noire	Érable rouge
Surf. Terr. m ² /ha	3.14 ± 5.8	1.79 ± 2.44	6.73 ± 6.03	7.08 ± 9.87	9.92 ± 9.04	1.09 ± 1.46	0.44 ± 1.58
Densité Nbre/ha	2252.3 ± 3925.6	436.7 ± 488	565.9 ± 496.5	281.5 ± 394.8	471.6 ± 446.4	120.5 ± 182.8	40.9 ± 146.4

TABLEAU 12. Surface terrière et densité des espèces arborescentes échantillonnées sur le transect "argile 1" en fonction de la distance de la zone préservée

Distan ce	Sur.ter Densité	Sapin baumier	Epinette blanche	Bouleau blanc	Peuplier F-T	Pin gris	Épinette noire	Érable rouge
56m	m ² /ha	3.19	1.01	8.07	-----	21.3	0.46	-----
	Nbre/ha	2600	120	600	-----	1000	50	-----
140m	m ₂ /ha	1.67	1.43	3.03	32.9	-----	1.49	-----
	Nbre/ha	950	500	350	1400	-----	150	-----
200m	m ² /ha	3.4	1.96	1.99	11.31	13.14	-----	-----
	Nbre/ha	1500	600	200	450	600	-----	-----
280m	m ² /ha	1.5	0.7	6.80	0.45	11.84	-----	-----
	Nbre/ha	1000	160	400	50	500	-----	-----
380m	m ₂ /ha	0.63	0.36	1.52	21.53	-----	0.545	-----
	Nbre/ha	460	200	250	1050	-----	50	-----
480m	m ² /ha	0.5	0.42	3.06	23.04	0.91	-----	-----
	Nbre/ha	250	100	300	1000	50	-----	-----
600m	m ² /ha	1.3	0.58	5.49	-----	24.63	-----	-----
	Nbre/ha	800	280	450	-----	1350	-----	-----
750m	m ² /ha	0.72	0.22	0.64	-----	28.45	-----	-----
	Nbre/ha	550	80	50	-----	1250	-----	-----
900m	m ² /ha	0.042	0.003	1.17	28.27	-----	-----	-----
	Nbre/ha	30	10	100	900	-----	-----	-----
1000m	m ² /ha	0.75	0.4	2.94	3.7	14.1	-----	-----
	Nbre/ha	300	130	300	150	700	-----	-----
1100m	m ² /ha	1.1	1.02	-----	-----	28.24	-----	-----
	Nbre/ha	600	280	-----	-----	1550	-----	-----

TABLEAU 13. Surface terrière et densité des espèces arborescentes échantillonnées sur le transect "argile 2" en fonction de la distance de la zone préservée

Distan ce	Sur.ter Densité	Sapin baumier	Epinette blanche	Bouleau blanc	Peuplier F-T	Pin gris	Épinette noire	Érable rouge
82m	m ² /ha	2.07	0.4	2.05	30.1	-----	2.97	----
	Nbre/ha	1150	200	250	1250	-----	250	----
242m	m ₂ /ha	0.64	2.1	3.11	15.2	1.3	-----	----
	Nbre/ha	530	310	200	500	50	-----	----
358m	m ² /ha	0.9	0.48	11.1	-----	4.2	-----	----
	Nbre/ha	500	120	500	-----	200	-----	----
473m	m ² /ha	0.72	1.4	1.96	15.7	1.2	0.7	----
	Nbre/ha	400	150	200	450	50	50	----
591m	m ₂ /ha	1.23	0.49	4.37	-----	19.1	3.2	----
	Nbre/ha	600	60	300	-----	850	350	----
702m	m ² /ha	0.35	0.91	6.7	20.6	5.8	-----	----
	Nbre/ha	290	200	400	700	300	-----	----
752m	m ² /ha	0.31	0.44	2.7	25.7	-----	-----	----
	Nbre/ha	270	60	250	800	-----	-----	----
881m	m ² /ha	0.217	0.25	0.66	9.1	11.9	0.3	----
	Nbre/ha	80	50	50	35	550	50	----
1133m	m ² /ha	0.516	0.85	0.29	19.6	-----	1.3	----
	Nbre/ha	150	130	50	900	-----	100	----
1233m	m ² /ha	0.282	0.31	-----	-----	24.9	-----	----
	Nbre/ha	160	110	-----	-----	900	-----	----

TABLEAU 14. Surface terrière et densité des espèces arborescentes échantillonnées sur le transect "Moraine 1" en fonction de la distance de la zone préservée

Distan ce	Sur.ter Densité	Sapin baumier	Epinette blanche	Bouleau blanc	Peuplier F-T	Pin gris	Épinette noire	Frable rouge
40m	m ² /ha	6.43	11.4	0.4	-----	4.1	2.12	-----
	Nbre/ha	5850	1100	50	-----	150	150	-----
130m	m ₂ /ha	1.38	6.81	0.3	0.55	5.635	0.52	-----
	Nbre/ha	1030	1200	50	150	250	50	-----
181m	m ² /ha	5.2	3.05	7.68	-----	12.57	2.91	-----
	Nbre/ha	10 400	1050	650	-----	500	200	-----
261m	m ² /ha	3.76	1.72	6.88	-----	8.63	4.81	-----
	Nbre/ha	3800	340	700	-----	450	500	-----
383m	m ₂ /ha	2.79	2.08	8.57	13.97	2.64	-----	-----
	Nbre/ha	3350	530	750	600	100	-----	-----
520m	m ² /ha	1.27	1.39	8.69	-----	28.6	-----	-----
	Nbre/ha	1300	700	900	-----	1350	-----	-----
682m	m ² /ha	3.74	0.50	6.93	-----	20.55	4.73	-----
	Nbre/ha	3000	310	800	-----	1300	600	-----

TABLEAU 15. Surface terrière et densité des espèces arborescentes échantillonnées sur le transect "moraine 2" en fonction de la distance de la zone préservée

Distan ce	Sur.ter Densité	Sapin baumier	Epinette blanche	Bouleau blanc	Peuplier F-T	Pin gris	épinette noire	érable rouge
53m	m ² /ha	10.65	10.36	19.2	1.36	4.88	2.84	-----
	Nbre/ha	13000	1800	1650	50	200	250	-----
145m	m ₂ /ha	32.05	4.75	6.03	3.73	4.83	0.56	-----
	Nbre/ha	2650	1000	500	150	200	50	-----
252m	m ² /ha	1.87	5.26	11.58	9.7	11.25	0.5	-----
	Nbre/ha	1550	900	1050	450	550	50	-----
351m	m ² /ha	3.3	3.75	11.54	1.13	15.29	4.18	-----
	Nbre/ha	2650	600	1050	50	750	800	-----
480m	m ₂ /ha	0.32	1.91	27.63	-----	-----	0.8	-----
	Nbre/ha	1250	180	2400	-----	-----	250	-----
669m	m ² /ha	2.47	0.49	13.75	-----	3.87	0.2	1.28
	Nbre/ha	950	60	1000	-----	150	50	250
870m	m ² /ha	1.14	2.38	14.07	5.77	3.79	-----	-----
	Nbre/ha	900	1250	1100	300	200	-----	-----
950m	m ² /ha	2.66	1.39	9.9	1.76	11.68	0.66	-----
	Nbre/ha	1700	130	700	50	450	150	-----
1150m	m ² /ha	1.69	0.39	13.71	-----	2.16	1.06	-----
	Nbre/ha	550	2250	1150	-----	100	100	-----
1500m	m ² /ha	0.93	0.6	5.64	-----	9.75	0.69	9.6
	Nbre/ha	600	225	450	-----	500	150	900
1730m	m ² /ha	0.74	0.38	14.15	2.85	9.31	0.4	-----
	Nbre/ha	400	100	1150	100	500	100	-----
1936m	m ² /ha	0.85	0.62	1.9	8.19	9.34	-----	1.06
	Nbre/ha	300	150	250	550	400	-----	100