

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

DYNAMIQUE DE TROUÉES DANS DE VIEUX PEUPEMENTS RÉSINEUX DE
LA CÔTE-NORD, QUÉBEC

MÉMOIRE
PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR
SOPHIE PÉRIGON

FÉVRIER 2006

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

REMERCIEMENTS

Cette étude, réalisée dans le cadre de ma maîtrise en biologie, s'intègre dans un projet cherchant à acquérir de meilleures connaissances sur la dynamique des forêts boréales du nord-est du Québec.

Cette maîtrise prouve que l'on peut choisir de vivre ses rêves plutôt que de rêver sa vie. Des cellules végétales aux forêts boréales, il n'y avait qu'un océan à traverser. Les quelques lignes qui suivent sont pour exprimer mes plus sincères remerciements,

à mon directeur de recherche, Dr Louis De Grandpré, qui tout au long de mon parcours m'a fait partager ses connaissances bien au delà de l'écologie forestière avec une note d'humour et un mélange de poésie. Sa confiance, ses encouragements et sa patience m'ont permis d'avancer dans la bonne direction et de mener à terme ce projet.

à mon co-directeur, Dr Daniel Kneeshaw, pour son sourire et son enthousiasme. Merci pour les discussions toujours très agréables et les précieux conseils.

à toute l'équipe en écologie forestière, Dr Sylvie Gauthier, Dominique Boucher, Martin Simard, Jacques Morissette, Guy Simard, Christine Simard, Guillaume Côté et Dr Jean-Martin Lussier pour leur accueil chaleureux, leur disponibilité et leur gentillesse. Merci à chacun pour m'avoir donné de votre temps et permis d'avancer dans mes réflexions.

à France Conciatori et Dr Jacques Tardif pour leur générosité, leur aide et leur expertise en dendrochronologie. Sans vous, les plaines canadiennes n'auraient jamais dévoilé autant de charmes.

à Marie-Noëlle Caron, Marie André Vaillancourt, André-Pierre Gagnon et Tuomas Aakala pour votre belle énergie sur le terrain et votre rigueur dans la récolte des données. J'ai eu un immense plaisir à travailler avec vous en forêt et à partager les bonheurs simples de la vie quotidienne dans des endroits merveilleux.

au Dr Pierre Yves Bernier qui m'a permis de frapper à la bonne porte.

à Michèle Bernier-Cardou pour sa patience et son aide précieuse en statistique.

à mes collègues, François, Josée, Guillaume, David, Josyane, Franck, Mathieu, Marie Josée, sans qui les lundi n'auraient jamais été aussi joyeux et les vendredi après-midi aussi divertissants. Merci pour vos sourires.

à tous mes amis québécois pour m'avoir fait partager leur culture et découvrir toutes les richesses de leur belle région.

à ma famille, mon frère, mes amis français, pour leur soutien et leur compréhension.

à Franck Stéfani pour ses nombreuses relectures et sa belle philosophie de vie. Parce que chaque instant partagé est un voyage passionné au cœur de son île. Une montagne de générosité dans une mer de sensualité. Merci pour le bonheur dans tes yeux.

Je remercie aussi Dr Denis Ouellet pour la réalisation de cette maîtrise, le Centre de Foresterie des Laurentides pour l'apport logistique, le groupe en Ecologie Forestière Interuniversitaire et le réseau de gestion durable des forêts pour leur soutien financier.

TABLE DES MATIERES

LISTE DES FIGURES.....	vii
LISTE DES TABLEAUX	ix
RÉSUMÉ.....	x
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
CHAPITRE I.....	5
LA DENDROCHRONOLOGIE :.....	6
UN OUTIL POUR DATER LES ARBRES MORTS.....	6
1.1 Avant-propos.....	6
1.2 Introduction.....	6
1.3 Revue de littérature	8
1.3.1 Croissance des arbres et anatomie du bois.....	8
1.3.1.1 Structure du bois.....	8
1.3.1.2 Caractéristiques des cernes de croissance	9
1.3.1.3 Structure du bois des feuillus versus des conifères	10
1.3.1.3.a Différences macroscopiques	10
1.3.1.3.b Différences microscopiques.....	11
1.3.1.4 Structure du bois de plusieurs conifères : comparaison entre le sapin baumier, l'épinette noire et blanche, le pin gris et le mélèze laricin	12
1.3.1.4.a Critères de comparaisons	12
1.3.1.4.b Différences macroscopiques	13
1.3.1.4.c Différences microscopiques.....	13
1.3.2 La dendrochronologie et l'interdatation	14
1.3.2.1 Définition et historique de la dendrochronologie.....	14
1.3.2.2 Variation annuelle de la croissance des cernes.....	14
1.3.2.3 Définition de l'interdatation et historique	16
1.3.2.4 Cernes caractéristiques.....	17
1.3.2.4.a Définitions.....	17
1.3.2.4.b Autres exemples de cernes caractéristiques et anomalies.....	17
1.3.2.4.c Applications	19
1.3.2.5 Techniques différentes d'enregistrement des cernes caractéristiques et d'interdatation	19
1.3.2.5.a Technique de Ghent	19
1.3.2.5.b Technique « Key-Year »	20
1.3.2.5.c Technique « Skeleton plot ».....	20
1.3.2.5.d Technique graphique de courbes de références	21
1.3.2.5.e Standardisation des chronologies de référence	22
1.3.2.5.f Programme COFECHA et analyse statistique.....	23
1.3.3 Dynamique de trouées dans de vieux peuplements de la Côte-Nord.....	24

1.3.3.1 Échantillonnage	24
1.3.3.2 Préparations des échantillons et mesure des cernes.....	25
1.3.3.3 Cernes caractéristiques.....	25
1.3.3.4 Courbe de référence et interdatation visuelle	26
1.3.3.5 Programme statistique COFECHA.....	30
1.3.4 Datation des perturbations	32
1.3.4.1 Les arbres morts essentiels à l'ouverture et à la dynamique de la canopée....	32
1.3.4.2 Techniques de datation différentes de l'âge des trouées	32
1.3.4.3 Datation des arbres morts	33
1.3.4.4 Problèmes de datation des arbres morts	34
1.4 Conclusion	36
1.5 Références bibliographiques	38
CHAPITRE II.....	47
DYNAMIQUE DE TROUÉES DANS DE VIEUX PEUPELEMENTS RÉSINEUX DE LA	47
CÔTE-NORD DU QUÉBEC.....	47
2.1 Avant-propos.....	48
2.2 Résumé.....	48
2.3 Abstract	49
2.4 Introduction.....	50
2.5 Matériel et méthodes	52
2.5.1 Échantillonnage	52
2.5.1.1 Territoire d'étude.....	52
2.5.1.2 Échantillonnage des peuplements.....	54
2.5.2 Analyse dendrochronologique pour dater la création de trouées.....	57
2.5.2.1 Récolte et mesure	57
2.5.2.2 Interdatation.....	57
2.5.3 Analyse des données.....	58
2.5.3.1 Calcul du régime de formation de trouées.....	58
2.5.3.2 Calcul des réductions de croissance	59
2.5.3.3 Analyses statistiques.....	61
2.6. Résultats.....	62
2.6.1 Caractéristiques des trouées.....	62
2.6.1.1 Portion en trouée et nombre de trouées par peuplements.....	62
2.6.1.2 Distribution de taille des trouées	66
2.6.2 Régime de formation des trouées.....	69
2.6.2.1 Fréquence de formation des trouées dans le temps par type de « <i>gap maker</i> »	69
.....	69
2.6.2.2 Fréquence de formation de trouées dans le temps par type de peuplement....	70
2.6.2.3 Taux annuel de formation de trouées	74
2.6.2.4 Réduction de croissance des « <i>gap makers</i> »	77
2.7 Discussion	81
2.7.1 Caractéristiques des trouées.....	81
2.7.1.1 Portion des peuplements en trouée	81
2.7.1.2 Distribution de taille des trouées	83
2.7.1.3 Taux annuel de formation de trouées	84

2.7.2 Régime de formation de trouées	85
2.7.2.1 Formation de trouées dans le temps suivant la composition des peuplements	85
2.7.2.2 Dynamique temporelle de formation de trouées.....	88
2.7.2.3 Réduction de croissance	90
2.7.3 Implication dans l'aménagement.....	90
2.8 Conclusion	92
2.9 Références bibliographiques	93
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	100
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	104

LISTE DES FIGURES

- Figure 1.1.** Chronologie maîtresse de l'épinette noire de la Côte-Nord du Québec. Les séries standardisées de largeurs de cernes à gauche et leurs nombres (2 séries en moyenne par arbre) à droite sont représentées en fonction de l'année. Les flèches indiquent les cernes étroits coïncidant aux trois périodes de la tordeuse des bourgeons de l'épinette pour ce siècle (1905-1910, 1936-1940 et 1977-1979). 28
- Figure 1.2.** Chronologie maîtresse du sapin baumier de la Côte-Nord du Québec. Les séries standardisées de largeurs de cernes à gauche et leurs nombres à droite (2 séries par arbre) sont représentées en fonction de l'année. Les flèches indiquent les cernes étroits coïncidant aux trois périodes de la tordeuse des bourgeons de l'épinette pour ce siècle (1905-1909, 1936-1938 et 1977-1980). 29
- Figure 2.1.** Localisation des deux secteurs d'étude et des quinze transects échantillonnés dans la région de la Côte-Nord du Québec. 53
- Figure 2.2.** Schéma représentant la longueur ouverte et fermée d'un transect de 400 m avec les trois types de trouées échantillonnées. 56
- Figure 2.3.** Pourcentage de réduction de croissance en fonction de la largeur des cernes pour les « gap makers » sapins (a) et épinettes (b). Les dix plus grandes réductions maximales par segment de 0,5 mm de largeur de cernes sont représentées. L'équation correspond à la régression linéaire pour la réduction maximale de croissance. 60
- Figure 2.4.** Portion en trouée par type de trouée entre les différents types de peuplement. N indique le nombre de trouées totales par type de peuplement. Les données ont été soumises à un modèle linéaire mixte (n = 15 transects, 5 par type de peuplement) pour tester la différence entre les types de peuplement (lettres capitales) et entre les types de trouée à l'intérieur des types de peuplement (lettres minuscules). Des lettres différentes indiquent des différences significatives (Tukey-Kramer $p < 0.05$). 64
- Figure 2.5.** Distribution de classe de taille de trouées totales en fréquence suivant la période de formation des trouées. 66
- Figure 2.6.** Distribution de classe de taille de trouées en nombre à gauche et superficie à droite entre les trois types de peuplement et les deux types de trouées. Les trouées totales sont la somme des trouées régénérées et des trouées d'éricacées. Les trouées d'éricacées comprennent les trouées d'éricacées avec et sans "gap maker" 68
- Figure 2.7.** Distribution de fréquence des « gap makers » par année de mortalité entre les deux espèces. 70
- Figure 2.8.** Distribution de la portion en trouée par classe d'années de formation entre les 15 transects. 73
- Figure 2.9.** Distribution de fréquence des trouées avec "gap maker" dans les pessières par classe d'années de formation. 74

- Figure 2.10.** Régression linéaire sur la fréquence cumulative de formation des trouées dans le temps pour la pessière numéro 1. La pente de la droite donne la fréquence annuelle de formation des trouées datables. 76
- Figure 2.11.** Distribution de la fréquence d'années de réduction de croissance par période de temps comparée entre les deux espèces et entre les trois périodes de mortalité. Le nombre de "gap makers" analysé est indiqué par la courbe. Un "gap maker" peut enregistrer plusieurs réductions de croissance. 79
- Figure 2.12.** Distribution de la fréquence d'années de réduction de croissance comparée entre les deux secteurs d'étude et entre les trois périodes de mortalité. Le nombre de "gap makers" analysé est indiqué par la courbe. Un "gap maker" peut enregistrer plusieurs réductions de croissance. 80

LISTE DES TABLEAUX

- Tableau 2.1.** Description des peuplements selon la densité, la surface terrière et le volume des arbres vivants de DHP supérieur à 19 cm et le nombre de trouées, la longueur en trouée et la longueur maximale en trouée le long des 400 mètres de transect.....63
- Tableau 2.2.** Nombre moyen de trouées interceptées par transects de 400 m de long selon le type de peuplement et le type de trouées. Les trouées totales sont la somme des trouées régénérées et des trouées d'éricacées. Les données ont été soumises à un modèle linéaire mixte ($n = 15$ transects, 5 par type de peuplement). Des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les différents types de peuplement (Tukey-kramer $p < 0,05$).....64
- Tableau 2.3.** Fréquence annuelle de formation de trouées (A) calculée en effectuant une régression linéaire des portions ouvertes cumulées par peuplement comme présentée à la Figure 2.10 ci-dessous. Le coefficient de détermination (R^2) est donné pour chaque régression linéaire. Le symbole # indique le numéro du peuplement..... 76

RÉSUMÉ

La forêt boréale de la Côte-Nord est caractérisée par un climat maritime, de sorte que les feux y sont peu fréquents. Une proportion plus grande de vieux peuplements compose la mosaïque forestière de cette région. La dynamique de ces peuplements est contrôlée par la mortalité de petits groupes d'arbres causée par la sénescence naturelle des arbres et par des perturbations secondaires comme le vent et les épidémies d'insecte. Une mortalité faible dans le temps et dans l'espace peut amener le peuplement à un état d'équilibre où la structure et la composition des peuplements sont stables.

La dynamique des trouées et l'état d'équilibre sont reconnus pour les vieux peuplements dans de nombreux écosystèmes mais restent peu étudiés en forêt boréale. Cette étude a pour objectif d'apporter des connaissances sur la dynamique de trouées dans le temps. Le premier chapitre est un descriptif de la méthode de dendrochronologie utilisée pour dater la formation de trouées. Le deuxième chapitre définit les caractéristiques des trouées et la distribution de formation dans le temps suivant la composition en espèce des peuplements.

Toutes les trouées ont été échantillonnées le long de transects de 400 m dans des peuplements de sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) et/ou d'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP). Un arbre mort à l'origine de la trouée qualifié de « *gap makers* » a été récolté dans chaque trouée et interdaté par une méthode dendrochronologique. L'année de mortalité des « *gap makers* » définit l'année de formation des trouées. La majorité des trouées sont de taille inférieure à 100 m² et représente en moyenne 60% de la proportion des peuplements. Dans les sapinières, les trouées sont quasiment toutes régénérées alors que dans les pessières la moitié des trouées sont peu régénérées et dominées par les éricacées. Pour les deux espèces, un maximum de trouées est formé dans les années 70, coïncidant avec la dernière épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette.

Ces résultats indiquent que les vieux peuplements de la Côte-Nord, bien que contrôlés par une dynamique de perturbations à petites échelles, ne sont pas en équilibre. La dynamique de trouées est différente selon la composition végétale des peuplements. Les pessières ont tendance à moins se refermer que les sapinières. Le régime de trouées et sa variabilité observée selon la composition végétale devraient guider les pratiques sylvicoles pour préserver les attributs et la biodiversité des forêts anciennes.

Mots-clés : Forêt boréale, forêts anciennes, tordeuse des bourgeons de l'épinette, équilibre dynamique, dynamique de trouées, Côte-Nord

INTRODUCTION GÉNÉRALE

La forêt est un système dynamique qui évolue constamment sous l'effet de perturbations naturelles comme le feu, les épidémies d'insectes ou le vent (Runkle 1982, Attiwill 1994, Oliver et Larson 1996). Les perturbations sont des événements omniprésents qui dérangent l'écosystème, changent la structure et la composition végétale des peuplements et modifient la disponibilité des ressources (Olivier et Larson 1996). Elles agissent à différentes échelles spatiales et temporelles et contribuent ainsi à la diversité des essences et à la diversité forestière à l'échelle du paysage (Pickett et White 1985, White *et al.* 1999).

En forêt boréale, le feu est la perturbation majeure qui contrôle la dynamique forestière (Rowe et Scotter 1973, Johnson 1992, Payette 1992). Il détruit la végétation existante sur de grandes étendues et renouvelle périodiquement les peuplements (Heinselman 1981, Van Wagner 1983, Johnson 1992). La dynamique forestière réfère aux changements de structure et de composition des espèces en fonction du temps depuis feu.

Lorsque l'intervalle entre deux feux est court, le paysage présente une forte proportion de peuplements de structure d'âge équiennne et de taille régulière (Bergeron 2000). La composition végétale est similaire aux peuplements d'avant feu et privilégie les espèces pionnières adaptées au feu ou capables de se régénérer de façon végétative (Heinselman 1973, Foster 1983, Viereck 1983, Cogbill 1985). Quand l'intervalle entre deux perturbations est plus court que la longévité moyenne des espèces dominantes, la majorité des peuplements n'ont pas le temps d'arriver à maturité.

Lorsque le cycle de feu est long, une plus grande proportion de peuplements a le temps de se développer en plusieurs cohortes. La première cohorte atteint la canopée et une deuxième cohorte s'installe (Bergeron 2000). Des changements apparaissent alors dans la structure et la composition végétale. La structure du peuplement est inéquiennne en âge et irrégulière en taille et le remplacement des espèces se passe suivant une succession directionnelle (Dix et Swan, 1971, Foster et King 1986, Bergeron et Dubuc 1989, Bergeron *et al.* 2000, Bergeron et Charron 1994, De Grandpré *et al.* 2000). La mosaïque forestière est un

mélange de peuplements d'essences pionnières et de peuplements plus vieux comportant à la fois des essences pionnières et des essences tolérantes à l'ombre.

Lorsque le cycle de feu est très long, une proportion importante des peuplements parvient à maturité au stade de vieilles forêts. Ce stade se définit comme le commencement de la mortalité de la première cohorte après feu et l'arrivée à maturité de la deuxième (Kneeshaw et Gauthier 2003). Les vieux peuplements présentent des caractéristiques particulières : des espèces tolérantes à l'ombre, un étagement hétérogène de la végétation, une diversité d'arbres de toute taille, de tout âge, de nombreux arbres morts debout et de nombreux gros débris ligneux au sol à plusieurs stades de décomposition (Franklin *et al.* 1981, Er et Innes 2003). Ils se régénèrent naturellement en profitant des ouvertures dans le couvert forestier créées par la mortalité d'un petit groupe d'arbres (Runkle 1982). Ces trouées sont causées par la sénescence naturelle des arbres, le verglas, le vent, les attaques de champignon ou les épidémies localisées d'insectes. Elles offrent de nouveaux espaces de croissance où les conditions sont favorables pour le recrutement des nouvelles tiges ou pour la croissance des tiges établies (Brokaw et Scheiner 1989, Spies et Franklin 1989, Spies *et al.* 1990). Cette dynamique est qualifiée de dynamique de trouées et s'oppose à une dynamique de patch où de grandes proportions de paysage sont affectées (McCarthy, 2001). De nombreuses études avancent que le stade de vieilles forêts sous une dynamique de trouée est un stade en équilibre dynamique (Runkle 1985, 1990, White *et al.* 1985, Frelich 1995, Antos et Parish 2002, Mori et Takeda 2004). En effet, la formation des trouées est suffisamment restreinte dans l'espace et continue dans le temps pour rencontrer des conditions d'équilibre (Turner *et al.* 1993, White et Jentsch 2001). Un peuplement est en équilibre si la croissance compense la mortalité et si la diversité et l'abondance de la végétation sont stables dans le temps. La structure et la composition végétale se maintiennent au cours du temps (Clements 1936, Frelich 2002).

La dynamique de trouées avec des trouées de taille inférieure à 200 m² est reconnue dans plusieurs écosystèmes non affectés par des perturbations majeures : les forêts tempérées (Runkle 1981, Runkle et Yetter 1987, Spies *et al.* 1990, Krasny et Whitmore 1992), les forêts tropicales (Denslow 1987, Brokaw et Scheiner 1989, Whitmore 1989), les forêts subalpines

résineuses (Foster et Reiners 1986, Lertzman et Krebs 1991, Worrall et Harrington 2005) et les forêts boréales russes et scandinaves (Kuuluvainen 1994, Drobyshev 1999, Liu et Hytteborn 1991) mais elle a été ignorée jusqu'à récemment dans les forêts boréales nord-américaines (Kneeshaw et Bergeron 1998, McCarthy 2001, Kneeshaw et Gauthier 2003).

Dans les forêts boréales nord-américaines, le feu sévère et fréquent est depuis longtemps perçu comme le facteur principal influençant la dynamique forestière (Rowe et Scotter 1973, Johnson 1992, Payette 1992). Les vieilles forêts sont confinées à une petite portion du paysage et leur dynamique est peu étudiée (Heinselman 1981, Johnson 1992, Pham *et al.* 2004). Cependant, même dans des zones où le cycle de feu est court, certaine portion du paysage ne brûle jamais et les vieilles forêts peuvent se développer (Bergeron *et al.* 2001). De plus, le climat est très variable entre les régions et des différences dans le cycle de feu s'observent (Foster 1984, Bergeron *et al.* 2001, 2004). Le pourcentage d'humidité augmente d'est en ouest en même temps que l'intervalle entre deux feux. Dans l'est du Québec, le climat est maritime et le cycle de feu est plus long que l'âge de maturité biologique des espèces (Bergeron *et al.* 2001, Kneeshaw et Gauthier 2003). Il est estimé à 300 ans environ dans la région de la Côte-Nord, (De Grandpré *et al.* 2000, Kneeshaw et Gauthier 2003) et à 500 ans dans la région adjacente du Labrador (Foster 1983). Sur la Côte-Nord, les changements climatiques observés depuis la fin du Petit Âge Glaciaire sont aussi moins propices aux incendies forestiers et prédisent un allongement du cycle de feu dans le futur (Bergeron *et al.* 2001, Cyr *et al.* en préparation).

En l'absence de feu majeur dans cette région, les forêts résineuses matures dominent le paysage avec de nombreux peuplements de plus de 200 ans (De Grandpré *et al.* 2000). Outre la mortalité naturelle, les forêts sont affectées, par d'autres perturbations que le feu comme les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette, (*Choristoneura fumiferana* (Clem.) et le vent (Blais 1983, Kneeshaw 2001). La tordeuse des bourgeons de l'épinette perturbe le paysage de façon périodique suivant un cycle de 30 ans en moyenne (Jardon *et al.* 2003) mais affecte un peuplement en général tous les deux cycles (Morin *et al.* 2004). La sénescence naturelle des arbres est à l'origine d'une mortalité continue dans le temps qui peut engendrer des conditions d'équilibre du peuplement où la structure et la composition végétale sont stables au cours du temps (White et Jentsch 2001). Par contre, les épidémies d'insectes

causent une mortalité plus épisodique. Une mortalité, même discrète dans l'espace mais concentrée dans le temps, peut amener des conditions de non-équilibre (White et Jentsch 2001). Tout éloignement de l'état d'équilibre peut conduire à une rétrogression du système et à un changement de la structure et de la composition des vieux peuplements.

Depuis la dernière décennie, l'exploitation forestière se tourne vers un aménagement forestier durable. Son but est de maintenir la biodiversité des peuplements au niveau du paysage et l'intégrité des écosystèmes tout en récoltant de la matière ligneuse. Puisque tout écosystème s'adapte aux perturbations avec lesquelles il évolue, il est proposé de développer des pratiques sylvicoles qui s'inspirent des perturbations naturelles (Bergeron *et al.* 1999, Gauthier *et al.* 2001). Ce sont les différentes composantes du régime de perturbation à l'échelle spatiale et temporelle comme le type, la fréquence et la sévérité qui définissent la richesse, la composition et la structure des peuplements (Rowe 1973, Pickett et White 1985, Payette 1992, Engelmark *et al.* 1993). A ce jour, peu d'études détaillent la dynamique forestière des vieux peuplements de la Côte-Nord. Pour développer des pratiques sylvicoles qui les préserveraient au niveau du paysage, les composantes du régime de perturbation doivent être décrites.

L'objectif principal de cette étude est d'élargir les connaissances sur le régime de perturbation des vieux peuplements de la Côte-Nord.

Le premier chapitre présente une revue de littérature sur la technique, les applications les avantages et les limites de la méthode de dendrochronologie utilisée pour dater les arbres morts à l'origine des trouées et la formation de trouée.

Le deuxième chapitre décrit les caractéristiques des trouées (type, taille, pourcentage du peuplement en trouée) et leur formation dans le temps suivant la composition végétale des peuplements. Il permet d'évaluer l'importance des trouées dans la dynamique forestière et l'état d'équilibre des vieux peuplements en forêt boréale en comparaison avec ce qui est documenté dans d'autres écosystèmes.

CHAPITRE I

LA DENDROCHRONOLOGIE :

UN OUTIL POUR DATER LES ARBRES MORTS

1.1 Avant-propos

Ce chapitre est une revue de littérature sur la méthode de dendrochronologie utilisée pour dater nos échantillons d'arbres morts. La technique et ses applications sont décrites. Les avantages et les limites de la méthode sont discutés. La première partie décrit l'anatomie du bois, base de la dendrochronologie et les différentes méthodes d'interdatation. La seconde partie se concentre sur l'utilisation de cette méthode et la datation des arbres morts pour étudier la dynamique des vieux peuplements de la Côte-Nord du Québec.

1.2 Introduction

La représentation des vieilles forêts majestueuses, peuplées de gros arbres et figées dans le temps tient plus du mythe que de la réalité (Kneeshaw et Gauthier 2003). Une forêt ancienne peut demeurer relativement stable pendant plusieurs siècles mais elle n'est pas moins statique. Même en l'absence de perturbation majeure qui renouvelle le peuplement, elle se régénère naturellement en profitant d'ouvertures dans le couvert forestier causées par la mortalité d'un petit groupe d'arbres de canopée (Runkle 1982). Les ouvertures ou trouées remettent en circulation les ressources comme la lumière et les nutriments du sol et offrent à la régénération de nouveaux espaces de croissance (Brokaw et Scheiner 1989, Spies et Franklin 1989, Spies *et al.* 1990). Elles sont causées par la sénescence naturelle des arbres ou par des perturbations à petites échelles comme les attaques de champignons, le vent ou les épidémies d'insectes localisées (Kneeshaw 2001).

L'importance des vieilles forêts pour la biodiversité est généralement attribuée à ces caractéristiques originales (Er et Innes 2003). Elles présentent une structure en hauteur hétérogène avec de vieux arbres de grande taille, des arbres de taille variable, jeunes, matures, sénescents ou morts, ainsi que par la présence au sol de troncs à divers stades de décomposition, de chicots et de débris au sol de fort diamètre (Franklin *et al.* 1981). Les vieilles forêts servent d'habitat pour une quantité d'espèces animales et végétales, de réservoirs de diversité génétique et de témoins pour étudier les processus naturels des forêts (Hunter *et al.* 1990, Mosseler *et al.* 2003, Kneeshaw et Gauthier 2003). De plus, l'hypothèse des perturbations intermédiaires, proposée par Connell en 1978, stipule que la diversité des

espèces atteint un niveau maximal dans les vieux peuplements car ils sont soumis à des perturbations modérées dans le temps et dans l'espace. Conserver des vieilles forêts dans le paysage permet de maintenir la diversité forestière à l'échelle régionale et de préserver des refuges biologiques uniques à l'échelle du peuplement. Dans ce contexte de conservation, une meilleure connaissance des vieux peuplements est nécessaire. Si la structure et la composition végétale des forêts anciennes sont bien connues, les processus impliqués dans la dynamique forestière restent à définir (Busing 2005).

La dynamique de trouée est reconnue pour expliquer la dynamique des forêts anciennes dans de nombreux écosystèmes comme les forêts tempérées, tropicales ou subalpines mais elle est peu étudiée en forêt boréale (Mc Carthy 2001). En effet, le feu, fréquent et intense, a un impact important sur la dynamique forestière (Rowe et Scotter 1973, Heinselman 1981, Johnson 1992, Payette 1992). Il couvre de grande superficie et renouvelle périodiquement les peuplements suivant un cycle court de 80 ans en moyenne (Van Wagner 1983, Johnson 1992). La mosaïque forestière se compose essentiellement de peuplements jeunes de structure d'âge et de taille semblable (Bergeron 2000). Ainsi, les vieilles forêts ont été longtemps ignorées parce qu'elles sont peu représentées dans le paysage boréal (Heinselman 1981, Johnson 1992, Bergeron 2001). Cependant, dans le Nord-est du Québec, dans la région de la Côte-Nord, les feux sont rares parce que le climat est plus froid et humide (Foster 1983, Bergeron *et al.* 2001). Une importante partie du paysage n'a pas été affectée par les incendies depuis des centaines d'années et se compose de vieux peuplements irréguliers avec des espèces de fins de succession comme le sapin baumier et l'épinette noire (Bergeron *et al.* 2001).

Le stade des vieilles forêts est décrit comme un état d'équilibre dynamique où la composition végétale et la structure restent stables au cours du temps (Mc Carthy 2001). Cela implique une formation de trouées faible et homogène dans le temps où la mortalité des arbres est en équilibre avec la croissance de la régénération (Er et Innes 2003). Pour étudier le régime de trouée dans les vieux peuplements résineux de la Côte-Nord et comprendre la dynamique forestière, nous avons utilisé la dendrochronologie. Cette méthode étudie la séquence chronologique des cernes d'accroissement annuel des arbres (Stokes et Smiley 1968, Fritts 1976, Schweigrüber 1987).

La dendrochronologie est l'outil clé pour comprendre la dynamique d'une forêt, définir son état passé, présent et prévoir ses conditions futures. Elle permet d'étudier le climat, l'histoire des feux, l'archéologie ou la géologie (Fritts 1976, Schroder 1980). Dans de plus récentes études, elle est utilisée pour dater les perturbations passées ou pour comprendre la mortalité des arbres (Johnson et Fryer 1989, Johnson et Greene 1991). La dendrochronologie est une méthode d'interdatation entre des arbres vivants et des arbres morts (Schweigrüber 1988, 1990). Nous utiliserons la dendrochronologie pour dater les arbres morts à l'origine des trouées dans des vieux peuplements résineux de la Côte-Nord afin d'étudier le régime de perturbation. Cela nous permettra de connaître le patron irrégulier et épisodique ou régulier et aléatoire de la mortalité des arbres. Les peuplements à sapin plus vulnérables aux vents et aux épidémies d'insectes épisodiques auraient un patron irrégulier de mortalité alors que les pessières qui meurent plus de sénescence naturelle auraient un patron plus de mortalité régulier et aléatoire.

1.3 Revue de littérature

1.3.1 Croissance des arbres et anatomie du bois

La dendrochronologie nous apprend à lire les cernes de croissance d'un arbre pour retracer son histoire. La première étape est de comprendre les caractéristiques des cernes de croissance et leur formation.

1.3.1.1 Structure du bois

Les arbres sont des plantes vivaces à croissance continue. La forme conique des arbres est le reflet d'une croissance simultanée en hauteur et en largeur.

La croissance en hauteur se fait grâce à un bourgeon terminal et la division active de cellules méristématiques (Kramer et Kolzwaski 1979, Panshin et De Zeeuw 1980). Elle met en place une couronne essentielle aux fonctions photosynthétiques. La croissance radiale de la tige se fait à partir de la division active d'une assise de cellules génératrices située sous l'écorce, le cambium (Kramer et Kolzwaski 1979, Panshin et De Zeeuw 1980). Le cambium donne naissance aux tissus vasculaires, le tissu du xylème (bois) et le tissu du phloème

(liber). Ils assurent la conduction de sève brute à partir du système racinaire et de sève élaborée ainsi que les fonctions de support. Les tissus anciennement formés sont repoussés vers l'intérieur pour le xylème et vers l'extérieur pour le phloème.

Le xylème permet la conduction de l'eau et des minéraux du sol vers l'extrémité de la plante par des éléments conducteurs morts (Kramer et Kolzwaski 1979, Panshin et De Zeeuw 1980). Il assure également un rôle de soutien à la plante entière. Le bois est un ensemble de tissus composé de fibres ligneuses, de parenchyme, de trachéides chez les conifères et de vaisseaux chez les feuillus. Les trachéides sont longues et minces aux extrémités fuselées, les vaisseaux sont courts et larges aux extrémités ouvertes. Le phloème est le tissu principal servant au transport de substances élaborées (Kramer et Kolzwaski 1979, Panshin et De Zeeuw 1980). Il conduit vers le bas des nutriments organiques, en particulier le sucre produit par photosynthèse. Il est constitué de cellules vivantes en forme de tube composé d'une série axiale d'éléments semblables, les tubes criblés, de cellules de parenchyme, de fibres et de sclérites. Le phloème est un tissu primaire, différencié dans les tiges et les racines. Il se localise en dessous du méristème apical avant que le cambium ne soit clairement défini.

1.3.1.2 Caractéristiques des cernes de croissance

En zone tempérée, le climat impose à la végétation une période d'activité et une période de repos au cours d'une même année. L'activité de la zone cambiale est rythmique au cours de la période allant d'avril à septembre. Chaque année, pendant cette période, les arbres élaborent au niveau de leurs troncs, branches et racines, un cerne de croissance, par division de l'assise cambiale située sous le tissu cortical (Fritts 1976, Panshin et De Zeeuw 1980). Un cerne est formé de deux types de bois : le bois initial au début de la croissance et le bois final en fin de croissance. Les cellules du bois meurent souvent rapidement après leur formation. Le bois initial est composé de cellules à parois minces et ouvertures larges et donne une couleur blanchâtre (Panshin et De Zeeuw 1980). Le bois final est composé de cellules à cavités étroites et à parois épaisses imprégnées de lignine (Panshin et De Zeeuw 1980). Le tissu est moins poreux et plus dense que le bois initial. Il procure protection et robustesse au tronc pour démarrer la dormance en hiver et se protéger des rigueurs hivernales. La circulation de sève se ralentit. Pour les conifères en forêt boréale, la formation du bois initial

s'échelonne sur à peine un mois de fin juin à fin juillet où la majorité du cerne (70%) est formée (Deslaurier *et al* 2003). Le nombre de cellules et la largeur du bois initial dépendent surtout des conditions météorologiques du mois de juin. Fin août, les divisions cellulaires cessent et la croissance du cerne s'arrête.

En coupe transversale, chez plusieurs espèces, la partie périphérique plus claire appelée aubier se distingue de la partie interne plus foncée (Panshin et De Zeeuw 1980). L'aubier correspond à des cernes nouvellement formés avec des cellules vivantes de parenchyme et s'étend sur quelques années. C'est la partie fonctionnelle où se fait la circulation de la sève brute. Le bois de cœur ou duramen est la partie centrale. Il ne contient aucune cellule vivante mais des vaisseaux obstrués donc non fonctionnels. Les matières de réserve comme l'amidon ont disparu ou sont transformées en substances du bois parfait. Il est souvent imprégné de tannin chez les feuillus et de résine chez les conifères, ce qui le rend plus coloré en général et le différencie de l'aubier. Ce bois n'exerce plus aucune fonction sinon celle de support à l'arbre. Il contribue à la rigidité de l'arbre et à la résistance aux champignons et aux insectes.

1.3.1.3 Structure du bois des feuillus versus des conifères

Les arbres sont couramment regroupés en deux grands ensembles : les "feuillus" arbres caduques qui perdent leur feuille en hiver d'un côté et les "conifères" ou "résineux" avec des aiguilles persistantes de l'autre. Les feuillus appartiennent à la sous-famille des angiospermes, plantes à fleur dont les graines sont enfermées dans un fruit. Les conifères appartiennent à la sous-famille des gymnospermes, plantes dont les graines nues sont portées sur des écailles ouvertes.

1.3.1.3.a Différences macroscopiques

S'il est facile de distinguer un conifère d'un feuillu quand l'arbre est vivant par des caractéristiques morphologiques, pour les arbres morts décomposés au sol, cela est plus difficile. Néanmoins, des différences dans le bois des arbres les distinguent. Une coupe transversale permet de différencier à l'œil nu les feuillus des conifères (Panshin et De Zeeuw

1980, Schweingruber 1983). En effet, les cellules conductrices des feuillus forment des vaisseaux qui en section transversale se présentent comme des pores circulaires à l'intérieur d'un cerne annuel. On le qualifie de dur parce qu'il est plus dense et assez lourd. Les cellules conductrices des résineux sont des trachéides qui ont une section transversale rectangulaire invisible à l'œil nu. Le bois des conifères est dit mou parce qu'il est moins dense et non poreux. D'autres caractéristiques microscopiques permettent de distinguer ces deux sous-ensembles.

1.3.1.3.b Différences microscopiques

Le bois non poreux des conifères possède des trachéides allongées, orientées verticalement et terminées en fuseau. Elles peuvent atteindre jusqu'à 93% du volume chez le pin blanc mais restent néanmoins invisibles à l'œil nu en coupe transversale parce que la cavité lumineuse est étroite (Panshin et De Zeeuw 1980, Hoadley 1990). Les cellules sont mortes quand elles sont fonctionnelles et leurs parois sont fortement lignifiées. Non perforées, elles communiquent avec les éléments congénères par des ponctuations aréolées.

Le bois poreux des feuillus est plus complexe. Il possède des vaisseaux tubulaires perforés et des fibres. Les vaisseaux apparaissent comme des pores en coupe transversale (chêne, frêne, orme, noyer). Ils s'étendent de quelques centimètres à plusieurs mètres le long de la tige et se rejoignent à leur extrémité. Les fibres sont très allongées, de diamètre plus étroit avec des parois cellulaires plus épaisses. L'arrangement des vaisseaux et des fibres à l'intérieur d'un cerne classe le bois des feuillus en trois catégories. Dans le premier groupe appelé « bois à zone poreuse », les pores du bois initial sont plus gros que ceux du bois final et sont disposés en forme d'anneaux (chêne, châtaignier). Dans le deuxième groupe « bois à pores diffus », les pores sont dispersés uniformément (hêtre, peuplier, bouleau). Il existe un troisième groupe plutôt rare dit « bois à pores semi-diffus » où la transition est graduelle entre le diamètre des pores depuis les gros pores du bois initial aux petits pores du bois final (noyer noir) (Panshin et De Zeeuw 1980, Hoadley 1990). Les cellules de rayons sont soit unisériées ou multisériées pouvant atteindre jusqu'à 50 séries chez le chêne.

Les deux espèces de bois possèdent des rayons formés de cellules de parenchyme (réserve et conduction) et de trachéides à parois épaisses. En coupe transversale, ils forment

des lignes dans la direction radiale de l'écorce à la moelle. Ils peuvent commencer à partir de n'importe quel cerne mais une fois formés, ils s'étendent jusqu'à l'écorce. Chez les conifères, ces lignes sont toujours unisériées alors que chez les feuillus, elles sont réparties en plusieurs séries (Panshin et De Zeeuw 1980, Hoadley 1990). Certains conifères, comme le pin, l'épinette et le mélèze, possèdent aussi des canaux résinifères en forme de tubes dans les espaces entre les cellules. Ces canaux sont visibles au microscope. Ils sont entourés de cellules épithéliales sécrétrices et sont disposés longitudinalement, transversalement ou verticalement. Ils sont présents chez certains conifères mais absents chez les feuillus. Les deux groupes se distinguent également par la largeur du bois initial et du bois final dans la séquence de cernes. La largeur du bois final varie chez les feuillus mais celle du bois initial est constante alors que c'est l'inverse chez les conifères (Panshin et De Zeeuw 1980, Hoadley 1990).

1.3.1.4 Structure du bois de plusieurs conifères : comparaison entre le sapin baumier, l'épinette noire et blanche, le pin gris et le mélèze laricin

1.3.1.4.a Critères de comparaisons

En coupe transversale, le bois poreux des feuillus se démarque assez facilement du bois non poreux des conifères cependant la différence à l'intérieur des classes est moins évidente (Hoadley 1990, Schweingruber 1983).

Les forêts de conifères de la Côte-Nord du Québec sont dominées par le sapin baumier (*Abies balsamea*) et l'épinette noire (*Picea mariana*). Cependant le pin gris (*Pinus banksiana*), le mélèze laricin (*Larix laricina*) et l'épinette blanche (*Picea glauca*) sont également présents. Sur le terrain, lors du prélèvement de disques des échantillons morts, l'étude physique au niveau de l'écorce nous a permis de caractériser directement l'espèce. Néanmoins, quelques échantillons avaient un état de décomposition trop avancé qui empêchait de reconnaître l'espèce. Après récolte, les caractéristiques physiques et macroscopiques des cernes ont été observées et ont permis de lever les incertitudes. La couleur, la brillance, l'odeur, le grain (poreux ou non poreux), la texture (rapport entre la largeur du bois initial et la largeur totale des cernes), le poids et la dureté sont fréquemment utilisés pour l'identification macroscopique des espèces. En coupe transversale, les caractères

microscopiques des canaux résinifères (présence, nombre, diamètre, répartition dans les cernes), des canaux transversaux et longitudinaux (présence, épaisseur des parois des cellules épithéliales), des rayons ligneux (largeur, espacement), des trachéides transversales (présence, forme dentée ou lisse), des cellules épithéliales ou parenchyme (forme des parois terminales dentée ou lisse), des ponctuations (forme) et des lignes de cellules (unisériées ou multisériées) constituent de bons critères d'identification des espèces (Hoadley 1990, Schweingruber 1983).

1.3.1.4.b Différences macroscopiques

Le bois du mélèze a une couleur brun-roux à grisâtre qui le distingue des trois autres espèces qui sont plutôt de couleur blanchâtre à jaune. Le bois de cœur n'est distinct que chez le mélèze et le pin. Il est blanc chez le pin gris. Le mélèze et le pin gris présentent une transition brutale de couleur entre le bois final et le bois initial alors qu'elle est progressive chez le sapin baumier et l'épinette noire. Les canaux résinifères sont absents chez le sapin baumier et présents chez les trois autres espèces mais de façons différentes. Chez le pin gris, ils sont nombreux, de gros diamètres et visibles à l'œil nu. Chez l'épinette noire ou blanche et le mélèze laricin, ils sont plus petits et diffus et requièrent l'utilisation d'un microscope.

1.3.1.4.c Différences microscopiques

Les canaux résinifères longitudinaux sont absents chez le sapin baumier et présent chez les trois autres espèces. Chez le sapin baumier, seuls quelques canaux de blessures traumatiques sont occasionnellement présents tangentiellement. Par contre, les parois des cellules épithéliales des canaux diffèrent. Elles sont minces chez le pin et épaisses chez le mélèze et l'épinette noire.

Au niveau des rayons, les trachéides transversales sont absentes chez le sapin baumier, présentes chez les trois autres espèces et dentées seulement chez le pin. Les parois terminales du parenchyme du pin sont lisses et noduleuses chez l'épinette noire, le mélèze laricin et le sapin baumier. Les rayons du sapin baumier sont unisériés et multisériés chez les autres espèces.

Enfin, l'observation au microscope des ponctuations montre des formes différentes. Elles sont de type pinoïde chez le pin, picéoïde ou cupréoïde chez l'épinette noire et le mélèze et taxodioïde chez le sapin baumier.

1.3.2 La dendrochronologie et l'interdatation

1.3.2.1 Définition et historique de la dendrochronologie

Le mot dendrochronologie vient du grec « dendros » (arbre), « chronos » (temps) et « logos » (science). C'est la science qui utilise les fluctuations de la croissance des arbres pour mesurer le temps (Stokes et Smiley 1968, Fritts 1976). Cette méthode de datation permet de déterminer la période durant laquelle un arbre a vécu et de préciser l'année et la saison de sa mort (Stokes et Smiley, 1968). L'astronome Douglass de l'université d'Arizona est considéré comme l'inventeur de cette discipline. Spécialiste du soleil, son objectif n'était pas au départ la datation des arbres mais l'interprétation du climat. Il voulait vérifier par l'arbre certaines hypothèses concernant l'irradiation solaire à la surface du globe. Dans les années 1930, en cherchant les conséquences des impacts des éruptions solaires sur la croissance des végétaux, il découvre la trace de grandes variations climatiques sur cette croissance. Plus tard avec Clark Wissler du Muséum d'histoire naturel américain, il reconnaît l'utilité des cernes de croissance dans les méthodes de datation (Douglass 1939). Dans les années 1960-1970, il fonde le premier laboratoire à Tucson en Arizona et travaille sur des séquoias sempervirens (*Sequoia sempervirens*) vieux de 5000 ans et des pins aristés (*Pinus aristata*) âgés de 8500 ans. Il constitue ainsi les premières courbes de croissance des cernes en fonction du temps.

1.3.2.2 Variation annuelle de la croissance des cernes

En région tempérée, les arbres ont une période courte de croissance, de début mai à début septembre. Plusieurs facteurs environnementaux (précipitations, températures, hygrométrie, vent, enneigement) font varier la durée de la saison de croissance (Wigley 1984). Les arbres sont sensibles aux conditions environnementales pendant cette période et y répondent année après année dans la croissance de leurs cernes annuels (Cook 1976, Fritts

1976, Schweingruber, 1987). Tous les événements de la saison de croissance se lisent dans les fluctuations de largeur, structure et densité des cernes annuels (Stokes et Smiley, 1968). Des conditions climatiques particulièrement difficiles comme le froid intense, le gel, la sécheresse, de fortes précipitations, des événements exceptionnels comme un feu ou une épidémie d'insectes d'une année marquent la croissance des cernes de la même année. Des preuves physiologiques montrent néanmoins que certains facteurs climatiques peuvent préconditionner la croissance des arbres (Fritts et Wu 1986). La croissance de l'année en cours est influencée par les années précédentes (Villalba et Veblen 1994, Desplanque *et al.* 1998) et a des répercussions sur les années suivantes. Par exemple, la sécheresse de 1976 en forêt boréale au Québec a eu des conséquences jusqu'en 1982 (Brooks *et al.* 1998). Généralement, plus les conditions environnementales sont défavorables à la croissance des arbres, plus les cernes sont étroits, plus les conditions sont favorables plus les cernes sont larges. Une relation positive entre la largeur du cerne et les précipitations durant la saison de croissance est observée (Dang et Lieffers 1989, Archambault et Bergeron 1992, Brooks *et al.* 1998, Hofgaard *et al.* 1999), mais les résultats diffèrent pour la température. Par exemple, des études ont montré un effet positif de la température sur la croissance en début de saison (d'Arrigo *et al.* 1992, Schweingruber *et al.* 1993, Hofgaard *et al.* 1999), alors que d'autres ont montré une corrélation négative pour la même période (Dang et Lieffers 1989, Archambault et Bergeron 1992, Brooks *et al.* 1998). Des conditions environnementales similaires donnent une réponse identique dans la croissance du cerne. Cependant, elles sont spécifiques à l'espèce. Ainsi les variations inter-annuelles d'épaisseur d'un cerne, se reproduisent de façon presque semblable sur tous les sujets d'une même essence qui vivent sous les mêmes conditions climatiques. Par exemple, pour supporter une sécheresse, un arbre va utiliser ses réserves jusqu'à épuisement, périlcliter pendant deux ans (apparition de microcernes) puis reconstituer lentement ses réserves. Cela génère des séquences de cernes particulièrement minces ou affectés par des caractères anatomiques originaux, communs à plusieurs arbres (Larsen 1995, Brooks *et al.* 1998). En zone boréale, le facteur limitant principal est la température (Brooks *et al.* 1998).

Un coefficient de sensibilité moyenne au climat (SM) permet de traduire de manière quantitative le degré de réponse des arbres aux fluctuations climatiques interannuelles (Douglass 1936). Une valeur élevée de ce paramètre (SM varie de 0 à 2) traduit la présence

d'importantes variations qui correspondent aux changements à court terme liés au climat (Fritts 1976). Ce paramètre représente la moyenne des écarts relatifs entre cernes consécutifs.

$$SM = 2/(n - 1) \sum^{t=1 \text{ à } n-1} |x_{t+1} - x_t| / (x_{t+1} + x_t),$$

avec n : nombre de cernes mesurés

x_t : largeur du cerne de l'année t

Certains paramètres topographiques influencent la croissance entre les peuplements comme le bas ou haut de pente, l'exposition nord ou sud, l'altitude, les conditions microsites, la composition du sol. Mais, ces facteurs sont constants dans le temps (Schweingruber, 1988). La variation synchrone dans la structure des cernes fait ressortir un patron régional de croissance des arbres et permet de dater les arbres et de reconstruire les stress environnementaux passés (Fritts 1976, Schweingruber 1991).

1.3.2.3 Définition de l'interdatation et historique

La dendrochronologie est l'interprétation des événements affectant la croissance des cernes d'arbres et l'utilisation de ces cernes comme outil précis pour dater des événements passés (Fritts 1976, Schweingruber 1988). Elle permet de faire correspondre une séquence de cernes d'arbres à une autre (Fritts 1976, Yamaguchi 1986, Schweingruber 1990). L'identification de marqueurs anatomiques similaires est en premier lieu réalisée sur des échantillons où la date de chaque cerne est connue puis sur des arbres non datés. Cela aboutit à la datation absolue des arbres non datés par comparaison aux arbres dont les dates sont connues (Fritts 1976, Schweingruber 1988). L'interdatation a fondamentalement changé la méthode d'obtenir de l'information sur les cernes des arbres en introduisant la notion d'une unité d'information sur un groupe d'arbres plutôt que sur un arbre isolé. En 1976, Fritts pose plusieurs principes d'application de l'interdatation. Cette méthode n'est possible que dans des conditions environnementales similaires. Ces conditions particulières doivent perturber la croissance des cernes pour un grand nombre d'échantillons. Ainsi, l'interdatation fait correspondre un patron de largeur de cernes entre différents échantillons et vérifie ensuite la correspondance sur plusieurs autres échantillons. Finalement, il définit un patron régional

avec la séquence de cernes d'arbres dans les peuplements voisins. La première partie de l'analyse consiste à dégager les cernes remarquables appelés cernes caractéristiques.

1.3.2.4 Cernes caractéristiques

1.3.2.4.a Définitions

Les cernes caractéristiques sont le reflet de conditions environnementales particulières d'une année. Ils sont utilisés comme marqueur pour l'interdatation. Le terme « *pointer year* » ou cerne caractéristique a été introduit pour la première fois en 1969 par Huber et Giertz-Siebenlist. Puis, la distinction est faite entre un cerne caractéristique qui est observé dans une seule série et est appelé « *event years* » et un cerne caractéristique qui apparaît fréquemment dans plusieurs séries d'une région particulière et est nommé « *pointer years* » (Schweingruber *et al.* 1990). Les « *pointer years* » permettent d'interdater une série de cernes avec plusieurs séries de référence. Un cerne caractéristique peut être un cerne étroit, large ou manquant. Il peut être une anomalie dans la structure du cerne. Un cerne caractéristique est toujours comparé avec les cernes voisins. Le changement doit être brusque. Pour définir si un cerne est étroit ou large, des critères absolus sont utilisés dans la littérature. En 1983, Schweingruber propose que la taille d'un cerne caractéristique étroit soit inférieure à 40% de la taille des cernes des quatre années précédentes et que la taille d'un cerne caractéristique large soit 160% supérieure. Les cernes étroits sont souvent causés par d'une défoliation par les insectes telle la tordeuse des bourgeons de l'épinette noire. Mais les cernes larges sont moins utilisés car ils peuvent diminuer sur la circonférence alors qu'un cerne étroit est mince sur toute son étendue.

1.3.2.4.b Autres exemples de cernes caractéristiques et anomalies

D'autres anomalies de croissance que la largeur des cernes sont observées et servent de marqueurs caractéristiques pour l'interdatation. Parfois, un ou plusieurs cernes supplémentaires peuvent être formés au cours d'une même année (Baillie *et al.* 1982, Yamaguchi 1991). Ceci peut se produire quand l'activité de la zone cambiale stoppe lors d'un stress environnemental ponctuel (sécheresse, attaques d'insectes, de champignons, défoliation

par le gel) avec une baisse de la production d'hormones, puis reprend au cours d'une même année. A l'intérieur du cerne, avant que démarre la formation normale de bois final, les trachéides ont un diamètre radial plus petit que la moyenne. Ils sont appelés faux cernes et peuvent surestimer l'âge de l'arbre. Ces faux cernes sont néanmoins très utiles comme indicateur climatique (Yamaguchi 1991). La transition entre le bois initial et le bois final est discontinue pour de faux cernes et est continue et marquée pour de vrais cernes.

Un cerne peut aussi être manquant. Si les conditions de croissance sont très mauvaises, l'assise peut rester inactive sans former de cernes. Les cernes manquants sont souvent dans des arbres matures, sénescents ou stressés par la sécheresse, défoliés par des insectes. Le phénomène est plus fréquent dans les régions climatiques extrêmes froides ou sèches. Il est observé lorsque le nombre de cernes compté entre deux cernes caractéristiques de dates connues est inférieur à ce que les dates suggèrent. Le cerne peut également être incomplet. Dans ce cas, la zone cambiale est inactive sur une partie de la circonférence et la couche formée ressemble à un croissant (Kramer et Kozłowski 1979). L'âge de l'arbre peut alors être sous-estimé.

D'autres anomalies traduisant de conditions de croissance exceptionnelles sont utilisées. Un bois final clair avec des cellules à parois minces donne des cernes caractéristiques appelés cernes pâles « light rings » (Filion *et al.* 1986). Ils peuvent être la réponse d'une faible température à la fin de la saison de croissance. Ils sont surtout observés en région subalpine ou nordique lors d'une mauvaise saison de croissance ou d'une défoliation par un insecte (Filion *et al.* 1986, Yamaguchi *et al.* 1993, Wang *et al.* 2000, Tardif *et al.* 2004). Dans le cas du mélèze laricin, il indique le début d'une première année épidémique du tenthrède du mélèze (Girardin *et al.* 2002). Au contraire un bois final très foncé est aussi un bon repère. Les années de gel sévère laissent une empreinte caractéristique dans la structure des cernes de croissance. Les cernes de gelées sont identifiables par une distorsion tangentielle du tissu sur toute la circonférence du cerne dans le bois initial ou final. Ceci est dû à un réarrangement des canaux résinifères et à l'apparition de canaux résinifères traumatiques (LaMarche et Hirschboeck 1984).

1.3.2.4.c Applications

La méthode dendrochronologique enregistre les cernes de croissance et utilise les anomalies dans la structure des cernes. Elle permet de dater des événements particuliers dans de nombreux domaines d'applications. Elle fournit des informations sur les réactions de l'arbre aux perturbations (Cherubini *et al.* 1996) et aux stress climatiques passés (Pedersen 1998). En écologie et en géomorphologie, elle permet de dater des événements naturels comme les feux, les inondations, les glissements de terrain, les épidémies d'insectes et de même qu'en archéologie pour dater des structures et des oeuvres d'art. Les cicatrices de feux sur les cernes de croissance ont permis d'étudier la fréquence et l'historique des feux en forêt boréale au Québec (Larsen *et al.* 1995, Bergeron et Archambault. 1993, Grissino-Mayer 2001), dans les forêts de pins ponderosa (*Pinus ponderosa*) en Colombie britannique (Zackrisson 1980, Dieterich et Swetnam 1984) et dans les forêts de pins sylvestres (*Pinus sylvestris*) en Irlande, en Angleterre et en Écosse (Lageard *et al.* 2000). Elle a aussi permis d'étudier les changements hydrologiques dans le Québec subarctique des 300 dernières années (Bégin et Payette 1988), la défoliation des arbres par les insectes (Swetnam *et al.* 1985, Morin 1998), le mouvement des glaciers (Holzhauser 1984, Holzhauser et Zumbuehl 1996), les changements climatiques et l'augmentation du CO₂ au cours du dernier millénaire (Graumlich 1991, Graumlich 1993, Knapp *et al.* 2001), les éruptions volcaniques (Yamaguchi 1983), le mouvement des sols (Heikkinen 1994.), les glissements de terrain comme celui à Charlevoix au Québec (Quinty 1985). En archéologie, les applications sont nombreuses pour dater des œuvres d'art et des monuments anciens (Bauch et Eckstein 1970, Orcel *et al.* 1992, Lavier et Lambert 1996).

1.3.2.5 Techniques différentes d'enregistrement des cernes caractéristiques et d'interdatation

1.3.2.5.a Technique de Ghent

Cette technique compare visuellement la croissance d'un cerne avec le cerne précédent. Un « + », « - » ou « 0 » est indiqué suivant que la croissance est plus grande, plus petite ou équivalente. Les cernes caractéristiques sont ainsi identifiés. Une série non datée est comparée visuellement avec une série datée. Une année est proposée pour assigner à chaque

cerne l'année du calendrier. Puis un test de contingence deux à deux permet de discriminer lorsque plusieurs dates sont possibles. Cette technique permet de ne pas tenir compte de l'amplitude différente des cernes suivant l'âge de l'arbre (Ghent 1952).

1.3.2.5.b Technique « Key-Year »

La technique dite « *Key-Year* » a été utilisée pour la première fois en 1935 pour dater des arbres morts en Nouvelle Angleterre (Lyon 1935), puis en 1952 en Ontario (Ghent 1952). La croissance moyenne annuelle par an de chaque arbre est calculée en mesurant chaque cerne de plusieurs arbres au sein d'un peuplement. Puis, le pourcentage de croissance moyenne relative à l'année précédente est calculé. Les fluctuations d'augmentation, de diminution ou de stabilité sont finalement notées. En 1958, Ghent utilise la même méthode mais il compare la largeur des cernes d'une année avec l'année précédente. Il évalue ensuite si l'année est une continuité des deux années précédentes. Les années caractéristiques relevées par les deux méthodes étaient parfaitement similaires. En 1984, Heikkenen a défini une année clef comme l'année dans laquelle un nombre significatif de largeur de cernes entre les arbres étaient en augmentation ou en diminution.

1.3.2.5.c Technique « Skeleton plot »

Un procédé graphique appelé *Skeleton plot* a permis de simplifier et de recourir plus rapidement et visuellement à l'interdation (Douglass en 1939, Stokes et Smileys 1968, Schweingruber *et al.* 1990). Cette méthode permet facilement d'enregistrer les cernes caractéristiques et de détecter les cernes manquants ou les faux cernes. Elle a d'abord été utilisée pour l'étude d'arbres dans les forêts semi-arides de l'Ouest américain (Douglass 1939, Schulman 1956), puis dans les forêts humides de l'Alaska (Giddings 1942) et en forêt tropicale (LaMarche *et al.* 1979, Eckstein *et al.* 1981). Elle est encore couramment utilisée par de nombreux laboratoires de dendrochronologie. Le patron de la largeur des cernes est relevé en traçant des lignes verticales de hauteurs variables sur du papier millimétré. La technique ne garde qu'un squelette particulier de la croissance des arbres où seuls les cernes étroits et larges sont enregistrés. Puis la séquence non datée est comparée visuellement avec

la séquence moyenne d'arbres datés pour la dater de manière absolue. Les cernes caractéristiques sont aussi listés en décomptant les cernes. L'analyse est effectuée sur deux rayons pour s'assurer d'assigner les mêmes années et éviter les cernes manquants. Les cernes étroits qui reviennent systématiquement dans quasiment tous les rayons sont des cernes caractéristiques (Douglass en 1939, Stokes et Smiley 1968, Schweingruber *et al.* 1990).

La méthode peut être utilisée avec d'autres cernes caractéristiques comme des cernes de bois final ou initial plus dense ou des cernes possédant de nombreux vaisseaux dans le bois poreux des feuillus par exemple (Schweingruber *et al.* 1990).

1.3.2.5.d Technique graphique de courbes de références

La largeur des cernes est mesurée année après année à l'aide d'un micromètre. Tous les arbres d'une même espèce au sein d'une même région sont regroupés et une courbe de référence moyenne est effectuée. Cette chronologie maîtresse est standardisée afin d'amoinrir les particularités propres à chaque arbre et d'amplifier les facteurs régionaux de l'environnement et les cernes caractéristiques. Les échantillons à dater sont synchronisés visuellement sur la courbe de référence permettant leur interdatation. L'élaboration de séries chronologiques (dendroséries) de longues durées permet de couvrir une période plus grande que ne le permettent les seuls arbres vivants et ainsi de dater des événements plus anciens. Les premières courbes de référence ont été réalisées à partir de l'analyse de séquoias géants (*Sequoia sempervirens*) en Arizona (Brown, 1996). Les deux autres espèces de longue vie, les pins de Bristlecone (*Pinus longéava*) en Amérique du Nord et les alerces (*Fitzroya cupressoides*) en Amérique du Sud ont une chronologie de 8400 ans avec une tentative d'extension à 10000 pour le premier (Schulman 1958, Ferguson 1985) et 3622 ans pour le deuxième (Lara et Villalba 1993, Brown 1996). Au Québec, une chronologie d'épinette noire s'étend sur 3279 ans (Arsenault et Payette 1997). En Europe, où l'âge des arbres dépasse rarement 300 ans et voisine plus fréquemment les 150 ans, ce n'est que récemment en 1980 qu'une séquence comparable de plus de 10400 ans a été établie pour le chêne. Une chronologie de pins sylvestre (*Pinus sylvestris*) de plus de 2000 ans est également disponible (Kromer et Spurk 1998, Spurk *et al.*, 1998). Pour le mélèze laricin (*Larix decidua*),

massivement utilisé dans les régions alpines, des références couvrent une période d'environ 1000 ans (Farjon 1990).

1.3.2.5.e Standardisation des chronologies de référence

Les fluctuations environnementales ne sont pas les seules responsables de la variation interannuelle dans la largeur des cernes. La croissance des cernes est fonction aussi de changements systématiques internes à l'arbre comme l'âge et la taille ou des conditions locales et de la productivité du site (Cook 1967, Fritts 1976). Les premières années de croissance, l'arbre croît très bien puis la vitesse de croissance diminue et l'arbre va être plus sensible aux variations climatiques. De plus quand les arbres sont plus vieux et augmentent en diamètre, la largeur des cernes diminue. Deux raisons expliquent cette situation. La première est que le potentiel d'accroissement diminue au cours de la vie de l'arbre et la deuxième est que la largeur des cernes se répartie sur une circonférence plus grande. La tendance nette à la diminution de la largeur des cernes au cours du temps reflète ainsi l'effet de l'âge et l'effet géométrique. Pour comparer différents arbres entre eux puis faire une courbe de référence avec plusieurs séries de cernes d'arbres combinées, les fluctuations propres aux individus doivent être atténuées (Fritts 1976). Elles sont appelées tendances individuelles de basses fréquences (Fritts 1976). Différentes techniques de « *smoothing* » permettent de lisser le signal de basse fréquence et d'augmenter le signal de haute fréquence, signal causé par la variation interannuelle du climat (Schweingruber 1988). Une fenêtre de 25 à 30 ans (*smoothing spline*) est en général utilisée pour calculer une moyenne de fluctuations (Cook et Peter 1981, Blasing *et al.* 1983, Monserud 1986). Il y a aussi une forte auto-corrélation à l'intérieur de la série parce que la largeur d'un cerne est dépendante de l'année précédente. Les séries sont alors filtrées. Un modèle d'auto-régression permet d'enlever la différence absolue de la largeur des cernes pour amplifier les différences relatives (Cook et Peters 1981, Cook et Holmes 1986). Cela homogénéise la variance des séries. De plus, l'effet de la variation parmi les petits cernes est plus faible que parmi les grands cernes. Une transformation logarithmique permet d'égaliser proportionnellement cette variation. Les séries sont enfin standardisées pour être transformées sur une moyenne commune de 1. Les fluctuations varient autour de cette moyenne.

La standardisation perd de l'information relative aux changements climatiques à long terme. Cependant, 99% de la variance peut être préservé avec une fenêtre inférieure à 19 ans (Cook et Peters 1981). Enfin, la moyenne arithmétique sur toutes les séries filtrées et transformées génère une courbe de référence appelée série maîtresse (Grissino-Mayer, 2001).

1.3.2.5.f Programme COFECHA et analyse statistique

(Holmes *et al.* 1983)

Pour trouver la meilleure correspondance entre une série non datée et une série datée et standardisée, plusieurs méthodes statistiques et informatiques ont été proposées. Elles allouaient une date suivant la meilleure corrélation entre la chronologie de référence et la série non datée. Cependant, toutes échouaient à discerner les erreurs dues aux cernes absents ou surnuméraires (Fritts 1963, Baillie et Pilcher 1973, Cropper 1979, Aniol et Schmidt 1982, Baillie 1982).

COFECHA est un programme statistique écrit par Holmes en 1983 dans le laboratoire « *Tree Ring Research* » de l'université d'Arizona. Il utilise une chronologie de référence où toutes les séries sont filtrées, transformées et standardisées comme cela a été décrit ci-dessus. La chronologie est construite avec le programme ARSTAN. Puis la série à dater est comparée par segments avec la chronologie de référence appelée série maîtresse. La longueur et le chevauchement des segments sont déterminés par le manipulateur. Des segments mesurant la moitié de la longueur de la série totale et se chevauchant sur leur moitié sont néanmoins conseillés pour fournir suffisamment de degrés de liberté. De cette manière, peu de segments auront juste par chance une haute ou faible corrélation et la corrélation sera significative à 99%. Des tailles pas trop longues permettent de détecter et de rechercher les erreurs dans un segment. Pour chacune des dates proposées par segment, un coefficient de corrélation de Pearson entre -1 et $+1$ est calculé. Si une meilleure position alternative est trouvée, elle est indiquée dans un intervalle de 10 ans. L'interdatation la plus probable est celle qui correspond à la plus haute corrélation et qui se répète dans les segments chevauchant. Une erreur probable est soulignée par une corrélation inférieure à 0,32 et le programme propose comme alternative dix dates mieux corrélées. Le test montre que si un tiers des segments des séries est erroné cela n'affecte pas la série moyenne et la datation des

séries. Le programme donne également une corrélation moyenne du segment total par rapport à la chronologie de référence (Holmes 1983, Cook 1985, Holmes *et al.* 1986).

Le niveau de corrélation d'une série bien interdatée dépend de l'espèce, de la géographie, du secteur et de la compétition au niveau du peuplement (Holmes 1983). Pour ces raisons, COFECHA ne peut pas fournir la valeur empirique d'une série bien interdatée. L'interdatation doit d'abord commencer par l'observation visuelle des cernes et la concordance graphique. Le programme COFECHA est simplement un outil de statistique rigoureux qui confirme une interdatation. Les critères de validité ne dépendent que de l'observation de l'échantillon (Holmes *et al.* 1983).

1.3.3 Dynamique de trouées dans de vieux peuplements de la Côte-Nord

1.3.3.1 Échantillonnage

Ce projet d'étude se concentre sur la dynamique de trouées dans de vieux peuplements d'épinette noire (*Picea mariana*) et de sapin baumier (*Abies balsamea*) de la Côte-Nord. Durant l'été 2004, 15 transects de 400 m de long ont été échantillonnés, 5 dans des peuplements purs d'épinette noire, 5 dans des peuplements purs de sapin baumier et 5 dans des peuplements mélangés de ces deux espèces. Dans chacune des trouées présentes sur le transect, nous avons prélevé par tronçonnage un disque sur un « *gap maker* » mort debout ou couché au sol. Un « *gap maker* » est un arbre mort de canopée à l'origine de la trouée. Les disques étaient récoltés sur les sections les mieux conservées des arbres morts. Les disques ont été préférés aux carottes car ils permettent d'avoir une vision complète de la circonférence de la galette. Les cernes incomplets ou manquants de l'année juste avant la mort ont plus de chance d'être repérés (Ghent 1952). L'état de décomposition avancé de certains échantillons n'a pas permis leur analyse. De plus, 5 bouleaux (*Betula papyrifera*) et 3 mélèzes (*Larix laricina*) n'ont pas été analysés car nous ne possédions pas de chronologies de référence de ces espèces pour le secteur d'étude et aucun arbre vivant n'avait été échantillonné. Néanmoins, 90% des échantillons récoltés (137 sapins baumiers et 159 épinettes noires) ont pu être analysés.

1.3.3.2 Préparations des échantillons et mesure des cernes

Après consolidation des disques fragiles, la surface des échantillons est préparée par différents sablages avec du papier à grains de plus en plus fins (80 à 600). Les galettes sont sablées jusqu'à ce que les cellules du bois soient clairement visibles sous la loupe binoculaire. Cette étape doit se faire avec minutie pour réaliser une mesure la plus précise possible de la largeur des cernes. Le plus grand soin est apporté à la partie extérieure des disques pour garantir la précision de la date de mortalité. Sur chaque disque, la largeur des cernes de croissance est mesurée en déplaçant, sous une loupe binoculaire, un chariot mobile relié à l'ordinateur. La mesure est prise à la limite du cerne avec une précision de 0,001 mm. Cette étape est importante car elle conditionne l'interdatation finale. La mesure pour chaque disque se fait sur deux rayons choisis de façon à éviter les déformations du bois comme le bois de réaction (Runkle 1982, Foster et Reiners 1986). Le bois de réaction est la réponse de l'arbre à une sollicitation extérieure (le vent, la neige ou la chute d'un autre arbre) qui l'entraîne en dehors de sa position normale verticale. L'arbre répond à cette agression par un accroissement accéléré des cernes. Chez les résineux, il se forme sur le dessous de la région qui tend à s'incliner en raison de la force extérieure. La zone comprimée est plus spécifiquement appelé bois de compression. Au contraire, chez les feuillus, il se forme sur le dessus de la région inclinée et est appelé bois de tension (Panshin et De Zeeuw 1980). Cette augmentation anormale des cernes est évitée autant que possible lors de la mesure de la largeur des cernes en minimisant au maximum les changements d'orientation. L'important est de faire ressortir la croissance annuelle du bois sans les contraintes physiques extérieures.

1.3.3.3 Cernes caractéristiques

Les années caractéristiques (cernes étroits, larges, bois final épais...) sont repérées visuellement par rapport aux cernes adjacents. L'analyse s'effectue sur des échantillons vivants : 60 épinettes noires et 75 sapins baumiers dont la date d'abattage était connue (2000), appartenant à la même région géographique que les échantillons récoltés (Schweingruber *et al.* 1990). Les années caractéristiques communes qui reviennent dans plus de 50% des échantillons, sont notées au fur et à mesure. Comme les réponses aux nombreux

facteurs déterminant la croissance sont spécifiques des espèces, le sapin baumier et l'épinette noire sont traités séparément (Schweingruber *et al.* 1990).

Sur la Côte-Nord, d'importantes épidémies d'insectes ont sévi durant ce siècle. Ces épidémies sont généralisées à l'échelle du paysage mais concentrées dans le temps. Trois épidémies particulièrement sévères ont été enregistrées dans les années 1910, 1940 et 1976. Elles ont marqué le paysage et ont laissé leur empreinte au niveau de la croissance des cernes des sapins baumiers et des épinettes noires. De très faibles croissances radiales sont associées à la défoliation et sont synchrones sur la majorité des échantillons, soit vers 1915 pour la première épidémie, entre 1948 et 1952 pour la deuxième et entre 1977 et 1979 pour la troisième (Morin 1998). L'année suivant l'attaque, la perte de croissance maximale est de 30 à 50%. Elle est suivie d'une période de récupération de 1 à 4 ans (Laurent-Hervouet 1987). L'effet dépressif des défoliateurs est souvent plus important qu'une année climatique très défavorable et offre ainsi de bons marqueurs chronologiques (Morin 1998). En remontant dans le temps, d'autres années caractéristiques sont enregistrées. Elles sont moins marquées que les années de défoliation mais présentes dans de nombreux échantillons. Pour le sapin baumier par exemple, les années caractéristiques enregistrées sont des cernes larges en 1875, 1897 et 1901, des cernes étroits en 1898, 1899, 1905, 1915, 1938, 1950, 1977, 1978, 1979, 1984 et 2000 où 1978 était très étroit et un cerne avec un bois final épais en 1942.

1.3.3.4 Courbe de référence et interdatation visuelle

Une chronologie de référence est constituée pour l'épinette noire et le sapin baumier. Elle est produite à partir des séries standardisées de largeurs de cernes des échantillons vivants (Figures I.1 et I.2). La chronologie maîtresse pour chacune des deux espèces permet d'observer des patrons de croissance de cernes originaux s'étalant sur quelques années. Ces patrons ainsi que les années caractéristiques relevées préalablement permettent de concorder graphiquement les séries individuelles non datées avec la série de référence. Les échantillons nouvellement datés sont ajoutés au fur et à mesure à la chronologie maîtresse. L'utilisation d'un maximum d'échantillons permet d'étayer la chronologie de référence et de la rendre plus robuste. Un minimum de 15 échantillons est recommandé afin de pouvoir surmonter plus facilement les éventuelles anomalies anatomiques (faux cernes et cernes absents)

(Schweingruber 1988). Chaque disque doit offrir au moins 60 cernes pour fournir une information climatique interannuelle suffisamment riche et originale pour éviter toute reproductibilité dans le temps.

Dans l'est du Canada, plusieurs séries de référence sont disponibles pour les conifères, notamment celles de l'épinette noire (Payette *et al.* 1985), l'épinette blanche (Cropper et Fritts 1981, Jacoby 1983), le mélèze (Jardon *et al.* 1994), le sapin baumier (Morin et Laprise 1990, Morin *et al.* 1993) et le thuya occidental (*Thuja occidentalis*) (Archambault et Bergeron 1992). La chronologie finale de référence, que nous avons obtenue, s'étale de 1767 à 2003 pour les épinettes noires (Figure 1.1) et de 1797 à 2003 pour les sapins baumiers (Figure 1.2). Les courbes de référence graphique et les cernes caractéristiques ont permis d'interdater visuellement nos échantillons (Stokes et Smiley 1968).

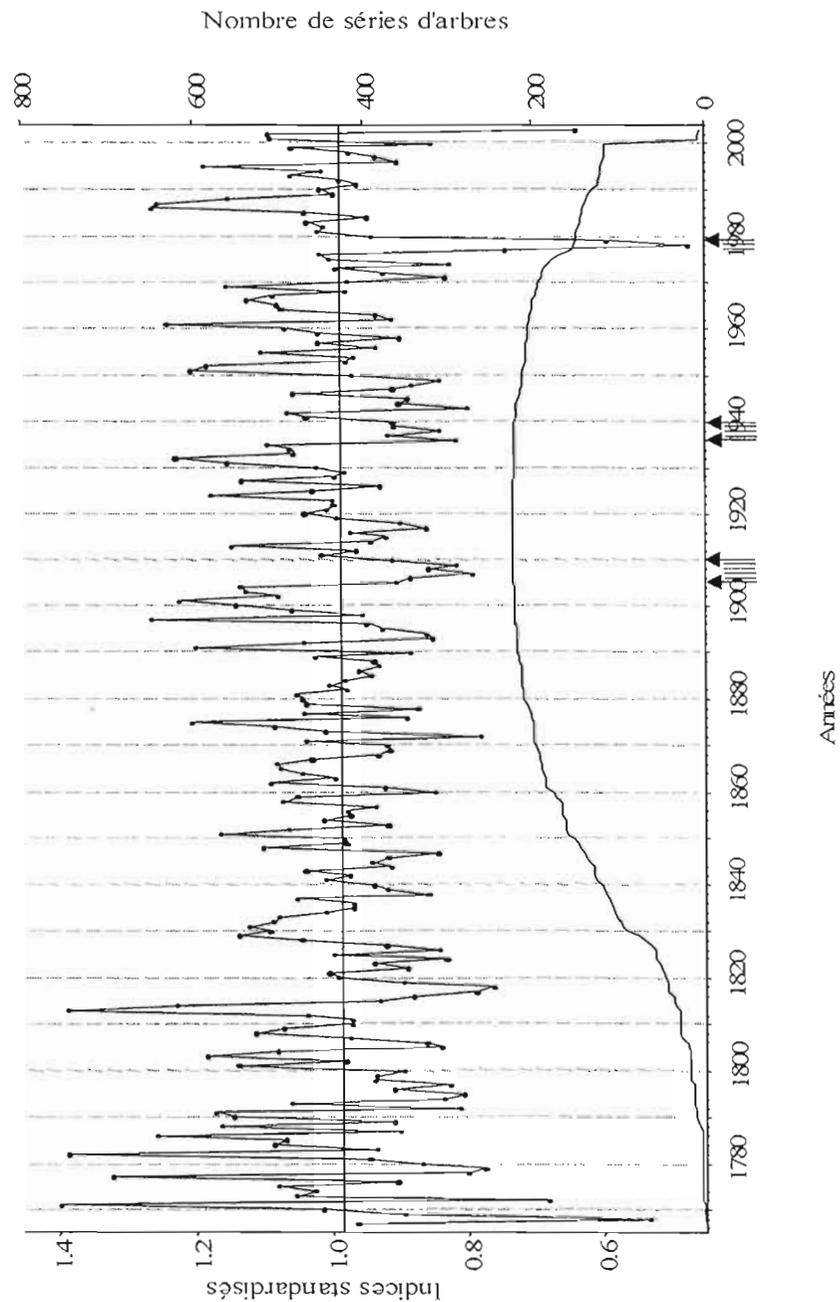


Figure 1.1. Chronologie maîtresse de l'épinette noire de la Côte-Nord du Québec. Les séries standardisées de largeurs de cernes à gauche et leurs nombres (2 séries en moyenne par arbre) à droite sont représentées en fonction de l'année. Les flèches indiquent les cernes étroits coïncidant aux trois périodes de la tordeuse des bourgeons de l'épinette pour ce siècle (1905-1910, 1936-1940 et 1977-1979).

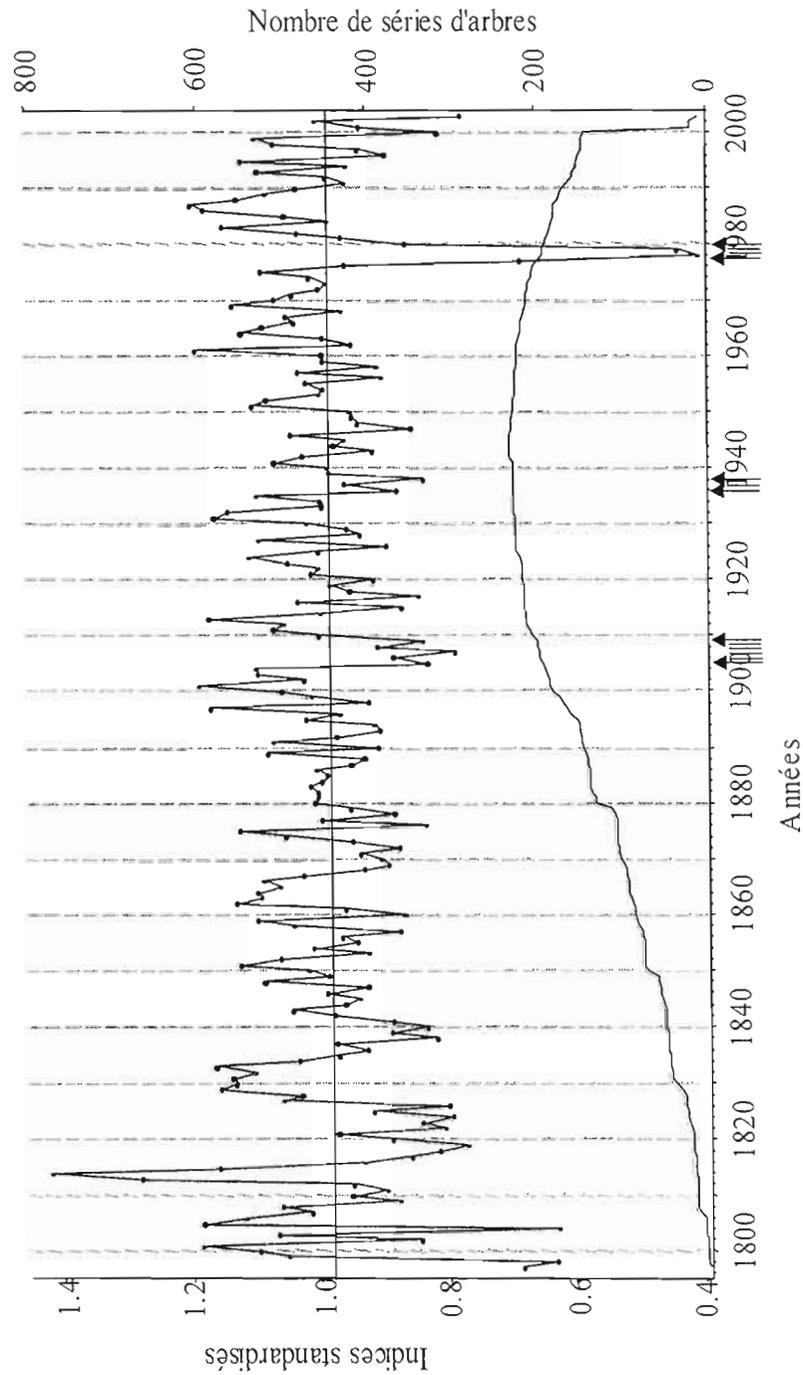


Figure 1.2. Chronologie maîtresse du sapin baumier de la Côte-Nord du Québec. Les séries standardisées de largeurs de cernes à gauche et leurs nombres à droite (2 séries par arbre) sont représentées en fonction de l'année. Les flèches indiquent les cernes étroits coïncidant aux trois périodes de la tordeuse des bourgeons de l'épinette pour ce siècle (1905-1909, 1936-1938 et 1977-1980).

1.3.3.5 Programme statistique COFECHA

Le programme statistique COFECHA (Holmes 1983) nous a permis de confirmer les dates proposées par l'interdatation visuelle et graphique (Stokes et Smiley 1968). Les valeurs mesurées des échantillons non datés sont d'abord standardisées à l'aide d'une régression par une fonction *spline* de 32 ans pour calculer la moyenne de fluctuation (Cook et Peter, 1981). Les séries flottantes non datées sont en général de 120 ans. Elles sont donc segmentées en 60 ans, déplacées par sauts de 10 ans, et comparées à la série de référence épinette noire ou sapin baumier. Au fur et à mesure que les séries d'échantillons non datées corrélaient bien avec la chronologie maîtresse, elles sont ajoutées à la série de référence. Le programme COFECHA estime qu'un coefficient de corrélation inférieur à 0,32 est une erreur probable d'interdatation. Ainsi, nous décidons qu'une interdatation est non fiable si la corrélation moyenne de la série est inférieure à 0,3. Les erreurs repérées par COFECHA sont considérées seulement dans les cas suivants : si le programme propose d'ajouter une ou deux années signifiant qu'un ou deux cernes n'ont pas été mesurés ou s'il suggère d'enlever une ou deux années signifiant qu'un ou deux cernes étaient supplémentaires. Des erreurs de plus ou moins dix ans ne sont considérées comme de vrais problèmes seulement si la nouvelle corrélation proposée reste équivalente à l'ancienne et est supérieure à 0,30. En effet, il est peu probable que 10 cernes soient mesurés en plus ou en moins. Par contre, si une position alternative est proposée de façon systématique sur tous les segments, c'est une bonne indication que la date proposée est inappropriée. Nous avons décidé de garder les séries avec une corrélation moyenne entre 0,25 et 0,30 seulement si les erreurs proposées ne se retrouvent que sur quelques segments et ne semblent pas être de réels problèmes après vérification sur le disque. Dans tous les cas, le retour à l'échantillon est systématique, les erreurs sont corrigées s'il y a lieu et le programme est réinitialisé.

Quelques échantillons d'épinette noire ont été difficiles à interdater visuellement car les années caractéristiques furent plus difficiles à mettre en évidence. En effet, la baisse de croissance pendant les années de défoliations par exemple ne se traduit pas forcément par une remontée de croissance, ce qui la rend plus difficile à observer (Morin et Laprise 1990). Le programme COFECHA est dans ce cas utilisé non pas pour confirmer une date suggérée mais pour dater ces séries problématiques. Il peut proposer plusieurs dates pour chacun des

segments. La date correcte est celle qui revient dans la plupart des segments dans les positions de meilleures corrélations. L'interdatation est vérifiée systématiquement sur l'échantillon et seulement après une certitude de 100%, la série nouvellement datée est ajoutée à la série de référence. La décision finale ne dépend pas de la valeur brute du coefficient de corrélation mais si cette valeur est la plus élevée et si visuellement la datation est confirmée.

C'est ainsi qu'avec une combinaison d'interdatation visuelle (Stokes et Smiley 1968, Fritts 1976) et quantitative (Holmes 1983), nous avons pu dater la quasi-totalité des échantillons. Seuls 3% sont restés problématiques. Ces échantillons étaient soit trop décomposés soit trop érodés sur la circonférence, ce qui augmente le risque d'oublier des cernes. Deux rayons par arbres sont interdatés dans 75% des échantillons d'épinette noire et 85% des échantillons de sapin baumier. Le programme COFECHA montre 72 séries d'épinette noire sur 237 et 113 séries de sapin baumier sur 232 possédant des segments possiblement erronées. Ils ont été vérifiés sur les disques et conservés comme segments non problématiques. Dans les deux cas, ils représentent moins de la moitié des segments totaux. Ils n'affectent pas la chronologie maîtresse puisqu'elle reste efficace jusqu'à la moitié de segments dits erronés (Holmes 1983). L'intercorrélation moyenne pour les deux espèces est significative avec un coefficient de 0,49 pour les épinettes noires et de 0,47 pour les sapins baumiers. L'espèce s'identifie facilement sur la base des caractéristiques anatomiques du bois (Panshin et de Zeeuw 1980). Cependant, dans le cas où nous intervertissons les deux espèces, la vérification d'interdatation par le programme COFECHA ne donne pas de bons résultats. En effet, rares sont les essences dont les séries de cernes offrent suffisamment de cernes caractéristiques communs au point de pouvoir établir des corrélations interspécifiques. C'est le cas néanmoins du chêne et de l'orme, du sapin baumier et du tilleul, du pin mésogéen et du pin pignon (Guibal *et al.*, 1992) mais ce n'est pas le cas de l'épinette noire et du sapin baumier.

1.3.4 Datation des perturbations

1.3.4.1 Les arbres morts essentiels à l'ouverture et à la dynamique de la canopée

La mortalité des arbres est une composante importante des communautés forestières. Elle varie suivant l'âge de la population et les structures en taille (Oliver et Larson 1990). Dans les vieux peuplements à maturité, la première cohorte de canopée commence à mourir. De ce fait les débris ligneux morts debout ou couchés au sol sont très nombreux. La mortalité, dans son degré et sa diversité, arbres morts sur pied, déracinés, coupés, offre des habitats uniques pour un grand nombre de plantes, d'animaux et de microorganismes (Franklin et al 1981, Peterson *et al.* 1990). Elle crée des ouvertures dans le couvert forestier ou trouées. Elle permet aussi de libérer les ressources disponibles dans l'espace de croissance laissé par les arbres morts (Denslow 1980, Canham et Marks 1985). Elle repose sur une échelle de temps et d'espace très variable. La mortalité peut concerner un arbre isolé par vieillesse ou faiblesse. Elle est qualifiée comme normale de fond due à des facteurs autogéniques (Oliver et Larson 1990). Elle peut concerner un grand nombre d'individus sur une surface plus étendue (Franklin 1987) avec une mort synchrone comme une attaque de champignon, d'insectes ou un vent violent. Elle peut aussi revenir sur une courte période à cause de facteurs allogéniques comme le feu, le vent ou les épidémies d'insecte. De nombreux auteurs étudient la mortalité des peuplements pour comprendre la composition actuelle d'une forêt et prévoir sa dynamique future.

1.3.4.2 Techniques de datation différentes de l'âge des trouées

Différentes techniques sont employées pour établir la date de formation des trouées. Certaines enregistrent et cartographient la mortalité annuelle sur plusieurs années dans des placettes permanentes (Spies *et al.* 1990). D'autres études utilisent la réponse physiologique de la croissance des arbres à l'ouverture du couvert forestier. Lors de l'ouverture, des ressources tel que la lumière et les minéraux du sol deviennent disponibles. Les tiges supprimées en sous-couvert connaissent une augmentation brusque de la largeur des cernes annuels de croissance. Le début du relâché de croissance synchrone sur plusieurs arbres qui se sont établis en même temps était la preuve de la formation de la trouée et définit son âge (Lorimer 1980, Runkle 1982). Les critères pour le mettre en évidence sont assez variables

dans la littérature. Le relâché de croissance se définit dans certaines études comme une augmentation d'au moins 50% durant une période d'au minimum cinq ans par rapport aux cinq années précédentes (Payette 1990, Bergeron 2000). D'autres critères comme une augmentation d'au moins 25% et pendant au moins 10 ans sont proposés pour voir des relâchés de croissance chez les vieux arbres ou les arbres de canopée en bordure de la trouée (Nowacki et Abrams 1997). Clinton *et al.*, en 1994, enregistrent quant à lui l'augmentation brusque de la longueur des internœuds des arbres de régénération ou de bordure de trouées. Certaines méthodes permettent de dater l'année où l'arbre créateur de la trouée est tombé. Par exemple, la croissance verticale des arbres vivants peut montrer des déformations du tronc causées par la tombée de l'arbre mort et ces déformations renseignent de l'année de chute de l'arbre mort (Martinez-Ramos *et al.* 1988). Une autre étude compte le nombre de cernes des nouvelles pousses sur des plantes ligneuses dont la tige principale a été affectée par la tombée de l'arbre (Panaiotis *et al.* 1995). La plante ligneuse de maquis, *Phillyrea Latifolia*, dans l'étude de Panaiotis et al. 1995, produit des nouvelles tiges un an après que la tige principale soit endommagée. D'autres études comptent le nombre d'années depuis le bourgeon de cicatrice formé par la blessure de la tombée de l'arbre. Ces techniques fournissent souvent qu'un estimé de l'âge de la perturbation (Runkle 1982).

Une méthode plus directe est de dater l'année de mortalité de l'arbre à l'origine de la trouée.

1.3.4.3 Datation des arbres morts

Pour dater la mortalité des débris ligneux, plusieurs méthodes sont utilisées dans la littérature, avec une précision variant d'une méthode à l'autre. Plusieurs méthodes sont combinées pour augmenter la fiabilité. Une période de mortalité peut être estimée en classant les arbres par leur état de décomposition. Cinq classes de décomposition sont en général retenues pour caractériser les arbres morts debout et 5 classes pour les arbres couchés au sol. Elles dépendent de la présence ou de l'absence de larges et de fines branches, de la présence et de l'état du feuillage, de l'état de l'écorce et de l'état d'avancement de la décomposition du bois (Hunter 1990). L'absence ou la présence de bourgeons peut être également utilisée pour estimer l'âge de mortalité (Pedersen et McCune 2002). La datation basée sur les

caractéristiques morphologiques de l'arbre est très peu fiable. Les études montrent une grande variabilité entre l'année réelle de mortalité des arbres et l'année suggérée par les classes de décomposition (Veblen 1994). La datation peut se faire également par l'analyse des arbres vivants bordant l'échantillon mort à analyser. En provoquant une ouverture de la voûte forestière, les arbres en mourant rendent disponibles les ressources comme la lumière et déclenchent une détente de croissance chez les individus survivants à proximité (Lorimer 1985). Une détente de croissance se traduit par une augmentation brusque de l'épaisseur des cernes annuels de croissance. Le début de l'augmentation diamétrale peut définir l'âge de mortalité d'un arbre. Suivant les critères définis par Cook (2000), un arbre présente une détente de croissance lorsqu'il affiche une augmentation de l'épaisseur des cernes d'au moins 50% durant une période d'au minimum cinq ans par rapport aux cinq années précédentes. Cependant la mort du couvert végétal et l'initiation de la croissance radiale peuvent ne pas coïncider dans le temps (Hennon *et al.* 1990). La croissance de la couronne peut décroître plusieurs années avant la mort de l'arbre et permettre une lumière suffisante pour une partielle détente de croissance (Shaw *et al.* 1985).

L'interdatation entre les arbres morts et les arbres vivants a l'avantage de mettre une date réelle sur chaque cerne formé de l'échantillon mort (Glock 1937, Fritts et Swetnam 1989). L'année de mortalité pour chaque arbre a été déterminée en identifiant l'année du dernier cerne formé (Dynesius et Jonsson 1991, Mast et Veblen 1994). De plus, elle est rigoureuse puisqu'elle exige plusieurs niveaux de contrôle indépendants : visuellement par l'étude des cernes caractéristiques (Stokes et Smiley 1968, Fritts 1976), graphiquement par comparaison des courbes de référence et quantitativement par le programme statistique COFECHA (Holmes 1983).

1.3.4.4 Problèmes de datation des arbres morts

En 1994, Veblen a comparé la date des derniers cernes sur des échantillons issus du même arbre avec ou sans écorce. Il a ainsi déterminé la perte du nombre de cernes due à la disparition de l'écorce. Dans 50% des cas, pour le sapin baumier et l'épinette noire, la date du dernier cerne formé ne correspondait pas à l'année de mortalité. En moyenne, de 1 à 6 années étaient perdues avec un maximum de 8 à 9 ans. Dans notre cas, la perte des années peut être

plus importante car la décomposition d'arbres couchés au sol est plus rapide sur la Côte-Nord avec un sol souvent plus organique et moins bien drainé. Les épinettes noires sont aussi plus résistantes à la décomposition que le sapin baumier (Veblen 1994). Nous avons classé les arbres dans trois catégories : (1) disques avec présence de l'écorce où le dernier cerne mesuré est le dernier cerne formé, (2) disques sans écorce mais ne montrant pas de signe évident d'érosion, le dernier cerne mesuré peut être le dernier cerne formé ou une à trois années peuvent être perdues, (3) disques sans écorce montrant des signes prononcés d'érosions où dans ce cas plus de 5 années peuvent être perdues (Villalba *et al.* 1998). Ainsi nous avons classé 62%, 25% et 13% respectivement dans chacune des catégories pour le sapin et 69%, 22% et 9% pour l'épinette noire. L'autre source d'imprécision pour l'année de mortalité est le nombre de cernes non formés lorsque la mort approche. Ce phénomène a été observé dans des peuplements d'épinettes d'Engelmann (*Picea engelmannii*) et de sapins subalpins (*Abies lasiocarpa*) morts sur pieds (Mast et Veblen, 1994). Une différence d'une à trois années était observée entre l'arrêt photosynthétique noté par l'absence d'aiguilles vertes et le dernier cerne formé. Dans les forêts de pins (*Pinus mungo Turra*) des Alpes, cette différence était de 1 à 31 ans (Cherubini *et al.* 2002). La couronne de l'arbre peut survivre plusieurs années sans former de nouveaux cernes. L'hypothèse proposée est que la production de cernes s'arrête quelques années avant la mort effective par manque de feuillage (Mast et Veblen 1994). L'arbre peut ensuite survivre sans former de nouveaux tissus conducteurs en puisant ses réserves dans les tissus anciens. Comme il est difficile de connaître avec précision le nombre de cernes manquants lorsque l'arbre approche de la mort, nous considérons l'année de mortalité par l'arrêt de formation des cernes (Veblen 1994).

L'utilisation de disques plutôt que de carottes a l'avantage d'offrir une surface plus grande pour mesurer les cernes de croissance et éviter le bois de réaction. De plus, lorsqu'un arbre décline, il peut continuer sa croissance radiale sur une partie de la circonférence alors que d'autres sections ont arrêté l'activité cambiale (Daniels *et al.* 1997). Ainsi, avec un disque, il est plus facile de ne pas manquer le dernier cerne formé. Cependant, certaines études montrent que suivant la hauteur à laquelle le disque est prélevé, le dernier cerne peut manquer ou être partiellement présent. Les cernes des arbres peuvent ne pas être formés régulièrement chaque année le long de la tige (Cherubini *et al.* 2002). Le dernier cerne peut aussi être complètement manquant à la base de la tige dans des vieux arbres ou des arbres

supprimés. Comme les disques ont été prélevés à une hauteur où l'arbre était le moins décomposé, nous n'avons pas été en mesure de contrôler cet effet.

1.4 Conclusion

Le stress climatique, les perturbations naturelles comme le vent, les épidémies d'insectes, les attaques de champignons peuvent changer la fonction et la structure d'un écosystème forestier. La mortalité des arbres est un processus fondamental pour comprendre et prédire la dynamique forestière (Franklin 1987, Villalba et Veblen 1998). Mais ce processus est encore mal compris en écologie forestière (Veblen 1986, Johnson et Fryer 1989, Oliver et Larson 1998).

La méthode d'interdatation est reconnue comme nécessaire pour dater avec précision l'année de formation des cernes (Glock 1937, Fritts et Swetnam 1989). L'interdatation des arbres à la fois visuelle (Stokes et Smiley 1968) et quantitative (programme COFECHA Holmes 1983) est rigoureuse puisqu'elle utilise plusieurs niveaux de contrôles indépendants. Elle est fiable car elle assigne une date pour la quasi-totalité de nos échantillons. Cela confirme ainsi le potentiel de cette technique pour assigner à chaque cerne l'année du calendrier correspondante et estimer dans le temps la mortalité des arbres de canopée (Dynesius et Johnson 1991, Mast et Veblen 1994). Cependant, l'année réelle de mortalité peut différer de l'année du dernier cerne formé et peut rester incertaine. En effet, plusieurs études montrent qu'il y a une différence entre l'année du dernier cerne formé (arrêt de l'activité cambiale) et la perte des aiguilles (arrêt de l'activité photosynthétique) (Mast et Veblen 1994, Cherubini *et al.* 2002). Dans les dernières années, les arbres peuvent échouer à produire un dernier cerne complet. L'année de mortalité peut correspondre à quelques années après le dernier cerne formé (Mast et Veblen 1994).

L'outil dendrochronologique permet de saisir les perturbations et les stress environnementaux passés (Cherubini *et al.* 1996, Pedersen 1998). A l'est du Québec comme dans la région de la Côte-Nord, les perturbations de grande ampleur comme le feu sont rares (Bergeron *et al.* 2001). Nous pensons que la dynamique des peuplements est régie par une dynamique de perturbations à petites échelles affectant des petits groupes d'arbres. L'objectif de l'étude était de dater ces événements individuels de perturbation à petites échelles par

interdation des arbres morts de canopée à l'origine des ouvertures. Les perturbations à l'origine des trouées de la Côte-Nord peuvent être la sénescence naturelle, le vent ou des épidémies localisées de la tordeuse des bourgeons de l'épinette, TBE. Face à la TBE, le sapin baumier est plus affecté que l'épinette noire en raison de la synchronisation du développement de ces bourgeons avec le développement des stades larvaires de l'insecte. Le feu, les sécheresses prolongées, le vent ou les épidémies sévères d'insectes causent une mortalité épisodique ou irrégulière (Michaels et Hayden 1987, Mast et Veblen 1994, Villalba et Veblen 1998). La compétition et la sénescence sont à l'origine d'une mortalité plus continue ou régulière (Peet et Christensen 1987, Nooden et Leopold 1988, Szwagryk et Szewczyk 2001, Lussier *et al.* 2002). La mortalité des épinettes plus causée par la sénescence naturelle serait homogène dans le temps alors que la mortalité du sapin plus causée par le vent et les épidémies épisodiques de la tordeuse serait plus irrégulière dans le temps. La dendrochronologie nous a permis de tester cette hypothèse et de mieux comprendre la dynamique des vieux peuplements résineux de la Côte-Nord. La structure du peuplement qui résulte de la mortalité des arbres peut ensuite servir comme modèle dans le système sylvicole, tel un processus imitant la dynamique des forêts naturelles (Seymour et Hunter 1992, Bergeron *et al.* 1999).

Une forte mortalité des arbres de canopée s'est produite dans les années 1975-1980 corrélant avec la dernière période épidémique sévère de la tordeuse des bourgeons de l'épinette. La dendrochronologie nous permettra de comparer les patrons de réduction de croissance des cernes des arbres morts avant la période épidémique, morts pendant la période ou survivants et morts après cette période. Les résultats montreraient si la mortalité des arbres pendant l'épidémie était subite ou si les arbres avaient déjà subi plusieurs réductions de croissance au cours de leur vie et étaient prédisposés à mourir. Des différences pourraient s'observer entre ces périodes et entre les deux espèces répondant différemment à la perturbation.

La dendrochronologie est un outil puissant pour comprendre la mortalité des arbres à la base de la dynamique forestière. Mais même si elle peut définir la mortalité d'un arbre, une question intéressante reste encore sans réponse : quels sont les paramètres qui définissent qu'un arbre est mort?

1.5 Références bibliographiques

- Aniol, R.W. et Schmidt, B. 1982. Comment on "Chronology development and analysis.". In: M.K. Hughes, P.M. Kelly, J.R. Pilcher, and V.C. LaMarche, Jr., eds., *Climate from Tree Rings*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom: 30-31.
- Attwill, P.M. 1994. The disturbance of forest ecosystems: the ecological basis for conservation management. *Forest Ecology & Management* 63:247-300.
- Archambault, S. et Bergeron, Y., 1992. An 802-year tree-ring chronology from the Quebec boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 22 : 674-682.
- Arseneault, D. et Payette, S. 1997. Reconstruction of millennial forest dynamics from tree remains in a subarctic tree line peatland. *Ecology* 78(6): 1873-1883.
- Baillie, M.G.L. et J.R. Pilcher. 1973. A simple crossdating program for tree-ring research. *Tree-Ring Bulletin* 33:7-14.
- Baillie, M. G. L. (1982) *Tree-ring dating and archaeology*, University of Chicago Press, Chicago.
- Bauch J. et Eckstein, D., 1970. Dendrochronological dating of oak panels of dutch seventeenth-century painting. *Studies in Conservation*, 15 : 45-50.
- Bégin, Y., et Payette, S. 1988. Dendroecological evidence of lake-level changes during the last three centuries in subarctic Quebec. *Quaternary Research* 30: 210-220.
- Bergeron, Y. 2000. Species and stand dynamics in the mixed woods of Quebec's southern boreal forest. *Ecology*, 81: 1500-1516.
- Bergeron, Y. et Archambault, S. 1993. Decreasing frequency of forest fires in the southern boreal zone of Quebec and its relation to global warming since the end of the 'Little Ice Age.' *The Holocene* 3(3): 255-259.
- Bergeron, Y., Gauthier, S., Kafka, V., Lefort, P. et Lesieur, D. 2001. Natural fire frequency for the eastern Canadian boreal forest: consequences for sustainable forestry. *Can. J. For. Res.* 31: 1-8.
- Blasing, T.J., Duvick, D.N. et Cook, E.R. 1983. Filtering the effects of competition from ring-width series. *Tree-Ring Bulletin* 43: 19-30.
- Brokaw, N.V.L. et Scheiner, S.M. 1989. Species composition in gaps and structure of a tropical forest. *Ecology* 70 : 538-541.
- Brooks, J.R., Flanagan, L.B. et Ehleringer, J.R. (1998) : Responses of boreal conifers to climate fluctuations : indications from tree-ring widths and carbon isotope analyses, *Canadian Journal of Forest Research*, v. 28, no. 4, p. 524-533.
- Brown, P.M. 1996. OLDLIST: A database of maximum tree ages. In: J.S. Dean, D.M. Meko, and T.W. Swetnam, eds., *Tree Rings, Environment, and Humanity. Radiocarbon 1996: 727-731*.

- Busing, R. T. 2005. Tree mortality, canopy turnover, and woody detritus in old cove forests of the Southern Appalachians *Ecology*, 86(1), pp 73-84.
- Canham, C. D. and P. L. Marks. 1985. The response of woody plants to disturbance: patterns of establishment and growth. Pages 197-216 in S. T. A. Pickett and P. S. White, eds. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, New York.
- Cherubini, P. 1996. Tree rings as records of the recent history of a subalpine Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) stand in the Paneveggio Forest (Trentino, Italian Eastern Alps). Ph.D. dissertation, Universität Basel, Basel, Switzerland. 70 pp.
- Cherubini P., Fontana G., Rigling D., Dobbertin M., Brang P. et Innes J.L. 2002. Tree-life history prior to death: two fungal root pathogens affect tree-ring growth differently. *Journal of Ecology*. 90 (5) : 839-850.
- Clinton, B. D., Boring, L. R. et Swank, W. T. 1994. Regeneration patterns in canopy gaps of mixed-oak forests of the southern Appalachians: influences of topographic position and evergreen understory. *Am. Midl. Nat.* 132: 308-319.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199:1302-1310.
- Cook, E.R., 1976. A tree-ring analysis of four tree species growing in southeastern New York State. Thèse M.Sc., University of Arizona, Tucson.
- Cook, E.R. et Peters, K. 1981. The smoothing spline: a new approach to standardizing forest interior tree-ring width series for dendroclimatic studies. *Tree-Ring Bulletin* 41: 45-53.
- Cook, E.R. 1985. A time series analysis approach to tree ring standardization. Ph.D. dissertation, University of Arizona, Tucson. 171 pp.
- Cook, J-E. Disturbance history of two natural areas in Wisconsin: Implications for management. *Natural-Areas-Journal*. 2000, 20(1): 24-35
- Cropper, J.P. 1979. Tree-ring skeleton plotting by computer. *Tree-Ring Bulletin* 39: 47-60.
- Cropper, J. P. et Fritts, H. C., 1981. Tree-ring width chronologies from the North American arctic. *Arctic and Alpine Research*, 13 : 245-260.
- Dang, Q.L. et Lieffers, V.J. 1989. Climate and annual ring growth of black spruce in some Alberta peatlands. *Can. J. Bot.* 67: 1885-1889.
- Daniels, L.D., Dobry, J., Klinka, K. et Feller, M.C. 1997. Determining year of death of logs and snags of *Thuja plicata* in southwestern coastal British Columbia. *Can. J. For. Res.* 27: 1132-1141.
- D'Arrigo, R.D., Jacoby, G.C. et Free, R.M. 1992. Tree-ring width and maximum latewood density at the North American tree line : parameters of climatic change. *Can. J. For. Res.* 22: 1290-1296.
- Denslow, J. S. 1980. Gap partitioning among tropical rain-forest trees. *Biotropica* 12:47-55.
- Deslauriers, A., Morin, H., Urbinati, C. et Carrer, M. 2003. Daily weather response of balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) stem radius increment from dendrometer analysis in the boreal forests of Quebec (Canada). *Trees* 17 : 477-484. Dieterich, J.H., and Swetnam,

- T.W. 1984. Dendrochronology of a fire-scarred ponderosa pine. *Forest Science* 30(1): 238-247.
- Desplanque C., Rolland C. et Michalet R. (1998). Dendroécologie comparée du sapin blanc (*Abies alba*) et de l'épicéa commun (*Picea abies*) dans une vallée alpine de France. *Canadian Journal of Forest Research*, 28: 737-748.
- Douglass, A.E. 1936. Climatic cycles and tree growth. Vol. 3. A study of cycle. Carnegie Institution of Washington Publication.
- Douglass, A.E. 1939. Crossdating in dendrochronology. *J. For.* 39: 825-831.
- Dynesius, M. et Jonsson, B.G. 1991. Dating uprooted trees: comparison and application of eight methods in a boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research* 21: 655-665.
- Eckstein, D., Ogden, J., Jacoby, G.C. et Ash, J. 1981. Age and growth rate determination in tropical trees: the application of dendrochronological methods. *Yale University School of Forestry and Environmental Studies Bulletin* 94: 83-106.
- Er, K.B.H. et J.L. Innes. 2003. The presence of old-growth characteristics as a criterion for identifying forests of high conservation value. *International Forestry Review* 5:1-8.
- Farjon, Aljos. 1990. Pinaceae: drawings and descriptions of the genera *Abies*, *Cedrus*, *Pseudolarix*, *Keteleeria*, *Nothotsuga*, *Tsuga*, *Cathaya*, *Pseudotsuga*, *Larix* and *Picea*. Königstein: Koeltz Scientific Books.
- Ferguson, C.W., Lawn, B. et Michael, H.N. 1985. Prospects for the extension of the bristlecone pine chronology: radiocarbon analysis of H-84-1. *Meteoritics* 20(2): 415-421.
- Filion, L., Payette, S., Gauthier, L. et Boutin, Y. 1986. Light rings in subarctic conifers as a dendrochronological tool. *Quatern. Res.* 26: 272-279.
- Foster, J.R. et Reiners, W.A. 1986. Size distribution and expansion of canopy gaps in a northern Appalachian spruce-fir forest. *Vegetation*, 68 : 109-114.
- Franklin, J.F., K. Cromack JR. et W. Denison 1981. Ecological characteristics of old-growth Douglas-fir forests. General Technical Report PNW-118. Portland, OR: USDA Forest Service, Pacific Northwest Research Station.
- Franklin, J. F., H. H. Shugart et M. E. Harmon. 1987. Tree death as an ecological process. *BioScience* 37 : 550-556.
- Fritts, H.C. 1963. Recent advances in dendrochronology in America with reference to the significance of climatic change. In: *Changes of Climate: Proceedings of the Rome Symposium*. UNESCO and World Meteorological Organization: 255-263.
- Fritts, H.C. 1976. *Tree Rings and Climate*. Academic Press, New York.
- Fritts, H.C., Wu, X. 1986. A comparison between response-function analysis and other regression techniques. *Tree-Ring Bull.* 46 : 31-46.
- Ghent, A.W. 1952. A technique for determining the year of the outside ring of dead trees. *Forestry Chronicle* 28(4):85-93.

- Giddings, J.L., Jr. 1942. Dendrochronology in Northern Alaska, University of Alaska Publication IV, University of Arizona Bulletin XII:4, Laboratory of Tree-Ring Research Bulletin 9:1. Tucson, The University of Arizona Press.
- Girardin, M.P., Tardif, J. et Y. Bergeron. Dynamics of eastern larch stands and its relationships with larch sawfly outbreaks in the northern Clay Belt of Québec. *Can. J. For. Res.* 32, 2002: 206-216.
- Glock, W.S. 1937. Principles and Methods of Tree-Ring Analysis. Carnegie Institute of Washington Publication 486: 1-100.
- Graumlich, L.J. 1993. A 1000-year record of temperature and precipitation in the Sierra Nevada. *Quaternary Research* 39(2): 249-255.
- Graumlich, L.J. 1991. Subalpine tree growth, climate, and increasing CO₂: An assessment of recent growth trends. *Ecology* 72(1): 1-11.
- Grissino-Mayer, H.D. 2001. FHX2 - Software for analyzing temporal and spatial patterns in fire regimes from tree rings. *Tree-Ring Research* 57(1): 115-124.
- Guibal, F. 1992. Comparative analysis of three Mediterranean pine series: *Pinus halepensis* Mill., *Pinus pinea* L., *Pinus mesogeensis* Fieschi et Gaussen. In: T.S. Bartholin, B.E. Berglund, D. Eckstein, F.H. Schweingruber, and O. Eggertsson, eds., *Tree Rings and Environment: Proceedings of the International Symposium, Ystad, South Sweden, 3-9 September, 1990*. Lundqua Report (Department of Quaternary Geology, Lund University, Sweden) 34: 132-136.
- Harper, K.A., Bergeron, Y., Gauthier, S. et Drapeau, P. 2002. Post-fire development of canopy structure and composition in black spruce forests of Abitibi, Québec: a landscape scale study. *Silva Fennica* 36(1): 249-263. (This issue)
- Heikkinen, O. 1984. Forest expansion in the subalpine zone during the past hundred years, Mount Baker, Washington, U.S.A. *Erdkunde* 38:194-202.
- Heikkinen, O. 1994. Using dendrochronology for the dating of land surfaces. In C. Beck, ed., *Dating in Exposed and Surface Contexts*. University of New Mexico Press, Albuquerque: 213-235.
- Heinselman, M.L. 1981. Fire and succession in the conifer forests of northern North America. In *Forest succession: concepts and application*. Edited by D.C. West, H.H. Shugart, and D.B. Botkin. Springer-Verlag, New York, N.Y., pp. 374-405.
- Hennon, P.E., Hansen, E.M. et Shaw, C.G., III. 1990. Causes of basal scars on *Chamaecyparis nootkatensis* in southeast Alaska. *Northwest Sci.* 64: 45-54.
- Hoadley, R.B. 1990. Identifying wood. Accurate results with simple tools. The Taunton Press. 224 p.
- Hofgaard, A., Tardif, J. et Bergeron, Y. 1999. Dendroclimatic response of *Picea mariana* and *Pinus banksiana* along a latitudinal gradient in the eastern Canadian boreal forest. *Can. J. For. Res.* 29: 1333-1346.
- Holmes, R. L., 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bulletin*, 43 : 69-78.

- Holmes, R.L., Adams, R.K. et Fritts, H.C. 1986. Tree-Ring Chronologies of western North America: California, eastern Oregon and northern Great Basin. Chronology Series VI. Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona, Tucson, AZ: 1-182.
- Holzhauser, H. et Zumbuehl, H.J. 1996. On the history of the Lower Grindelwald Glacier during the last 2800 years - palaeosols, fossil wood and historical pictorial records - new results. *Zeitschrift für Geomorphologie* 104: 95-127.
- Huber, B. et Giertz-Siebenlist, V. 1969. Unsere tausendjährige Eichenchronologie durchschnittlich 57 (10-150)-fach belegt. *Oesterreichischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch Naturwissenschaftliche Klasse, Abteilung I178 (1-4)* : 37-42.
- Hunter, M.L., 1990: Wildlife, forests, and forestry: principles of managing forests for biological diversity. Englewood Cliffs, N.J., Prentice Hall, 370 p.
- Jacoby, G. C., 1983. A dendroclimatic study in the forest-tundra ecotone on the east shore of Hudson Bay, p. 95-99. In P. Morisset et S. Payette, eds., *Tree-Line Ecology*. Centre d'études nordiques, Université Laval, Québec.
- Jardon, Y., Filion, L. et Cloutier, C., 1994. Tree-ring evidence for endemism of the larch sawfly in North America. *Canadian Journal of Forest Research*, 24 : 742-747.
- Johnson, E.A. et Fryer, G.I. 1989. Population dynamics in lodgepole pine – Engelmann spruce forests. *Ecology*, 70: 1335–1345.
- Johnson, E.A. et Greene, D.F. 1991. A method for studying dead bole dynamics in *Pinus contorta* var. *latifolia* – *Picea engelmannii* forests. *J. Veg. Sci.* 2: 523–530.
- Johnson, E.A. 1992. Fire and vegetation dynamics: studies from the North American boreal forest. *Cambridge Studies in Ecology*, Reprint Edition. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- Knapp, P., Soulé, P.T. et Grissino-Mayer, H.D. 2001. Detecting potential regional effects of increased atmospheric CO₂ on growth rates of western juniper. *Global Change Biology* 7(8): 903-917.
- Kneeshaw, D.D. 2001. Are non-fire gap disturbances important to boreal forest dynamics? In *Recent research developments in ecology*. Vol. 1. Edited by S.G. Pandalarai. Transworld Research Press, Trivandrum, India.
- Kneeshaw, D.D. et Gauthier, S. 2003. Old-growth in the boreal forest at stand and landscape levels. *Environmental Reviews* 11: s99-s114.
- Kramer P.J. et Kozlowski T.T. 1979. *Physiology of woody plants*. Academic Press. New York.
- Kromer, B. et Spurk, M. 1998. Revision and tentative extension of the tree-ring based 14C calibration, 9200-11,855 cal BP. *Radiocarbon* 40(3): 1117-1125.
- Lageard, J.G.A., Thomas, P.A. et Chambers, F.M. 2000. Using fire scars and growth release in subfossil Scots pine to reconstruct prehistoric fires. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 164(1-4): 87-99.

- LaMarche, Jr., V.C., Holmes, R.L., Dunwiddie, P.W. et Drew, L.G. 1979. Tree-ring chronologies of the southern hemisphere: Chile. *Chronology Series V 2*. Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona, Tucson, AZ: 1-43.
- LaMarche Jr., V.C. et Hirschboeck, K.K., 1984. Frost rings in trees as records of major volcanic eruptions. *Nature* 307, 121–126.
- Lara, A. et Villalba, R. 1993. A 3620-year temperature record from *Fitzroya cupressoides* tree rings in southern South America. *Science* 260: 1104-1106.
- Larsen, C.P.S. et MacDonald, G.M. 1995. Relations between tree-ring widths, climate, and annual area burned in the boreal forest of Alberta. *Canadian Journal of Forest Research* 25(11): 1746-1755.
- Lavier, C. et Lambert, G., 1996. Dendrochronology and works of art, p. 543-556. In J.S Dean, D.M Meko et T.W.Swetnam, édit., *Tree Rings, Environment and Humanity*. Radiocarbon 1996, Department of Geosciences, University of Arizona, Tucson.
- Lorimer, C.G. 1980. Age structure and disturbance history of a southern Appalachian virgin forest. *Ecology* 61(5): 1169-1184.
- Lorimer, C.G. 1985. The role of fire in the perpetuation of oak forests. In Jonson, J.E, ed. *Proceedings : Challenges in oak management and utilization*. Madison, WI:Extension Service, University of Wisconsin : 8-25.
- Lussier, J.-M., H. Morin et R. Gagnon. 2002. Mortality in black spruce stands of fire or clear-cut origin. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 539–547.
- Martinez-Ramos, M., Alvarez-Buylla, E., Sarukhan, J. et Pinero, D. 1988. Treefall age determination and gap dynamics in a tropical forest. *Journal of ecology* 76: 700-716
- Mast, J.N. et Veblen, T.T. 1994. A dendrochronological method of studying tree mortality patterns. *Physical geography*. 15. 529-542.
- McCarthy, J. 2001. Gap dynamics of forest trees: a review with particular attention to boreal forests. *Environ. Rev.* 9: 1-59.
- Michaels, P.J. et B.P. Hayden. 1987 Modeling the climate dynamics of tree death. *BioScience* 37 : 603-610.
- Monserud, R.A. 1986. Time-series analyses of tree-ring chronologies. *Forest Science* 32(2): 349-372.
- Morin, H. 1998. Importance et evolution des epidemies de la tordeuses des bourgeons de l'épinette dans l'est du Canada : l'apport de la dendrochronologie *Géographie physique et quaternaire*.
- Morin, H. et Laprise, D., 1990. Histoire récente des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette au nord du lac Saint-Jean, Québec : une analyse dendrochronologique. *Canadian Journal of Forest Research*, 20 : 1-8.
- Morin, H., Bergeron, Y. et Laprise, D., 1993. Chronology of spruce budworm outbreaks near Lake Duparquet, Abitibi region. *Canadian Journal of Forest Research*, 23 : 1497-1506.

- Mosseler A., Lynds J.A. et Major J.E. 2003. Old-growth forests of the Acadian Forest Region. *Environ. Rev.* 11(Suppl. 1) : this issue.
- Noodén, L. D. et A. C. Leopold. editors. 1988. *Senescence and aging in plants*. Academic Press, San Diego, California, USA.
- Oliver, C.D. et Larson, B.C. 1990. *Forest stand dynamics*. McGraw-Hill, Montréal, Que.
- Orcel, A. et Orcel, C. 1992. La dendrochronologie: un potentiel de mise en valeur de notre patrimoine. *L'Anthropologie* 96(1): 187-198.
- Panaïotis C., Loisel R. et Paradis G., 1995. Dating natural gaps in the holm oak forest (*Quercus ilex* L.) in Fango MAB Reserve (Corsica) by reading rings of maquis components. *Annales des sciences forestières*. 52 : 477-487.
- Panshin, A. J. et de Zeeuw, C., 1980. *Textbook of wood technology. Structure, identification, properties and uses of the commercial woods of the United States and Canada*. McGraw-Hill, New York.
- Payette, S. 1992. Fire as a controlling process in the North American boreal forest. *Dans : A system analysis of the global boreal forest. Éditeurs: Shugart, H. H., Leemans, Rik, et Bonan, Gordon B.* Cambridge University Press, Cambridge. pp. 144-169.
- Payette, S., Filion, L., Gauthier, L. et Boutin, Y., 1985. Secular climate change in old-growth tree-line vegetation of northern Quebec. *Nature*, 315 : 135-138.
- Payette, S., Filion, L. et Delwaide, A. 1990. Disturbance regime of a cold temperate forest as deduced from tree-ring patterns: the Tantaré Ecological Reserve, Quebec. *Can. J. For. Res.* 20: 1228–1241.
- Pedersen, B. S. et B. McCune. 2002. A non-invasive method for reconstructing the relative mortality rates of trees in mixed-age, mixed-species forests. *Forest Ecology and Management* 155: 303–314.
- Peet, R. K. et N. L. Christensen. 1987. Competition and tree death. *BioScience* 37: 586–595.
- Peterson, C.J., W.P. Carson, B.C. McCarthy et S.T.A. Pickett. 1990. Microsite variation and soil dynamics within newly created treefall pits and mounds. *Oikos* 58: 39-46.
- Quinty, F., 1985. Le glissement de terrain de 1663 dans la vallée de la rivière du Gouffre (Charlevoix): une analyse dendrochronologique. Mémoire Bacc., Université Laval, Québec.
- Rowe, J. S. et G. W. Scotter. 1973. Fire in the boreal forest. *Quat. Res.* 3 : 444-464.
- Runkle, J.R. 1982. Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North America. *Ecology*, 63: 1533–1546.
- Seymour, R.S. et M.L. Hunter, Jr. 1992. *New Forestry in Eastern Spruce-Fir Forests : Principles and Applications to Maine*. Maine Agric. Exp. Stn. Misc. Publication 716.
- Shaw, C.G., III, Eglitis, A., Laurent, T.H. et Hennon, P.E. 1985. Decline and mortality of *Chamaecyparis nootkatensis* in Southeastern Alaska, a problem of long duration but unknown cause. *Plant Dis.* 69: 13–17.

- Schroder, J., 1980. Dendrogeomorphology : Review and new techniques of tree-ring dating. *Progress in Physical Geography*, 4 : 161-188.
- Schulman, E. 1956. *Dendroclimatic Change in Semiarid America*. Tucson, The University of Arizona Press.
- Schulman, E. 1958. Bristlecone pine, oldest known living thing. *National Geographic Magazine* 113(3): 354-372.
- Schweingruber, F.H. 1983. Anatomie macroscopique du bois. édition: F.Flück –Wirth international Buchhandlung für Botanik and Naturwissenschaften, ch. 9053 Teufenar., 226 pages
- Schweingruber, F. H., 1987. Tree rings. Basics and Applications of Dendrochronology. D. Reidel Publishing, Dordrecht.
- Schweingruber, F.H. 1988. Tree Rings: Basics and Applications of Dendrochronology. D. Reidel, Dordrecht, The Netherlands, 276 pp. Language(s) of main text: English
- Schweingruber, F.H., Eckstein, D., Serre-Bachet, F. et Bräcker, O.U. 1990. Identification, presentation and interpretation of event years and pointer years in dendrochronology. *Dendrochronologia*, 8: 9–38.
- Schweingruber, F.H., Briffa, K.R. et Nogler, P. 1993. A tree-ring densitometric transect from Alaska to Labrador. *Int. J. Biometeorol.* 37: 151-169.
- Schweingruber, F.H. 1996. Tree rings and environment dendroecology. Birmensdorf, Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research., Berne, 609 pp.
- Spies, T.A. et J.F. Franklin. 1989. Gap characteristics and vegetation response in coniferous forests of the Pacific Northwest. *Ecology* 70(3) 543-545.
- Spies, T.A., Franklin, J.F. et Klopsch, M., 1990. Canopy gaps in Douglas-fir forests of the cascade mountains. *Can. J. For. Res.* 20, 649-658.
- Spurk, M., Friedrich, M., Hofmann, J., Remmele, S., Frenzel, B., Leuschner, H.-H. Et Kromer, B. 1998. Revisions and extension of the Hohenheim oak and pine chronologies: New evidence about the timing of the Younger Dryas/Preboreal transition. *Radiocarbon* 40(3): 1107-1116.
- Stokes, M.A. et T.L. Smiley. 1968. *An Introduction to Tree-Ring Dating*. The University of Chicago Press, Chicago and London (Reprinted 1996).
- Swetnam, T.W., Thompson, M.A. et Sutherland, E.K 1985. Using dendrochronology to measure radial growth of defoliated trees. USDA Forest Service Agricultural Handbook No. 639. 39 pp.
- Szwagrzyk, J. et J. Szewczyk. 2001. Tree mortality and effects of releases from competition in an old-growth Fagus–Abies–Picea stand. *Journal of Vegetation Science* 12: 621–626.
- Tardif, J.C., Epp, B. et Conciatori, F. 2004. A light ring chronology for jack pine, and its relationship to climate in the Duck Mountain region of Manitoba. *Tree Rings and*

- Climate: Sharpening the Focus. The University of Arizona, Tucson, Arizona. April 6-9, 2004.
- Van Wagner, C.E. 1983. Fire behaviour in northern conifer forests and shrublands. *Dans* : The role of fire in northern circumpolar ecosystems. *Éditeurs*: Wein R.W. et MacLean, David A. John Wiley & Sons Ltd., New York. pp. 65-80.
- Veblen, T., Hadley, K-S., Neil, E-M., Kiltzberger, T., Reid, et M., Villalba, R. Disturbance regime and disturbance interactions in a Rocky Mountain subalpine forest. *Journal-of-Ecology*. 1994, 82(1): 125-135
- Villalba, R. et Veblen, T.T. 1994. Climatic influences on the growth of subalpine trees in the Colorado Front Range. *Ecology*, 75(5) : 1450-1462.
- Villalba, R. et Veblen, T.T. 1998. Influences of large-scale climatic variability on episodic tree mortality in northern Patagonia. *Ecology* 79(8): 2624-2640.
- Wang, L., Payette, S. et Bégin, Y., 2000. A quantitative definition of light rings in black spruce (*Picea mariana*) at the Arctic treeline in Northern Québec, Canada. *Arctic, Antarctic and Alpine Research*, 32(3): 324-330.
- Wigley, T. M. L., Briffa, K. R. et Jones, P. D., 1984. On the average value of correlated time series, with applications in dendroclimatology and hydrometeorology. *Journal of Climate and Applied Meteorology*, 23 : 201-213.
- Yamaguchi, D.K. 1986. The development of old-growth Douglas fir forests northeast of Mount St. Helens, Washington, following an A.D. 1480 eruption. In: G.C. Jacoby, Jr. and J.W. Hornbeck, compilers, *Proceedings of the International Symposium on Ecological Aspects of Tree-Ring Analysis*, August 17-21, 1986, Tarrytown, New York. U.S. Department of Energy, Publication CONF-8608144: 181-185.
- Yamaguchi, D.K. 1986. Interpretation of cross-correlation between tree-ring series. *Tree-Ring Bulletin* 46: 47-54.
- Yamaguchi, D.K., Filion, L. et Savage, M. 1993. Relationship of temperature and light ring formation at subarctic treeline and implications for climate reconstruction. *Quat. Res.* 39: 256-262.
- Yamaguchi, D.K. 1991. A simple method for cross-dating increment cores from living trees. *Canadian Journal of Forest Research* 21: 414-416.
- Zackrisson, O. 1980. Forest fire history: ecological significance and dating problems in the north Swedish boreal forest. In: M.A. Stokes and J.H. Dieterich, eds., *Proceedings of the Fire History Workshop*, October 20-24, 1980, Tucson, Arizona. USDA Forest Service General Technical Report RM 81: 120-125.

CHAPITRE II

DYNAMIQUE DE TROUÉES DANS DE VIEUX PEUPEMENTS RÉSINEUX DE LA
CÔTE-NORD DU QUÉBEC

2.1 Avant-propos

Ce chapitre décrit et analyse la dynamique des trouées dans les vieux peuplements de la Côte-Nord du Québec. Il sera traduit et soumis prochainement à une revue scientifique avec pour co-auteurs les docteurs Louis De Grandpré et Daniel Kneeshaw.

2.2 Résumé

En raison d'un climat plus froid et maritime, la forêt boréale du Nord-Est du Québec est peu sujette à des feux fréquents. La dynamique forestière semble plus contrôlée par des perturbations secondaires (épidémies d'insectes, chablis et sénescence naturelle) que par les feux de forêt. Ces perturbations génèrent des trouées dans le paysage forestier de taille variant entre 10 m^2 à 10^5 m^2 . Les peuplements de la Côte-Nord sont dominés par le sapin baumier et l'épinette noire. Le sapin est plus vulnérable aux chablis et aux épidémies d'insectes. Cette étude compare ainsi les caractéristiques et le régime de trouées selon un gradient sapin/épinette. Quinze transects de 400 m de long sont échantillonnés dans 3 types de peuplement (peuplements purs de sapins, peuplements purs d'épinettes, peuplements mixtes). Pour toutes les trouées interceptant les transects, nous avons estimé la taille et la longueur occupée sur le transect. La formation des trouées est datée par l'analyse dendrochronologique de sections d'arbres morts prélevées dans chaque trouée. Quel que soit le type de peuplement, les trouées couvrent 60% des transects et sont de petites tailles avec 84% des trouées de taille inférieure à 100 m^2 . Dans les sapinières, les trouées sont toutes régénérées tandis que dans les pessières, la moitié des trouées est peu régénérée et dominée par les éricacées. La taille des trouées avec régénération augmente aussi avec l'augmentation de sapins dans les peuplements. Pour les deux espèces, un maximum des trouées est formé dans les années 70, coïncidant avec le début de la dernière épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette. Ces résultats suggèrent une dynamique de trouées non stable dans le temps et différente selon la composition du peuplement. Les trouées dominées par les éricacées plus abondantes dans les pessières suggèrent que ces peuplements avec le temps auraient tendance à s'ouvrir d'avantage que les sapinières. Le régime de trouées observé et sa

variabilité selon les espèces devraient guider les pratiques sylvicoles pour préserver la structure et la biodiversité des forêts anciennes.

2.3 Abstract

Because of its cold and maritime climate, the Northeastern boreal forest of Québec is not subject to frequent fires. Thus, forest dynamics are controlled more by non-fire disturbances, such as windthrow, insects outbreak and tree senescence. These disturbances create gaps varying in size from 10 m^2 to 10^5 m^2 . In this study, gap characteristics and rotation period are compared between old coniferous stands, along a gradient of composition from pure *Abies balsamea* to pure *Picea mariana*. Fifteen transects of 400 m were sampled in three stand type (pure *Abies*, mixed, pure *Picea*). All gaps intersecting each transect were sampled and measured. We were thus able to estimate gap fraction (fraction of the transect in gap) and gap size. More than 300 dead trees, gap makers were crossdated in order to determine the year of mortality matching the year of gap formation. Mean gap fraction for all transects reaches 60% with 84% of the gaps being smaller than 100 m^2 . While gaps in *Abies balsamea* dominated stand are fully regenerated, close to half of the gaps in *Picea mariana* dominated stands are dominated by shrub regeneration. For fully regenerated gaps, mean size increases with the increasing abundance of *Abies balsamea* in the stands. Gap formation is not constant in time and a peak in mortality is observed in the 1970s, coinciding with the beginning of last spruce budworm outbreak. Our results suggest that the gap regime is a non-equilibrium regime and differs according to stand composition. Shrub dominated gaps are more abundant in *Picea* dominated stands, suggesting that with time these stands would tend to become more open. These differences must be considered to develop silvicultural practices that preserve structural components of older stands.

2.4 Introduction

Les perturbations naturelles sont le moteur de la dynamique forestière, influençant la structure et la composition des peuplements (Oliver et Larson 1996). Omniprésent dans le paysage boréal, le feu a longtemps été perçu comme le principal facteur initial, régulant et contrôlant les peuplements (Heinselman 1981, Johnson 1992, Payette 1992). Ainsi, l'importance des perturbations secondaires et des vieux peuplements dans le paysage a surtout été considérée dans d'autres écosystèmes comme les forêts tempérées (Runkle 1981, 1982, Runkle et Yetter 1987) et tropicales (Brokaw et Scheiner 1989, Denslow 1987, Whitmore 1989). Ces perturbations seraient sous-estimées en forêt boréale (Kuuluvainen 1994, McCarthy 2001). Pourtant, des études récentes ont montré une variabilité de la fréquence des feux en forêt boréale dépendante du climat (Foster 1984, Bergeron *et al.* 2001, 2004). Dans l'est du Québec, le climat est plus maritime et le cycle de feu peut être très long (De Grandpré *et al.* 2000). Il a été estimé à 300 ans dans la région de la Côte-Nord (Kneeshaw et Gauthier 2003) et 500 ans dans la région adjacente, le Labrador (Foster 1983). Lorsque les peuplements n'ont pas subi de perturbations majeures depuis une longue période de temps, ils se régénèrent naturellement en profitant de petites ouvertures ou trouées faites par la mortalité des arbres de canopée appelés « *gap maker* » (Runkle 1982, Krasny et DiGregorio 2001). La mortalité est causée à la fois par des facteurs exogènes comme le vent et les épidémies d'insectes (Bergeron *et al.* 1995) et par des facteurs endogènes comme la sénescence naturelle des arbres (Lee 1998). La formation de trouées génère des peuplements de structures d'âge et de taille différentes (Kneeshaw et Gauthier 2003). Sur la Côte-Nord, les vieux peuplements à structure irrégulière très présents dans le paysage (Kneeshaw et Gauthier 2003, Boucher *et al.* 2004) sont dominés par le sapin baumier (*Abies balsamea*), et l'épinette noire (*Picea mariana*) (Rowe 1972). La connaissance dans cette région de l'autécologie de ces deux espèces et de leur réaction face aux perturbations secondaires est nécessaire pour comprendre la dynamique de ces peuplements.

Sur la Côte-Nord, les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette, (*Choristoneura fumiferana* (Clem.)) sont une cause importante de mortalité des arbres de canopée (Baskerville 1975, Blais 1983, MacLean 1984, Osawa 1994, Filion *et al.* 1998, Bergeron *et al.* 1995, Kneeshaw et Bergeron 1998). Elles sont fréquentes et suivent un cycle

stable de 28 à 32 ans pour les trois derniers siècles (Royama 1984, 1992, Jardon *et al.* 2003) mais affectent un peuplement sévèrement un cycle sur deux (Morin *et al.* 2004). Les deux espèces, l'épinette noire et le sapin baumier permettent à cet insecte défoliateur de compléter son cycle biologique (Neilis et Reignière 2004) mais leur vulnérabilité est différente. Après 4 à 5 ans de défoliation sévère, près de 90% des arbres dans un peuplement à sapin meurent alors que les épinettes noires moins affectées peuvent survivre (Blais 1983, MacLean 1980, 1984). Le sapin baumier est également plus vulnérable aux vents en raison d'un enracinement plus superficiel par rapport à l'épinette noire (Blais 1983, Burns et Honkala 1990, MacLean 1980, Ruel 2000). De plus, c'est une espèce plus dynamique que l'épinette noire. En effet, il peut persister pendant une longue période de temps en suppression et croître très rapidement après une ouverture du couvert forestier (Messier *et al.* 1999, Morin et Laprise 1997). Par contre, il persiste moins longtemps dans la canopée que l'épinette noire. L'épinette noire est capable de se maintenir dans des sites peu productifs et mal drainés (Newton et Joliffe 1998, Sirois 1997). Elle atteint moins rapidement la canopée que le sapin baumier mais y persiste plus longtemps (Burns et Honkala 1990).

De nombreuses études ont également montré que les vieux peuplements sous une dynamique de trouées sont proches d'un équilibre où la mortalité est homogène dans le temps et dans l'espace et où la structure irrégulière est maintenue au cours du temps. Cet état dit d'équilibre dynamique a été démontré dans les forêts tropicales et tempérées (Runkle 1985, 1990, Frelich, 1995, 2002) mais aussi dans les forêts résineuses subalpines aux États Unis (White *et al.* 1985), au Japon (Mori et Takeda 2004) et en Colombie britannique (Antos et Parish 2002). Cependant, d'autres chercheurs ont émis l'hypothèse que le stade de vieilles forêts pourrait être transitoire avec un changement de composition et de structure dans le futur (Kneeshaw et Gauthier 2003). Dans les vieilles forêts de conifères mono ou bi-spécifiques comme celles de la Côte-Nord, le changement serait plutôt un changement structural qu'un changement de composition végétale (Harper *et al.* 2002, De Grandpré *et al.* 2000). Pham *et al.* (2004) ont commencé des études en ce sens en examinant les patrons de remplacement des espèces à l'intérieur des trouées. Les auteurs décrivent individuellement les caractéristiques des trouées en terme de nombre, de taille et de mortalité des arbres. Mais leur implication et leur importance dans la dynamique passée et présente à l'échelle des

peuplements n'ont pas été étudiées. Une description de la dynamique des trouées dans le temps permettrait d'évaluer la stabilité ou la succession future de ces peuplements.

En raison du peu de perturbation à grande échelle dans la région d'étude, nous pensons que les trouées sont le premier mode de régénération et de remplacement de la canopée des vieux peuplements. Cependant, la dynamique de trouées influencée par des épidémies d'insectes affectant le peuplement de façon périodique ne serait pas stable dans le temps comme cela est observé jusqu'à lors dans les vieux peuplements en forêt tropicale ou tempérée. Parce que le sapin baumier est plus vulnérable aux perturbations et se régénère plus rapidement, nous pensons que les trouées dans les peuplements à sapin seraient plus grandes, plus fréquentes et distribuées de façon plus hétérogène dans le temps en suivant le cycle des épidémies. Par contre, comme elles sont plus résistantes aux perturbations, les épinettes noires se régénèrent plus lentement et sont moins influencées par les épidémies cycliques. Les trouées dans les peuplements d'épinette noire seraient plus petites, moins fréquentes et distribuées de façon plus régulière dans le temps.

Ce chapitre propose d'examiner le régime de trouées selon la composition en espèces dans des vieux peuplements résineux de la Côte-Nord du Québec. Pour cela, des facteurs essentiels à une meilleure compréhension de la dynamique forestière sont décrits et analysés tel que les caractéristiques des trouées au niveau (i) de la taille des trouées, (ii) du type de trouées, (iii) de la portion en trouée des peuplements, (iv) de la fréquence des trouées et (v) de la distribution dans le temps des trouées en fonction des deux espèces.

2.5 Matériel et méthodes

2.5.1 Échantillonnage

2.5.1.1 Territoire d'étude

Le territoire d'étude se situe dans la région de la Côte-Nord du Québec, Canada. Il fait partie de la forêt boréale humide de l'est (49°30'- 50° 00'N, 67°30'-69°00W) (Figure 2.1). La partie sud du territoire d'étude est localisée dans le domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau à papier et la partie nord fait partie du domaine de la pessière à mousse (Robitaille et Saucier 1998). La topographie se caractérise par une pente modérée et une altitude

maximale de 500 m. Le climat est froid et maritime. La température annuelle moyenne varie de $-2,5$ à $0,0$ °C. Les précipitations annuelles moyennes se situent entre 1100 à 1300 mm avec 35% sous forme de neige (Robitaille et Saucier 1998). L'échantillonnage a été réalisé dans deux secteurs d'étude : un secteur à 50 km au nord de Baie Comeau (secteur Lac Dionne) et un secteur à 100 km à l'est de Baie Comeau (secteur Rivière Pentecôte) (Figure 2.1).

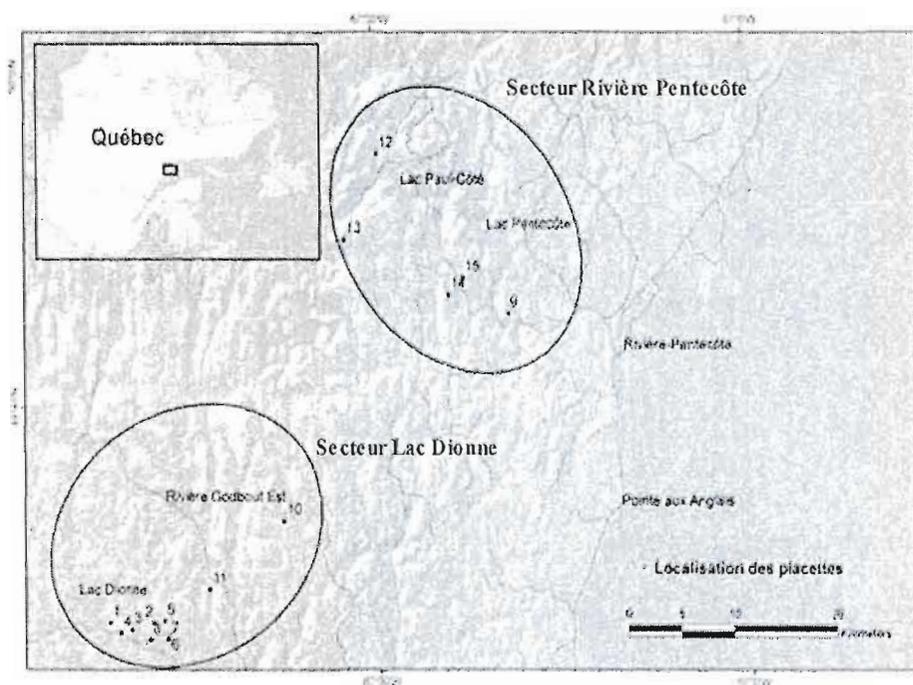


Figure 2.1. Localisation des deux secteurs d'étude et des quinze transects échantillonnés dans la région de la Côte-Nord du Québec.

Les espèces dominantes de la région sont le sapin baumier (*Abies balsamea*), l'épinette noire (*Picea mariana*), l'épinette blanche (*Picea glauca*), le pin gris (*Pinus banksiana*), le bouleau à papier (*Betula papyrifera*) et le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*) (Rowe 1972). L'historique des feux n'a pas été précisément reconstitué sur l'ensemble du territoire. Cependant, le cycle actuel des feux serait supérieur à 300 ans pour notre territoire d'étude (De Grandpré *et al.* 2000, Cyr *et al.* en préparation). D'autres

perturbations affectent la dynamique de ces peuplements notamment les épidémies d'insectes et les chablis. Une épidémie sévère de la tordeuse des bourgeons de l'épinette a débuté dans les années 1970. Elle a affecté un secteur de plus de 9.10^6 ha (Blais 1983a, 1983b) dans la région de la Côte-Nord. D'autres épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette, moins sévères et plus restreintes ont eu lieu durant les années 1910 et 1940 au Québec. Elles ont été enregistrées sur la région adjacente au secteur d'étude mais pas sur la région échantillonnée (Blais 1983). Un grand chablis a affecté un secteur de 65 km de long sur 3-4 km de large en 1964 (Anonyme 1964), juste à l'ouest de notre secteur d'étude.

2.5.1.2 Échantillonnage des peuplements

L'objectif étant d'étudier la dynamique des vieux peuplements, l'échantillonnage a été réalisé sur des peuplements âgés résineux. Pour cela, des cartes écoforestières du Ministère des Ressources Naturelles du Québec (MRN 1995) ont permis de sélectionner des peuplements de classes d'âges supérieures à 120 ans ou vieux inéquiens (VIN) et de classe de densité comprise entre 40 à 60%. Par la suite, le stade de vieille forêt a été confirmé sur le terrain sur la base de différents critères : absence d'activité humaine, structure en taille irrégulière, arbres de canopée de gros diamètres, nombreux débris ligneux au sol de gros diamètres et nombreux arbres morts debout. Pour comparer la dynamique des trouées selon la composition des peuplements, trois types de peuplement ont été échantillonnés: (i) des peuplements purs d'épinette noire (pessière), (ii) des peuplements purs de sapin baumier (sapinière) et des peuplements mélangés de ces deux espèces (peuplement sapin-épinette). Ils sont classés selon le pourcentage de l'occupation de chaque espèce dans la canopée (Ministère des Ressources naturelles 1995). Un type pur pessière ou sapinière est composé d'un minimum de 75% de l'essence dominante en surface terrière totale. Un type de peuplement mélangé des deux espèces est composé de 50 à 75% d'épinette noire avec comme deuxième espèce dominante le sapin ou inversement. Cinq peuplements ont été sélectionnés dans chacun des trois types représentatifs de la proportion de leur essence, soit un total de 15 peuplements.

Dans chacun des peuplements, des transects de 400 m de long ont été échantillonnés. Cette méthode dite de « *Line intersect sampling* » est communément utilisée pour mesurer la

portion du peuplement occupée par des trouées (Pham *et al.* 2004, Battles *et al.* 1996, Runkle 1982, 1985). Lorsque la régénération présente était plus basse que les 2/3 de la hauteur dominante du couvert forestier, nous avons considéré qu'il s'agissait d'une trouée (Runkle 1982). Toutes les trouées indépendamment de leur taille interceptant le transect ont été échantillonnées. Pour chacune des trouées, la longueur interceptant le transect, la taille et le type de trouées ont été notés. La portion en trouée interceptant le transect a été mesurée selon la méthode la plus répandue en « *canopy gap* », qui est la projection verticale des extrémités des cimes des arbres entourant l'ouverture de la canopée (Brokaw 1982). La portion du peuplement en trouée a été calculée en divisant la distance du transect en « *canopy gap* » par la longueur totale du transect. La taille des trouées a été calculée en mesurant l'axe le plus long traversant la trouée et l'axe perpendiculaire au milieu puis en utilisant la formule d'une ellipse (Runkle 1982). La méthode utilisée pour calculer la taille des trouées (Runkle 1982) peut en surestimer la taille. De plus, elle est moins précise qu'une méthode cartographiant tous les arbres bordant la trouée parce qu'elle ne tient pas compte de la forme des trouées (Lima 2005). Elle a néanmoins l'avantage de nécessiter peu de mesures sur le terrain et d'analyser un grand nombre de trouées. Enfin, l'utilisation de l'axe principal de chacune des trouées, on prédisait la superficie calculée de ces trouées avec un R^2 de 0,95 (données analysées et tirées de Pham *et al.* 2004).

Les trouées ont été classées en trois catégories : (1) des trouées avec la présence de régénération et des « *gap makers* » (trouées régénérées), (2) des trouées sans régénération dominées par des éricacées avec la présence au sol d'arbres morts à l'origine de la trouées nommés « *gap makers* » (trouées d'éricacées avec « *gap maker* ») et (3) des trouées sans régénérations dominées par des éricacées et sans « *gap maker* » (trouées d'éricacées sans « *gap maker* ») (Figure 2.2). Les espèces d'éricacées retrouvées dans les trouées ne sont pas précisées mais elles faisaient partie des genres *Kalmia* spp., *Ledum* spp. ou *Vaccinium* spp.. Des trouées dues à des conditions édaphiques ou topographiques (rivières, roches) ont été retrouvées dans seulement trois cas et ont été éliminées de l'étude. Un « *gap maker* » est défini comme un arbre mort causant une ouverture dans la canopée (Krasny et DiGregorio 2001).

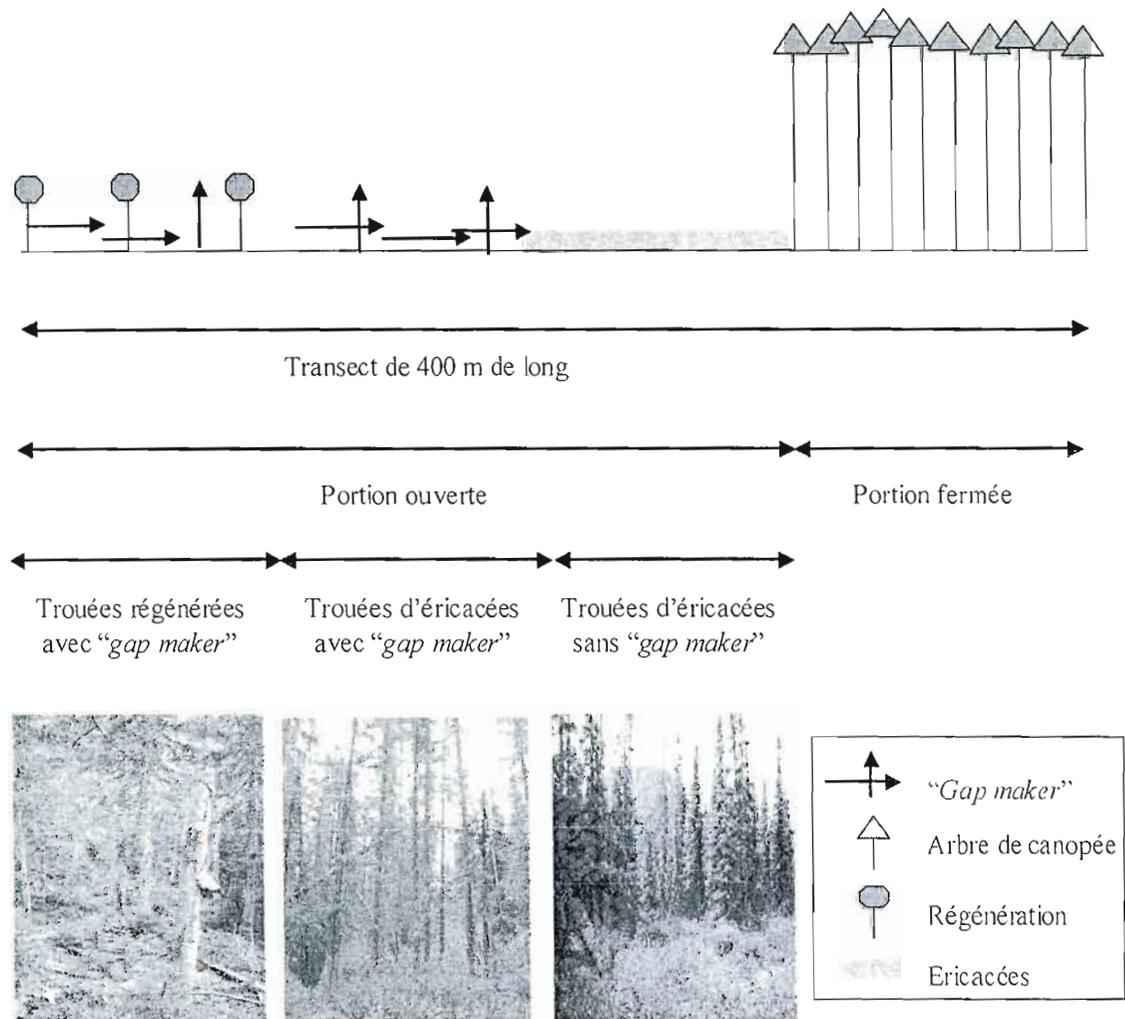


Figure 2.2. Schéma représentant la longueur ouverte et fermée d'un transect de 400 m avec les trois types de trouées échantillonnées.

2.5.2 Analyse dendrochronologique pour dater la création de trouées

2.5.2.1 Récolte et mesure

Pour dater l'année de création d'une trouée, nous avons échantillonné un « *gap maker* » par trouées dans les trouées avec « *gap maker* » à des fins d'analyses dendrochronologiques. Un « *gap maker* » est préféré à un autre dans une même trouée pour ses caractéristiques d'arbre mort de canopée (> 20 cm dbh) et son état de décomposition le plus avancé, suggérant d'être le premier à l'origine de la trouée. Un disque par « *gap maker* » a été prélevé sur les sections les mieux conservées des arbres morts. Après consolidation des disques, la surface des échantillons a été préparée par différents sablages avec du papier à grains de plus en plus fins de 80 à 600. La largeur des cernes a été mesurée sur deux rayons avec une précision de 0,001 mm (Runkle 1982, Foster et Reiners 1986). L'identification de l'espèce a été faite sur le terrain en utilisant les caractéristiques de l'écorce ou quand cela n'était pas possible au laboratoire, en utilisant les caractéristiques microscopiques (Core *et al.* 1979, Panshin et de Zeeuw, 1980, White 1980).

2.5.2.2 Interdatation

L'année de mortalité des « *gap makers* » a été interdatée par comparaison avec des arbres vivants de la même espèce dans le territoire d'étude, dont la date d'abattage était connue. L'interdatation utilise la similarité des patrons de séquences temporelle de largeurs de cernes ou d'autres caractéristiques de croissance des cernes des arbres au sein d'une même espèce et d'une même région climatique (Stokes et Smiley 1968, Fritts 1976, Schweingruber 1988). Les séries de largeur de cernes étaient mathématiquement filtrées pour enlever les tendances à long terme associées, par exemple, à l'âge de l'arbre. Cette étape permet de ne laisser que les fluctuations à court terme associées aux variations climatiques interannuelles (Fritts et Swetnam 1989). Les séries filtrées sont indexées sur une moyenne de 1. Les séries indexées de chaque arbre mort sont interdatées par comparaison avec une série maîtresse (moyenne d'arbres vivants de la même espèce). L'interdatation a d'abord été effectuée visuellement et la date proposée a été confirmée en utilisant le programme informatique COFECHA (Holmes 1983).

L'année de la mortalité a été définie comme l'année du dernier cerne entier ou partiellement formée. Cependant, elle peut être sous-estimée. Lorsque la mort approche, l'arbre peut arrêter la formation de cernes sans cesser son activité photosynthétique en puisant dans ses réserves. Entre le dernier cerne formé et l'arrêt de production d'aiguilles, l'écart peut être de une à trois années (Mast et Veblen, 1994). La présence de l'écorce était nécessaire pour confirmer que le dernier cerne sur l'échantillon était bien le dernier cerne formé. Nous avons classé les arbres dans trois catégories :

- (1) disques avec présence de l'écorce où le dernier cerne mesuré est le dernier cerne formé
- (2) disques sans écorce mais ne montrant pas de signe évident d'érosion. Le dernier cerne mesuré peut être le dernier cerne formé ou de une à cinq années peuvent être perdues.
- (3) disques sans écorce montrant des signes prononcés d'érosions. Dans ce cas, plus de cinq années peuvent être perdues (Villalba *et al.* 1998).

Sur les 347 « *gap makers* », 311 appartenaient à des trouées régénérées et 36 à des trouées d'éricacées avec « *gap maker* ». Nous avons interdaté 253 « *gap makers* », 118 sapins baumiers et 135 épinettes noires. Les 94 autres n'ont pas été récoltés car ils étaient trop décomposés. Ainsi, nous avons classé sur les 253 « *gap makers* » interdatés, 73, 29, 16 « *gap makers* » respectivement dans chacune des trois catégories décrites ci-dessus pour le sapin baumier et 93, 30, 12 « *gap makers* » pour l'épinette noire. Dans le cas où les « *gap makers* » étaient trop dégradés pour être datés (« *gap makers* » non récoltés ou interdatés dans la 3^{ème} catégorie), un âge minimal d'années de mortalité a été attribué correspondant au plus vieux « *gap maker* » du transect.

2.5.3 Analyse des données

2.5.3.1 Calcul du régime de formation de trouées

Le taux annuel de formation de trouées a été calculé une moyenne constante dans le temps. Une régression linéaire a été faite sur la fraction cumulée en trouée datée des transects par le temps en trouée. La pente de la droite donne le pourcentage en trouées datées par an et le R^2 une idée des changements dans le temps. Plus il est proche de 1, plus la fréquence est

représentative et constante dans le temps. Lorsque la valeur s'éloigne de 1, le taux annuel de création de trouées est variable dans le temps et la moyenne est dans ce cas moins représentative. La portion en trouée cumulée considérée était la portion en trouée avec « *gap maker* » régénérées ou non.

2.5.3.2 Calcul des réductions de croissance

Pour examiner le lien entre les pertes sévères de croissance subies au cours de la vie des « *gap makers* » et leur mort, nous avons comparé les patrons de réductions de croissance suivant l'espèce et suivant leur période de mortalité. La mort peut être due à un affaiblissement de l'arbre suite à plusieurs événements de réductions de croissance au cours de sa vie ou brutale suite à une perturbation sévère comme une épidémie d'insecte. Pour cela, les « *gap makers* » ont été regroupés selon l'espèce et selon trois périodes de mortalité: morts avant 1970, morts pendant les années épidémiques 1970-1980 et morts après.

Le pourcentage de changement de croissance a été calculé selon la formule de Nowacki et Abrams (1997) qui est égale à $(M_2 - M_1) / M_1$ pour une année. M_1 correspond à la moyenne de la croissance pendant les 10 années précédentes et M_2 à la moyenne de la croissance des 10 années suivantes incluant l'année analysée. Le pourcentage de changement de croissance était calculé sur un minimum de 100 ans avant la mort. L'effet de la largeur des cernes sur la réduction maximale qu'un cerne peut avoir, était corrigé suivant la méthode proposée par Bryan et Abrams (2004). Un graphique du pourcentage de réduction de croissance en fonction de la largeur des cernes pour chacune des deux espèces nous a permis de quantifier le seuil maximal de réduction de croissance que peut avoir un cerne de largeur donné (Figure 2.3). Les largeurs de cernes ont été divisées par segments de 0,5 mm et les 10 pourcentages les plus élevés de réductions de croissance par segments ont été conservés. Une droite a ensuite été ajustée par régression sur la moyenne des pourcentages de réductions maximales (Figure 2.3). Une relation linéaire négative a été obtenue pour les deux espèces.

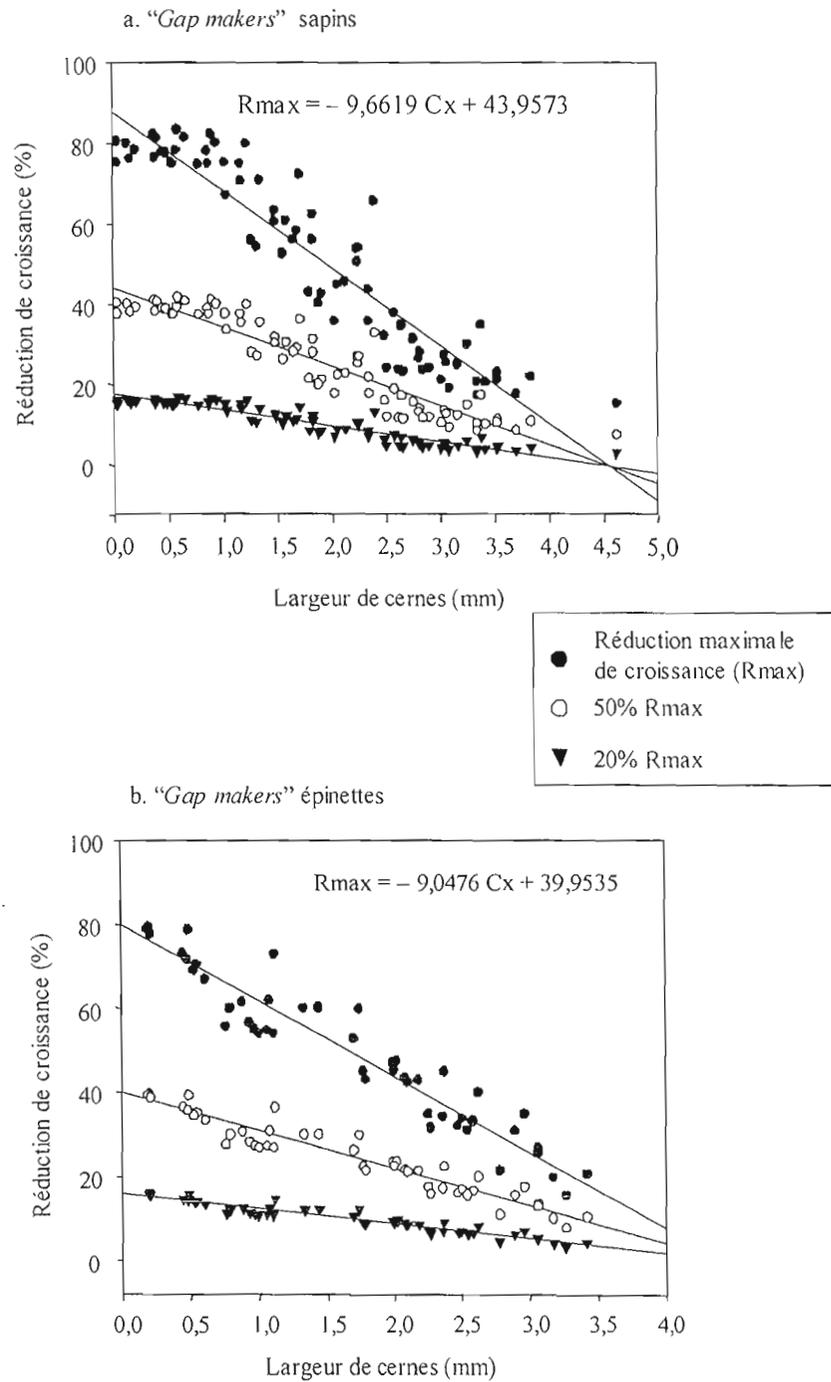


Figure 2.3. Pourcentage de réduction de croissance en fonction de la largeur des cernes pour les « gap makers » sapins (a) et épinettes (b). Les dix plus grandes réductions maximales par segment de 0,5 mm de largeur de cernes sont représentées. L'équation correspond à la régression linéaire pour la réduction maximale de croissance.

Pour le sapin baumier, le seuil de réduction maximale de croissance (R_{max}) en fonction de la largeur des cernes (C_x) est :

$$R_{max} = -9,6619 C_x + 43,9573$$

$$R^2 = 0,8749$$

et pour l'épinette noire :

$$R_{max} = -9,0476 C_x + 39,9535$$

$$R^2 = 0,9346$$

Une réduction majeure de croissance est considérée si elle supérieure à 50% du seuil maximal de réduction de croissance. Le nombre de réductions majeures de croissance a ensuite été regroupé par classe de 10 ans.

Au total, 273 « *gap makers* », 119 sapins baumiers et 154 épinettes noires ont été analysés pour connaître les réductions sévères de croissance qu'ils avaient subies. 51 arbres étaient morts avant 1970 (21 sapins baumiers et 30 épinettes noires), 88 pendant la période épidémique 1970-1980 (21 sapins baumiers et 67 épinettes noires) et 134 après 1970 (77 sapins baumiers et 57 épinettes noires).

2.5.3.3 Analyses statistiques

Un modèle linéaire mixte avec un *split-plot design* (*Proc Mixed*) a été utilisé pour comparer le pourcentage en trouée suivant le type de trouées par type de peuplement (effet fixe) avec un effet aléatoire niché des transects à l'intérieur d'un type de peuplement (*proc MIXED*, *SAS statistical software package*). La comparaison des moyennes entre les niveaux de traitements a été réalisée par le test Tukey-Kramer calculé avec *LSMEANS/ Diff option* dans *Proc mixed* (*SAS Institute Inc.* 1990). De plus, si les interactions étaient significatives entre les traitements, les effets simples des traitements ont été analysés par *LSMEANS/slice option* (*proc MIXED*, *SAS Institute Inc.* 1990). Des analyses de variance utilisant *Proc GLM* (*SAS Institutes Inc.* 1990) ont permis de comparer le nombre de trouées intercepté et le pourcentage de secteur en trouée par transect. La procédure *Satterthwaite* a été utilisée pour tester le niveau de signification des effets (*SAS Institute Inc.* 1990). Tous les jeux de données

ont d'abord été testés pour vérifier s'ils étaient conformes au postulat de l'ANOVA à savoir la normalité (*Shapiro-Wilk's test*) et l'homogénéité des variances (*Levene's test*). La distribution de taille des trouées qui ne se conformait pas aux postulats a subi une transformation logarithmique.

2.6. Résultats

2.6.1 Descriptions des peuplements

La densité des arbres vivants, la surface terrière et le volume variaient considérablement au sein d'un type de peuplement. La densité des arbres vivants de diamètre à hauteur de poitrine (DHP) supérieur à 19cm était en moyenne de 145 (+/- 49,5) arbres/ha en moyenne dans les pessières, à 175 (+/- 90,9) arbres/ha dans les peuplements sapin-épinette et à 243 (+/- 98,9) arbres/ha dans les sapinières ($F = 3.914$, $df = 2$, $p = 0.049$). La surface terrière moyenne était de 6.2 (+/- 2.4) m²/ha dans les pessières, de 8.6 (+/- 5.2) m²/ha dans les peuplements sapin-épinette et de 15.4 (+/- 7.5) m²/ha dans les sapinières. Le volume moyen variait de 45.8 (+/- 18.1) m³/ha dans les pessières, de 65.3 (+/- 45.7) m³/ha dans les peuplements sapin-épinette, de 119.2 (+/- 63.0) m³/ha dans les sapinières. Seule la surface terrière moyenne était significativement différente selon le type de peuplement ($F = 1.821$, $df = 2$, $p = 0.204$ pour la densité, $F = 3.914$, $df = 2$, $p = 0.049$ pour la surface terrière et $F = 3.399$, $df = 2$, $p = 0.068$ pour le volume). Elle augmente avec l'augmentation de sapins dans le peuplement.

2.6.2 Caractéristiques des trouées

2.6.2.1 Portion en trouée et nombre de trouées par peuplements

Le long des 6 km de peuplement échantillonnés dans les vieilles forêts résineuses de la Côte-Nord du Québec, le nombre total de trouées était de 415 soit 69 trouées en moyenne par km. Les trouées occupaient 60% en moyenne de la longueur totale des transects. Par transect de 400 m, les trouées rencontrées étaient au nombre de 17 à 36 et occupaient de 183 m à 306 m soit 46% à 77% de la longueur des transects. En moyenne, la longueur maximale d'une trouée interceptant le transect était de 32 m.

Tableau 2.1. Description des peuplements selon la densité, la surface terrière et le volume des arbres vivants de DHP supérieur à 19 cm et le nombre de trouées, la longueur en trouée et la longueur maximale en trouée le long des 400 mètres de transect.

peuplement	type de peuplement	secteur	densité (arbres/ha)	surface terrière (m ² /ha)	volume (m ³ /ha)	nombre de trouées	longueur en trouée (m/400m)	longueur max en trouée (m)
2	sapinière	Lac Dionne	113.1	5.7	38.3	17	245,6	42,4
6	sapinière	Lac Dionne	189.4	9.3	68.1	31	212,4	21
9	sapinière	R. Pentecote	230	19.6	168.4	19	228,7	28,5
14	sapinière	R. Pentecote	351.9	22.9	181.3	23	189,7	34,6
15	sapinière	R. Pentecote	328.8	19.7	140.0	21	203,4	36,4
3	sapin-épinette	Lac Dionne	135.63	6.4	41.4	29	182,6	23,4
7	sapin-épinette	Lac Dionne	65.6	2.8	18.1	26	266,9	29,5
8	sapin-épinette	Lac Dionne	138.1	6.1	43.7	26	232,6	39,8
10	sapin-épinette	R. Pentecote	243.1	11.5	91.5	25	273,2	35,9
12	sapin-épinette	R. Pentecote	291.3	16.0	131.7	35	226,2	26,5
1	pessière	Lac Dionne	117.5	4.7	34.3	36	283,95	63
4	pessière	Lac Dionne	198.1	8.3	60.4	35	229,1	22,5
5	pessière	Lac Dionne	186.9	8.5	60.0	28	255,5	23
11	pessière	R. Pentecote	146.3	6.5	54.7	36	274,4	23,4
13	pessière	R. Pentecote	78.1	2.9	19.6	28	306,1	34,8

Quel que soit le type de peuplement, la portion des transects en trouée était similaire avec une moyenne de 60% ($F = 1,50$, $df = 2$, $p = 0,2365$) (Figure 2.4). Par contre le nombre moyen de trouées intercepté au sein des peuplements était différent selon le type de peuplement ($F = 4,26$, $df = 2$, $p = 0,0219$). Il était le plus élevé dans les pessières (33), intermédiaire dans les peuplements sapin-épinette (27) et plus faible dans les sapinières (21) (Tableau 2.1). Ce résultat suggère que les trouées sont plus grandes avec l'augmentation du sapin dans les peuplements.

Bien que les trois types de peuplement étaient en moyenne ouverts en proportion équivalente, le type d'ouverture variait ($F = 11,12$, $df = 2$, $p < 0,0001$) (Figure 2.4). En effet, le ratio des trouées régénérées sur les trouées d'éricacées était différent entre les pessières et les peuplements à sapin ($F = 9,40$, $df = 2$, $p = 0,0005$). En moyenne, les trouées régénérées représentaient seulement la moitié de la portion ouverte dans les pessières alors qu'elles dominaient les peuplements sapin-épinette (84%) et les sapinières (98%). Ainsi, les trouées d'éricacées occupaient la moitié de la portion ouverte dans les pessières, mais une proportion

plus faible (16%) dans les peuplements sapin-épinette et étaient rares (1%) dans les sapinières (Figure 2.4). Dans les 3 types de peuplement, les trouées régénérées restaient néanmoins le principal mode d'ouverture. Concernant les trouées d'éricacées, le ratio des trouées avec « *gap maker* » sur les trouées sans « *gap maker* » était également différent entre les pessières des peuplements à sapin. En effet, 64% en moyenne de la portion ouverte en trouée d'éricacées étaient sans « *gap maker* » et 36% avec « *gap maker* » dans les pessières. Inversement, dans les peuplements à sapin les résultats sont inversés, 30% en moyenne de la portion ouverte en trouée d'éricacées étaient sans « *gap maker* » et 70% avec « *gap maker* ».

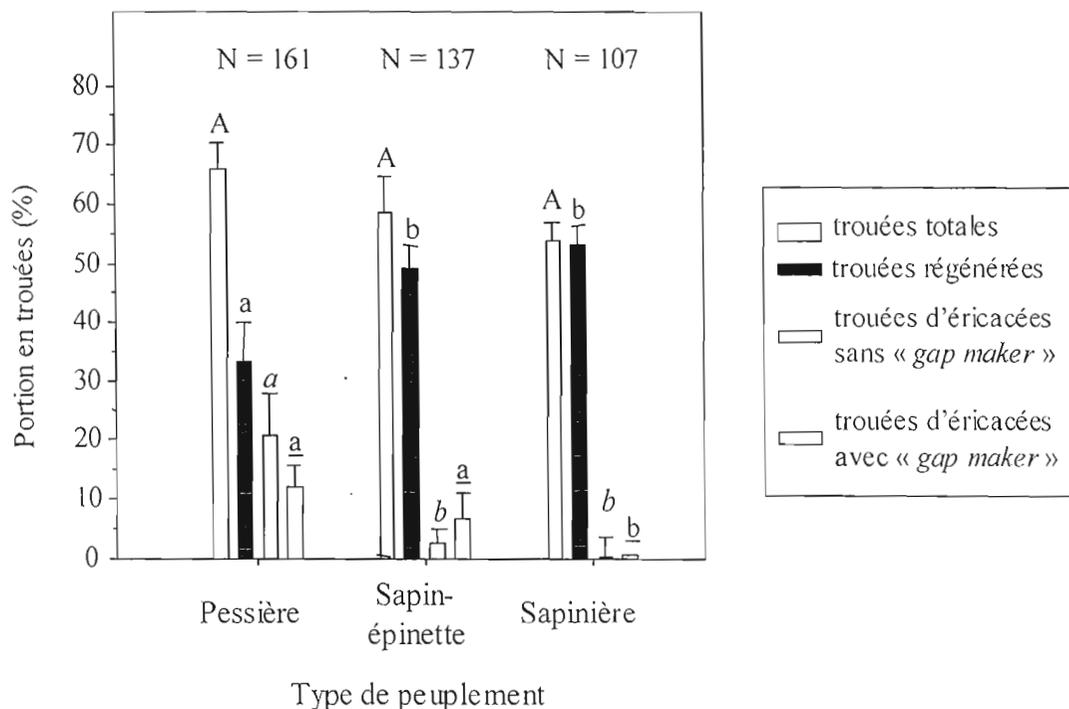


Figure 2.4. Portion en trouée par type de trouée entre les différents types de peuplement. N indique le nombre de trouées totales par type de peuplement. Les données ont été soumises à un modèle linéaire mixte ($n = 15$ transects, 5 par type de peuplement) pour tester la différence entre les types de peuplement (lettres capitales) et entre les types de trouée à l'intérieur des types de peuplement (lettres minuscules). Des lettres différentes indiquent des différences significatives (Tukey-Kramer $p < 0.05$).

De même, les trouées régénérées et les trouées d'éricacées étaient en nombre significativement différent selon le type de peuplement (Tableau 2.1). Le nombre moyen de

trouées régénérées augmentaient avec la présence de sapin dans les peuplements et était le plus élevé dans les peuplements sapin-épinette (Tableau 2.1). Les trouées régénérées représentaient en nombre relatif, la quasi-totalité des trouées dans les peuplements à sapin (21/21 dans les sapinières, 25/27 dans les peuplements sapin-épinette) et à nouveau seulement la moitié (17/33) dans les pessières. Les trouées d'éricacées (avec et sans « *gap maker* ») représentaient en moyenne près de la moitié du nombre total des trouées dans les pessières (15/33) dont deux tiers étaient sans « *gap maker* » et un tiers avec « *gap maker* ». Les trouées d'éricacées étaient par contre très peu nombreuses dans les peuplements sapin-épinette (< 2/25) et dans les sapinières (< 2/25) soit inférieures à 10% du nombre total des trouées.

Tableau 2.2. Nombre moyen de trouées interceptées par transects de 400 m de long selon le type de peuplement et le type de trouées. Les trouées totales sont la somme des trouées régénérées et des trouées d'éricacées. Les données ont été soumises à un modèle linéaire mixte ($n = 15$ transects, 5 par type de peuplement). Des lettres différentes indiquent des différences significatives entre les différents types de peuplement (Tukey-kramer $p < 0,05$).

Type de trouée	Type de peuplement									F-ratio	p-value
	Pessière			Sapin-épinette			Sapinière				
	min	max	moy	min	max	moy	min	max	moy		
Trouées totales	28	36	33 _a	25	32	27 _{ab}	16	28	21 _b	4,26	0,0219
Trouées régénérées	15	25	17 _a	18	29	25 _b	15	28	21 _{ab}	6,17	0,005
Trouées d'éricacée sans « <i>gap maker</i> »	7	18	10 _a	7	18	10 _b	0	1	< 1 _b	12,47	<0,0001
Trouées d'éricacée avec « <i>gap maker</i> »	2	9	5 _a	2	9	5 _a	0	1	< 1 _a	2,65	0,0845

2.6.2.2 Distribution de taille des trouées

La taille moyenne des trouées était de 104 m^2 mais elle était très variable. Le minimum était de $1,6 \text{ m}^2$ et le maximum couvrait plus de 1000 m^2 . Les analyses statistiques pour comparer la distribution de taille ont été faites sur le logarithme de la taille des trouées. Les trouées d'éricacées avec et sans « *gap maker* » peu nombreuses dans les sapinières et les peuplements sapin-épinette ont été regroupées. La distribution de taille des trouées en nombre était similaire entre les trois types de peuplement ($F = 1,75$, $df = 2$, $p = 0,1847$), entre les deux types de trouées (trouées d'éricacées et trouées régénérées) ($F = 2,21$, $df = 2$, $p = 0,1115$) et également pour l'interaction type de peuplement, type de trouées ($F = 2,16$, $df = 2$, $p = 0,0734$). Nous n'avons pas observé de différence dans la distribution de taille selon la période de formation de trouées, que les trouées soient récentes ou plus âgées (Figure 2.5).

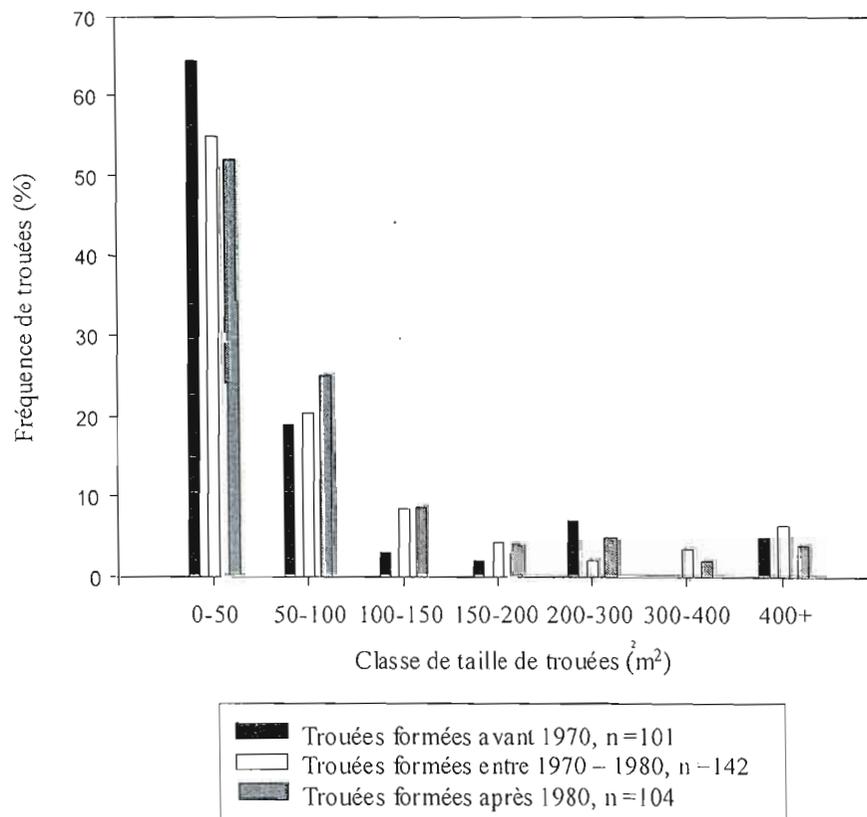


Figure 2.5. Distribution de classe de taille de trouées totales en fréquence suivant la période de formation des trouées.

La distribution moyenne de taille des trouées suivait une exponentielle négative où la majorité des trouées (79%) présentait une taille inférieure à 100 m² et plus de la moitié, (54%), faisait moins de 50 m² (Figure 2.6). Les grandes trouées de plus de 400 m² étaient peu nombreuses (4%) (Figure 2.6).

Par contre, en dépit de leur nombre, les petites trouées de moins de 100 m² couvraient seulement un quart de la superficie totale ouverte alors que les grandes trouées de plus de 400 m², peu nombreuses, couvraient presque la moitié (48%) de la superficie totale ouverte (2.6). Dans la classe de taille de trouées de plus de 400 m², la quasi-totalité (91%) de la superficie totale en trouée des pessières était occupée par des trouées d'éricacées, et peu (9%) par des trouées régénérées. Les résultats étaient inversés dans les peuplements à sapin. Ce sont les trouées régénérées qui occupaient la quasi-totalité (80%) de la superficie totale en trouée dans les peuplements sapin-épinette et la totalité dans les sapinières (Figure 2.6).

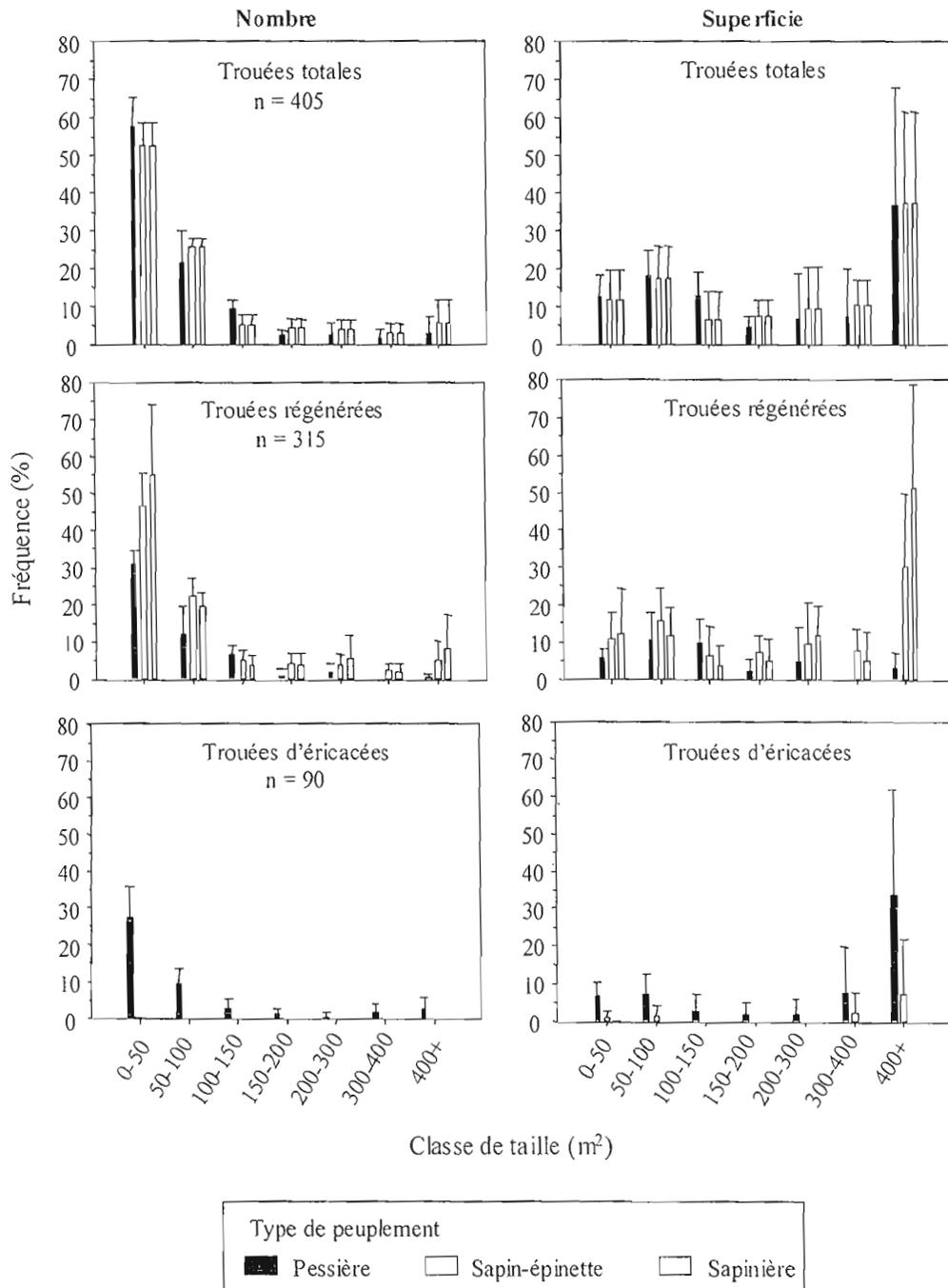


Figure 2.6. Distribution de classe de taille de trouées en nombre à gauche et superficie à droite entre les trois types de peuplement et les deux types de trouées. Les trouées totales sont la somme des trouées régénérées et des trouées d'éricacées. Les trouées d'éricacées comprennent les trouées d'éricacées avec et sans "gap maker".

2.6.3 Régime de formation des trouées

Seules les trouées avec « *gap maker* » incluant les trouées régénérées et les trouées d'éricacées avec « *gap maker* » (Figure 2.7) ont été datées pour l'année de leur formation. Les fréquences de la Figure 2.7 et celles présentées dans cette section concernent des fréquences relatives au nombre ou à la proportion de trouées avec « *gap maker* » et non au nombre ou à la proportion de trouées totales (Figure 2.7).

2.6.3.1 Fréquence de formation des trouées dans le temps par type de « *gap maker* »

La création de trouées était largement distribuée dans le temps de 1950 à 2004 et concernait quasiment toutes les années. Quelle que soit l'espèce des « *gap makers* », la formation de trouées dans le temps était distribuée de façon similaire avec une concentration importante autour de l'année 1976 ($F = 0,02$, $df = 1$, $p = 0,9871$). De 1970-1980, le nombre moyen de trouées créé atteignait presque la moitié (44%) des trouées totales. Pour les trouées créées par des « *gap makers* » épinettes noires, 42% d'entre-elles ont été formées de 1974-1979 alors que pour celles créées par que des « *gap makers* » sapins baumiers, la proportion était plus faible (Figure 2.7). Pour les 2 espèces, l'année de plus forte formation de trouées était 1976. Pendant cette année, 19% des trouées avec des « *gap makers* » épinettes noires et 10% des trouées avec des « *gap makers* » sapins baumiers ont été créés (Figure 2.7). La période de forte création de trouées observée 1974-1979 coïncidait avec le début de la période 1974-1988 de la dernière épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette reportée dans le Nord-est du Québec (Morin *et al.* 1994, Gray *et al.* 2000).

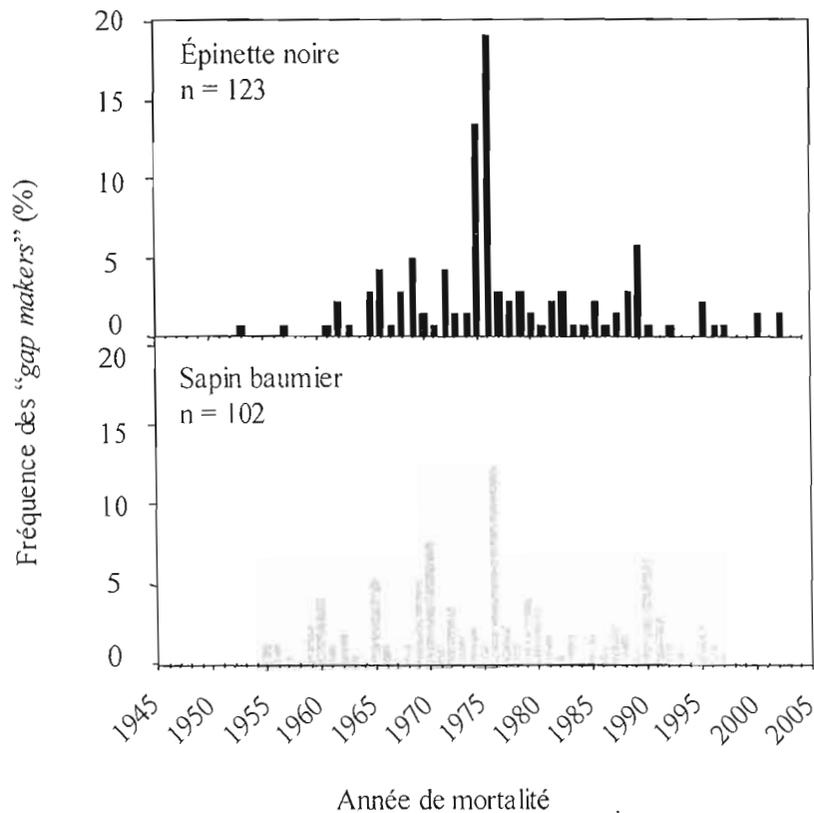


Figure 2.7. Distribution de fréquence des « *gap makers* » par année de mortalité entre les deux espèces.

2.6.3.2 Fréquence de formation de trouées dans le temps par type de peuplement

A l'échelle du peuplement, la distribution de trouées n'était pas non plus homogène dans le temps. Elle était centrée sur la période 1975-1980 où en moyenne plus du tiers (33%) de la portion en trouée avec « *gap maker* » était ouvert (Figure 2.8). Cette moyenne était assez variable entre les peuplements puisqu'elle oscille entre un minimum de 4% et un maximum de 65% (Figure 2.8). Cette grande variabilité s'observait également au sein d'un même type de peuplement. Par conséquent, la distribution de formation de trouées dans le temps n'était pas significativement différente entre les types de peuplement ($F = 0,5426$, $df = 2$, $p = 0,5970$) et pour un même secteur d'étude entre les types de peuplement ($F = 0,41$, $df =$

2, $p=0,6770$). Par contre, elle était sensiblement différente entre les deux secteurs d'étude indépendamment de la composition du peuplement ($F = 3,15$, $df = 1$, $p = 0,10$).

La distribution de formation de trouées dans le temps n'était pas statistiquement différente en raison de la grande variabilité entre les types de peuplement. Cette variabilité nécessitait pour cela une description plus détaillée. La portion ouverte pendant la période 1975-1980 dans les pessières totalisait en moyenne 36% de la portion ouverte par des trouées avec « *gap maker* » avec un minimum de 14% et un maximum de 65%. Dans les peuplements sapin-épinette, elle atteignait 39% avec un minimum de 5% et un maximum de 60% et 23% dans les sapinières avec un minimum de 9% et un maximum de 38% (Figure 2.8). Pour les sapinières, le pourcentage et l'écart type était moins important parce que la plus grande portion d'ouverture se partageait en deux périodes, 1975-1980 et 1990-1995. Ces deux périodes totalisaient en moyenne 40% de la portion ouverte par trouées avec des « *gap makers* », soit 19% de la portion totale des peuplements (Figure 2.8). Dans les pessières et dans les peuplements sapin-épinette, la période 1990-1995 a généré moins de trouées. En effet, elles représentaient respectivement 5 et 10% de la portion ouverte par des trouées avec « *gap maker* », soit seulement 2 et 5% de la portion totale des peuplements (Figure 2.8).

Entre les deux secteurs d'étude, la distribution de formation de trouées dans le temps semblait se démarquer. Pour le secteur Lac Dionne, la période 1975-1980 a généré 44% de la portion ouverte par des trouées avec « *gap maker* » avec un minimum de 17% et un maximum de 65%. Cette période dépassait les 50% de portion ouverte pour 5 peuplements sur 8 (Figure 2.8). Pour le secteur Rivière Pentecôte, la distribution de formation de trouées était plus homogène dans le temps. La période 1975-1980 ne concernait que 20% de la portion ouverte par des trouées avec « *gap maker* » avec un minimum de 4% et un maximum de 48%. La moitié de la portion ouverte par des trouées avec « *gap maker* » était atteinte sur une période plus longue, au moins 15 ans. En effet, la période plus étendue allant de 1965-1985 engendrait 67% de portion ouverte par des trouées avec « *gap maker* » avec un minimum de 32% et un maximum de 82% (Figure 2.8).

Les résultats montraient une formation de trouées variable selon les périodes de temps. Les trouées régénérées et les trouées d'éricacées avec « *gap maker* » n'ont pas été analysées séparément. Il est possible que la distribution des trouées dans le temps dépende

aussi du type de trouées avec une succession des trouées régénérées vers des trouées d'éricacées. Pour répondre à cette question, les analyses ont été réalisées au sein des pessières. Ce type de peuplement a l'avantage de bien représenter les deux types de trouées. Les trouées régénérées ne semblaient pas en moyenne être plus jeunes que les trouées d'éricacées avec « *gap maker* » puisque la distribution en âge n'était pas décalée dans le temps ($F = 2,55$, $df = 1$, $p = 0,1132$) (Figure 2.9). Un maximum de formation de trouées (46% pour les trouées régénérées et 33% pour les trouées d'éricacées avec « *gap maker* ») se produisait au cours de la même période de temps 1975-1980 pour les deux types de trouées (Figure 2.9).

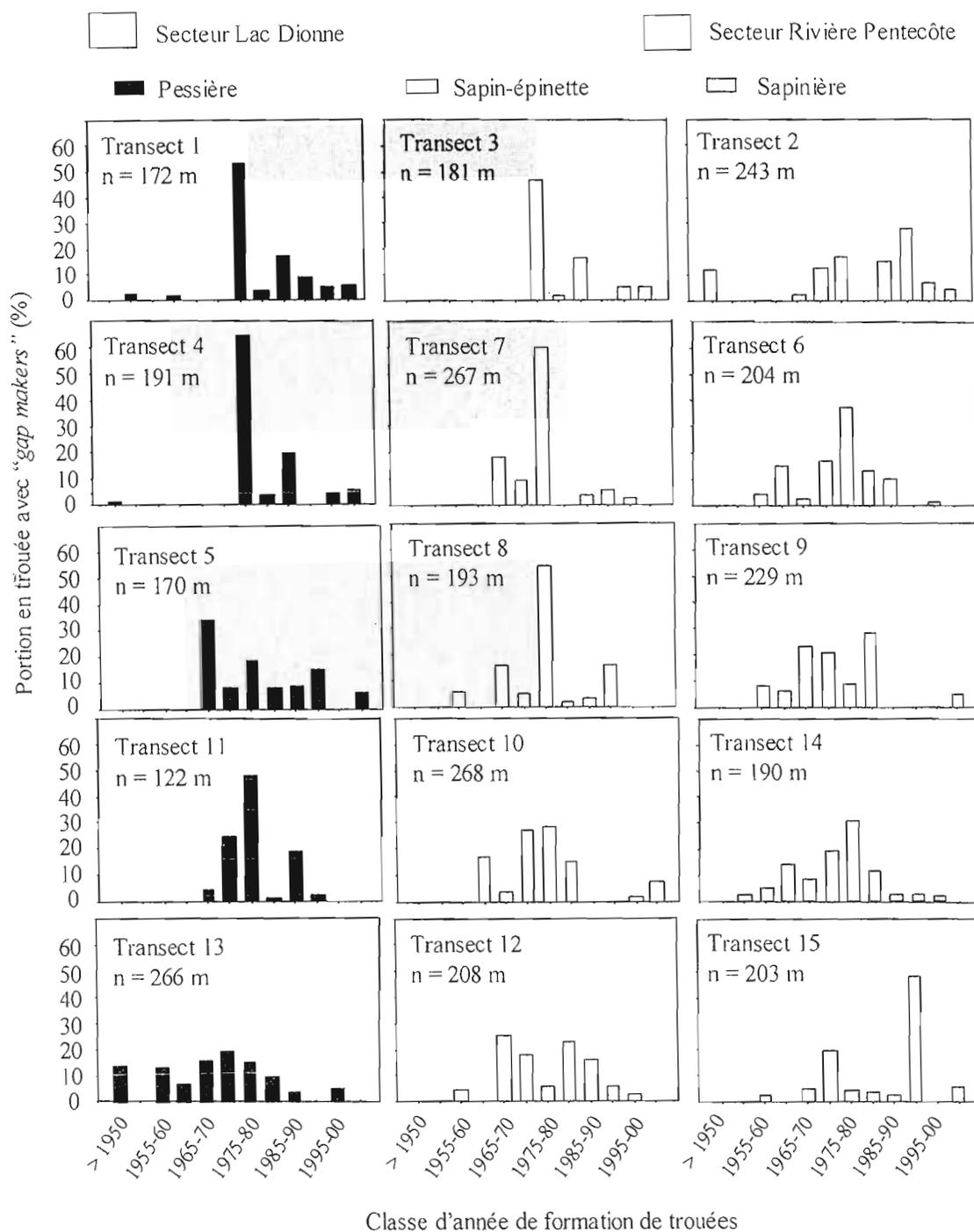


Figure 2.8. Distribution de la portion en trouée par classe d'années de formation entre les 15 transects.

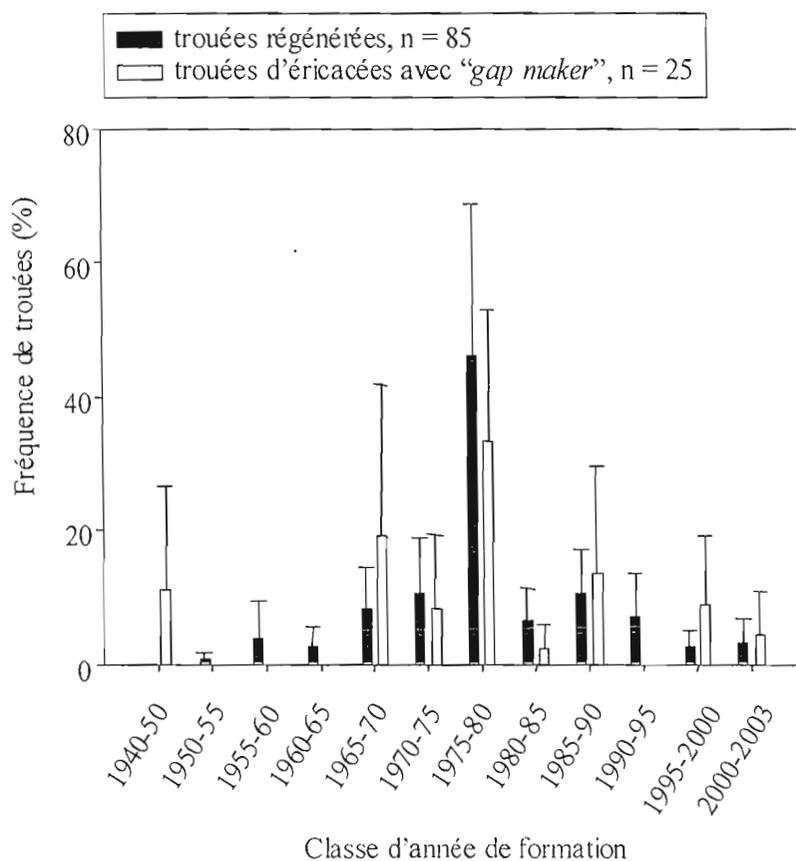


Figure 2.9. Distribution de fréquence des trouées avec "gap maker" dans les pessières par classe d'années de formation.

2.6.3.3 Taux annuel de formation de trouées

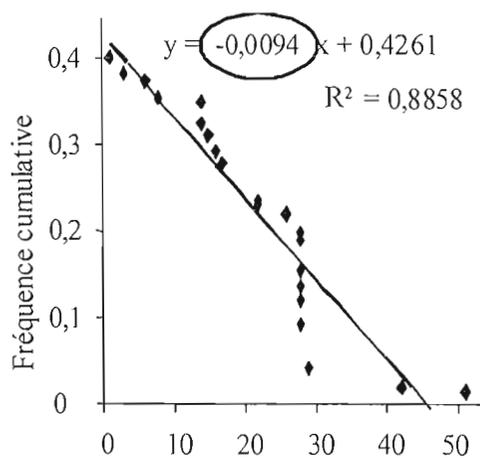
Le taux annuel moyen d'ouverture des peuplements était de 1,28% avec un minimum de 0,82% et un maximum de 2% (Tableau 2.2). L'analyse de la variance montrait que le taux annuel selon le type de peuplement était différent ($F = 10,87$, $df = 2$, $p = 0,0020$). Il était significativement différent entre les pessières des peuplements sapin-épinette. En effet, il était le plus faible avec une moyenne de $0,95 \pm 0,11\%$ alors que dans les peuplements sapin-épinette, il était le plus fort avec une moyenne de $1,63 \pm 0,19\%$ (Tukey-Kramer $p = 0,0015$) (Tableau 2.2). Il était intermédiaire pour les sapinières avec une moyenne de $1,25\% \pm$

0,21% et non significativement différent des pessières et des peuplements sapin-épinette (respectivement Tukey-Kramer : $p = 0,1408$ et $p = 0,0570$) (Tableau 2.2).

La régression linéaire a été effectuée sur une distribution cumulée des données dans le temps. Les données cumulées ne sont pas indépendantes. Pour cette raison, les valeurs du coefficient de détermination (R^2) peuvent refléter autant cette dépendance que la qualité de l'ajustement linéaire. L'interprétation des valeurs doit être faite avec précaution. Néanmoins, la moyenne du R^2 semblait plus stable au cours du temps dans les sapinières et les peuplements sapin-épinette puisque la régression linéaire s'ajustait mieux pour ces deux types de peuplement. Le R^2 moyen était de 0,87 et 0,90 respectivement (Tableau 2.2). Par contre dans les pessières, la régression linéaire semblait moins bien s'ajuster. Deux peuplements sur cinq présentaient un R^2 inférieur à 0,70 (Tableau 2.2). Une moins bonne qualité d'ajustement de la régression indiquait que le taux annuel de formation de trouées était moins stable dans le temps. Ce résultat s'expliquait par une très forte création de trouées pendant la période 1975-1980 dans le cas des pessières par rapport aux sapinières et aux peuplements sapin-épinette (Tableau 2.2).

Tableau 2.3. Fréquence annuelle de formation de trouées (A) calculée en effectuant une régression linéaire des portions ouvertes cumulées par peuplement comme présentée à la Figure 2.10 ci-dessous. Le coefficient de détermination (R^2) est donné pour chaque régression linéaire. Le symbole # indique le numéro du peuplement.

Type de peuplement	Pessière			Sapin-épinette			Sapinière		
	#	A	R^2	#	A	R^2	#	A	R^2
	1	0,94	0,89	3	1,52	0,87	2	1,10	0,82
	4	0,82	0,65	7	2,00	0,85	6	1,48	0,90
	5	1,03	0,96	8	1,64	0,84	9	1,43	0,85
	11	0,83	0,67	10	1,74	0,83	14	1,38	0,97
	13	1,15	0,94	12	1,26	0,98	15	0,88	0,93
Moyenne		0,95	0,82		1,63	0,87		1,25	0,90
Ecart type		0,11	0,13		0,19	0,04		0,21	0,05



Temps depuis la formation de trouées (années)

Figure 2.10. Régression linéaire sur la fréquence cumulative de formation des trouées dans le temps pour la pessière numéro 1. La pente de la droite donne la fréquence annuelle de formation des trouées datables.

2.6.3.4 Réduction de croissance des « *gap makers* »

Selon l'espèce des « *gap makers* », le nombre moyen de réductions de croissance pour 100 ans était différent ($F = 55,13$, $df = 2$, $p < 0,0001$). Il était 2 fois plus élevé pour l'épinette noire (4,3 réductions pour 100 ans) que pour le sapin baumier (2,2 réductions pour 100 ans) (données non présentées). Selon le type de peuplement, le nombre moyen de réductions sévères de croissance des « *gap makers* » était également différent ($F = 7,40$, $df = 2$, $p = 0,0085$). Il augmentait avec la proportion d'épinette noire dans le peuplement. Il était élevé dans les pessières (4,1) par rapport aux sapinières (2,7) (Tukey-Kramer $p = 0,0064$). Enfin, il était intermédiaire dans les peuplements sapin-épinette (3,4) par rapport aux pessières et sapinières (respectivement Tukey-Kramer $p = 0,1820$ et $p = 0,1362$) (données non présentées).

Les patrons de réductions de croissance dans le temps des « *gap makers* » ont été comparés selon l'espèce, le secteur d'étude et la période de mortalité (cf. § 1.5.3.2.). Les résultats montraient des différences significatives entre les espèces par période de mortalité (Figure 2.11) mais pas entre les deux secteurs d'études par période de mortalité (Figure 2.12).

Les sapins baumiers morts avant 1970 montraient une réduction de croissance systématique pour la période 1900-1910 (43%). Les autres réductions notées pour ces arbres ne se retrouvaient au mieux que dans 25% des cas. La période 1860-1870 contenant peu d'arbres n'a pas été considérée dans l'analyse pour ce cas. Les sapins baumiers morts pendant la période épidémique de 1970-1980 ne présentaient pas de périodes de réduction de croissance systématique (moins de 30%). Par contre, les sapins baumiers morts après 1970 montraient une réduction de croissance systématique (68%) pendant la période 1970-1980 (Figure 2.11).

Les épinettes noires mortes avant 1970 montraient deux périodes de réduction de croissance 1900-1910 et 1930-1940 dans plus de la moitié des cas (75% et 61% respectivement). Plus de la moitié des « *gap makers* » qui ont marqué la première réduction de croissance, ont aussi subi la deuxième (57%). Les autres périodes de réduction de croissance notées ne s'observaient pas de façon systématique (moins de 30%). Les épinettes noires mortes pendant la période épidémique 1970-1980 ont également été marquées par les deux périodes de réduction de croissance 1900-1910 et 1930-1940 (56% et 42%

respectivement) mais aussi par une troisième période 1960-1970 (44%). Les autres périodes de réduction de croissance étaient présentes dans moins de 34% des cas. La moitié des « *gap makers* » enregistrait les deux premières périodes de réduction de croissance et 20% d'entre eux notaient les trois périodes de réduction de croissance. Les épinettes noires mortes après cette période montraient encore les trois périodes de réduction de croissance, 1900-1910, 1930-1940 et 1960-1970 mais dans une plus faible proportion (46%, 33% et 31% respectivement). Trente-huit pourcents des « *gap makers* » ont enregistré les deux premières réductions de croissance et 18% les trois. Enfin, 38% des arbres présentaient une réduction de croissance pendant la période 1970-1980 (Figure 2.11).

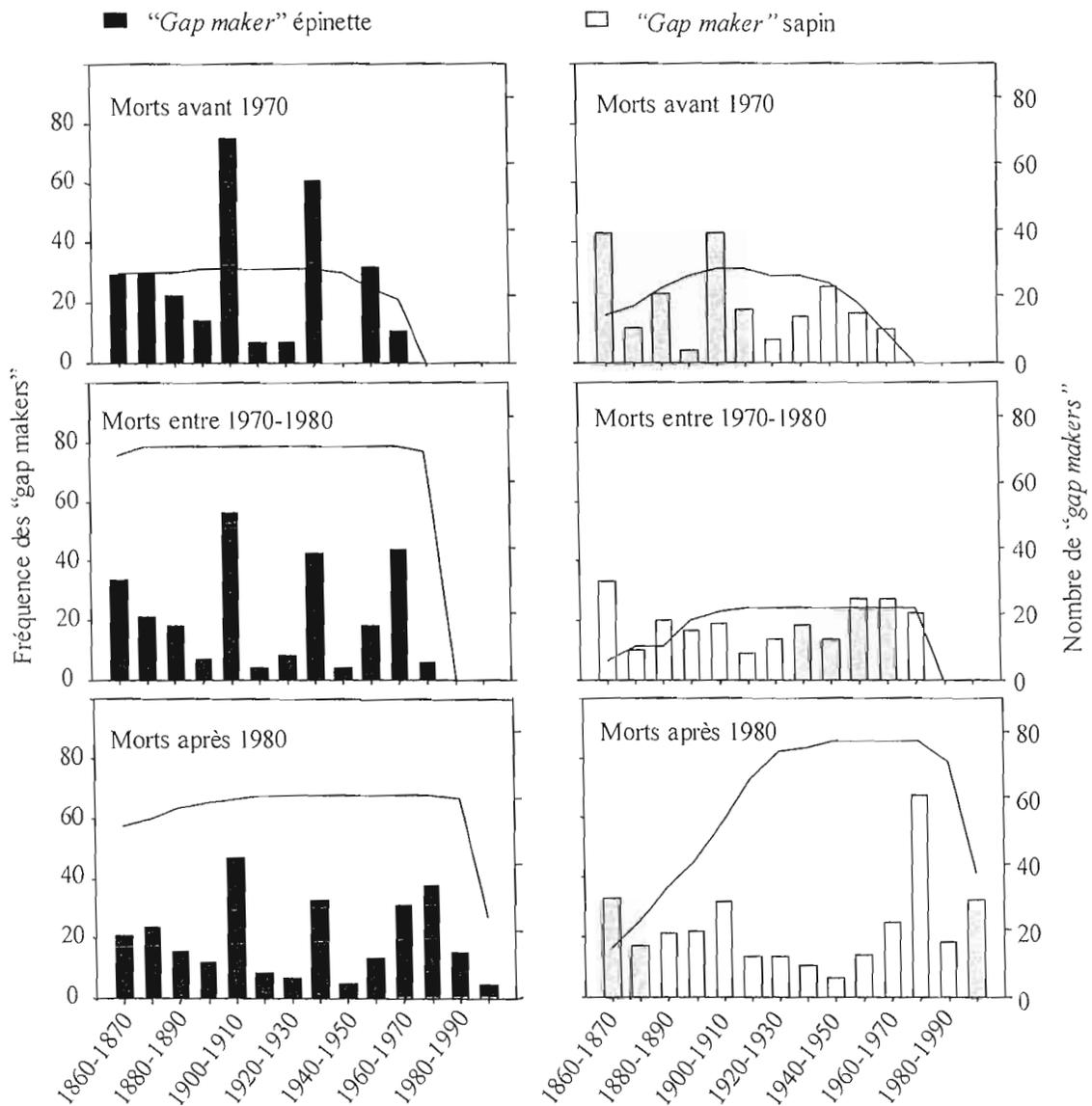


Figure 2.11. Distribution de la fréquence d'années de réduction de croissance par période de temps comparée entre les deux espèces et entre les trois périodes de mortalité. Le nombre de "gap makers" analysé est indiqué par la courbe. Un "gap maker" peut enregistrer plusieurs réductions de croissance.

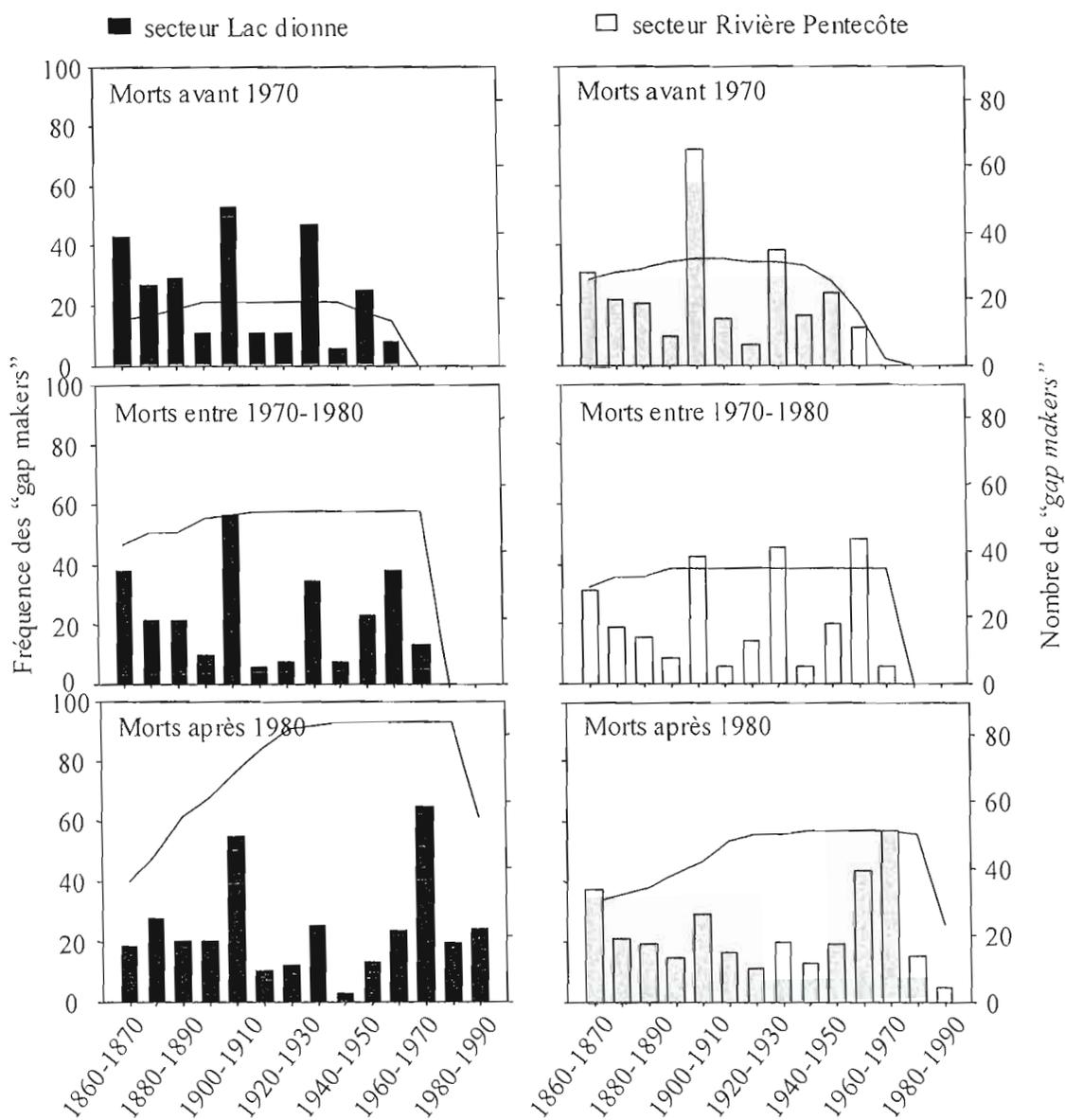


Figure 2.12. Distribution de la fréquence d'années de réduction de croissance comparée entre les deux secteurs d'étude et entre les trois périodes de mortalité. Le nombre de "gap makers" analysé est indiqué par la courbe. Un "gap maker" peut enregistrer plusieurs réductions de croissance.

2.7 Discussion

2.7.1 Caractéristiques des trouées

2.7.1.1 Portion des peuplements en trouée

Les peuplements résineux du Nord-Est du Québec, indépendamment de leur composition, sont très ouverts (60% en moyenne). Cette portion élevée est comparable à celle observée dans d'autres forêts boréales matures (Lertzman et Krebs 1991, Kneeshaw et Bergeron 1998, McCarthy 2001, Bartemucci *et al.* 2002, Pham *et al.* 2004). Elle est supérieure à celle étudiée dans les forêts tempérées (15% en moyenne) (McCarthy 2001). En zone boréale, en raison de la haute latitude, la saison de croissance est courte (2 mois) par rapport aux forêts tempérées (Runkle 1982). Le remplissage des trouées par la régénération qui s'étend sur une plus longue période de temps et la forme conique étroite des conifères expliqueraient en partie une portion plus importante des peuplements en trouée (Bartemucci *et al.* 2002).

Par contre, le type d'ouverture est différent selon la composition du peuplement. Dans les pessières, les éricacées comme *Kalmia* spp., *Ledum* spp. et *Vaccinium* spp. sont présentes en sous-couvert et dominent une grande partie des trouées. L'association de l'épinette noire et des éricacées fréquemment observée dans les pessières noires au Québec (Titus *et al.* 1995) s'explique par l'autécologie de ces deux essences. L'épinette noire tolère les sols pauvres en nutriments, humides et organiques (sol acide type podzol) (Sims *et al.* 1990) et les éricacées sont connues pour être de bons indicateurs de sites pauvres (Titus *et al.* 1995). L'omniprésence des éricacées dans les pessières en sous-couvert et dans les trouées laissent peu de place à la régénération dans les trouées ce qui n'est pas le cas des peuplements à sapin.

Le processus de régénération est un facteur déterminant dans la dynamique forestière car il dirige la succession d'un peuplement. Le nombre important de trouées non régénérées et dominées par les éricacées suggère que les pessières s'ouvrent mais ne se referment pas avec le temps. Il est possible que, progressivement, elles se convertissent en forêt ouverte ou en lande à éricacées. Ce modèle d'évolution a déjà été proposé pour les pessières à mousses suite au passage d'un ou plusieurs feux successifs (Gagnon *et al.* 1999) ou par une succession

de perturbations variées (Payette *et al.* 2000, Payette et Delwaide 2003). Ces perturbations successives sont à l'origine de la disparition des semenciers et des lits de germination. Par conséquent, la densité des épinettes noires diminue, favorisant ainsi l'apparition de lande forestière ou d'éricacées. La conversion de peuplements matures d'épinettes vers une lande d'éricacées par exclusion progressive de la régénération a été suggérée dans les travaux de Mallik (2003).

Dans les pessières, les trouées d'éricacées, que nous avons pu dater sans régénération ne sont pas plus âgées que les trouées avec régénération. Les éricacées doivent déjà être présentes en sous-couvert et envahir les ouvertures rapidement après une perturbation. Après une ouverture du couvert forestier, l'occupation rapide des éricacées au détriment de la régénération s'explique par une combinaison de processus. Elles peuvent croître et proliférer très rapidement par reproduction végétative (van Nostrand 1971, Mallik 1995). Elles rivalisent fortement pour les nutriments du sol, ralentissent la minéralisation de l'azote et dégradent la qualité des litières par des processus allélochimiques et par une libération des composés phénoliques dans le sol. Le ralentissement de la minéralisation de la matière organique se traduit par une accumulation de l'humus, ce qui bloque les lits de germinations (Jobidon 1995, Titus *et al.* 1995, Mallik 1995, 2003, Yamasaki *et al.* 1998, 2002). Si l'épinette noire ne s'implante pas dès la première année suivant la perturbation, ses chances de recoloniser la trouée diminuent rapidement (Gagnon *et al.* 1995). L'inhibition de l'établissement et de la croissance des tiges par les éricacées est un processus qui semble irréversible. Une fois le processus d'ouverture enclenché, il est peu probable qu'il y ait un retour de l'épinette noire et une fermeture du peuplement (Gagnon *et al.* 1995, Mallik 2003).

Les trouées non régénérées dans les pessières peuvent être le résultat de la forte compétition des éricacées après ouverture du couvert forestier. Elles pourraient également être plus anciennes et datées du passage du feu à l'origine du peuplement. Après feu, des microsites non favorables à l'installation de la régénération peuvent rester ouverts. Cela expliquerait la présence de trouées d'éricacées sans « *gap maker* » dans les pessières (Payette *et al.* 2000, Harper *et al.* 2005).

À l'instar des pessières, le changement rétrogressif de composition des sapinières et des peuplements sapin-épinette vers des peuplements plus ouverts est peu probable. Ces deux

types de peuplement sont peu ou pas associés aux éricacées et les trouées sont généralement régénérées. Les trouées avec « *gap maker* » sont également plus nombreuses dans les peuplements à sapin que dans les pessières. Cette observation corrobore les travaux de Aakala (2005) où la mortalité d'arbres de canopée par hectare était également plus importante dans ces peuplements. Cependant, ils ne sont pas plus ouverts que les pessières. Ceci s'explique par le fait que la régénération de sapin baumier atteint plus rapidement la canopée que celle de l'épinette noire après ouverture du couvert forestier. Les trouées avec régénération prennent ainsi moins de temps à se refermer dans les peuplements à sapin que dans les pessières (Bergeron 2000, Harper *et al.* 2005). La combinaison de ces résultats démontre que les sapinières et les peuplements sapin-épinette sont des peuplements plus dynamiques que les pessières. Cela montre également que la portion d'ouverture d'un peuplement ne doit pas être considérée isolément. La composition en essence du peuplement est aussi un facteur important dans la dynamique forestière.

2.7.1.2 Distribution de taille des trouées

Le processus d'ouverture du couvert forestier dans les vieux peuplements est dû essentiellement à une grande densité de trouées de petites tailles créée par de la mortalité individuelle d'arbres de canopée plutôt qu'à de très grandes trouées. En effet, les trouées sont fréquentes, distribuées dans toutes les classes de taille de trouées mais concentrées dans les très petites classes de tailles (moins de 100 m²). Cela est communément observé dans les forêts de conifères matures (McCarthy 2001, Bartemucci *et al.* 2002) autant dans les forêts boréales (Leemans 1990, Liu et Hytteborn 1991, Pham *et al.* 2004), que dans les forêts tempérées (Spies *et al.* 1990, Lertzman et Krebs 1991) ou dans les forêts subalpines (White *et al.* 1985, Yamamoto 1993).

Contrairement à notre hypothèse de départ, la distribution de taille est similaire quelle que soit la composition du peuplement. Les trois types de peuplement sont à l'occasion affectés par des ouvertures plus grandes mais le type d'ouverture est différent. Dans le cas des sapinières, on observe des trouées régénérées avec de nombreux « *gap makers* ». Ces trouées sont probablement le résultat de chablis entraînant la mortalité d'un plus grand nombre d'arbres (Ruel *et al.* 2000). Dans les pessières, ces grandes trouées sont souvent sans

régénération et sans « *gap maker* ». Dans les deux cas, les grandes trouées marquent sévèrement le peuplement mais pour des raisons différentes. En effet, dans les peuplements à sapin, la sévérité d'une perturbation est due à la mortalité d'un grand nombre d'arbres alors que dans les pessières, elle est causée par une absence de régénération après ouverture et par le maintien de l'ouverture dans le temps.

La dynamique des peuplements résineux de la Côte-Nord peut s'expliquer par une dynamique de trouées à deux vitesses avec de nombreuses perturbations à petites échelles et à l'occasion des perturbations à grande échelle. De plus, les grandes trouées ne semblent pas non plus résulter de l'agrandissement des petites trouées dans le temps. En effet, les grandes trouées ne sont pas plus âgées que les trouées de petites tailles. Cependant, pour dater les trouées, nous avons échantillonné le plus ancien « *gap maker* » par trouée supposé être le premier à l'origine de la trouée. Un échantillonnage plus exhaustif des « *gap makers* » au sein d'une trouée permettrait d'avoir une idée plus précise sur l'expansion des trouées dans le temps. L'élargissement des trouées suite à plusieurs événements de mortalité successives a souvent été montré en forêt résineuse boréale (Foster et Reiners 1986, Lertzman et Krebs 1991, Liu et Hytteborn 1991, Worrall 2005). Si nos résultats préliminaires sur le non-agrandissement des trouées dans le temps se confirmaient, cela prouverait que les trouées régénérées ont le temps de se refermer avant de connaître une perturbation additionnelle. L'intervalle de temps entre deux perturbations au même point serait plus long que le temps d'atteinte de la canopée par la régénération préétablie. Cette hypothèse pourrait se vérifier dans les peuplements à sapin mais serait moins probable dans les pessières où les éricacées inhibent fortement l'installation et la croissance de la régénération.

2.7.1.3 Taux annuel de formation de trouées

Basé sur la datation des « *gap makers* », le taux annuel de formation de trouées serait en moyenne de 1,28%. Il augmente avec la présence de sapin baumier dans le peuplement et est le plus élevé dans les peuplements sapin-épinette. Ces résultats montrent à nouveau que les peuplements à sapin sont des peuplements plus dynamiques que les pessières. Ils sont en accord avec les résultats précédents où les trouées avec « *gap maker* » étaient les plus nombreuses. Le taux de mortalité par an et par hectare des arbres de canopée est plus grand

(Aakala 2005) et le temps de remplissage des trouées est plus rapide dans les peuplements à sapins par rapport aux pessières. Par contre, le taux annuel moyen calculé de 1,28% est sensiblement plus élevé comparé aux estimations d'autres études dans des forêts résineuses matures (inférieures à 1%) (McCarthy 2001). Généralement, les estimations varient entre 0,3 et 0,9% pour les forêts subalpines (White *et al.* 1985, Foster et Reiners 1986) et entre 0,4 à 0,6% pour les forêts boréales (Liu et Hytteborn 1991, Hofgaard 1993). La forte création de trouées pendant la période 1970-1980, probablement causée par l'épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette, peut avoir augmentée ce taux. Aussi, les trouées non datées sont probablement en moyenne plus âgées. L'inverse de cette fréquence permet de calculer l'intervalle de retour de trouées. Il est défini comme le temps pendant lequel l'équivalent de la surface totale du peuplement subit une perturbation (Runkle 1985, White et Pickett 1985). Calculé ainsi, il est le plus long dans les pessières (105 ans), intermédiaire (80 ans) dans les sapinières et faible (61 ans) dans les peuplements sapin-épinette avec une moyenne générale de 82 ans. Il coïncide avec le temps de vie moyen des arbres qui est estimé entre 100 à 200 ans pour les épinettes noires et entre 60 à 100 ans pour les sapins baumiers (Burns et Honkala 1990, Kneeshaw et Gauthier 2003). Le temps de vie moyen des arbres de canopée comprend le temps d'atteinte du couvert forestier des tiges après le relâché de croissance et le temps de résidence dans la canopée (Burns et Honkala 1990). Cependant, Busing (2005) montre qu'en utilisant simplement l'inverse du taux annuel de formation de trouée pour estimer l'intervalle de retour, le calcul peut être sous-estimé. En effet, d'une part le calcul prend une moyenne générale de la mortalité de tous les arbres de canopée et d'autre part, il ne prend pas en compte le temps de résidence des arbres dans la canopée.

2.7.2 Régime de formation de trouées

2.7.2.1 Formation de trouées dans le temps suivant la composition des peuplements

Le pic de formation de trouées des années 1975-1980 coïncide avec l'épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette de 1972 à 1987 recensée au Québec (Blais 1983, Gray *et al.* 2000, Jardon *et al.* 2001). Pour la région de la Côte-Nord, cette épidémie a été sévère avec plus de 10 années successives de défoliation (Gray *et al.* 2000). Le pic de mortalité dans les

années 1975-1976 observé pour les « *gap makers* » d'épinette noire et de sapin baumier correspond à la première année de défoliation en 1975 dans la région de la Côte-Nord (Gray *et al.* 2000). Ce pic est également synchrone avec la première année de réduction majeure de la largeur des cernes annuels observés systématiquement sur nos échantillons d'arbres vivants. Ces cernes sont utilisés pour l'interdatation des « *gap makers* » (§ 1.5.2.2.). La réduction de croissance radiale des cernes annuels de 1976 à 1979 est généralement reliée aux premières années de défoliation sévère de l'épidémie de la tordeuse (Filion *et al.* 1998, Simard et Payette 2001). La sensibilité à l'épidémie entre les épinettes noires et le sapin baumier ne semble pas différente. Pourtant, les épinettes noires sont considérées comme plus résistantes aux attaques de cet insecte (Blais 1983, MacLean 1980, 1984) avec une défoliation courante et cumulative de 15 à 19% inférieure au sapin baumier (MacLean et MacKinnon 1997). Après une défoliation sévère, l'épinette noire peut réduire sa croissance et persister alors que le sapin baumier meurt en général (MacLean 1984, Bergeron *et al.* 1995). Il est possible que l'impact dans la région fût suffisamment intense pour affecter le sapin baumier, mais également pour tuer une proportion importante d'épinette noire. Cette hypothèse a déjà été suggérée par Gray *et al.* 2000.

À l'échelle du peuplement, la formation de trouées même de petites tailles se concentre sur la période 1975-1980 correspondant au début de la période épidémique. Cette tendance est similaire quelle que soit la composition du peuplement. Des études antérieures ont montré qu'une sapinière est deux fois plus affectée par la tordeuse des bourgeons de l'épinette qu'une pessière (MacLean 1980, 1984, MacLean et MacKinnon 1997, MacKinnon et MacLean 2003). C'est pourquoi nous pensons que la création de trouées serait moins homogène dans le temps pour les peuplements à sapin que pour les pessières. Cependant, nos résultats ne valident pas cette hypothèse. Les résultats montrent une distribution de formation des trouées très variable mais indépendante de la composition du peuplement. La concentration de formation de trouées pendant la période épidémique est observée dans les trois types de peuplement. Certaines sapinières présentent aussi une distribution de formation de trouée très étalée dans le temps. Plusieurs explications sont possibles. D'abord, des études récentes montrent qu'à l'échelle du peuplement, une proportion relativement faible de sapin baumier, 15% de surface terrière, suffit à la tordeuse pour entraîner un taux de mortalité important et indépendant de la composition des arbres dominants (Jardon 2001, Morin *et al.*

2004). Ceci expliquerait que le taux de formation de trouées pendant la période épidémique n'est pas différent entre les types de peuplement. De plus, il se peut que les sapinières échantillonnées aient été moins sévèrement touchées que celles observées généralement dans le territoire sinon elles auraient disparu du paysage. Généralement une épidémie sévère cause la mortalité de 90% des arbres dans ce type de peuplement contre 36% dans les pessières (MacLean 1980, 1984). Ainsi, même avec une vulnérabilité plus importante à l'épidémie pour les sapinières, aucune tendance dans la distribution temporelle de formation des trouées ne se distingue entre les deux types de peuplement. Finalement, les sapins baumiers sont plus vulnérables aux épidémies d'insectes mais aussi à d'autres perturbations comme les chablis (Blais 1983, Burns et Honkala 1990, MacLean 1980, Ruel 2000). Les peuplements à sapin pourraient absorber une gamme de perturbations plus variées que les peuplements d'épinette noire. Cela expliquerait l'étalement dans le temps de la formation des trouées observé dans plusieurs sapinières.

Le secteur échantillonné du Lac Dionne à l'ouest semble avoir une formation de trouées légèrement plus concentrée pendant la période épidémique 1975-1980 que le secteur de Rivière Pentecôte à l'est. Au cours du dernier siècle, les épidémies se sont propagées d'ouest en est (Hardy *et al.* 1986, Gray *et al.* 2000, Jardon *et al.* 2001). Ainsi, il est possible que l'épidémie était plus sévère à l'ouest dans le secteur Lac Dionne et qu'elle s'atténuait à l'est dans le secteur Rivière Pentecôte. Ceci expliquerait la différence observée dans la distribution de formations de trouées dans le temps entre les deux secteurs.

De plus, la composition des peuplements ne peut pas influencer à elle seule la formation des trouées. Une série d'autres facteurs comme le drainage, la richesse du site, la pente, l'exposition, la profondeur du sol, peuvent expliquer la plus grande vulnérabilité d'un peuplement ou d'un secteur à la tordeuse des bourgeons de l'épinette (Blais 1981, Osawa 1989, Dupont *et al.* 1991) ainsi qu'aux perturbations en général (Burns et Honkala 1990, Archambault *et al.* 1990, Bergeron *et al.* 1995, MacLean et MacKinnon 1997, MacKinnon et MacLean 2003). Cependant, dans d'autres études, le lien entre les facteurs de site et la vulnérabilité à la tordeuse des bourgeons de l'épinette est encore controversé (MacLean et Ostaff 1989, Bergeron *et al.* 1995). Les peuplements d'épinettes échantillonnés étaient souvent situés sur des sites plats et mal drainés alors que les peuplements à sapin se

trouvaient pour la plupart sur des terrains bien drainés, en pente ou au sommet d'une colline. Les épinettes noires tolèrent mieux les sols pauvres en nutriments, humides et organiques (Sims *et al.* 1990) tandis que les sapins baumiers sont plutôt associés à des sols plus riches en nutriment. Les variables abiotiques du milieu n'ont pas été relevées sur le terrain. Leurs échantillonnages permettraient de connaître leur influence sur la formation de trouée dans le temps d'un peuplement et les différences observées entre les deux secteurs. Également, la mosaïque forestière semble avoir un impact sur la sévérité des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette. Les épidémies seraient plus importantes dans des forêts résineuses étendues que dans des îlots de conifères entourés de feuillus (Bergeron *et al.* 1995, Cappucino *et al.* 1998). Une étude sur la mosaïque forestière à l'échelle du paysage au niveau des deux secteurs pourrait expliquer en partie les différences observées.

2.7.2.2 Dynamique temporelle de formation de trouées

Les peuplements résineux matures du Nord-est du Québec exhibent une dynamique forestière complexe avec une formation de trouées à petites échelles (moins de 100 m²) et concentrée pendant la période épidémique. Au cours du XX^e siècle au Québec, deux épidémies sévères de la tordeuse des bourgeons de l'épinette ont été enregistrées : de 1914 à 1923 et de 1972 à 1987. Une épidémie moins sévère a également eu lieu de 1947 à 1958 (Blais 1983, Gray *et al.* 2000). Il est reconnu au Québec que ces épidémies cycliques créent une dynamique temporelle qui détermine la structure et la croissance des peuplements (Morin 1994). Nos travaux vont plus loin puisqu'ils montrent que les épidémies continuent à influencer la dynamique des peuplements matures. Cela prouve que les peuplements résineux, même vulnérables, peuvent coexister avec la tordeuse. Dans les conditions où l'épidémie est peu sévère, ils peuvent survivre, se développer et atteindre le stade de vieille forêt. À ce stade, l'épidémie peut causer une mortalité étendue au peuplement (MacLean 1980, 84, Filion *et al.* 1998) mais aussi une mortalité restreinte à de petites trouées comme le suggèrent nos résultats. Une dynamique de perturbations épisodiques à petites échelles a également été mise en évidence dans les forêts subalpines mixtes (Worrall *et al.* 2005). Cette étude montre des perturbations de petites échelles nichées dans des cycles de perturbations épisodiques d'insectes.

La distribution temporelle des perturbations est un facteur critique parce qu'elle définit l'état d'équilibre d'un peuplement (Worrall *et al.* 2005). L'état d'équilibre est généralement attribué au stade de vieilles forêts où le degré de perturbation est faible et continue dans le temps (Runkle 1985, 1990, White *et al.* 1985, Antos et Parish 2002, Mori et Takeda 2004). Ces vieux peuplements ont un mode de développement constant sans changement de composition ni de structure dans le temps. Cependant, les vieux peuplements de la Côte-Nord présentent des perturbations agrégées dans le temps probablement dues aux épidémies de la tordeuse. Une distribution temporelle instable dans le temps peut créer des conditions de non-équilibre. Nos peuplements, caractérisés par une dynamique instable et contrôlée en partie par les épidémies d'insectes, continueraient d'évoluer au cours du temps. Selon les travaux de Kneeshaw (2001) dans des vieux peuplements affectés par la tordeuse à l'ouest du Québec, la portion de trouées de nos peuplements continuerait à augmenter linéairement dans le temps. Dans les peuplements mono-spécifiques matures comme les pessières et les sapinières, le changement serait plus un changement de structure allant vers des peuplements de plus en plus ouverts qu'un changement de composition végétale (De Grandpré *et al.* 2000, Boucher *et al.* 2004, Kneeshaw et Gauthier 2003, Pham *et al.* 2004). Dans les peuplements sapin-épinette, le modèle de remplissage des trouées suggérait un remplacement réciproque des espèces. Dans ce type de peuplement, le changement serait également plus un changement de structure. Par contre, dans les peuplements moins affectés par la tordeuse, la formation de trouées pourrait atteindre un plateau et ces peuplements seraient plus proches d'un équilibre. Cependant, l'équilibre d'un peuplement dépend non seulement du régime de perturbation mais probablement aussi de facteurs abiotiques comme la composition du sol, la topographie ou d'autres conditions stationnelles (Harper *et al.* 2002).

Les peuplements matures sont plus dynamiques que ce qui est communément suggéré. D'autres études réalisées dans de vieilles forêts tempérées (Frelich 1986) et boréales (Jonsson et Dynesius 1993, Kenkel *et al.* 1998, Kneeshaw et Gauthier 2003) montrent aussi cette tendance.

2.7.2.3 Réduction de croissance

Les résultats obtenus sur le nombre de réduction de croissance par année montrent que contrairement aux sapins baumiers, les épinettes noires peuvent tolérer plusieurs périodes de réduction de croissance au cours de leur vie. D'autres études ont observé cette aptitude (Morin *et al.* 1990, MacLean 1980, 84, Burns et Honkala 1990). Les réductions de croissance coïncident avec les périodes d'épidémies de la tordeuse enregistrées entre 1900-1910, 1930-1940, 1970-1980 (Filion *et al.* 1998, Gray *et al.* 2000). Cependant, les épinettes noires marquent une ou plusieurs de ces trois réductions de croissance indépendamment de leur période de mortalité. Le sapin baumier marque la réduction de croissance de 1970-1980 pour les arbres morts après cette période mais ne marque pas de réduction de croissance pour les autres périodes de mortalité. Ce résultat confirme la plus grande résistance des épinettes noires à plusieurs perturbations par rapport aux sapins baumiers. Les épinettes noires meurent après être affaiblies par de multiples réductions de croissance alors que le sapin baumier meurt subitement face à une perturbation. Ce dernier ne semble pas résister à plusieurs réductions de croissance successives.

2.7.3 Implication dans l'aménagement

Les connaissances sur le régime de perturbations naturelles dans les vieux peuplements résineux de la Côte-Nord vont permettre de développer un aménagement forestier qui s'inspire de cette dynamique (Kneeshaw et Gauthier 2003). Les données sur la taille, la fréquence et la répartition spatiale et temporelle des trouées sont des outils pour les aménagistes forestiers. Ces outils sont la base d'un aménagement forestier préservant les attributs des forêts résineuses matures dominant la Côte-Nord (Kneeshaw et Gauthier 2003). Des études sont en cours pour définir la proportion des vieilles forêts résineuses à l'échelle du paysage. Les résultats donneraient la proportion du paysage de la Côte-Nord pour laquelle le modèle de la dynamique présentée dans cette étude s'appliquerait (De Grandpré *et al.* 2000).

La dynamique forestière de ces peuplements est contrôlée par des perturbations fréquentes à très petites échelles alternant avec de rares perturbations à grande échelle. Cette dynamique devrait être imitée par des coupes partielles par trouées, majoritairement inférieures à 100 m², avec protection de la régénération préétablie. L'aménagement forestier

pourrait également se concentrer sur les rares grandes trouées supérieures à 400 m² qui représentent une superficie plus rentable et adéquate. Basé sur nos résultats, le peuplement pourrait être ouvert, entre 0,8% et 2% par an selon une proportion croissante de sapin baumier dans le peuplement. Cependant, ce pourcentage de récolte ne doit pas être pris comme une moyenne par année mais doit être cumulé et concentré sur des courtes périodes de temps. Ceci imiterait l'agrégation de formation de trouées dans le temps. De plus, des épidémies cycliques d'insectes contrôlent la dynamique de trouées de ces peuplements. A l'échelle du paysage, les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette se produisent tous les 30-40 ans en moyenne de façon cyclique et synchrone dans le temps. Par contre, à l'échelle plus locale du peuplement, une plus grande variabilité est observée. Un peuplement subit rarement plusieurs épidémies successives avec la même intensité mais plutôt une épidémie sur deux ce qui laisse au peuplement le temps de se régénérer (Jardon *et al.* 2003, Morin *et al.* 2004). Les interventions sylvicoles devraient donc être espacées de 70 ans environ, temps moyen entre deux épidémies.

Les pratiques sylvicoles pour être efficaces et écosystémiques devraient également tenir compte des différences observées dans la dynamique des peuplements suivant la composition végétale. Les peuplements d'épinette noire où les éricacées dominent en sous-couvert perdent naturellement, peu à peu du terrain au profit de nouveaux écosystèmes plus ouverts et moins productifs comme les landes boisées et les pessières à cladonie (Mallik 1995, 2003, Fenton *et al.* 2005). Cette situation est préoccupante et doit être considérée dans l'aménagement des pessières noires. Il est ainsi nécessaire d'enlever le sous-couvert d'éricacées pour empêcher sa prolifération et de créer des sites favorables à l'établissement et à la croissance des tiges d'épinette noire (Mallik 1995, 2003, Fenton *et al.* 2005). Les méthodes proposées pour préparer les stations et rendre les peuplements plus productifs sont le scarifiage, la fertilisation des sols et le brûlage dirigé suivies de plantations (Prévost et Dumais 2003, Thiffault *et al.* 2004). Néanmoins, leur efficacité n'est pas toujours reconnue (Mallik et Inderjit 2001, Mallik 2003). De plus, certaines pessières peuvent être plus dynamiques que d'autres selon la richesse du site. Par exemple, dans les stations plus pauvres et plus sèches, les éricacées ont un effet moins direct sur la nutrition azotée de l'épinette noire (Yamasaki *et al.* 2002).

Une meilleure compréhension de la dynamique forestière, de la régénération et des processus du sol est nécessaire pour développer des pratiques sylvicoles efficaces et écosystémiques dans les vieux peuplements. Le danger est souvent de simplifier les processus naturels qui régissent la dynamique forestière. Un aménagement écosystémique doit conserver la variabilité qui existe plutôt que d'appliquer des règles simples.

2.8 Conclusion

Les vieilles forêts résineuses de la Côte-Nord n'ont pas atteint un stade d'équilibre dynamique. Le stade d'équilibre est un stade où la croissance et la mortalité sont égales et où la biomasse se maintient dans le temps. La structure et la composition végétale ne changent pas au cours du temps (Clements 1936, Frelich 2002). Un état relativement stable est défini pour des vieilles forêts dans de nombreux écosystèmes mais ne semble pas s'appliquer en forêt boréale du Nord-est du Québec (Kneeshaw et al. 2003, Mosseler et al. 2003).

Le régime de perturbation suit un modèle à deux vitesses tant au niveau spatial qu'au niveau temporel. Au niveau spatial, les peuplements sont ouverts par de fréquentes petites trouées avec à l'occasion des grandes trouées. Au niveau temporel, les perturbations même à petites échelles sont contrôlées par les épidémies cycliques d'insectes et sont concentrées sur de courtes périodes de temps. Même en l'absence de perturbation majeure, les vieux peuplements résineux en forêt boréale continuent d'évoluer. Ils tendent à s'ouvrir peu à peu avec le temps notamment dans le cas des pessières. Le changement de l'état actuel peut se produire au niveau de la structure des peuplements mais aussi au niveau de la composition végétale. Le temps nécessaire pour transiter vers un nouvel état dépend de la composition végétale du peuplement mais aussi des conditions édaphiques, topographiques et de la richesse du sol. Le changement entre des peuplements relativement ouverts vers des landes arbustives peut être assez rapide dans le cas des pessières où la régénération est fortement en compétition avec les arbustes en sous-couvert.

Une meilleure compréhension de la dynamique des vieilles forêts permet des stratégies d'aménagement qui préservent leurs attributs à l'échelle du paysage et du peuplement.

2.9 Références bibliographiques

- Aakala, T. 2005. Mortality and decay of standing trees in the Northeastern boreal forests of Québec. Thesis submitted for a M. Sc. Degree in sylviculture. University of Helsinki.
- Anonyme. 1964. Carte montrant le Chablis du 18 juillet 1964 sur les concessions forestières de la région Côte-Nord du Québec. North Shore paper Company, Baie-Comeau, Que.
- Antos J. A. et Parish R. 2002. Dynamics of an old-growth, fire-initiated, subalpine forest in southern interior British Columbia: tree size, age, and spatial structure. *Can. J. For.* 32: 1935-1946.
- Bartemucci, P., 2002. Overstory influences on understory plant communities and light environments in mixed wood boreal forests of Québec. Master Thesis. Université du Québec à Montréal, Canada.
- Baskerville, G.L. 1975. Spruce budworm: super sylviculturist. *For. Chron.* 51: 138-140.
- Battles, J.J., Dushoff, J.G., and Fahey, T.J. 1996. Line intercept sampling of forest canopy gaps. *For. Sci.* 42: 131-138.
- Bergeron, Y., Gauthier, S., Flanniga, M., et Kafka, V. 2004. Fire regimes at the transition between mixedwoods and coniferous boreal forest in northwestern Quebec. *Ecology*, 85: 1916-1932.
- Bergeron, Y., Gauthier, S., Kafka, V., Lefort, P., et Lesieur, D. 2001. Natural fire frequency fir the eastern Canadian boreal forest : consequences for a sustainable forestry. *Can. J. For. Res.* 31: 381-384.
- Bergeron, Y., Leduc, A., Morin, H., et Joyal, C. 1995. Balsam fir mortality following the last spruce budworm outbreak in northwestern Quebec. *Can. J. For. Res.* 25: 1375-1384.
- Blais, J.R. 1983a. Les forêts de la Côte-Nord au Québec sont-elles sujettes aux déprédations par la tordeuse? *For. Chron.* 59 : 17-20.
- Blais, J.R. 1983b. Trends in the frequency, extent, and severity of spruce budworm outbreaks in eastern Canada. *Can. J. For. Res.* 13: 539-547.
- Boucher D., Gauthier S., et De Grandpré L., 2004. Structural dynamics of coniferous stands in the northeastern boreal forest of Quebec. In : Amélioration de la précision du calcul de la possibilité forestière par une meilleure connaissance de la dynamique naturelle de la forêt boréale de la Côte-Nord. Ministère des Ressources naturelles de la Faune et des Parcs, Québec, pp. 95-116.
- Brokaw, N.V.L. 1982. The definition of treefall gap and its effect on measures of forest dynamics. *Biotropica*, 14: 158-160.
- Bryan, A., et Abrams, M.D. 2004. Development and application of boundary-line release criteria. *Dendrochronologia* 22 32 31-42

- Burns, R.M. et Honkala, B.H. 1990. tech. coords. Silvics of North America: Vol.1 Conifers. Vol.2 Hardwoods. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Washington, D.C.
- Busing, R. T. 2005. Tree mortality, canopy turnover, and woody detritus in old cove forests of the Southern Appalachians Ecology, 86(1), pp 73-84.
- Cappuccino N, Lavertu D, Bergeron Y et Régnière J. 1998. Spruce budworm impact, abundance and parasitism rate in a patchy landscape. Oecologia 114:236-242.
- Clements FE (1936) Nature and structure of the climax. Journal of Ecology 24: 252-284
- Core, H.A., Cote, W.A., Day, A.C., 1979. Wood Structure and Identification. Syracuse University Press, Syracuse, NY, USA, p. 182.
- De Grandpré, L., Morissette, J., et Gauthier, S. 2000. Long-term post-fire changes in the northeastern boreal forest of Quebec. J. Veg. Sci. 11: 791-800.
- Denslow, J.S. 1987. Tropical rain forest gaps and tree species diversity. Annu. Rev. Ecol. Syst. 18 : 431-451.
- Engelmark, O., Bradshaw, R.H.W., et Bergeron, Y. 1993. Disturbance dynamics in boreal forest : introduction. J. Veg. Sci. 4 : 729-832.
- Fenton, N., Lecomte, N., Légaré, S., et Bergeron, Y. 2005. Paludification in black spruce (*Picea mariana*) forests of eastern Canada: Potential factors and management implications. Forest Ecology and Management, Volume 213, Issues 1-3, 151-159
- Filion, L., Payette, S., Delwaide, A., et Bhiry, N. 1998. Insect defoliators as major disturbance factors in the high altitude balsam fir forest of Mount Megantic, southern Quebec. Can. J. For. Res. 28: 1832-1842.
- Foster, D.R. 1983. The history and pattern of fire in the boreal forest of southeastern Labrador. Can. J. Bot. 61: 459-2471.
- Foster, D.R. 1984. The history and pattern of fire in the boreal forest of southeastern Labrador. Can. J. Bot. 61: 2459-2471.
- Foster, J.R., et Reiners, W.A. 1986. Size distribution and expansion of canopy gaps in a northern Appalachian spruce-fir forest. Vegetation, 68 : 109-114.
- Frelich, L.E. 2002. Forest dynamics and disturbance regimes, studies from temperate evergreen-deciduous forests. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- Frelich, L.E., et Lorimer, C.G. 1991. Natural disturbance regimes in hemlock-hardwood forests of the Upper Great Lakes Region. Ecol. Monogr. 61: 145-164.
- Fritts, H.C. 1976. Tree Rings and Climate. Academic Press, New York.
- Fritts, H.C. et Swetnam, T.W., 1989. Dendroecology: a tool for evaluating variations in past and present forest environments. Adv. Ecol. Res. 19, 111-188.
- Gagnon, R., Morin, H., Lord, D., Krause, C., Cloutier, S., Savard, G., et Potvin, J. 1999. Recherche et développement nouvelles connaissance sur la dynamique naturelle des forêts d'épinette noire au Québec. Article-synthèse. L'Aubelle (No 10-1999)

- Gauthier, S., Leduc, A., Harvey, B., Bergeron, Y. et Drapeau, P. 2001. Les perturbations naturelles et la diversité écosystémique. *Nat. Can.* 125: 10-17.
- Gray, D. R., Reignière J. et Boulet B. 2000. Analysis and use of historical patterns of spruce budworm defoliation to forecast outbreak patterns in Quebec. *Forest Ecology and Management* 127 pp 217-231
- Harper, K.A., Y. Bergeron, P. Drapeau et S. Gauthier. Structural development following fire in coniferous eastern boreal forest. Submitted to *Forest Ecology and Management*.
- Harper, K.A., Bergeron, Y., Gauthier, S. et Drapeau, P. 2002. Post-fire development of canopy structure and composition in black spruce forests of Abitibi, Québec: a landscape scale study. *Silva Fennica* 36(1): 249-263.
- Heinselman, M.L. 1981. Fire and succession in the conifer forests of northern North America. In *Forest succession: concepts and application*. Edited by D.C. West, H.H. Shugart, and D.B. Botkin. Springer-Verlag, New York, N.Y., pp. 374-405.
- Holmes, R.L., 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bull.* 43, 69-78.
- Jardon, Y. 2001. Analyses temporelles et spatiales des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec. Thèse de Doctorat en Science de l'environnement, Université du Québec à Montréal, Qc.
- Jardon, Y., Morin, H. et Dutilleul P. 2003. Périodicité et synchronisme des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec. *Can. J. For. Res.* 33: 1947-1961.
- Jobidon R. 1995. Autécologie de quelques espèces de compétition d'importance pour la régénération forestière au Québec. MRNQ. Mémoire de recherche forestière no 117. 180 pages.
- Johnson, E.A., 1992. Fire and vegetation dynamics-studies from the North American boreal forest. *Cambridge Studies in Ecology*, Cambridge University Press.
- Jonsson, B. G., and M. Dynesius. 1993. Uprooting in boreal spruce forests long-term variation in disturbance rate. *Can. J. of For. Res.* 23: 2383-2388.
- Kenkel, NC. 1988. Pattern of self-thinning in jack pine: testing the random mortality hypothesis. *Ecology*, 69, 1017 -1024.
- Kneeshaw, D.D. 2001. Are non-fire gap disturbances important to boreal forest dynamics? In *Recent research developments in ecology*. Vol. 1. Edited by S.G. Pandalarai. Transworld Research Press, Trivandrum, India.
- Kneeshaw, D.D. et Bergeron, Y. 1998. Canopy gap characteristics and tree replacement in the southeastern boreal forest. *Ecology*, 79: 783-794.
- Kneeshaw, D.D. et Gauthier, S. 2003. Old-growth in the boreal: a dynamic perspective. *Environ. Rev.* 11(Suppl. 1): S99-S114.
- Krasny, M. E. et L. M. Digregorio. 2001. Gap dynamics in Allegheny northern hardwood forests in the presence of beech bark disease and gypsy moth disturbances. *For. Ecol. Manage.* 144: 265-274.

- Kuuluvainen, T. 1994. Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland: a review. *Ann. Zool. Fenn.* 31: 35-51.
- Lee, P. 1998. Dynamics of snags in aspen-dominated midboreal forests. *Forest Ecology and Management* 105: 263-272.
- Leemans, R. 1990. Sapling establishment patterns in relation to light gaps in the canopy of two primeval pinespruce forests in Sweden. *In* Spatial processes in plant communities. *Edited by* F. Krahulec, A.D.Q., and S. Agnew, and J.H.Willems. SPB Academic Publishing bv, The Hague, The Netherlands, pp. 111-120.
- Lertzman, K.P. et Krebs, C.J. 1991. Gap-phase structure of a subalpine old-growth forest. *Can. J. For. Res.* 21: 1730-1741.
- Lima R.A.F. 2005 Gap size measurement : The proposal of a new field method. *For. Eco. And Management* in press.
- Liu, Q.-H. et Hytteborn, H., 1991. Gap structure, disturbance and regeneration in a primeval *Picea abies* forest. *J. Veg. Sci.* 2 (3), 391-402.
- MacKinnon, W.E et MacLean D.A. 2003. The influence of forest and stand conditions on spruce budworm defoliation in New Brunswick, Canada. *For. Sci.* 49: 657-667.
- MacLean, D.A. 1980. Vulnerability of fir-spruce stands during uncontrolled spruce budworm outbreak: A review and discussion. *For. Chron.* 56 : 213-221.
- MacLean, D.A. 1984. Effects of spruce budworm outbreaks on the productivity and stability of balsam fir forests. *For. Chron.* 60: 273-279.
- MacLean, D.A. et MacKinnon, W.E.. 1997. Effects of stand and site characteristics on susceptibility and vulnerability of balsam fir and spruce to spruce budworm in New Brunswick. *Can. J. For. Res.* 27: 1859.1871
- Mallik, A.U. 1995. Conversion of temperate forests into heaths: Role of ecosystem disturbance and ericaceous plants. *Environ. Manage.* 19:675-684.
- Mallik, A. U. 2003. Conifer regeneration problems in boreal and temperate forests with ericaceous understory: role of disturbance, seedbed limitation, and keystone species change. *Critical Rev. Plant Sci.* 22: 341366.
- Mallik, A.U. et Inderjit. 2001. *Kalmia angustifolia*: ecology and management. *Weed Tech.* 15.
- Mast, J.N. et Veblen, T.T. 1994. A dendrochronological method of studying tree mortality patterns. *Physical Geography.* 15(6):529-542.
- McCarthy, J. 2001. Gap dynamics of forest trees: a review avec particular attention to boreal forests. *Environ. Rev.* 9: 1-59.
- Messier, C., Doucet, R., Ruel, J.-C., Lechowicz, M.J., Kelly, C. et Claveau, Y. 1999. Functional ecology of advance regeneration in relation to light in boreal forests. *Can. J. For. Res.* 29.

- Mori, A. et Takeda, H. 2004. Effects of mixedwood canopies on conifer advance regeneration in a subalpine old-growth forest in central Japan. *Ecoscience*. Vol. 11, no. 1, pp. 36-44.
- Morin, H. 1994. Dynamics of balsam fir forests in relation to spruce budworm outbreaks in the Boreal Zone of Quebec. *Can. J. For. Res.* 24: 730-741.
- Morin, H. et Laprise, D., 1997. Seedling bank dynamics in boreal balsam fir forests. *Canadian Journal of Forest Research* 27: 1442-1451
- Morin, H., Lévasseur, V., Jardon, Y., Parent, S., Deslaurier, A., Park, Y.-I., Desjardins, O., Fantin, N., Simard, I. et Simard, S. 2004. Influence de la mosaïque forestière présente et passée sur la sévérité des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans la zone boréale. Rapport. Réseau de Gestion Durable des Forêts.
- Newton, P.F. et Jolliffe, P.A., 1998. Assessing processes of intraspecific competition in spatially heterogeneous black spruce stands. *Canadian Journal Forest Research* 28: 259-275.
- Nowacki, G.J. et Abrams, M.D. 1997. The use of ring-width averaging for reconstructing disturbance histories of oak forests. *Ecol. Monogr.* 67: 225-249.
- Oliver, C.D. et Larson, B.C. 1996. *Forest stand dynamics*. Wiley, New York, N.Y. 467 p.
- Osawa, A. 1994. Seedling responses to forest canopy disturbance following a spruce budworm outbreak in Maine. *Can. J. For. Res.* 24, 730-741.
- Panshin, A.J. et de Zeeuw, C., 1980. *Textbook of Wood Technology: Structure, Identification, Properties, and Uses of the Commercial Woods of the United States and Canada*, 4th Edition. McGraw-Hill, New York, USA, p. 722.
- Payette, S. 1992. Fire as a controlling process in the North American boreal forest. In *A systems analysis of the global boreal forest*. Edited by H.H. Shugart, R. Leemans, and G.B. Bonan. Cambridge University Press, Cambridge, U.K., pp. 144-169.
- Payette, S., Bhiry, N., Delwaide, A. et Martin S. 2000. Origin of the lichen woodland at its southern range limit in eastern Canada: the catastrophic impact of insect defoliators and fire on the spruce-moss forest. *Can. J. For. Res.* 30: 288-305.
- Payette, S. et Delwaide, A. 2003. Shift of conifer boreal forest to lichen-heath parkland caused by successive stand disturbances. *Ecosystems*, 6: 540-550.
- Pham, A.T., De Grandpré, L., Gauthier, S. et Bergeron, Y. 2004. Gap dynamics and replacement patterns in gaps of the northeastern boreal forest of Quebec. *Can. J. For. Res.* 34: 1-12.
- Prévost M. et Dumais D. 2003. Croissance et statut nutritif de marcottes, de semis naturels et de plants d'épinette noire à la suite du scarifiage : résultats de 10 ans. *Can. J. For. Res.* 33: 2097-2107
- Robitaille, A. et J.-P. Saucier. 1998. *Paysage régionaux du Québec méridional. Les publications du Québec*, Québec, Que.
- Rowe, J.S., 1972. *Forest regions of Canada*. Environment Canada, Ottawa.

- Royama, T. 1984. Population dynamics of the spruce budworm *Choristoneura fumiferana*. *T Ecological Monographs* 54:4 pp. 429-462.
- Royama, T. 1992. Analytical population dynamics. Chapman and Hall, London, UK.
- Ruel, J.C. 2000. Factors influencing windthrow in balsam fir forests: from landscape studies to individual tree studies. *For. Ecol. Manage.* 135: 169-178.
- Runkle, J.R. 1981. Gap regeneration in some old-growth forests of the eastern United States. *Ecology*, 62: 1041-1051.
- Runkle, J.R. 1982. Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North America. *Ecology*, 63: 1533-1546.
- Runkle, J.R. 1985. Disturbance regimes in temperate forests. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics* (eds S.T.A. Pickett and P.S. White), pp. 17-34. Academic Press, London.
- Runkle, J.R. 1990. Eight years change in an old *Tsuga Canadensis* woods affected by beech bark disease. *Bull. Torrey Bot. Club*, 117: 409-419.
- Runkle, J.R., et Yetter, T.C. 1987. Treefalls revisited: gap dynamics in the southern Appalachians. *Ecology*, 68: 417-424.
- SAS Institute Inc. 1990. SAS/STAT user's guide version 6, 4th ed. SAS Institute Inc., Cary, N.C.
- Schweingruber, F.H. 1988. *Tree Rings: Basics and Applications of Dendrochronology*. D. Reidel, Dordrecht, The Netherlands, 276 pp. Language(s) of main text: English.
- Simard, M. et Payette, S. 2001. Black spruce decline triggered by spruce budworm at the southern limit of lichen woodland in eastern Canada. *Can. J. For. Res.* 31: 2160-2172
- Sims, R.A., Kershaw, H.M. et Wickware G.M. 1990. Black spruce. In *The autecology of major tree species in the north central region of Ontario*. COFRDA Rep. 3302, NWOFTDU Tech. Rep. 48, Ministry of Natural Resources, Thunder Bay, Ont. pp. 29-37.
- Sirois, L. 1997. Distribution and dynamics of balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) at its northern limit in the James Bay area. *Écoscience*, 4: 340-352.
- Spies, T.A. and J.F. Franklin. 1989. Gap characteristics and vegetation response in coniferous forests of the Pacific Northwest. *Ecology* 70(3) 543-545.
- Spies, T.A., Franklin, J.F., Klopsch, M., 1990. Canopy gaps in Douglas-fir forests of the cascade mountains. *Can. J. For. Res.* 20, 649-658.
- Stokes, M.A. et T.L. Smiley. 1968. *An Introduction to Tree-Ring Dating*. The University of Chicago Press, Chicago and London (Reprinted 1996).
- Thiffault, N., Cyr G., Prigent, G., Jobidon, R. et Charrette, L. 2004. Régénération artificielle des pessières noires à éricacées : effets du scarifiage, de la fertilisation et du type de plants après 10 ans. *The Forestry Chronicle*, 80: 141-149.

- Titus B D, Sidhu S S et Mallik A U 1995 A summary of some studies on *Kalmia angustifolia* : a problem species in Newfoundland forestry. Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Newfoundland and Labrador Region Information Report N-X-296. Ottawa.
- Van Nostrand, R.S. 1971. Strip cutting black spruce in central New-foundland to induce regeneration (Publication No. 1294). *Natural age*. 9:675-684.
- White, M.S., 1980. *Wood Identification Handbook: Commercial Woods of the United States*. Charles Scribner's Sons, New York, USA, p. 80.
- Whitmore, T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology*, 70: 536-538.
- White, P. S. et Pickett, S. T. A. 1985. Natural disturbance and patch dynamics. an introduction. Pa. 3-13. In S.T.A. Pickett and P. S White (ed's.), *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press. New York.
- Worall, JJ, Lee TD, et Harrington TC. 2005. Forest dynamics and agents that initiate and expand canopy gaps in Picea-Abies forests of Crawford. *Journal of Ecology* 93, 178-190.
- Yamamoto, S.-I. 1993. Gap characteristics and gap regeneration in a subalpine coniferous forest on Mt Ontake, central Honshu, Japan. *Ecol. Res. (Tokyo)*, 8: 277–285.
- Yamasaki, S.H., Fyles, J.W., Egger, K.N. et Titus, B.D. 1998. The effect of *Kalmia angustifolia* on the growth, nutrition, and ectomycorrhizal symbiont community of black spruce. *For. Ecol. Manage.* 105: 197–207.
- Yamasaki, S.H., Fyles, J.W. et Titus, B.D. 2002. Interactions among *Kalmia angustifolia*, soil characteristics, and the growth and nutrition of black spruce seedlings in two boreal Newfoundland plantations of contrasting fertility. *Can. J. For. Res.* 32: 2215–2224.

CONCLUSION GÉNÉRALE

La forêt boréale nord-américaine a longtemps été perçue comme une mosaïque forestière composée de peuplements jeunes issus de perturbations catastrophiques (Bergeron 2000). Les recherches sur la dynamique forestière se sont concentrées sur les perturbations comme le feu ou les épidémies sévères d'insectes (Rowe et Scotter 1973, Johnson 1992, Payette 1992). Ces événements ont retenu une plus grande attention de par leur grande fréquence, leur sévérité au niveau du paysage et leur importance économique. Cependant, la découverte de régions plus humides échappant pendant de longues périodes au feu suggère l'existence d'une dynamique contrôlée par des perturbations secondaires. Dans ces régions comme c'est le cas sur la Côte-Nord, le temps entre deux perturbations qui renouvellent le peuplement est plus long que la longévité moyenne des arbres dominants (De Grandpré *et al.* 2000, Bergeron *et al.* 2001). Les peuplements ont le temps de se développer et présentent des caractéristiques de vieilles forêts comme de nombreux débris ligneux au sol et une structure inéquienne en âge et irrégulière en taille (Kneeshaw et Gauthier 2003). Des peuplements multi-cohortes suggèrent une dynamique de trouées causée par la sénescence naturelle des arbres, le vent ou les épidémies d'insectes. Les individus accèdent à la canopée à mesure que d'autres meurent et remplissent les ouvertures à mesure que d'autres se créent (Runkle 1982). Des perturbations à petites échelles, qui affectent les peuplements localement dans l'espace et faiblement dans le temps, amènent un état d'équilibre dynamique (Turner *et al.* 1993, White et Jentsch 2001). La structure et la composition végétale du peuplement peuvent rester relativement stables pendant une longue période de temps (Frelich 2002).

La dynamique de trouées associée à l'état d'équilibre décrit la dynamique des vieilles forêts dans de nombreux écosystèmes (McCarthy 2001). Cette étude élargit ces connaissances aux forêts boréales de l'est du Québec. Elle apporte des réponses sur l'importance de la dynamique de trouées dans l'espace et dans le temps et évalue la stabilité des vieux peuplements résineux de la Côte-Nord. La méthode de dendrochronologie utilisée s'est avérée efficace et rigoureuse dans l'interdatation des arbres morts pour comprendre la dynamique forestière.

La présence d'une forte portion d'ouvertures à petites échelles dans le couvert forestier témoigne de l'importance d'une dynamique de trouées dans nos peuplements. L'effet de l'ouverture de la canopée génère une amélioration des conditions microclimatiques, de la disponibilité de la lumière et des nutriments du sol. Toutes ces améliorations à l'échelle des microsites influencent l'établissement des tiges ou la croissance de la régénération pré-établie (Kuuluvainen 1994). La régénération des vieux peuplements sur la Côte-Nord est assurée à la fois par de nombreuses trouées de petites tailles avec à l'occasion de très grandes trouées. Les grandes trouées peuvent être qualifiées de « *patches* » sans être suffisamment catastrophiques pour renouveler le peuplement en totalité. En général, les études se concentrent sur un seul type de régime de perturbation pour décrire la dynamique forestière sans faire le lien entre différentes échelles spatiales. Dans cette étude, nous montrons que plusieurs processus à différentes échelles spatiales interagissent. La dynamique forestière et les processus de régénération sont expliqués par une dynamique de trouées associée à une dynamique de « *patches* ».

Une description des attributs physiques des trouées comme la taille, la fréquence, la forme ou la distribution dans l'espace ne suffit pas dans l'interprétation de la dynamique des peuplements. La composition des peuplements mais aussi l'agent de perturbation jouent un rôle dans la réponse du peuplement à l'ouverture. En effet, même avec des caractéristiques similaires, les peuplements de composition végétale différente réagissent différemment à l'ouverture. La régénération dans les pessières profite moins des ouvertures dans le couvert que les peuplements à sapin en raison d'une productivité de site plus faible et de l'installation rapide et compétitrice des éricacées en sous-couvert (Mallik 2003). De plus, l'agent de perturbation et le type de mortalité des arbres dominants sont différents suivant les essences composant le peuplement et influencent la dynamique forestière. Par rapport à de la mortalité sur pied, les chablis causant le déracinement de nombreux arbres remettent mieux en circulation les nutriments du sol et favorisent des lits de germination pour le recrutement des tiges ou des microsites plus riches pour la régénération préétablie (Kuuluvainen 1994). Les pessières sont en général plus sujettes à de la mortalité sur pied qu'au chablis par rapport aux peuplements à sapin (Aakala 2005). Pour cette raison, l'ouverture du couvert forestier dans

les pessières est moins bénéfique à la régénération que dans les peuplements à sapin. Plusieurs processus comme les caractéristiques des trouées, la composition végétale, l'agent perturbateur, les conditions de site interagissent ensemble et contribuent à la dynamique forestière.

Le degré d'ouverture, c'est à dire son ancienneté, dépend du taux de régénération des arbres par rapport à la mortalité, de la taille des ouvertures mais aussi de la fréquence des perturbations et de leur répartition dans le temps. La dynamique de trouées même à petites échelles se concentre dans le temps pendant la période épidémique. Les épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette perturbent de grande superficie à l'échelle régionale (Morin *et al.* 2004). Cette étude montre qu'elles contrôlent aussi la dynamique forestière à petites échelles. Même discrètes dans l'espace, les perturbations ont des conséquences sur l'écosystème à long terme parce qu'elles ne sont pas produites de façon continue dans le temps mais plutôt de façon épisodique. L'état d'équilibre sous cette dynamique de trouées est peu probable par rapport à ce qui est décrit dans d'autres vieilles forêts. Elles continuent d'influencer la composition et la structure au cours du temps. Dans le cas des peuplements à une ou deux espèces dominantes comme les forêts boréales de la Côte-Nord, l'autoreplacement ou le remplacement réciproque des espèces dans les ouvertures permettent le maintien de la composition végétale dans le temps (Pham *et al.* 2004). Dans les peuplements à sapin, la composition peut rester relativement stable, mais dans les pessières en raison de la forte compétition des éricacées en sous-couvert, un changement de la biomasse est probable. La structure du peuplement n'est également pas stable particulièrement dans les pessières. L'envahissement des ouvertures par les éricacées inhibe la régénération. Par conséquent, les trouées se referment moins rapidement qu'elles ne se créent. La forêt aurait tendance à s'ouvrir vers des landes forestières ou arbustives. Pour appuyer notre hypothèse, il serait intéressant d'échantillonner des landes forestières ou arbustives et de savoir si elles proviennent de vieilles pessières.

La stabilité d'une forêt est dépendante de l'échelle temporelle et spatiale des perturbations. Nous montrons une synchronicité temporelle de la formation de trouées dans les vieux peuplements de la Côte-Nord. Cette étude pourrait être complétée par une analyse

spatiale des trouées. Des perturbations épisodiques concentrées dans l'espace forment de larges « *patches* » et sont souvent référées à des perturbations catastrophiques qui affectent le peuplement en totalité (White *et al.* 2001). Les perturbations à grande échelle comme le feu et les épidémies d'insectes sont dispersées contagieusement à travers le paysage ce qui crée et maintient la diversité à l'échelle du paysage (White *et al.* 2001). Décrire, à l'échelle du peuplement, le patron spatial dans la mortalité des arbres de canopée reste un des grands défis dans l'étude de la dynamique des peuplements.

Les différentes caractéristiques des essences forestières associées au régime de perturbation actuel et passé nous ont permis de mieux comprendre la structure des vieilles forêts boréales de l'est du Québec et de prédire leur évolution future. Le concept d'homogénéité et d'équilibre associé à un écosystème change graduellement au profit de l'hétérogénéité et du non-équilibre, mais persiste encore pour expliquer la dynamique des peuplements anciens. Cette étude montre que l'hétérogénéité spatiale et temporelle peut exister au sein de vieilles forêts. Même sous une dynamique de perturbations à petites échelles, elles demeurent instables.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Aakala, T. 2005. Mortality and decay of standing trees in the Northeastern boreal forests of Québec. Thesis submitted for a M. Sc. Degree in silviculture. University of Helsinki.
- Antos J. A. et Parish R. 2002. Dynamics of an old-growth, fire-initiated, subalpine forest in southern interior British Columbia: tree size, age, and spatial structure. *Can. J. For.* 32: 1935-1946.
- Attwill, P.M. 1994. The disturbance of forest ecosystems: the ecological basis for conservation management. *Forest Ecology & Management* 63:247-300.
- Bergeron, Y. 2000. Species and stand dynamics in the mixed woods of Quebec's southern boreal forest. *Ecology* 80 : 1500-1516.
- Bergeron, Y. et Charron, D. 1994. Postfire stand dynamics in a southern boreal forest (Quebec): a dendroecological approach. *Ecoscience* 1 : 173-184.
- Bergeron, Y. et Dubuc, M. 1989. Succession in the southern part of the Canadian boreal forest. *Vegetatio* 79 : 51-63.
- Bergeron, Y., Gauthier, S., Flannigan, M, et Kafka, V. 2004. Fire regimes at the transition between mixedwoods and coniferous boreal forest in northwestern Quebec. *Ecology*, 85: 1916-1932.
- Bergeron, Y., Gauthier, S., Kafka, V., Lefort, P. et Lesieur, D. 2001. Natural fire frequency for the eastern Canadian boreal forest : consequences for a sustainable forestry. *Can. J. For. Res.* 31: 381-384.
- Bergeron, Y., Harvey, B., Leduc, A. et Gauthier, S. 1999. Stratégies d'aménagement forestier qui s'inspirent de la dynamique des perturbations naturelles : considérations à l'échelle du peuplement et de la forêt. *For. Chron.* 75 : 55-61.
- Blais, J.R. 1983. Trends in the frequency, extent, and severity of spruce budworm outbreaks in eastern Canada. *Can. J. For. Res.* 13 : 539-547
- Brokaw, N.V.L. et Scheiner, S.M. 1989. Species composition in gaps and structure of a tropical forest. *Ecology* 70 : 538-541.
- Cogbill, C.V. 1985. Dynamics of the boreal forests of the Laurentian Highlands, Canada. *Can. J. For. Res.* 15 : 252-261.
- Clements FE (1936) Nature and structure of the climax. *Journal of Ecology* 24: 252-284
- De Grandpré, L., Morissette, J. et Gauthier, S. 2000. Long-term post-fire changes in the northeastern boreal forest of Quebec. *J. Veg. Sci.* 11 : 791-800.
- Denslow, J.S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18 : 431-451.
- Dix, R.L. et Swan, J.M.A. 1971. The roles of disturbance and succession in upland forest at Candle Lake, Saskatchewan. *Can. J. Bot.* 49 : 657-676.

- Drobyshev, I.V. 1999. Regeneration of Norway spruce in canopy gaps in *Sphagnum-Myrtillus* old-growth forests. *For. Ecol. Manage.* 115 : 71-83.
- Engelmark, O., Bradshaw, R.H.W. et Bergeron, Y. 1993. Disturbance dynamics in boreal forest : introduction. *J. Veg. Sci.* 4 : 729-832.
- Er, K.B.H. et J.L. Innes. 2003. The presence of old-growth characteristics as a criterion for identifying forests of high conservation value. *International Forestry Review* 5:1-8.
- Frelich, L.E. 2002. Forest dynamics and disturbance regimes, studies from temperate evergreen-deciduous forests. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- Foster, D.R. 1983. The history and patterns of fire in the boreal forest of southeastern Labrador. *Can. J. Bot.* 61 : 2459-2471.
- Foster, D.R. et King, G.A. 1986. Vegetation pattern and diversity in S.E. Labrador, Canada: *Betula papyrifera* (Birch) forest development in relation to fire history and physiography. *J. Ecol.* 74 : 465-483.
- Foster, J.R. et Reiners, W.A. 1986. Size distribution and expansion of canopy gaps in a northern Appalachian spruce-fir forest. *Vegetation*, 68 : 109-114.
- Franklin, J.F., K. Cromack JR. et W. Denison. 1981. Ecological characteristics of old-growth Douglas-fir forests. General Technical Report PNW-118. Portland, OR: USDA Forest Service, Pacific Northwest Research Station.
- Gauthier, S., Leduc, A., Harvey, B., Bergeron, Y. et Drapeau, P. 2001. Les perturbations naturelles et la diversité écosystémique. *Nat. Can.* 125: 10-17.
- Heinselman, M.L. 1973. Fire in the virgin forests of the Boundary Waters Canoe Area, Minnesota. *Quat. Res.* 3 : 329-382.
- Jardon, Y., Morin, H. et Dutilleul P. 2003. Périodicité et synchronisme des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec. *Can. J. For. Res.* 33: 1947-1961.
- Johnson, E.A. 1992. Fire and vegetation dynamics : studies from the North American boreal forest. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kneeshaw, D.D. 2001. Are non-fire gap disturbances important to boreal forest dynamics? In *Recent research developments in ecology*. Vol. 1. Edited by S.G. Pandalarai. Transworld Research Press, Trivandrum, India.
- Kneeshaw, D.D. et Bergeron, Y. 1998. Canopy gap characteristics and tree replacement in the southeastern boreal forest. *Ecology* 79 : 783-794.
- Kneeshaw, D.D. et Gauthier, S. 2003. Old-growth in the boreal: a dynamic perspective. *Environ. Rev.* 11(Suppl. 1): S99-S114.
- Krasny, M. E. et Whitmore, M.C. 1992. Gradual and sudden forest canopy gaps in Allegheny northern hardwood forests. *Canadian Journal of Forest Research.* 22: 139-143.
- Kuuluvainen, T. 1994. Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland: a review. *Ann. Zool. Fenn.* 31: 35-51.

- Lertzman, K.P. et Krebs, C.J. 1991. Gap-phase structure of a subalpine old-growth forest. *Can. J. For. Res.* 21: 1730-1741.
- Liu, Q.-H. et Hytteborn, H., 1991. Gap structure, disturbance and regeneration in a primeval *Picea abies* forest. *J. Veg. Sci.* 2 (3), 391-402.
- Mallik, A. U. 2003. Conifer regeneration problems in boreal and temperate forests with ericaceous understory: role of disturbance, seedbed limitation, and keystone species change. *Critical Rev. Plant Sci.* 22: 341-366.
- McCarthy, J. 2001. Gap dynamics of forest trees: a review with particular attention to boreal forests. *Environ. Rev.* 9 : 1-59.
- Mori, A. et Takeda, H. 2004. Effects of mixedwood canopies on conifer advance regeneration in a subalpine old-growth forest in central Japan. *Ecoscience*. Vol. 11, no. 1, pp. 36-44.
- Morin, H., Levasseur, V., Jardon, Y., Parent, S., Deslaurier, A., Park, Y.-I., Desjardins, O., Fantin, N., Simard, I. et Simard, S. 2004. Influence de la mosaïque forestière présente et passée sur la sévérité des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans la zone boréale. Rapport. Réseau de Gestion Durable des Forêts.
- Oliver, C.D. et Larson, B.C. 1996. *Forest stand dynamics*. Wiley, New York, N.Y. 467 p.
- Payette, S. 1992. Fire as a controlling process in the North American boreal forest. *Dans : A system analysis of the global boreal forest*. Éditeurs: Shugart, H. H., Leemans, Rik, et Bonan, Gordon B. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 144-169.
- Pham, A.T., De Grandpré, L., Gauthier, S. et Bergeron, Y. 2004. Gap dynamics and replacement patterns in gaps of the northeastern boreal forest of Quebec. *Can. J. For. Res.* 34: 1-12.
- Pickett, S.T.A. et White, P.S. 1985. *The ecology of disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York.
- Rowe, J.S. et Scotter, G.W. 1973. Fire in the boreal forest. *Quat. Res.* 3 : 444-464.
- Runkle, J.R. 1982. Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North America. *Ecology* 63 : 1533-1546.
- Runkle, J.R. 1985. Disturbance regimes in temperate forests. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics* (eds S.T.A. Pickett and P.S. White), pp. 17-34. Academic Press, London.
- Runkle, J.R. 1990. Eight years change in an old *Tsuga Canadensis* woods affected by beech bark disease. *Bull. Torrey Bot. Club*, 117: 409-419.
- Runkle, J.R. et Yetter, T.C. 1987. Treefalls revisited : gap dynamics in the southern Appalachians (USA). *Ecology* 68 : 417-424.
- Spies, T.A. et J.F. Franklin. 1989. Gap characteristics and vegetation response in coniferous forests of the Pacific Northwest. *Ecology* 70(3) 543-545.
- Spies, T.A., Franklin, J.F. et Klopsch, M., 1990. Canopy gaps in Douglas-fir forests of the cascade mountains. *Can. J. For. Res.* 20, 649-658.

- Turner. M. G., W. H. Romme, R. H, Gardner. R. V. O'Neill et T. K. Kratz. 1993. A revised concept of landscape equilibrium : disturbance and stability on scaled landscapes. *Landscape Ecology* 8: 213-227.
- Van Wagner, C.E. 1983. Fire behaviour in northern conifer forests and shrublands. *Dans* : The role of fire in northern circumpolar ecosystems. *Éditeurs*: Wein R.W. et MacLean, David A. John Wiley & Sons Ltd., New York. pp. 65-80.
- Viereck, L.A. 1983. The effects of fire in black spruce ecosystems of Alaska and northern Canada. *Dans* : The role of fire in northern circumpolar ecosystems. *Éditeurs*: Wein R.W. et MacLean, David A. John Wiley & Sons Ltd., New York. pp. 201-234.
- White, P. S., J. Harrod. W. Romme. et J. Betancourt. 1999. The role of disturbance and temporal dynamics. In: *Ecological Stewardship: a common reference for ecosystem management*. Johnson, N.C., A. J. Malk, W. T. Sexton, and R.Szaro (eds.) Oxford, England: Elsevier Science Ltd. Volume 2:281-312.
- White, P.S, et Jentsch, A. 2001.The search for Generality in Studies of Disturbance and Ecosystem Dynamics. In: Kesser E, Lüttge U, Kadereit JW, Beyschlag W (eds.): *Progress in Botany* 62: 399-449. Springer, Berlin Heidelberg.
- White, P.S., MacKenzie, M.D. et Busing, R.T. 1985. Natural disturbance and gap phase dynamics in southern Appalachian spruce-fir forests. *Can. J. For. Res.* 15: 233-240.
- Whitmore, T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70 : 536-538.
- Worall, JJ, Lee TD et Harrington TC. 2005. Forest dynamics and agents that initiate and expand canopy gaps in Picea-Abies forests of Crawford. *Journal of Ecology* 93, 178-190.