

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

DIX-HUIT ANS DE CHANGEMENTS *IN SITU*  
DU COUVERT FORESTIER DANS UNE CHRONOSÉQUENCE  
DE 249 ANS DE LA FORÊT BORÉALE MIXTE EN ABITIBI

MÉMOIRE  
PRÉSENTÉ  
COMME EXIGENCE PARTIELLE  
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR  
ALBANIE LEDUC

AVRIL 2013

## REMERCIEMENTS

Pour ses idées, sa confiance presque aveugle, son efficacité : *Yves Bergeron*

Pour sa très grande disponibilité, son support constant, son intelligence : *Alain Leduc*

Pour son dévouement, son indispensable présence quotidienne : *Danielle Charron*

Pour leur savoir-faire et leur enthousiasme à le partager : *Daniel Lesieur, Jenna Jacobs, Mélanie Desrochers*

Pour l'initiation au terrain, pour son humour : *Igor Drobyshev*

Pour ce stage si formateur, pour tout ce qu'il m'a appris : *Dave Coates*

Pour ses commentaires toujours constructifs et sa présence chez Tembec : *Sonia Légaré*

Pour leur aide lors du terrain : *Mélissa Loiseau, Jérémie Auger, Sylvain Larouche, Valérie Plante, Chelsea Archambault, Raynald Julien, Réjean Béchard et Chantal Morin*

Pour avoir rendu cette maîtrise agréable : *Annie Claude Bélisle, Aurélie Terrier, Emmanuelle Fréchette, Sandrine Gautier-Éthier, Nicolas Fauvart, Simon Paradis, Élisabeth Turcotte, Johann Housset, Cécile Leroy, Brian Harvey, Suzanne Brais, Erin Hall et tous les amis du CEF*

Pour avoir rendu le reste agréable : *Raphaëlle, Clara, Éléonore, Jessie, Sandra, Joane et Gilles, Jean-Sébastien, Christian, Olivier, Alex, Félix, Léa, Marie, Gen, Val et Payette*

Pour m'avoir donné la vie, des études et tout le reste : *Louise et Daniel*

Pour sa contribution significative à mon bonheur et à mon épanouissement : *Vincent*

À tous... MERCI!

Cette recherche a été rendue possible grâce à la contribution financière du Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG), du Fonds de recherche du Québec–Nature et technologies (FQRNT), des entreprises Tembec inc., de la Forêt d'enseignement et de recherche du lac Duparquet (FERLD), de la Chaire CRSNG-UQAT-UQAM en aménagement forestier durable et du Centre d'étude de la forêt (CEF).

## TABLE DES MATIÈRES

|   |      |
|---|------|
| LISTE DES FIGURES .....   | iv   |
| LISTE DES TABLEAUX .....  | vi   |
| LISTE DES ABRÉVIATIONS SIGLES ET ACRONYMES.....   | vii  |
| RÉSUMÉ .....  | viii |
| INTRODUCTION.....   | 1    |
| ÉTAT DES CONNAISSANCES .....  | 5    |
| 1.1 Forêt boréale mixte.....  | 5    |
| 1.2 Dynamique des peuplements.....  | 6    |
| 1.3 Déroulement de la succession.....   | 9    |
| 1.4 Perturbations .....   | 10   |
| 1.4.1 Feux .....  | 11   |
| 1.4.2 Épidémies d’insectes .....  | 11   |
| 1.4.3 Tordeuse des bourgeons de l’épinette .....  | 12   |
| 1.4.4 Livrée des forêts.....  | 13   |
| 1.4.5 Autres perturbations.....   | 14   |
| 1.5 Approches pour étudier la succession .....  | 15   |
| 1.6 Importance pour l’aménagement écosystémique.....  | 17   |
| MÉTHODOLOGIE .....  | 18   |
| 2.1 Lieu de l’étude .....   | 18   |
| 2.2 Échantillonnage.....  | 21   |
| 2.3 Analyse des données.....  | 23   |
| 2.3.1 Analyse des changements de composition au sein de chacune des mosaïques issues de<br>feu..... | 23   |
| 2.3.2 Analyse des vecteurs de succession.....   | 24   |
| 2.3.3 Matrices de transition .....  | 24   |
| RÉSULTATS.....  | 27   |
| 3.1 Dynamique forestière et chronoséquence à l’échelle du paysage .....                             | 27   |
| 3.2 Analyse en composante principale de la composition des peuplements .....                        | 31   |
| 3.3 Dynamique à l’échelle des peuplements – analyse des matrices de transition .....                | 35   |
| DISCUSSION.....   | 40   |
| 4.1 Dynamique de la canopée – Forêts intermédiaires et vieilles.....                                | 40   |
| 4.2 Influence du temps depuis feu – Jeunes forêts.....  | 44   |

|   |    |
|---|----|
| 4.3 Voies successioneles .....          | 45 |
| 4.4 Critique de la chronoséquence ..... | 49 |
| CONCLUSION .....                        | 51 |
| LISTE DES RÉFÉRENCES.....               | 53 |

## LISTE DES FIGURES

| Figure   | Page |
|--|------|
| Figure 1   | 20   |
| Aperçu du lac Duparquet et de la localisation des transects d'échantillonnage de la mosaïque forestière.....   |      |
| Figure 2   | 22   |
| Disposition systématique des quadrats d'échantillonnage des semis, des gaules et des arbres, le long des transects .....   |      |
| Figure 3   | 29   |
| Comparaison, pour chaque espèce, de la chronoséquence étudiée en 1991, avec les changements réellement opérés entre 1991 et 2009. Triangles noirs : surface terrière en 1991. Carrés noirs : surface terrière en 2009. Courbes lisses : surface terrière des espèces principales selon le temps depuis feu dans l'échantillonnage de 1991 en m <sup>2</sup> /Ha (i.e. chronoséquence par espèce). Courbes pointillées : changement de surface terrière entre 1991 et 2009 pour chaque aire de feu (identifié sur le graphique). La courbe supérieure dans les figures b et d représente la surface terrière additionnée de la surface terrière de sapins et d'épinettes morts debout en 1991, ce qui donne un aperçu de la surface terrière avant l'épidémie de TBE..... |      |
| Figure 4   | 30   |
| Histogrammes de la distribution des classes de diamètres (classes de 5 cm) par espèce, pour tous les arbres de plus de 5 cm de DHP, selon le temps depuis le dernier feu (TDF). Deux échantillonnages (1991 à droite et 2009 à gauche) sont présentés pour chaque aire de feu. Le nombre de tiges vivantes est illustré en noir, alors que les tiges mortes, mais encore debout au moment de l'échantillonnage, sont en gris.....  |      |
| Figure 5   | 30   |
| Composantes 2 et 3 de l'analyse en composante principale sur les surfaces terrières relatives des espèces d'arbres à trois périodes différentes (pré-TBE, 1991, 2009) dans les forêts issues des feux de 1760 et 1797. Les vecteurs d'espèces associées aux composantes 2 et 3 sont dans le coin en bas à  |      |

|          |  |    |
|----------|--|----|
|          | gauche. Les ellipses représentent 80% des placettes pour chaque période d'échantillonnage et les vecteurs de succession sont tracés à partir des centroïdes de ces ellipses. ....  | 33 |
| Figure 6 | Composantes 1 et 2 de l'analyse en composante principale sur les surfaces terrières relatives des espèces d'arbres à trois périodes différentes (pré-TBE, 1991, 2009) dans les forêts issues des feux de 1823, 1847, 1870, 1916 et 1944. Les vecteurs d'espèces associées aux composantes 1 et 2 sont dans le coin en bas à gauche. Les ellipses représentent 80% des placettes pour chaque période d'échantillonnage et les vecteurs de succession sont tracés à partir des centroïdes de ces ellipses..... | 34 |

## LISTE DES TABLEAUX

| Tableau   |   | Page |
|-----------|---|------|
| Tableau 1 | Caractéristiques des principales espèces de forêts boréales mixtes (Harvey <i>et al</i> , 2002; Bergeron, 2000; Farrar, 1996; Gauthier, 1991) .....   | 10   |
| Tableau 2 | Critères de classification des placettes selon la surface terrière relative occupée par les espèces de la canopée et suite successionnelle attendue des types de peuplements (de 1 à 8). PET = peuplier faux-tremble, BOP=bouleau à papier, SAB=sapin baumier, EPB=Épinette blanche, EPN=Épinette noire, TOC =thuya occidental.....   | 26   |
| Tableau 3 | Pourcentage de la surface terrière (ST) totale prélevée par la tordeuse des bourgeons de l'épinette en fonction du temps depuis le dernier feu .....  | 37   |
| Tableau 4 | Pourcentage des types de placettes par année de feu pour chaque échantillonnage (les totaux sont en nombres absolus de placettes). Fi : Feuillus intolérants, Mx : Mixte, Rh : Résineux hôte, R : Résineux de fin de succession.....  | 38   |
| Tableau 5 | Pourcentage de placettes pour chaque type de changements observés dans les matrices de transition entre la composition estimée avant la TBE (1), l'échantillonnage de 1991 (2) et l'échantillonnage de 2009 (3), selon l'année du dernier feu. Boucle signifie que l'état 1 est le même que le 3; Stable signifie qu'il n'y a pas eu de changement entre 1, 2 et 3; Succession signifie que 3 est plus avancé que 1 dans la succession attendue; Régression signifie que 3 est moins avancé que 1 dans la succession attendue ..... | 39   |

## LISTE DES ABRÉVIATIONS SIGLES ET ACRONYMES

|       |   |
|-------|---|
| CRAN  | The Comprehensive R Archive Network                   |
| DHP   | Diamètre à hauteur de poitrine                        |
| FERLD | Forêt d'enseignement et de recherche du lac Duparquet |
| ST    | Surface terrière                                      |
| TBE   | Tordeuse des bourgeons de l'épinette                  |
| TDF   | Temps depuis le dernier feu (années)                  |

## RÉSUMÉ

La forêt boréale mixte est un écosystème complexe en forme de mosaïque qui regroupe des peuplements de tailles et de compositions variables. Le feu, lui-même irrégulier dans sa forme, sa taille et sa sévérité, joue un rôle clé dans cette structure puisqu'il agit comme grand initiateur de succession forestière. D'autres perturbations comme les épidémies d'insectes influencent aussi grandement la dynamique de ce biome. La connaissance de la succession dans le couvert forestier boréal n'est pas simple à appréhender puisque celle-ci se déroule sur plusieurs centaines d'années et est soumise aux conditions aléatoires du milieu dans lequel elle évolue. Plusieurs méthodes sont utilisées pour étudier cette dynamique, la majorité sont indirectes, c'est-à-dire qu'elles utilisent les indices présents dans la forêt à un seul moment dans le temps pour extrapoler son passé ou son futur (e.g. chronoséquence, dendrochronologie), alors que d'autres sont directes, elles étudient en temps réel les changements qui s'opèrent dans la forêt. Nous avons étudié la dynamique du couvert forestier de la forêt boréale mixte de l'ouest du Québec à partir de la combinaison de deux méthodes, l'une directe et l'autre indirecte. Nous avons effectué deux échantillonnages de 439 placettes dans la mosaïque forestière, un en 1991 et l'autre en 2009, pour observer *in situ* les changements sur près de 20 ans dans des forêts issues de sept feux formant une chronoséquence de 249 ans. Nous avons donc pu étudier la dynamique tant à l'échelle du paysage (aire de feu) que du peuplement (placette) et vérifier l'hypothèse selon laquelle le temps depuis le dernier feu est le principal facteur explicatif de la structure et de la composition des peuplements. Nous pouvions aussi voir si l'effet qu'avait eu une sévère épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE) ayant affecté le sapin baumier et l'épinette blanche juste avant le premier échantillonnage avait pu interférer dans la succession. La combinaison des deux méthodes d'études de la dynamique nous permet, du même coup, d'évaluer la fiabilité de l'utilisation de la chronoséquence dans l'étude de la succession forestière. Nos résultats indiquent que le temps depuis le dernier feu est le principal facteur explicatif du déroulement de la succession forestière dans les 150 premières années après le feu, et que la présence d'une épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette peut modifier considérablement le déroulement successional dans les plus vieilles forêts. Nous constatons aussi que la chronoséquence est un outil fiable dans la compréhension de la dynamique du couvert forestier à l'échelle du paysage dans les jeunes forêts, et dans les forêts plus âgées si elle est combinée avec une bonne connaissance de l'histoire des épidémies d'insectes. À l'échelle du peuplement, les méthodes directes seraient plus recommandables puisque les voies successionales sont multiples.

Mots clés : dynamique forestière, forêt boréale mixte, chronoséquence, tordeuse des bourgeons de l'épinette, temps depuis le dernier feu

## INTRODUCTION

La forêt boréale est une mosaïque de peuplements de différents âges et de compositions variables (Rowe et Scotter 1973). Cette hétérogénéité reflète la complexité de la dynamique forestière et la diversité des conditions abiotiques auxquelles sont soumis les peuplements de ce biome. Certains auteurs pointent le feu comme grand responsable de cette configuration du paysage à cause du vaste éventail de tailles, de formes et de sévérités qui le caractérise (Heinselman, 1981; Johnson 1992; Rowe et Scotter, 1973; Zackrisson, 1977). Toutefois, d'autres affirment que dans certaines parties de la forêt boréale où les feux sont moins récurrents, notamment dans l'est canadien, d'autres types de perturbations, comme les épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette, jouent également un rôle considérable dans la dynamique forestière et, par le fait même, dans la structure spatiale en mosaïque (Bergeron *et al.*, 1995; Bergeron et Leduc, 1998; Bergeron, 2000; Kneeshaw et Bergeron, 1998; McCarthy, 2001; Morin, Laprise et Bergeron, 1993; Pham *et al.*, 2004; de Römer, Kneeshaw et Bergeron, 2007).

Pour désigner les transformations qui se produisent à travers le temps dans la canopée, beaucoup de chercheurs parlent de succession secondaire, faisant référence au patron de changements de la composition des communautés qui suit une perturbation majeure (Horn, 1974). Plus précisément, la succession forestière est la suite d'espèces qui occupent tour à tour la canopée en fonction de leurs caractéristiques respectives (tolérance à l'ombre, taux de croissance, longévité, stratégie de reproduction), influencées par les conditions abiotiques du site où elles sont établies (la composition du sol, son régime de drainage, la température, la lumière, les précipitations, etc.) (Angelstam et Kuuluvainen, 2004; Bergeron et Dansereau, 1993; Bergeron et Dubuc, 1989; Bergeron, 2000; Taylor et Chen, 2011). Si aucune perturbation majeure ne survient avant qu'elle ne termine son cheminement successional, cette suite d'espèces peut aboutir à un état relativement stable, où la forêt est plutôt façonnée

par des perturbations de faible amplitude (Chen et Popadiouk, 2002; Oliver et Larson, 1996; Spies, 1997). En forêt boréale, le feu est reconnu comme étant la principale perturbation naturelle initiatrice de succession.

Walker (2010) définit deux types de méthodes pouvant être mises en œuvre dans l'étude de cette évolution temporelle : les méthodes d'observation directes, qui sont des mesures répétées sur une même forêt, ou les méthodes indirectes, qui extrapolent le futur d'une forêt à partir d'indices appréhendés dans le présent. Peu de chercheurs ont accès à des observations directes sur plus d'une décennie (Walker, 2010). Les méthodes indirectes sont en revanche très utilisées. La plus populaire est certainement la chronoséquence (Bergeron, 2000; Frelich et Reich, 1995; Pickett, 1989; Saldarriaga *et al.*, 1988), soit une suite de peuplements d'âges différents soumis aux mêmes conditions abiotiques, que l'on place en ordre chronologique sur un axe du temps selon l'âge des peuplements (Walker, 2010). Il est aussi possible de connaître l'histoire d'un peuplement par une étude dendrochronologique (Bergeron et Charron, 1994; Bergeron, 2000; Henry et Swan, 1974; Johnson et Fryer, 1989), par une analyse basée sur la distribution des classes de diamètres des espèces (Bergeron et Dubuc, 1989; Brisson, Bergeron et Bouchard, 1988; Goff and Zedler 1972), ou même par une analyse des charbons dans le sol qui font remonter l'histoire à plusieurs milliers d'années (Asselin et Payette, 2006; Payette, 2007). Ces différentes méthodes ont déjà fourni des résultats probants et ont significativement augmenté notre compréhension des changements de végétations dans le temps (Walker, 2010). Elles sont par ailleurs critiquées sous prétexte qu'il n'est pas possible d'étudier la succession en forêt boréale autrement qu'en suivant les peuplements dans le temps, certains biais pouvant apparaître autrement. Notamment, la composition forestière pourrait être principalement due à la composition avant le feu et au comportement de celui-ci qui, selon sa sévérité, sa taille et son intervalle de retour, sert de filtre entre les générations (Johnson, 1992; Johnstone et Chapin, 2006). Aussi, il pourrait être difficile de ne pas confondre l'hétérogénéité spatiale avec les changements qui sont réellement attribuables au temps (Heinselman, 1981), c'est-à-dire que la structure et la composition d'un site peuvent être influencés par des facteurs qui sont plus liés aux caractéristiques du site qu'à l'âge du peuplement. La chronoséquence pourrait mener à une mauvaise interprétation de la dynamique temporelle, les mécanismes étant inférés et non

observés (Walker, 2010). D'autres parts, l'étude de la succession à un moment fixe, ne nous renseigne que sur une seule voie successione, alors que rien n'indique *a priori* que la succession se produit de la même façon dans tous les cas. Certains facteurs, comme les perturbations secondaires ou l'effet des voisins (lié à l'abondance des graines, la disponibilité des nutriments dans la litière et l'ombre) influencent le déroulement de la succession et pourraient éventuellement créer une diversification des voies successione (Frelich et Reich, 1995; Taylor et Chen, 2011). L'échelle d'étude (échelles de l'individu, du peuplement ou du paysage) joue aussi un rôle dans les résultats obtenus et peu de recherches en ont combiné plus d'une (Frelich et Reich, 1995).

La Forêt d'enseignement et de recherche du lac Duparquet (FERLD), située dans le domaine de la sapinière à bouleau blanc de l'ouest en Abitibi-Témiscamingue, a été l'objet de plusieurs études sur la dynamique forestière. Une chronoséquence y a été élaborée à partir de sept forêts naturelles issues de feux survenus successivement pendant 249 ans (Bergeron et Dansereau, 1993; Bergeron, 2000). Une étude approfondie de la composition forestière et une étude dendrochronologique ont également été produites dans ces mêmes peuplements (Bergeron et Charron, 1994; Bergeron, 2000).

Selon les études précédentes, bien que les voies successione puissent être nombreuses sur les mêmes conditions abiotiques, une tendance générale peut néanmoins être dégagée. La dynamique des peuplements dans cette forêt se déroulerait grossièrement en trois étapes, chacune représentant un type de composition : une première cohorte après feu dominée par les espèces pionnières feuillues; une transition de la première cohorte vers la deuxième caractérisée par la forêt mixte; puis en fin de cycle, une dominance résineuse régularisée par les épidémies d'insectes (Bergeron, 2000; Chen et Popadiouk, 2002; Kneeshaw et Bergeron, 1998; MacDonald, 1995).

Bien que les peuplements de la FERLD aient été étudiés maintes fois, aucun suivi direct de l'évolution de la composition et de la structure du couvert forestier n'a encore été effectué. Nous avons aujourd'hui, grâce à deux relevés de la mosaïque forestière à près de vingt ans d'intervalle, la possibilité de vérifier les hypothèses dégagées des études précédentes en

observant *in situ* les processus qui génèrent la succession. Cette recherche est d'autant plus pertinente que les méthodes employées précédemment ne font pas l'unanimité.

Cette étude vise donc l'analyse de la dynamique forestière entre 1991 et 2009. Autant nous documenterons les changements de composition observés durant cette période dans chacun des feux de la chronoséquence (échelle du paysage), autant nous serons à même de voir ce qui s'est passé dans chaque placette (échelle du peuplement). Nous porterons une attention particulière à l'effet que pourraient avoir eu les épidémies d'insectes qui ont directement affecté la forêt, soit une importante épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* Clemens) qui a sévi de 1972 à 1987 en tuant 56,3% des sapins de la FERLD (Bergeron *et al.*, 1995 ; Morin, Laprise et Bergeron, 1993) juste avant le premier échantillonnage, et une épidémie de livrée des forêts (*Malacosoma disstria* Hübner), sévère dans les peuplements étudiés en 2000 et 2001.

Cette recherche nous permettra de voir dans quelle mesure les changements qui se sont produits entre 1991 et 2009 s'inscrivent dans la dynamique de succession prédite par la chronoséquence élaborée dans le même secteur (Bergeron, 2000). Ainsi, nous pourrions confirmer ces prévisions ou voir quels autres facteurs que le temps depuis le dernier feu expliquent les changements de composition. Nous vérifierons l'hypothèse selon laquelle le temps depuis le dernier feu est le principal facteur explicatif de la structure et de la composition de la forêt boréale de l'ouest du Québec. Selon cette hypothèse, nous devrions être à même de constater que les changements observés entre 1991 et 2009 dans les sept feux jalonnant la chronoséquence forment des relais temporels, c'est-à-dire que la composition en 2009 de la mosaïque forestière issue d'un feu se rapproche de la composition forestière de la mosaïque d'un autre feu qui avait approximativement le même âge en 1991.

## ÉTAT DES CONNAISSANCES

### 1.1 Forêt boréale mixte

La forêt boréale mixte est l'écosystème le plus productif et diversifié de la forêt boréale d'Amérique du Nord (Chen et Popadiouk, 2002; MacDonald, 1995). Cette diversité s'explique notamment par les nombreux types de milieux résultant des combinaisons de variables comme le climat, la topographie, la pente, l'exposition, la roche-mère, la texture du sol, le type et la profondeur de la matière organique, et les propriétés physiques, chimiques et microbiennes qui y sont associées (Chen et Popadiouk, 2002). Elle résulte aussi des multiples perturbations qui sévissent à différentes échelles (arbres, peuplements, paysage, biome) et à différents degrés (Mc Carthy, 2001).

MacDonald (1995) a défini la forêt boréale mixte comme étant une zone où les conditions climatiques, topographiques et édaphiques favorisent l'établissement d'un peuplement avec une canopée fermée dominée successivement par le peuplier faux-tremble ou le bouleau, l'épinette blanche ou noire et le sapin. Il précise que l'abondance, la diversité et la position relative des espèces d'arbres qui croissent en association avec les espèces ci-haut mentionnées dépendent des types de perturbations et de la composition du peuplement avant la perturbation. Cette définition s'applique pour les conditions abiotiques moyennes retrouvées dans la forêt boréale mixte d'Amérique du nord, soit un bon drainage et un sol fertile, et exclut les milieux humides, les plaines de sables et les sols minces sur affleurement rocheux. Comme le territoire de la forêt boréale mixte présente une plus vaste gamme de conditions que celles préalablement nommées, les voies successionnelles sont soumises à une multitude de facteurs et sont donc diverses (Bergeron et Dubuc, 1989; Taylor et Chen, 2011).

## 1.2 Dynamique des peuplements

Oliver et Larson (1996) définissent la dynamique des peuplements comme étant les changements avec le temps, de la structure du peuplement durant et après une perturbation. Ils précisent que la structure correspond à la distribution temporelle et physique des arbres de ce peuplement. Chen et Popadiouk (2002) ajoutent que dans le cas de forêts mixtes, cette définition devrait aussi englober les changements dans la composition en espèces puisque les transformations structurelles de ces peuplements avec le temps impliquent des changements compositionnelles. La grande plage de variabilité dans la structure des peuplements est due, selon Shorohova *et al.* (2009), aux espèces dominantes en place et aux conditions du site, associées au régime de perturbations. Cette variabilité s'étend aussi sur une échelle temporelle et la composition d'un peuplement n'est pas immuable dans le temps. En fait, elle change selon le stade successional, initié par les perturbations et la disponibilité des graines et des propagules (Asselin, Fortin et Bergeron, 2001; MacDonald, 1995). Comme nous l'avons mentionné dans l'introduction, plusieurs auteurs croient que la dynamique de la forêt boréale mixte est conduite selon une succession secondaire lorsqu'un feu rase une forêt.

Même dans des conditions similaires, les voies successionales possibles suivant un feu sont multiples en forêt boréale mixte (Bergeron et Dubuc, 1989; Chen et Popadiouk, 2002; Taylor et Chen, 2011), mais finissent par converger vers un même point (Bergeron, 2000, Bergeron et Dubuc, 1989). Cela dépend des conditions initiales (type de perturbation qui a initié la succession, composition précédente, disponibilité des graines, etc.), des peuplements voisins, des caractéristiques du site et des aléas auxquels le peuplement est soumis : chablis, maladies ou épidémies d'insectes, facteurs climatiques (Asselin, Fortin et Bergeron, 2001; Chen et Popadiouk, 2002; Frelich et Reich, 1995; Oliver et Larson, 1996). Ces perturbations influenceront les trois processus menant aux changements compositionnels, soient le recrutement, la croissance et la mortalité.

Les patrons de succession semblent être sensiblement les mêmes d'une forêt à l'autre à travers le monde (Angelstam et Kuuluvainen, 2004; Oliver et Larson, 1996). À partir des travaux d'Oliver et Larson (1996), qui ont décrit un patron général de développement des peuplements en quatre stades, et ceux de Bergeron (2000), qui a analysé la dynamique des peuplements de la forêt boréale mixte, Chen et Popadiouk (2002) différencient quatre stades

de développement pour la forêt boréale mixte : l'initiation du peuplement, l'exclusion des tiges, la transition de la canopée, puis la dynamique des trouées. La vitesse de déroulement de cette dynamique successioneuse est variable. Selon Duchesne et Ouimet (2009), elle serait plus rapide sous des conditions climatiques plus chaudes et plus lente lorsque la moyenne de température est basse.

L'initiation du peuplement survient là où une perturbation, le plus souvent un grand feu, vient détruire un peuplement en place, et rendre ainsi disponibles les ressources nécessaires à la croissance des arbres que sont la lumière, l'espace et les nutriments (Chen et Popadiouk, 2002). C'est pourquoi nous pouvons déduire l'âge d'un peuplement à partir de la date du dernier feu et que donc, nous pouvons, si nous connaissons la succession associée à ce territoire, prédire la composition en fonction du temps écoulé depuis ce feu (Bergeron et Dubuc, 1989; Bergeron et Dansereau, 1993). Les facteurs qui initient le peuplement se distinguent en trois catégories : le type et l'intensité de la perturbation qui précède l'initiation, le peuplement antérieur et les conditions du site, puis les composantes biotiques et leurs interactions (Chen et Popadiouk, 2002; Frelich et Reich, 1995). En fonction de ces facteurs, ce sont les espèces pionnières qui seront les premières à dominer la canopée. Selon Bélanger, Allard et Meek (1993), la régénération après feu serait largement influencée par le contexte local et serait, par le fait même, différente selon les contextes.

Lorsque tout l'espace de croissance et de germination est occupé, il se produit alors une diminution abrupte du recrutement et de la croissance dans la sous-canopée et une compétition intra et inter-spécifique survient entre les individus qui prennent de l'expansion. Les ressources étant limitées, certaines tiges ne survivent pas : c'est l'exclusion des tiges (Chen et Popadiouk, 2002; Oliver et Larson, 1996) ou phase d'auto-éclaircie (Spies, 1997). Si les espèces tolérantes à l'ombre ont réussi à coloniser le sous-couvert, si notamment certains semenciers ont survécu à la perturbation initiatrice ou qu'il y en a à proximité du peuplement, elles pourront se rapprocher de la canopée, à mesure que les arbres dominants cèdent leur place (Chen et Popadiouk, 2002; Spies, 1997). La plupart du temps, le nombre d'arbres dans la canopée diminue durant cette phase puisque la compétition, les maladies et d'autres perturbations provoquent de la mortalité (Spies, 1997). Néanmoins, la densité des espèces tolérantes augmente (Twolan-Strutt et Welsh, 1996).

Au moment où les arbres dominants qui sont intolérants à l'ombre commencent à mourir en raison de leur longévité ou des perturbations secondaires qui les ont affectés, les espèces tolérantes à l'ombre qui occupaient la sous-canopée peuvent se déployer et entrer dans la canopée, c'est ce que Chen et Popadiouk (2002) appellent la transition de la canopée. Apparemment, sur les sites plus riches, cette étape arrive plus rapidement puisque les espèces pionnières meurent plus tôt (Duchesne et Ouimet, 2009; Oliver et Larson, 1996). Cette phase peut durer extrêmement longtemps (Spies, 1997) et elle se termine au moment où les espèces pionnières du peuplement meurent (Chen et Popadiouk, 2002).

Cette phase est parfois associée à une perte de volume ligneux à l'échelle du peuplement puisque ce sont de gros arbres qui meurent et libèrent l'espace pour des tiges qui n'ont pas encore atteint leur taille maximale (Pothier et Savard, 1998). Toutefois, cette perte n'est que temporaire et ne dure que le temps nécessaire aux espèces tolérantes pour s'installer suite à quoi le volume reste relativement constant au sein du peuplement (Oliver et Larson, 1996). Ce phénomène se produit à des rythmes différents selon les peuplements et il n'y a donc pas de diminution généralisée à l'échelle du paysage. Au contraire, le volume moyen est théoriquement maintenu de façon constante (Garet, 2008). Les seuls cas où le paysage est affecté de façon globale adviennent lors de perturbations majeures comme une épidémie ou un feu qui touche un grand territoire. Il a d'ailleurs été démontré par Paré et Bergeron (1995) que dans la FERLD, le déclin de biomasse aérienne globale le long de la chronoséquence était principalement expliqué par l'épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette qui était survenue avant l'échantillonnage de la mosaïque forestière.

Finalement, reste l'étape de la fin de succession, appelée dynamique des trouées, où la forêt peut être considérée comme mature ou surannée. Durant cette phase, l'état du peuplement est relativement stable et contrôlé par de petites perturbations locales dans la canopée, ce qui conduit à la création d'une structure en mosaïque. On observe alors une accumulation de débris ligneux au sol à différents stades de décomposition, des arbres de tailles et d'âges variables, un couvert dominé par des espèces tolérantes à l'ombre et une structure de la canopée variable (Fraver *et al.*, 2008).

### 1.3 Dérroulement de la succession

L'ordre des espèces dans la succession est déterminé principalement par la longévité, le mode de reproduction et la tolérance à l'ombre de celles-ci (Bergeron et Dubuc, 1989; Kneeshaw, Bergeron et Kuuluvainen, 2011). D'après les caractéristiques qu'on retrouve dans le tableau 1, le peuplier faux-tremble, le bouleau et le pin gris sont des espèces présentes en début de succession, les épinettes occupent la canopée en milieu de succession et c'est le sapin et le thuya qui prennent la relève lorsque la forêt est âgée.

Les espèces adaptées au feu ont un avantage de colonisation sur les autres puisqu'elles sont les premières à pouvoir s'installer suite à la perturbation : les peupliers brûlés peuvent faire des drageons racinaires, les bouleaux, des rejets de souche, puis les pins gris et les épinettes noires possèdent des banques de graines en cônes sérotineux et semi-sérotineux (Greene *et al.*, 1999). Ainsi, la composition avant un feu initiateur de succession influence la composition après la perturbation (Greene et Johnson, 2000). Les feuillus intolérants sont à la fois avantagés par leur mode de reproduction et leur croissance rapide, permise par leur efficacité photosynthétique due à la grosseur de leurs feuilles, de même que par leur efficacité à aller chercher l'eau et les nutriments grâce à leurs racelles et leur profondeur d'enracinement (Finér *et al.* 1997; Légaré, Paré et Bergeron, 2005; Perala, 1990). Elles seront donc les premières espèces à dominer la canopée. Toutefois, elles ne sont pas nécessairement seules à s'installer dans les premières années suivant le feu. D'autres espèces comme les épinettes blanches ou les sapins baumiers peuvent arriver au début de la succession sur les sites mésiques, mais leur taux de croissance plus lent les relèguera à la sous-canopée jusqu'à ce que l'espace soit libéré par les arbres dominants (Greene *et al.*, 1999; Messier *et al.*, 1999).

La dominance du peuplier faux-tremble en début de succession est avantageuse pour les espèces qui grandiront par la suite, car la forte production de racines et le taux rapide de décomposition des racines, racelles et de la litière de cette espèce facilite le cycle du carbone et des nutriments (Finér *et al.*, 1997). De même, la présence de débris ligneux grossiers au sol confère un avantage majeur pour le développement de l'épinette blanche et surtout du thuya occidental qui les utilisent comme site de germination (Harmon *et al.*, 1986; Simard, Bergeron et Sirois, 1998). Ce genre de processus influence la place précise qu'occupera chaque espèce dans la succession.

La rapidité de la succession est variable et dépend principalement du taux auquel les feuillus sont envahis par les conifères (Galipeau, Kneeshaw et Bergeron, 1997). Selon Duchesne et Ouimet (2009), la vitesse des changements compositionnels a accéléré au cours des 30 dernières années comparativement à la dynamique du dernier siècle. Cela, à cause des nouvelles conditions environnementales liées au réchauffement climatique qui offre de meilleures conditions de croissance.

**Tableau 1** Caractéristiques des principales espèces de forêts boréales mixtes (Harvey *et al.*, 2002; Bergeron, 2000; Farrar, 1996; Gauthier, 1991)

| Espèces               | Reproduction après-feu    | Temps de régénération après-feu | Mode de reproduction en absence de feu | Type de croissance | Tolérance à l'ombre |
|-----------------------|---------------------------|---------------------------------|--|--------------------|---------------------|
| Peuplier faux-tremble | Drageons racinaires       | Rapide                          | Drageons dans les trouées              | Rapide             | Très intolérant     |
| Bouleau blanc         | Graines, rejets de souche | Rapide                          | Germination en trouées                 | Rapide             | Intolérant          |
| Pin gris              | Graines                   | Rapide                          | Germination sur affleurements rocheux  | Rapide             | Très intolérant     |
| Épinette noire        | Graines                   | Rapide ou graduel               | Marcottage                             | Moyen              | Tolérant            |
| Épinette blanche      | Graines                   | Variable (graduel)              | Germination sous couvert               | Lent               | Intermédiaire       |
| Sapin Baumier         | Graines                   | Variable (graduel)              | Germination sous couvert               | Lent               | Très tolérant       |
| Thuya occidental      | Graines                   | Long                            | Germination (bois mort) ; marcottage   | Lent               | Très tolérant       |

#### 1.4 Perturbations

Les perturbations jouent un rôle majeur dans la dynamique des peuplements et leur intervention peut avoir une portée considérable. Selon l'âge et l'état du peuplement où elles surviennent, la sévérité et la taille qui les caractérisent, la vitesse à laquelle elles se produisent, leur durée et leur périodicité, les perturbations auront divers effets dans les peuplements et ceux-ci réagiront de différentes façons (Chen et Popadiouk, 2002; Vaillancourt *et al.*, 2008).

Le feu représente la première cause naturelle d'initiation de la succession en forêt boréale, mais dans les endroits où le cycle des feux est plus long, d'autres perturbations prennent aussi de l'importance (Bergeron *et al.*, 1998; Kneeshaw, Bergeron et Kuuluvainen, 2011). Dans les vieilles forêts de l'est de la forêt boréale, les trouées dans la canopée peuvent souvent couvrir près de 40% des peuplements (Kneeshaw et Bergeron, 1998) et cela a un effet marqué sur la mosaïque forestière: la canopée devient plus inégalement, les processus d'accumulation de la biomasse et de décomposition changent, puis les conditions de croissance et de régénération diffèrent (Messier *et al.*, 1999; Paré et Bergeron, 1995). De plus, en forêt boréale mixte, comme il y a plus d'espèces que dans la forêt strictement coniférienne, une plus grande diversité de perturbations qui ciblent des espèces en particulier peuvent s'exprimer (Chen et Popadiouk, 2002).

#### 1.4.1 Feux

Le cycle des feux de la région étudiée dans le cadre de ce projet est suffisamment long pour permettre aux quatre étapes de la succession de se dérouler en plusieurs endroits, jusqu'à ce que la forêt atteigne une maturité où les autres types de perturbations règlent à leur tour la dynamique forestière (Bergeron, 2000). En outre, ce cycle a augmenté dans le dernier siècle, notamment à cause des changements climatiques, mais aussi à cause du contrôle des incendies et du développement des routes qui créent des coupe-feux (Gauthier *et al.*, 2008a).

Une diminution de la fréquence des feux peut avoir un effet néfaste sur le pin gris qui a besoin du feu pour se régénérer : si les individus de cette espèce sont remplacés par des espèces plus tolérantes à l'ombre avant le retour du feu, ils ne pourront plus fournir de graines pour l'établissement d'une nouvelle cohorte (Bergeron et Dansereau, 1993; Kneeshaw, Bergeron et Kuuluvainen, 2011).

#### 1.4.2 Épidémies d'insectes

Les épidémies d'insectes sont des perturbations de grande échelle qui tiennent un rôle majeur dans la dynamique des peuplements. Elles contribuent à élaborer la mosaïque de la forêt boréale mixte, dans laquelle les espèces moins vulnérables et non hôtes des défoliateurs se maintiennent (Kneeshaw et Bergeron, 1999). Leur effet est bien différent de celui des feux.

Notamment, les épidémies d'insectes agissent moins rapidement que les feux; elles peuvent s'étendre sur plusieurs années et ne s'attaquent qu'à une sélection spécifique d'espèces, ce qui ne produit pas les mêmes résultats que le passage d'un feu qui fait des ravages d'un seul coup, sans distinction d'espèce (Chen et Popadiouk, 2002; Kneeshaw, Bergeron et Kuuluvainen, 2011). Aussi, elles n'affectent pas la régénération et les couches organiques du sol comme les feux le font en brûlant tout sans sélection.

Les deux espèces d'insectes défoliateurs les plus perturbatrices dans le sud-est de la forêt boréale canadienne sont la tordeuse du bourgeon de l'épinette (TBE) (*Choristoneura fumiferana* Clemens), qui s'en prend principalement au sapin baumier et, dans une moindre mesure, aux épinettes blanche et noire, puis la livrée des forêts (*Malacosoma disstria* Hübner) dont les deux hôtes principaux dans la forêt boréale sont le peuplier faux-tremble et le bouleau blanc (Batzer et Morris, 1978; Chen et Popadiouk, 2002; MRNF, 2003; Moulinier, Lorenzetti et Bergeron, 2011).

#### 1.4.3 Tordeuse des bourgeons de l'épinette

Outre les feux, les épidémies de TBE représentent la principale perturbation naturelle qui sévit dans la forêt boréale mixte de l'est de l'Amérique du Nord et qui touche, sur une période de quelques années, des superficies beaucoup plus grandes que celles atteintes par les feux (Kneeshaw, Bergeron et Kuuluvainen, 2011; Morin, Laprise et Bergeron, 1993). Ces insectes affectent principalement les peuplements matures et surmatures, particulièrement ceux qui sont dominés par le sapin, où ils sont responsables de la formation de la majeure partie des trouées, alors que leur impact est moindre dans les peuplements jeunes dont la composante feuillue est plus importante (Bergeron *et al.*, 1995; Kneeshaw et Bergeron, 1998; MRNF, 2003). Les arbres hôtes montrent une diminution de leur taux de croissance lorsqu'ils subissent une défoliation de 20% et plus (MRNF, 2003). La dernière épidémie de TBE ayant affecté la Forêt d'enseignement et de recherche du lac Duparquet (FERLD), notre site d'étude, aurait réduit la croissance du sapin de 85% et celle de l'épinette blanche de 70% (Bergeron *et al.*, 1995). De surcroît, plusieurs individus ne survivent pas à une défoliation sévère et répétée : les arbres les plus faibles meurent généralement après quatre ou cinq ans de grave défoliation, la majorité des arbres succombent après six à dix ans de défoliation et

les arbres affaiblis continuent significativement de mourir durant les dix années suivant la fin de l'épidémie (Chen et Popadiouk, 2002; Nealis et Ortiz, 1996). Dans la FERLD, suite à la dernière épidémie, Bergeron *et al.* (1995) estiment que la mortalité globale du sapin baumier causée par la TBE se situe autour de 56.3% dans une mosaïque forestière inéquienne.

Or suite à une épidémie, les survivants des essences vulnérables à la TBE affichent un regain de croissance, surtout dans les peuplements immatures (Kneeshaw et Bergeron, 1998; MRNF, 2003). L'épinette blanche toutefois, même si elle est moins affectée que le sapin par les défoliations causées par la TBE, récupère moins facilement (Bergeron et Dubuc, 1989). Selon Bergeron et Dansereau (1993), les impacts des épidémies de TBE peuvent se traduire en une régression des peuplements conifériens vers des peuplements mixtes décidus en favorisant, par la mortalité du sapin, le recrutement des espèces intolérantes à l'ombre. Cela interrompt à répétition la succession naturelle vers les peuplements résineux. Toutefois, Baskerville (1975) croit que selon la composition et la structure du peuplement avant l'épidémie, la réponse du peuplement peut prendre diverses tangentes qui résulteront toujours en un cycle continu de forêt dominée par le sapin. Dans la FERLD, c'est plutôt le thuya qui domine les vieilles forêts et qui pourrait être favorisé par les épidémies de TBE (Bergeron 2000; Kneeshaw et Bergeron 1998).

#### 1.4.4 Livrée des forêts

La livrée des forêts est un lépidoptère connue pour son impact négatif sur le peuplier faux-tremble. Elle cause chez cette espèce, une réduction substantielle et prolongée de sa surface foliaire et du volume de sa cime vivante, de même qu'une diminution de son taux de croissance radiale (Cooke et Roland, 2007). À l'échelle du paysage, ces épidémies ne durent habituellement que quelques années, mais à une échelle plus locale elles peuvent perdurer des décennies (Cooke et Roland, 2007).

La mortalité chez le peuplier faux-tremble causée par la livrée est nettement plus faible que celle que provoque la tordeuse des bourgeons de l'épinette chez le sapin (Kneeshaw, Bergeron et Kuuluvainen, 2011), c'est plutôt le volume des arbres qui est affecté. Après une défoliation répétée et sévère, la mortalité du peuplier dans les peuplements dominés par les vieux individus de cette espèce augmente considérablement et accélère le déclin de ces

peuplements (Chen et Popadiouk, 2002; Ghent, 1958; Man et Rice, 2010). Or la mortalité n'est pas toujours aussi élevée, même après une épidémie sévère, excepté parfois sur les sites pauvres et secs (Chen et Popadiouk, 2002; Hildahl et Reeks, 1960). Souvent, les arbres survivent aux épidémies (MRNF, 2003) et la défoliation non-léthale crée des éclaircies pour les espèces de sous-étage tolérantes à l'ombre comme l'épinette ou le sapin, ce qui leur permet d'atteindre plus rapidement la canopée (Kneeshaw, Bergeron et Kuuluvainen, 2011). Ghent (1958) a rapporté que des attaques répétées de livrées menaient à une plus rapide transition de la canopée vers des stades successionnels plus avancés et donc à une accélération de la succession.

#### 1.4.5 Autres perturbations

Outre les perturbations majeures par le feu ou les épidémies, existent des perturbations à plus petite échelle comme les perturbations par le vent, les champignons, la pourriture, les maladies, les insectes, le broutage. La mort d'un arbre, causant une trouée, est aussi souvent la conséquence de la combinaison de petites perturbations : par exemple, un arbre âgé, affaibli par les insectes et affecté par les champignons, cèdera plus facilement sous l'effet du vent (Kneeshaw, Bergeron et Kuuluvainen, 2011).

L'effet du vent est plus prononcé chez les espèces pourvues d'une grande cime, ce qui augmente la surface de contact avec le vent, et d'un système racinaire peu profond, particulièrement sur sol mince (Kneeshaw, Bergeron et Kuuluvainen, 2011). Les régions les plus affectées par les chablis sont plutôt localisées en régions côtières ou autour des Grands Lacs, leur importance est donc moindre dans le sud-est de la forêt boréale canadienne.

Il a été montré par de Römer, Kneeshaw et Bergeron (2007) que les petites trouées avaient une influence sur la dynamique de régénération des peuplements dans la forêt boréale mixte de l'est du Canada. Or cette influence n'est pas suffisamment considérable pour que des paramètres comme la composition des gaules ou le patron de recrutement soient exclusivement dépendants des caractéristiques du régime des trouées.

De façon générale, il semblerait que les régimes par petites trouées soient importants principalement sur les territoires où d'autres grandes perturbations comme le feu ou les

épidémies d'insectes ne régulent pas la dynamique des peuplements (Kneeshaw, Bergeron et Kuuluvainen, 2011), ce qui n'est pas le cas du territoire étudié dans le cadre de cette étude. Il est probable que ce soit dans les vieux peuplements que les petites perturbations aient une importance plus marquée, même dans les régions où les feux et les épidémies d'insectes ont plus d'importance.

### 1.5 Approches pour étudier la succession

Comme il a été mentionné dans l'introduction, plusieurs méthodes peuvent être employées pour étudier la succession forestière : étude de chronoséquence (e.g. Lecomte *et al.*, 2005; Saldarriaga *et al.*, 1988), reconstruction dendrochronologique (e.g. Bergeron, 2000; Henry et Swan, 1974), projection à partir des classes de diamètres (Bergeron et Dubuc, 1989; Brisson, Bouchard et Bergeron, 1988), suivi dans des placettes permanentes (e.g. Harcombe *et al.*, 2002; Lesieur, Gauthier et Bergeron, 2002). Toutes ces méthodes, à l'exception des suivis, sont statiques, c'est-à-dire qu'elles utilisent des données figées dans le temps (Austin, 1977), qui donnent des indices du passé (dendrochronologie, chronoséquence) et du futur (classes de diamètres).

La dendrochronologie est un important outil qui, à partir des cernes de croissance des arbres, peut reconstruire l'histoire des peuplements et de la dynamique des espèces (Abrams, Orwig et Demeo, 1995; Bergeron et Charron, 1994). Toutefois, il est clair que les études de dynamique des peuplements basées sur des analyses dendrochronologiques, puisqu'elles ne considèrent que les arbres en place au moment de l'étude, ne peuvent pas en dire énormément sur la mortalité et le passé des espèces mortes car certaines tiges sont trop décomposées pour être analysées, il y a donc des données manquantes.

L'usage d'ordinations et de vecteurs de succession basées sur le diamètre des différentes espèces est aussi une méthode utilisée pour connaître quels sont les changements de composition attendus dans un peuplement (Bergeron et Dubuc, 1989; Brisson, Bouchard et Bergeron, 1988). Les classes de diamètres des différentes espèces sont considérées, des plus petites aux plus grandes, comme étant grossièrement représentatives de la suite successione (Austin, 1977). Cette technique toutefois, comporte certains problèmes.

Notamment, le taux de survie des gaules et la taille potentielle des individus ne sont pas les mêmes pour toutes les espèces, il faut donc bien connaître l'écologie des espèces avant d'interpréter les analyses statistiques (Austin, 1977).

Une autre façon d'étudier la dynamique des peuplements est l'utilisation d'une chronoséquence. Cette approche consiste à construire un axe du temps avec des peuplements de différents âges, présumant que les peuplements plus vieux sont le reflet de l'avenir des peuplements plus jeunes et vice-versa. Il implique donc la prémisse que sous des conditions abiotiques similaires, il n'y a qu'une voie successionnelle possible suite à une perturbation majeure. Tout en admettant son utilité, certains auteurs ont critiqué cette démarche en raison du manque de preuves du fait que la succession se déroule toujours de la même façon (Taylor et Chen, 2011). En fait, ces auteurs soulignent la possibilité que les peuplements de différents âges puissent être le résultat de plusieurs facteurs fluctuants d'un peuplement à l'autre; notamment la nature de la perturbation initiatrice de la succession, la composition antérieure à celle-ci, la disponibilité des graines et l'histoire du site en général (Heinselman, 1981; Johnson, 1992; Pickett, 1989; Zackrisson, 1977).

Ces problèmes ne se posent pas si la végétation est suivie dans le temps, sur un même site. C'est pourquoi il est pertinent d'effectuer de tels suivis qui constituent la meilleure source d'évidences à propos des changements temporels de la végétation à travers les décennies (Walker, 2010). Pour qu'une étude du suivi de l'évolution d'un peuplement soit efficace, la fenêtre temporelle qu'elle couvre devrait être suffisante pour observer les causes et effets de la succession (Bakker *et al.*, 1996), laquelle peut se dérouler sur des centaines d'années. Certains auteurs croient possible l'étude de la dynamique forestière à partir de courtes périodes de suivi, environ 20 ans, qui renseignent sur le recrutement, la croissance et la mortalité à différents moments (Duchesne et Ouimet, 2009; Harcombe *et al.*, 2002). Le nombre de parcelles et la grandeur de celles-ci revêtent aussi une importance; ils doivent être choisis en fonction des hypothèses à vérifier et du type de végétation à l'étude (Bakker *et al.*, 1996).

## 1.6 Importance pour l'aménagement écosystémique

Une connaissance fondamentale de la dynamique naturelle des écosystèmes méridionaux de la forêt boréale peut servir de base à une approche sylvicole visant le maintien de la biodiversité et de la productivité à long terme dans les écosystèmes aménagés (Bergeron et Harvey, 1997). C'est d'ailleurs l'objectif de l'aménagement écosystémique, approche de plus en plus reconnue comme étant la meilleure à adopter, de favoriser une structure des forêts aménagées similaire à celle des forêts naturelles (Gauthier *et al.*, 2008b).

Selon Taylor, Chen et VanDamme (2009), la mise en application de l'aménagement écosystémique requiert un plan d'aménagement qui exige une habileté à évaluer et prédire la composition forestière future. Pouvoir projeter les conditions forestières qui suivront les actions d'aménagement à travers les multiples échelles temporelles et spatiales est capital, car les changements compositionnels sont liés aux enjeux d'approvisionnement en bois, de productivité forestière, de viabilité de l'habitat faunique et de séquestration du carbone (Taylor, Chen et VanDamme, 2009).

Également, la connaissance de la dynamique forestière et des processus qui la gouvernent ouvre la porte à la manipulation des peuplements, par des coupes de sélection et partielles, pour leur donner des structures et compositions s'apparentant à celles qui caractérisent les peuplements à différents moments de la succession et ainsi équilibrer la mosaïque à l'échelle du paysage (Harvey *et al.*, 2002). Il est primordial que les plans d'aménagement considèrent autant le paysage que le peuplement, sans quoi la proportion relative des différents types de peuplements, de même que leur répartition spatiale, qui sont aussi essentielles à la sauvegarde de la biodiversité, ne seront pas maintenues.

Ainsi, la connaissance des caractéristiques du paysage de l'ensemble des peuplements est aussi fondamentale que celle des processus de la dynamique des peuplements, et l'échantillonnage par transects qui sera réalisé dans le cadre de cette étude fournira des données qui amélioreront la connaissance du paysage de la forêt boréale mixte de l'est du Canada.

## MÉTHODOLOGIE

### 2.1 Lieu de l'étude

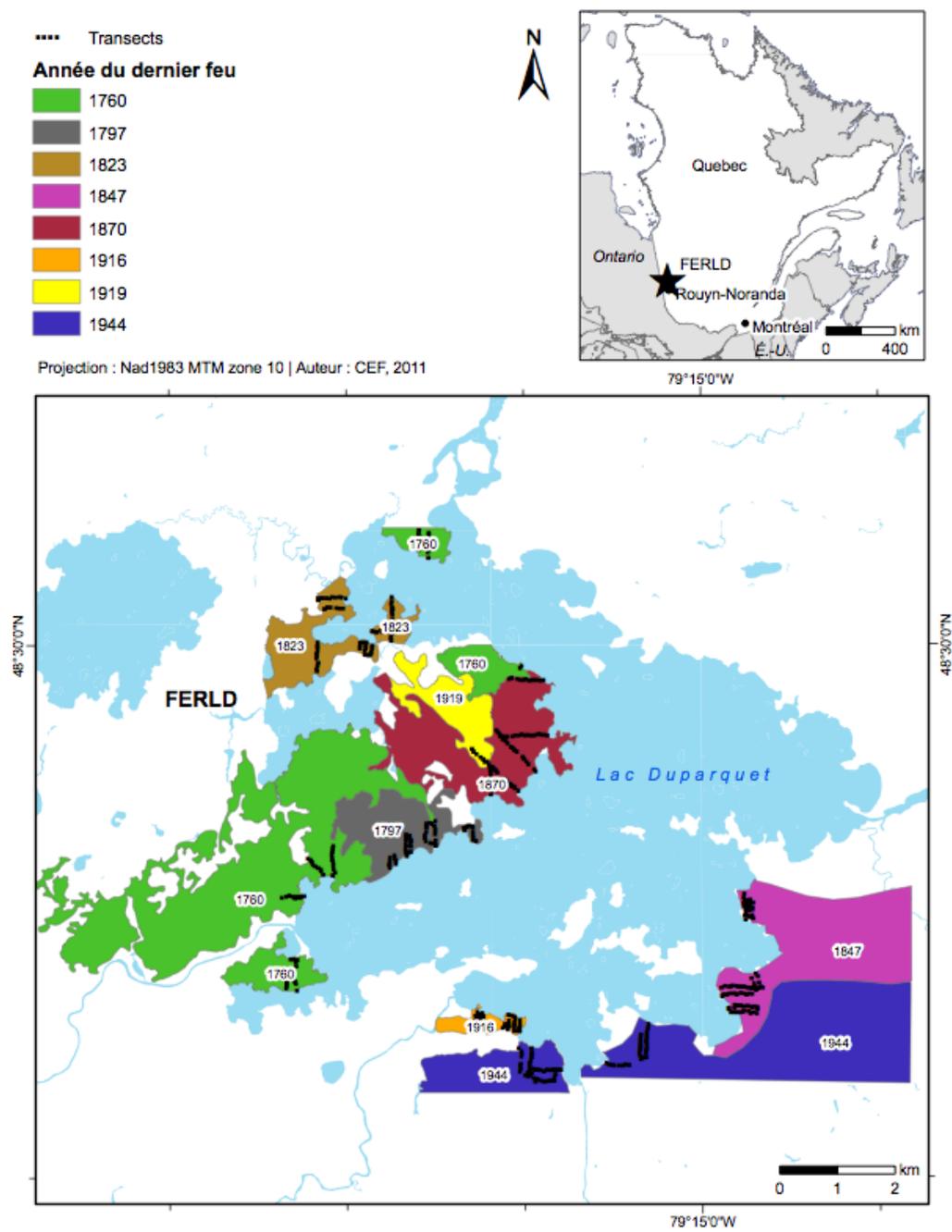
L'étude a eu lieu à l'est de la forêt boréale mixte canadienne, à la limite sud de la forêt boréale, dans la Forêt d'enseignement et de recherche du lac Duparquet (FERLD) (79°1' W, 48°30' N). Cette forêt se situe dans la ceinture d'argile qui chevauche le Québec et l'Ontario et est caractérisée par des terres argileuses entrecoupées de collines de dépôts morainiques partiellement remaniés ou érodés (Bergeron *et al.*, 1983). La station météorologique la plus près se trouve à La Sarre, à environ 35 km au nord de l'aire d'étude. La moyenne annuelle de température enregistrée entre 1971 et 2000 est de 0.8°C et la moyenne annuelle de précipitation est de 889.8 mm dont 28% tombent sous forme de neige (Environnement Canada, 2008). La saison de croissance est relativement courte : de 140 à 160 jours (Grondin, 1996).

La FERLD appartient au domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc, dans le sous-domaine de l'Ouest (MRNF, 2011). On y retrouve 13 espèces d'arbres dont les plus fréquentes sont le sapin baumier (*Abies balsamea* Mill), le bouleau blanc (ou bouleau à papier) (*Betula papyrifera* Marsh.), le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.), l'épinette noire (*Picea mariana* Mill.), l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss) et le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.). Le pin rouge (*Pinus resinosa* Ait.), le pin blanc (*Pinus strobus* L.), l'érable rouge (*Acer rubrum* L.) et le thuya occidental (*Thuja occidentalis* L.) s'y trouvent près de la limite nord de leur aire de répartition. Le couvert forestier y est principalement modelé par les facteurs stables du milieu, les perturbations naturelles telles que les feux et les épidémies d'insectes, mais aujourd'hui aussi beaucoup par l'agriculture et l'exploitation forestière. La partie de la FERLD étudiée dans le cadre de ce projet se trouve dans une zone de conservation où les activités anthropiques ont eu peu ou pas d'effet sur la mosaïque. Toutefois, quelques coupes partielles ont eu lieu dans certains peuplements de ce

territoire entre 1926 et 1945, ce qui n'aurait par ailleurs pratiquement pas affecté la structure des peuplements selon Bescond (2002).

Sept zones issues de feux (feux en 1760, 1797, 1823, 1847, 1870, 1916-1919 et 1944) ont permis l'élaboration d'une chronoséquence de 249 ans (figure 1). Ces années de feux, de même que l'aire qu'ils ont affectée, ont été déterminées à l'aide des cicatrices sur les arbres et la datation des peuplements issus d'incendies par Bergeron (1991) et Dansereau et Bergeron (1993). Le régime des feux est caractérisé par des feux sévères, couvrant de vastes territoires, particulièrement sur les reliefs peu accidentés. Le cycle des feux est estimé à 63 ans pour la période précédant 1870 (Bergeron et Dansereau, 1993), à 111 ans pour la période allant de 1850 à 1920 et à environ 326 ans après 1920 (Bergeron *et al.* 2004).

Cette forêt a connu trois périodes d'épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE) au cours du dernier siècle : entre 1923 et 1934, entre 1937 et 1946, puis entre 1972 et 1987. Ces périodes d'épidémie ont été déterminées par Campbell, Bergeron et MacLean (2008) qui ont observé une réduction de croissance des arbres hôtes associée à ces années. La dernière épidémie fut particulièrement sévère, Bergeron *et al.* (1995) estiment la mortalité du sapin baumier à 56,3% (pourcentage du nombre total de tiges par hectare) dans tous les types de peuplements confondus, et cette proportion s'élève à 74,6% pour les tiges de diamètres supérieurs à 15 cm. Des épidémies de livrée des forêts (*Malacosoma disstria*) se sont aussi abattues dans la région de l'Abitibi six fois au cours du siècle dernier, et la plus récente a sévi principalement entre 1998 et 2003 (Cooke et Lorenzetti, 2006). Bien que la croissance des arbres ait pu être significativement réduite durant ces années de défoliation par la livrée des forêts, la majorité des arbres a survécu au passage de ces insectes.



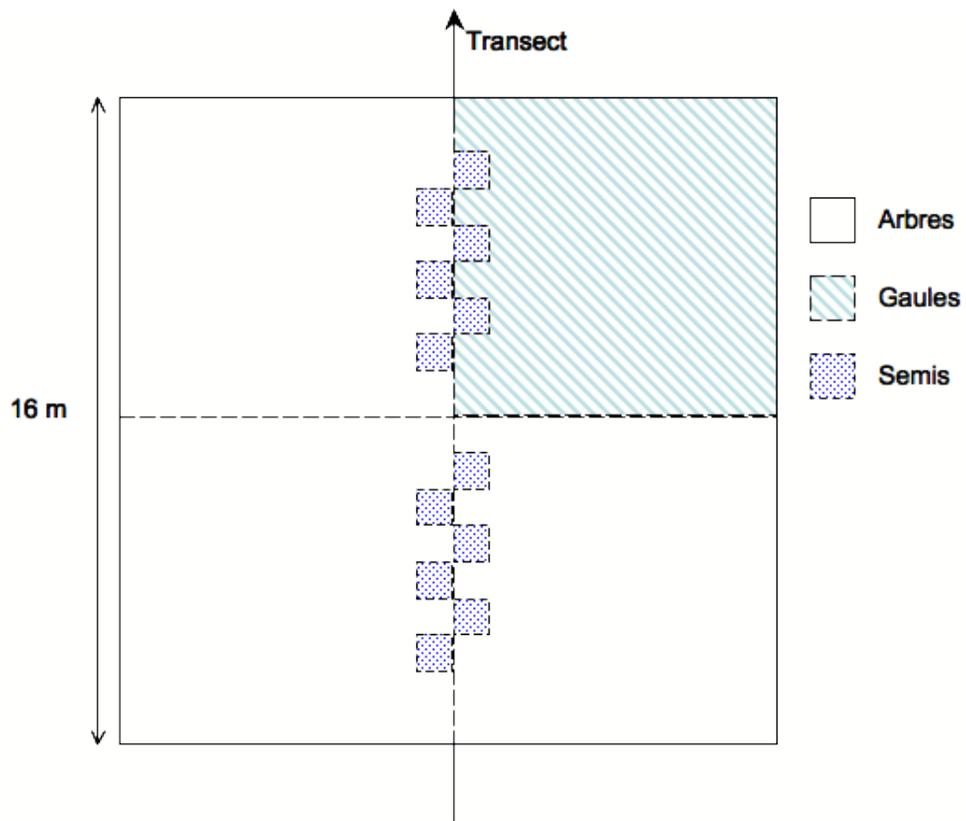
**Figure 1** Aperçu du lac Duparquet et de la localisation des transects d'échantillonnage de la mosaïque forestière

## 2.2 Échantillonnage

Pour étudier le paysage, sa composition et ses caractéristiques écologiques, des quadrats temporaires de 256 m<sup>2</sup> (16m X 16m) ont été établis à tous les 50 m le long de transects localisés à l'intérieur de chaque aire de feu (figure 1) lors des étés 1991 et 1992. Le traçage des transects a été effectué à l'aide d'une carte écologique indiquant les dépôts de surface et le drainage pour optimiser la rencontre de sites avec des conditions représentatives de chacune des zones. Chaque feu est représenté par 55 à 76 parcelles distribuées le long de 4 à 6 transects d'environ 1 km pour un total de 439 parcelles. Les peuplements échantillonnés sont majoritairement assis sur argile et parfois sur loam. Le type écologique, le dépôt de surface, le régime de drainage, l'épaisseur de la matière organique, la texture, la pierrosité et la pente (%) ont été notés.

Dans chaque parcelle, tous les arbres de plus de 5 cm de dhp, vivants et morts (debout), ont été identifiés, mesurés et placés dans des classes de diamètres de 5 cm. Les gaules (<5 cm de dhp et >1m de hauteur) ont été dénombrées et classées dans une sous-placette de 64 m<sup>2</sup> (8m x 8m) et les semis (< 1cm de dhp et ≤ 1m de hauteur) ont été classés selon leur hauteur dans 12 sous-quadrats de 1 m<sup>2</sup> (figure 2).

Cet échantillonnage a été repris en 2009, soit 18 ans après la première campagne. Comme il s'agissait de quadrats temporaires lors du premier échantillonnage, les arbres n'avaient pas été marqués. Néanmoins, nous disposions des tracés des transects sur une carte topographique avec une échelle de 1 : 20 000, de même que l'azimut suivi avec la boussole. Chaque entrée de transect était identifiée par un écriteau et un ruban de marquage qui étaient, pour la plupart, toujours en place en 2009, ce qui nous a permis de retrouver les points de départ exact des transects. Dans la majorité des parcelles, un piquet avait été installé au centre de la placette et dans tous les cas, le centre était repérable à partir d'un arbre étiqueté, séparé du centre par une distance et un angle connus. Environ 60% des étiquettes ont été retrouvées et dans le cas contraire, nous avons échantillonné les placettes à l'endroit précis où le transect le prescrivait. Les placettes n'étaient donc peut-être pas toujours exactement les mêmes, mais constituaient tout de même un échantillonnage du même peuplement. Les placettes ont toutes été marquées à nouveau en 2009 et une coordonnée GPS a été notée.



**Figure 2** Disposition systématique des quadrats d'échantillonnage des semis, des gaules et des arbres, le long des transects

## 2.3 Analyse des données

### 2.3.1 Analyse des changements de composition au sein de chacune des mosaïques issues de feu

Afin de vérifier l'hypothèse des relais temporels, nous avons tout d'abord tracé une courbe évolutive des changements de surface terrière totale par espèce, en fonction du temps depuis feu. Cette courbe représente les changements de composition théoriques tels que prévus par le modèle de la chronoséquence. Nous avons ajouté sur ces courbes, les changements de surface terrière par espèce observés *in situ* dans chacune des mosaïques entre les périodes d'échantillonnages. La distance entre les courbes de la composition actuelle et la courbe de la composition prédite (chronoséquence) par le modèle de la chronoséquence représente le biais du modèle. En d'autres termes, plus les deux courbes sont concordantes, plus le modèle est conforme à la réalité. Nous avons considéré, étant donnée l'amplitude des données, que le patron était similaire lorsque les changements de surface terrière étaient grossièrement les mêmes dans le temps et dans la choronoséquence. Par exemple, dans le cas où la chronoséquence annonce une augmentation de surface terrière et qu'il s'est effectivement produit une telle augmentation dans le temps, en dépit de la valeur de la surface terrière gagnée, nous avons considéré que le patron était en accord avec le relais successional.

Pour la courbe du sapin baumier, nous avons ajouté la surface terrière des sapins morts qui étaient toujours debout en 1991 à la surface terrière vivante comme estimation de la surface terrière avant l'épidémie de TBE puisque Bergeron *et al.* (1995) ont montré qu'au moins 75% des arbres morts pendant l'épidémie étaient toujours debout au moment de l'échantillonnage. Des erreurs types ont été calculées sur chacun des points de la courbe.

Complémentairement à ces courbes, nous avons produit des histogrammes de distribution des tiges selon les classes de diamètres pour chacune des espèces afin de faire ressortir les détails de structure lorsqu'il y avait un écart important entre les changements de composition prévu par le modèle de la chronoséquence et les changements réels observés au cours des 20 dernières années.

### 2.3.2 Analyse des vecteurs de succession

Une matrice de la surface terrière relative de la période pré-TEB de chaque espèce principale (sapin baumier, épinette blanche, thuya occidental, bouleau blanc, peuplier faux-tremble) dans les 439 parcelles a été soumise à une analyse en composantes principales. Cela permet de visualiser les gradients de composition avant l'épidémie de TBE. Puis, nous avons ajouté passivement le contenu des parcelles de l'échantillonnage de 1991, puis de 2009 afin d'illustrer l'effet de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE), puis le résultat de 18 ans de changement de la canopée après l'épidémie. Pour chaque feu, des ellipses de 80% regroupent les périodes d'échantillonnages, et des vecteurs de succession représentant les changements moyens entre ceux-ci ont été tracés à partir du centre des ellipses. Ces analyses ont été effectuées avec le logiciel R (CRAN) version 2.11.1.

### 2.3.3 Matrices de transition

Des matrices de transition ont été construites afin d'illustrer la variété des changements de composition dans le couvert forestier à l'échelle du peuplement. Ces matrices indiquent les proportions de parcelles ayant changé d'état entre deux périodes ou relevés. Ces états correspondent aux différents types de peuplement observés au sein des parcelles, et ont été classés selon l'algorithme de tri présenté dans le tableau 2, basé sur la surface terrière relative de chaque essence forestière.

Les matrices de transitions illustrent les changements dans la composition du couvert et permettent de voir l'effet qu'a eu la TBE sur les peuplements. Pour chacune des sept mosaïques forestières issues de feux différents, nous avons compilé deux matrices de transition pour connaître les changements entre trois périodes : la période pré-TBE, que nous avons estimée à partir de la composition du couvert observé en 1991 en y incluant les tiges mortes de sapins et d'épinettes; la période post-tordeuse, qui correspond à la composition du couvert tel qu'échantillonné en 1991; puis la période 18 ans après l'épidémie de TBE, correspondant à la composition du couvert en 2009.

Les changements de composition (transitions) observés grâce à ces matrices ont été regroupés selon qu'ils témoignent de transitions : 1) stable – *la composition du peuplement*

*est demeurée inchangée entre les trois périodes, 2) boucle – la composition du peuplement en 2009 est la même qu'avant la TBE, mais est passé par un état intermédiaire en 1991, 3) succession – la composition du peuplement s'est enrichi en essences résineuses tolérantes entre l'état pré-TBE et 2009, 4) régression – la proportion de résineux tolérants a diminué dans la composition du peuplement entre l'état pré-TBE et 2009.* Les périodes de succession ou de régression, c'est-à-dire à quel moment ont eu lieu les transitions, ont aussi été compilés pour mieux comprendre le rôle de la TBE dans les processus.

**Tableau 2** Critères de classification des placettes selon la surface terrière relative occupée par les espèces de la canopée et suite successionnelle attendue des types de peuplements (de 1 à 8). PET = peuplier faux-tremble, BOP=bouleau à papier, SAB=sapin baumier, EPB=Épinette blanche, EPN=Épinette noire, TOC =thuya occidental

| Classe                                     | Condition   |
|--|---|
| 1. Feuillus intolérants (Fi)               | $BOP + PET \geq 75\%$   |
| 2. Mixte-Feuillus intolérants (MxFi)       | $BOP + PET \geq 50\%$   |
| 3. Mixte (Mx)                              | Ni les feuillus, ni les résineux occupent 50% de la ST à cause de la présence d'espèces secondaires ou d'arbustes |
| 4. Mixte-Résineux hôtes (MxRh)             | $SAB + EPB + EPN \geq 50\%$   |
| 5. Résineux hôtes (Rh)                     | $SAB + EPB + EPN \geq 75\%$   |
| 6. Mixte-Résineux fin de succession (MxRm) | $SAB + EPB + EPN + TOC \geq 50\%$   |
| 7. Résineux fin de succession (Rm)         | $SAB + EPB + EPN + TOC \geq 75\%$   |
| 8. Thuya (TOC)                             | $TOC \geq 75\%$   |
| Autres                                     | Espèces secondaires $\geq 50\%$ *   |

\*Onze placettes correspondaient à cette catégorie et elles ont été retirées de la compilation puisqu'il s'agissait de placettes dominées par des espèces secondaires (par ex. frêne noir, érable rouge, érable à épis, pin gris, saules sp.) qui faisaient figure d'exception dans la dynamique étudiée

## RÉSULTATS

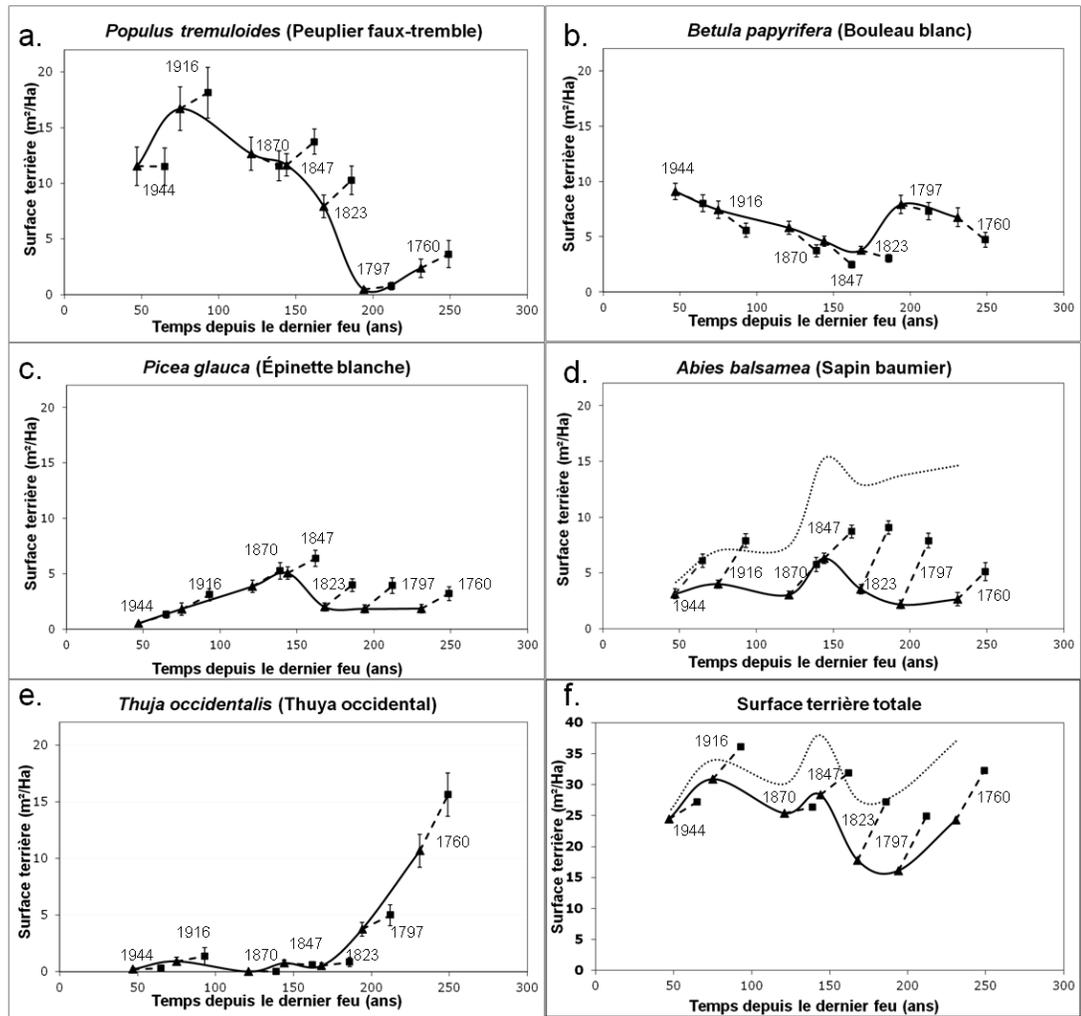
### 3.1 Dynamique forestière et chronoséquence à l'échelle du paysage

À l'échelle du paysage, la surface terrière totale des cinq espèces principales réunies a augmenté dans toutes les aires de feu depuis 1991 (figure 3). Cela ne correspond pas au patron décrit par le modèle de la chronoséquence qui oscille plutôt entre les augmentations et diminutions de la surface terrière totale. En regardant de plus près la dynamique par espèce, le bouleau à papier est la seule espèce qui a montré une diminution systématique de sa surface terrière à l'échelle du paysage, quel que soit l'âge du peuplement. Le peuplier faux-tremble inscrit deux légères diminutions entre 1991 et 2009 dans les mosaïques forestières issues des feux de 1944 (65 ans) et de 1870 (139 ans), où il y a une diminution du nombre de tiges de toutes les tailles (figure 4), mais sa surface terrière augmente dans les autres mosaïques. La surface terrière des essences résineuses (sapin baumier, épinette blanche, thuya occidental), conditionne le patron de la surface terrière totale, c'est-à-dire qu'il y a un gain de surface terrière pour ces trois essences dans chacune des aires de feu. Toutefois, l'augmentation de la surface terrière de ces trois espèces entre 1991 et 2009 se traduit différemment dans les changements de structure de taille (figure 4). Il y a eu une augmentation du nombre de tiges de grandes tailles de thuya dans les quatre plus vieux feux. Après une mortalité massive de sapin, on observe une grande augmentation du nombre de petites tiges de sapin baumier dans toutes les aires de feu. Pour l'épinette blanche, le nombre de petites tiges a pris de l'expansion dans les feux de 1944, 1916, 1823, 1797 et une augmentation du nombre de tiges de grands diamètres est observable dans toutes les zones de feu sauf celles de 1944 et 1916.

Pour vérifier la valeur prévisionnelle de la chronoséquence et, par le fait même, la présence de relais temporels, nous avons comparé les changements prévus par celle-ci et ceux qui se sont produits dans le temps. La première constatation, à partir de cette méthode

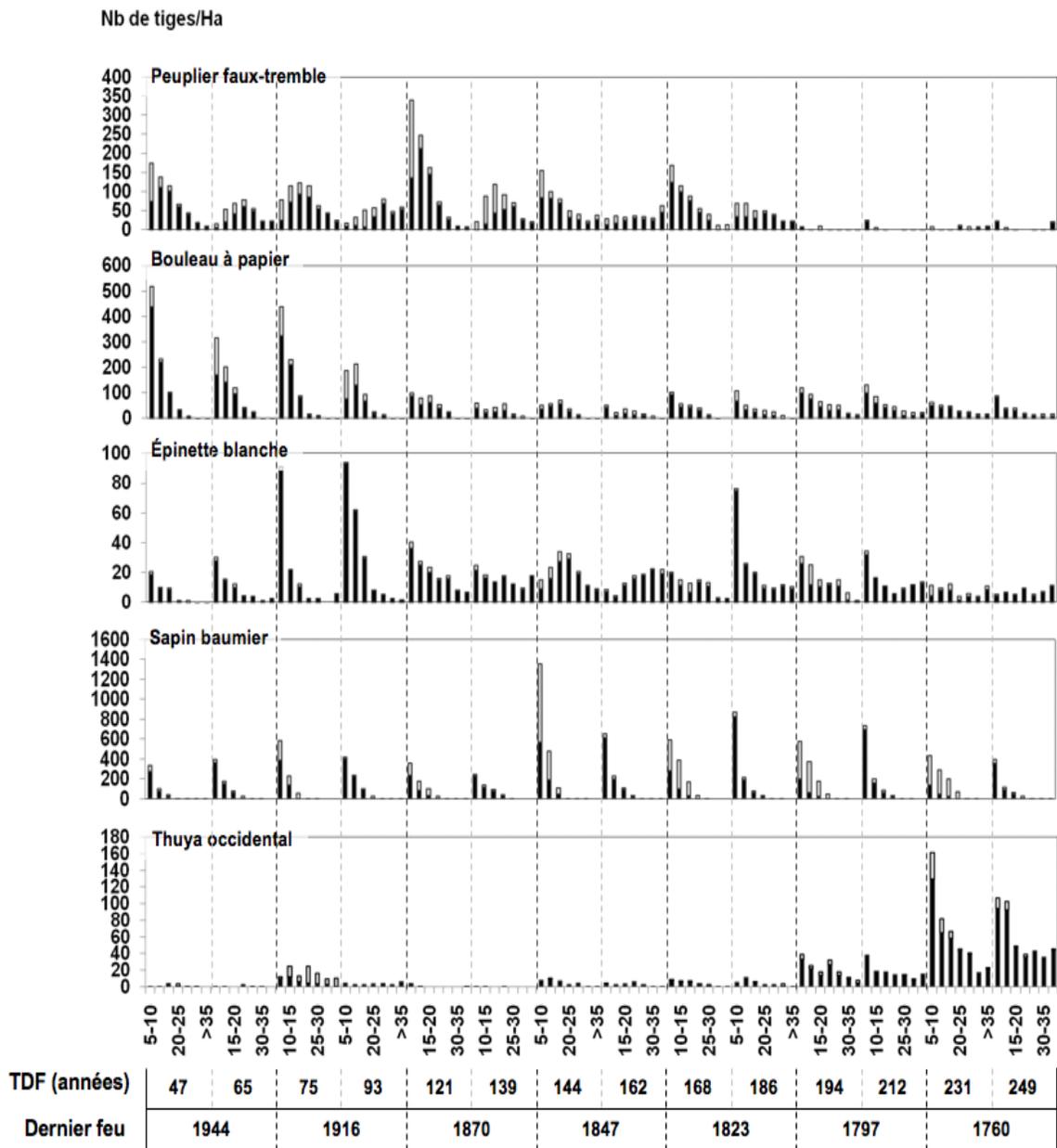
d'analyse, est qu'indépendamment des espèces, 73% des changements annoncés par la chronoséquence dans les feux les plus récents (1944, 1916, 1870) se sont réalisés, desquels 47% étaient significatifs, c'est-à-dire que les changements de surface terrière absolue demeuraient à l'intérieur de l'erreur type. Alors que 60% des changements prévus par la chronoséquence dans les plus vieilles forêts (1847, 1823, 1797) sont contraires aux changements observés entre 1991 et 2009.

Les patrons de surface terrière décrit par le bouleau et le thuya occidental entre les échantillonnages confirment généralement assez bien les relais temporels entre les mosaïques issues des différents feux. L'épinette blanche a pour sa part maintenu presque parfaitement le relais dans les mosaïques issues des feux plus récents, mais a complètement divergé du modèle de la chronoséquence dans les peuplements plus vieux, dans lesquels elle a connu une forte croissance. Quant au comportement du peuplier faux-tremble, il semble parfois se conformer à la chronoséquence (1870, 1797, 1760) et d'autres fois s'en éloigner (1944, 1916, 1847, 1823). Puis, le sapin baumier présente une courbe qui diverge de celle de la chronoséquence, certainement en raison de la tordeuse des bourgeons de l'épinette; la courbe estimée de la surface terrière du sapin avant l'épidémie montre que le sapin dans toutes les aires de feu augmente, mais n'atteint pas le niveau d'avant l'épidémie.



**Figure 3** Comparaison, pour chaque espèce, de la chronoséquence étudiée en 1991, avec les changements réellement opérés entre 1991 et 2009. Triangles noirs : surface terrière en 1991.

Carrés noirs : surface terrière en 2009. Courbes lisses : surface terrière des espèces principales selon le temps depuis feu dans l'échantillonnage de 1991 en m<sup>2</sup>/Ha (i.e. chronoséquence par espèce). Courbes pointillées : changement de surface terrière entre 1991 et 2009 pour chaque aire de feu (identifié sur le graphique). La courbe supérieure dans les figures b et d représente la surface terrière additionnée de la surface terrière de sapins et d'épinettes morts debout en 1991, ce qui donne un aperçu de la surface terrière avant l'épidémie de TBE.



**Figure 4** Histogrammes de la distribution des classes de diamètres (classes de 5 cm) par espèce, pour tous les arbres de plus de 5 cm de DHP, selon le temps depuis le dernier feu (TDF). Deux échantillonnages (1991 à droite et 2009 à gauche) sont présentés pour chaque aire de feu. Le nombre de tiges vivantes est illustré en noir, alors que les tiges mortes, mais encore debout au moment de l'échantillonnage, sont en gris

### 3.2 Analyse en composante principale de la composition des peuplements

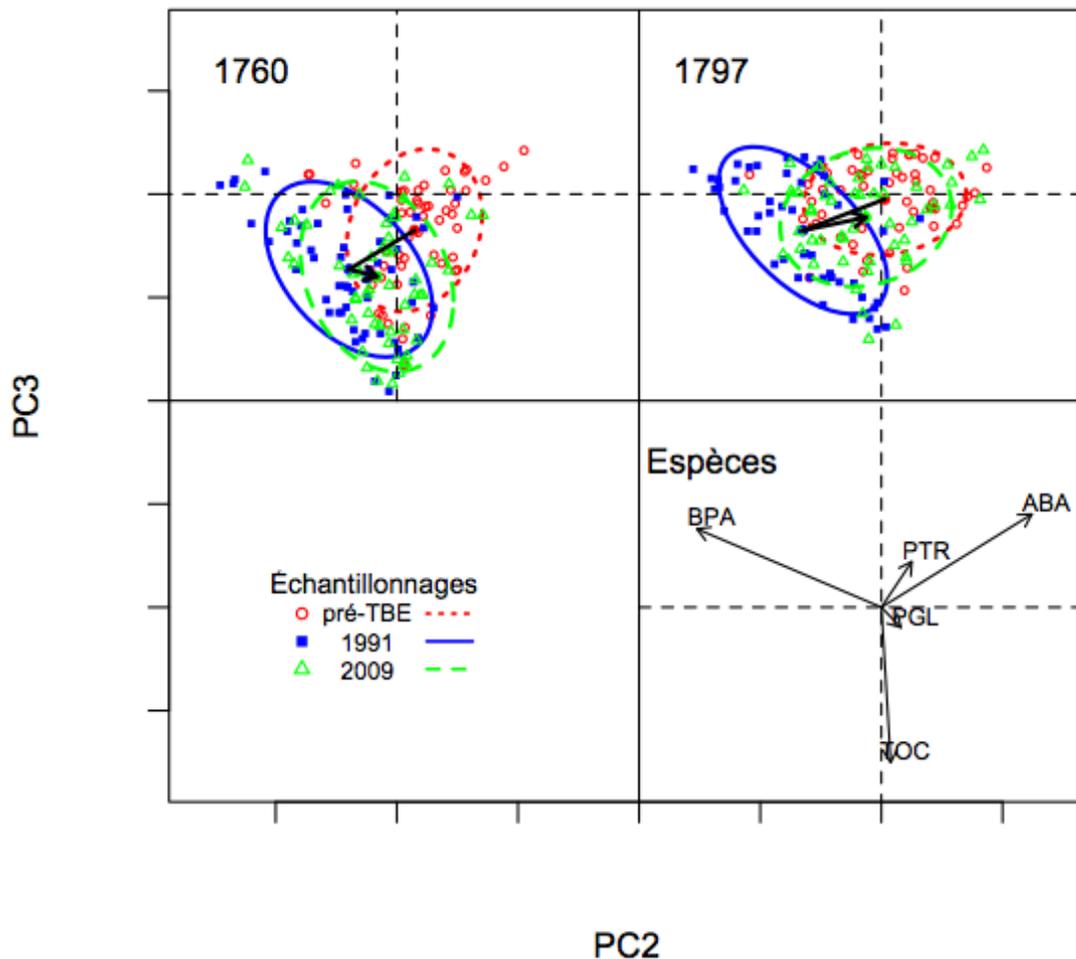
L'analyse en composante principale explique 48,4%, 23,4% et 11,7% de la variance par les premier, deuxième et troisième axes respectivement. L'analyse a été effectuée sur les surfaces terrières relatives de tous les peuplements confondus, mais est présentée ici en fonction de l'année du dernier feu (âge de la forêt) afin d'alléger et de simplifier la représentation graphique. Le sapin, le peuplier et le bouleau influençant la disposition de la presque totalité des composantes 1 et 2 et le thuya ayant été relégué à la composante trois par l'analyse, les graphiques des feux les plus récents présentent les composantes 1 et 2 alors que les deux plus vieilles forêts sont illustrées par les composantes 2 et 3. Cela nous permet d'observer la dynamique du thuya, qui est une espèce de fin de succession importante.

L'ajout de la surface terrière des sapins morts à celle des sapins vivants comme projection de la mortalité causée par la TBE démontre une influence certaine de cette épidémie sur la moyenne des peuplements. Les ellipses, et ce phénomène semble augmenter avec l'âge des forêts, sont très différentes avant et après la TBE, ce qui témoigne de transformations majeures dans les peuplements causés par l'épidémie. Par contre, la surface terrière perdue semble être partiellement récupérée, puisque dans plusieurs cas, l'ellipse de 2009 est très similaire à celle de l'état pré-TBE (voir les ACP de 1916, 1870, 1847, 1823, 1797, figures 5 et 6).

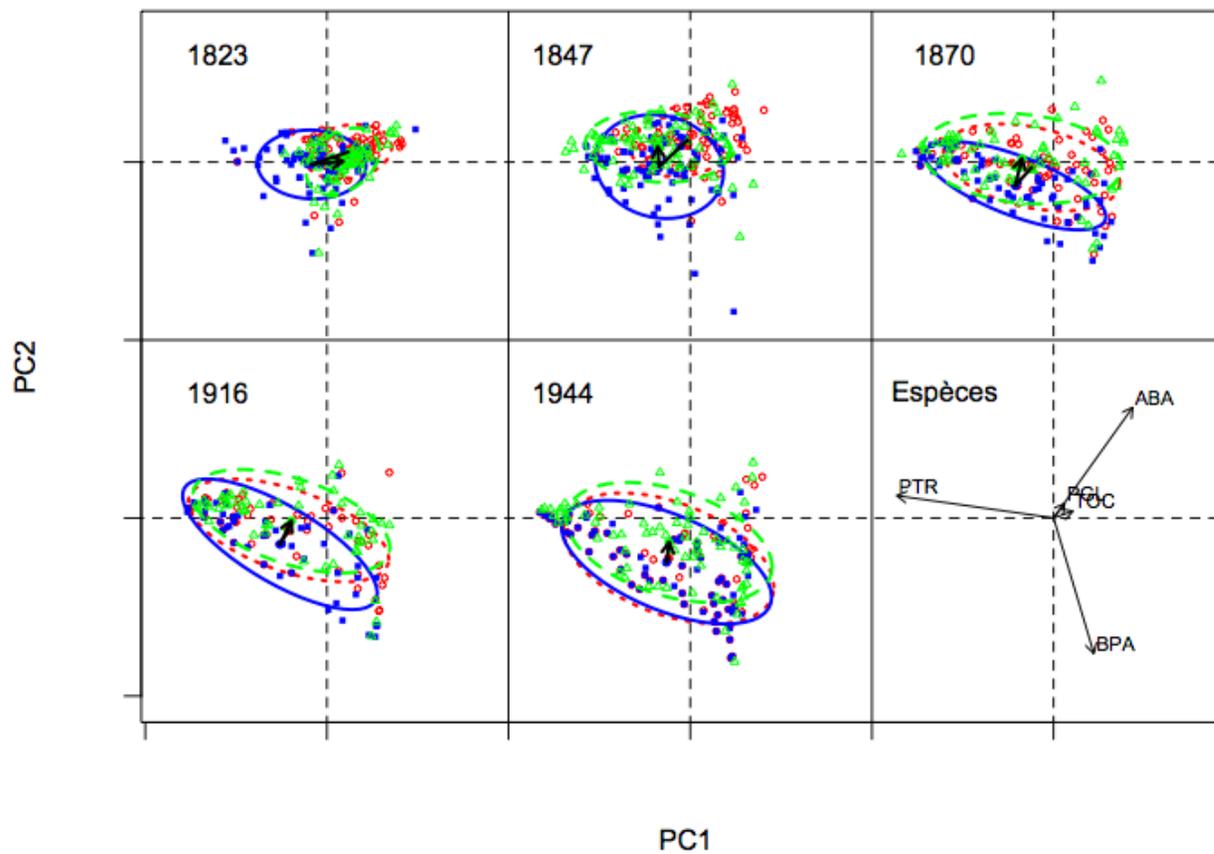
Dans tous les cas, la dispersion des points atteste d'une hétérogénéité de peuplements à l'intérieur de chaque paysage. Bien que ces peuplements soient issus du même feu, ils semblent adopter des comportements différents. Certaines tendances peuvent néanmoins être mises en évidence par les vecteurs de succession.

Dans les peuplements issus du feu de 1760, le vecteur moyen de succession se déplace des peuplements dominés par le sapin, vers des peuplements où le bouleau a pris la place en 1991. Puis en 2009, le vecteur semble se diriger vers une dominance plus importante par le thuya. Les vecteurs de 1797, de 1823 et de 1870 effectuent quant à eux un aller-retour presque complet entre l'état pré-TBE et 2009, bien que les ellipses, étant plus grandes, témoignent d'une plus grande diversité de peuplements en 2009. Le vecteur moyen des

peuplements de 1847 montre que si le sapin occupait une place importante avant l'épidémie, cette dernière a pu permettre un retour du peuplier en 2009. La représentation de l'analyse montre que le passage de la TBE a temporairement diversifié les types de peuplements puisque les points de 1991 sont dispersés aux quatre vents dans le graphique, alors que ceux de 2009 sont plus homogènes. Le vecteur de 1916 semble faire un aller-retour vers l'état pré-TBE, mais une observation plus fine de la dispersion des points montre que quelques peuplements seulement ont été affectés par la TBE alors qu'une majorité, située dans l'extrémité gauche des ellipses se sont contenté d'avancer vers le sapin entre 1991 et 2009. Le graphique des peuplements de 1944 montre très peu de changements causés par la TBE et présente simplement, en moyenne, une lente translation de la dominance feuillue vers la composante résineuse entre 1991 et 2009.



**Figure 5** Composantes 2 et 3 de l'analyse en composante principale sur les surfaces terrières relatives des espèces d'arbres à trois périodes différentes (pré-TBE, 1991, 2009) dans les forêts issues des feux de 1760 et 1797. Les vecteurs d'espèces associées aux composantes 2 et 3 sont dans le coin en bas à droite. Les ellipses représentent 80% des placettes pour chaque période d'échantillonnage et les vecteurs de succession sont tracés à partir des centroïdes de ces ellipses.



**Figure 6** Composantes 1 et 2 de l'analyse en composante principale sur les surfaces terrières relatives des espèces d'arbres à trois périodes différentes (pré-TBE, 1991, 2009) dans les forêts issues des feux de 1823, 1847, 1870, 1916 et 1944. Les vecteurs d'espèces associées aux composantes 1 et 2 sont dans le coin en bas à droite. Les ellipses représentent 80% des placettes pour chaque période d'échantillonnage et les vecteurs de succession sont tracés à partir des centroïdes de ces ellipses.

### 3.3 Dynamique à l'échelle des peuplements – analyse des matrices de transition

Tel que présenté dans le tableau 3, selon notre estimation de l'état des peuplements avant la TBE, c'est dans le feu de 1797 que l'épidémie a été le plus sévère en retranchant en moyenne 41% de la surface terrière totale des placettes d'origine. Les peuplements issus des feux de 1760 et de 1823 n'ont pas non plus été épargnés avec des moyennes de 37% et 33% de leur surface terrière totale qui a été prélevée. La TBE semble avoir affecté des peuplements dans toutes les aires de feux, mais son impact est nettement moindre dans les jeunes forêts et quasi-inexistante dans les peuplements de 1944 (4% de la surface terrière totale).

La distribution des types de peuplements (tableau 4) montre que les plus vieilles forêts (feux de 1760, 1797, 1823 et 1847) étaient composées à forte majorité de résineux tolérants avant l'épidémie et que plusieurs de ces peuplements ont vu la domination feuillue s'installer suite à celle-ci. Toutefois, en 2009, bien qu'un certain pourcentage de ces peuplements demeure mixte-feuillu, plusieurs d'entre eux sont à nouveau occupés à plus fort taux par les résineux, sauf dans les peuplements issus de 1847, où les feuillus auraient supplanté les résineux. Dans les plus jeunes forêts, entre 1991 et 2009, on note un avancement vers la mixité, donc une augmentation de la présence coniférienne.

Le type de changements observés dans chaque placette semble aussi être lié à l'âge de la forêt. En effet, ce sont dans les quatre plus vieilles forêts qu'on peut voir le plus de régression et de boucles (tableau 5) et dans les trois plus jeunes qu'on remarque une succession ou un maintien de l'état initial. Dans les forêts les plus vieilles, la régression semble généralement être directement attribuable à la TBE. En effet, la régression est davantage due à la mortalité des résineux pendant l'épidémie (entre 47% et 55% des cas de régression dans les trois plus vieilles forêts se sont produits exclusivement pendant l'épidémie) qu'à la progression des feuillus par la suite (entre 4% et 12% des placettes ont régressé exclusivement après 1991 dans les trois plus vieilles forêts). Le paysage de 1847 fait figure d'exception à cet égard : si 45% des placettes de cette aire de feu montre une régression entre la composition estimée avant la TBE et 2009, ces régressions ont eu lieu autant pendant l'épidémie qu'après. La forêt de 1760, très perturbée par la TBE (37% de sa surface terrière prélevée), a certes connu son

lot de régression pendant l'épidémie, mais montre plus de succession que de régression suite au passage de celle-ci.

**Tableau 3** Pourcentage de la surface terrière (ST) totale prélevée par la tordeuse des bourgeons de l'épinette en fonction du temps depuis le dernier feu

| Année du dernier feu | Pourcentage de la ST |
|----------------------|----------------------|
| 1760                 | 37%                  |
| 1797                 | 41%                  |
| 1823                 | 33%                  |
| 1847                 | 26%                  |
| 1870                 | 16%                  |
| 1916                 | 10%                  |
| 1944                 | 4%                   |

**Tableau 4** Pourcentage des types de placettes par année de feu pour chaque échantillonnage (les totaux sont en nombres absolus de placettes). Fi : Feuillus intolérants, Mx : Mixte, Rh : Résineux hôte, R : Résineux de fin de succession

| <b>Pré-TBE</b> |           |           |             |             |            |           |           |            |              |
|----------------|-----------|-----------|-------------|-------------|------------|-----------|-----------|------------|--------------|
| <b>Feu</b>     | <b>Fi</b> | <b>Mx</b> | <b>MxFi</b> | <b>MxRh</b> | <b>MxR</b> | <b>Rh</b> | <b>R</b>  | <b>TOC</b> | <b>Total</b> |
| <b>1760</b>    | 0%        | 2%        | 13%         | 11%         | 5%         | 13%       | 53%       | 4%         | <b>55</b>    |
| <b>1797</b>    | 0%        | 0%        | 12%         | 37%         | 16%        | 12%       | 24%       | 0%         | <b>51</b>    |
| <b>1823</b>    | 4%        | 1%        | 28%         | 40%         | 3%         | 16%       | 4%        | 0%         | <b>67</b>    |
| <b>1847</b>    | 4%        | 3%        | 28%         | 47%         | 3%         | 16%       | 0%        | 0%         | <b>76</b>    |
| <b>1870</b>    | 18%       | 2%        | 43%         | 29%         | 2%         | 6%        | 0%        | 0%         | <b>65</b>    |
| <b>1916</b>    | 49%       | 0%        | 36%         | 6%          | 6%         | 4%        | 0%        | 0%         | <b>53</b>    |
| <b>1944</b>    | 53%       | 8%        | 22%         | 4%          | 1%         | 4%        | 0%        | 0%         | <b>72</b>    |
| <b>Total</b>   | <b>82</b> | <b>11</b> | <b>116</b>  | <b>113</b>  | <b>20</b>  | <b>45</b> | <b>44</b> | <b>2</b>   | <b>439</b>   |

| <b>Échantillonnage de 1991</b> |            |           |             |             |            |           |           |            |              |
|--------------------------------|------------|-----------|-------------|-------------|------------|-----------|-----------|------------|--------------|
| <b>Feu</b>                     | <b>Fi</b>  | <b>Mx</b> | <b>MxFi</b> | <b>MxRh</b> | <b>MxR</b> | <b>Rh</b> | <b>R</b>  | <b>TOC</b> | <b>Total</b> |
| <b>1760</b>                    | 13%        | 5%        | 13%         | 5%          | 35%        | 0%        | 18%       | 9%         | <b>55</b>    |
| <b>1797</b>                    | 18%        | 4%        | 33%         | 8%          | 29%        | 0%        | 6%        | 0%         | <b>51</b>    |
| <b>1823</b>                    | 33%        | 13%       | 34%         | 12%         | 1%         | 3%        | 1%        | 0%         | <b>67</b>    |
| <b>1847</b>                    | 25%        | 4%        | 33%         | 26%         | 5%         | 5%        | 0%        | 0%         | <b>76</b>    |
| <b>1870</b>                    | 38%        | 8%        | 37%         | 14%         | 0%         | 3%        | 0%        | 0%         | <b>65</b>    |
| <b>1916</b>                    | 74%        | 0%        | 13%         | 6%          | 4%         | 2%        | 2%        | 0%         | <b>53</b>    |
| <b>1944</b>                    | 56%        | 8%        | 22%         | 6%          | 1%         | 0%        | 0%        | 0%         | <b>72</b>    |
| <b>Total</b>                   | <b>161</b> | <b>28</b> | <b>119</b>  | <b>51</b>   | <b>42</b>  | <b>9</b>  | <b>15</b> | <b>5</b>   | <b>439</b>   |

| <b>Échantillonnage de 2009</b> |           |           |             |             |            |           |           |            |              |
|--------------------------------|-----------|-----------|-------------|-------------|------------|-----------|-----------|------------|--------------|
| <b>Feu</b>                     | <b>Fi</b> | <b>Mx</b> | <b>MxFi</b> | <b>MxRh</b> | <b>MxR</b> | <b>Rh</b> | <b>R</b>  | <b>TOC</b> | <b>Total</b> |
| <b>1760</b>                    | 7%        | 4%        | 11%         | 5%          | 20%        | 2%        | 33%       | 18%        | <b>55</b>    |
| <b>1797</b>                    | 0%        | 6%        | 16%         | 20%         | 22%        | 22%       | 16%       | 0%         | <b>51</b>    |
| <b>1823</b>                    | 13%       | 7%        | 25%         | 31%         | 3%         | 16%       | 1%        | 0%         | <b>67</b>    |
| <b>1847</b>                    | 12%       | 3%        | 41%         | 28%         | 1%         | 12%       | 1%        | 0%         | <b>76</b>    |
| <b>1870</b>                    | 26%       | 3%        | 29%         | 29%         | 0%         | 12%       | 0%        | 0%         | <b>65</b>    |
| <b>1916</b>                    | 43%       | 2%        | 25%         | 21%         | 4%         | 4%        | 2%        | 0%         | <b>53</b>    |
| <b>1944</b>                    | 38%       | 6%        | 39%         | 6%          | 1%         | 4%        | 0%        | 0%         | <b>72</b>    |
| <b>Total</b>                   | <b>89</b> | <b>19</b> | <b>122</b>  | <b>89</b>   | <b>28</b>  | <b>45</b> | <b>29</b> | <b>10</b>  | <b>439</b>   |

**Tableau 5** Pourcentage de placettes pour chaque type de changements observés dans les matrices de transition entre la composition estimée avant la TBE (1), l'échantillonnage de 1991 (2) et l'échantillonnage de 2009 (3), selon l'année du dernier feu. Boucle signifie que l'état 1 est le même que le 3; Stable signifie qu'il n'y a pas eu de changement entre 1, 2 et 3; Succession signifie que 3 est plus avancé que 1 dans la succession attendue; Régression signifie que 3 est moins avancé que 1 dans la succession attendue

| Feu          | Boucle     | Stable     | Succession                             |      |       |     |            | Régression                             |     |       |     |            |
|--------------|------------|------------|--|------|-------|-----|------------|--|-----|-------|-----|------------|
|              |            |            | Moment où la succession s'est produite |      |       |     | Total      | Moment où la régression s'est produite |     |       |     | Total      |
|              |            |            | 1-2                                    | 2-3  | 1-2-3 | 1-3 |            | 1-2                                    | 2-3 | 1-2-3 | 1-3 |            |
| 1760         | <b>13%</b> | <b>20%</b> | 19%                                    | 31%  | 6%    | 44% | <b>30%</b> | 55%                                    | 10% | 20%   | 15% | <b>37%</b> |
| 1797         | <b>36%</b> | <b>4%</b>  | 8%                                     | 31%  | 8%    | 54% | <b>26%</b> | 47%                                    | 12% | 18%   | 24% | <b>34%</b> |
| 1823         | <b>30%</b> | <b>14%</b> | 0%                                     | 38%  | 0%    | 62% | <b>20%</b> | 54%                                    | 4%  | 13%   | 29% | <b>36%</b> |
| 1847         | <b>20%</b> | <b>20%</b> | 0%                                     | 73%  | 0%    | 27% | <b>15%</b> | 24%                                    | 33% | 18%   | 24% | <b>45%</b> |
| 1870         | <b>17%</b> | <b>30%</b> | 0%                                     | 84%  | 0%    | 16% | <b>30%</b> | 73%                                    | 27% | 0%    | 0%  | <b>23%</b> |
| 1916         | <b>8%</b>  | <b>34%</b> | 0%                                     | 86%  | 0%    | 14% | <b>40%</b> | 60%                                    | 20% | 10%   | 10% | <b>19%</b> |
| 1944         | <b>8%</b>  | <b>53%</b> | 0%                                     | 100% | 0%    | 0%  | <b>27%</b> | 38%                                    | 63% | 0%    | 0%  | <b>12%</b> |
| <b>Total</b> | <b>19%</b> | <b>26%</b> | 4%                                     | 67%  | 2%    | 28% | <b>26%</b> | 47%                                    | 21% | 13%   | 18% | <b>30%</b> |

## DISCUSSION

Le temps depuis le dernier feu est certes un facteur explicatif central de la composition et de la structure d'une forêt, mais l'importance qu'il occupe semble se dissiper avec le temps. En effet, plus jeune est la forêt, plus celle-ci se comporte selon un patron stable lié à ce facteur. Toutefois, lorsque les résineux s'imposent en plus grand nombre, que la forêt se diversifie et qu'elle devient plus propice à l'invasion d'insectes, les facteurs explicatifs de la structure et de la composition se multiplient et le rôle du temps depuis feu perd de sa prépondérance.

### 4.1 Dynamique de la canopée – Forêts intermédiaires et vieilles

Outre le temps depuis le dernier feu, l'épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE) est le facteur qui influence le plus la composition et la structure du couvert forestier, tant à l'échelle du peuplement que du paysage. La fenêtre temporelle où se situe l'échantillonnage a certainement favorisé la mise en exergue de cet épisode de mortalité dû à la TBE alors que des échantillonnages effectués en période d'accalmie épidémique auraient peut-être davantage attiré l'attention sur d'autres aspects de la dynamique forestière. Or, puisque la TBE a joué un rôle important dans la dynamique du dernier siècle (Blais, 1983; Boulanger et Arseneault, 2004; Campbell, 2008), il est pertinent d'en présenter les conséquences comme étant un élément clé de la dynamique forestière actuelle.

D'abord à l'échelle du peuplement, les matrices de transition indiquent que les chances de régression sont plus élevées dans les peuplements mixtes et principalement ceux qui sont dominés par le sapin, comme l'ont mentionné Taylor et Chen (2011). Effectivement, selon les résultats, dans les quatre forêts les plus âgées (issues des feux de 1760, 1797, 1823 et 1847), majoritairement dominées à plus de 50% par le sapin et l'épinette, plusieurs cas de régressions causés par la TBE ont été observés. La plupart de ces cas subsistaient toujours en

2009, ce qui signifie que l'effet de la tordeuse peut perdurer au-delà de la période de défoliation. Bouchard, Kneeshaw et Bergeron (2006) soulignent à ce propos que l'influence de la TBE sur la structure et la composition de la forêt peut se faire ressentir jusqu'à 30 à 60 années suivant l'épidémie, ce qui est le cas ici, puisque la mortalité est survenue au début des années 1980, soit près de 30 ans avant l'échantillonnage de 2009. Le fait que l'état de la forêt ne revienne pas immédiatement à son état initial pourrait être causé entre autres par l'érable à épis (*Acer spicatum* Lamb.), un féroce compétiteur du sapin dans les trouées créées par la TBE; cet arbuste aurait un impact négatif sur l'abondance et la hauteur des jeunes sapins et pourrait ralentir voire compromettre la succession (Kneeshaw et Bergeron 1999).

On pourrait donc affirmer que c'est la TBE qui influence le plus fortement les changements dans les peuplements où le sapin occupe une place prépondérante. Taylor et Chen (2011) affirment même que ce facteur serait plus important que le temps depuis le dernier feu lorsque les peuplements sont âgés, comme c'est le cas ici.

Malgré le fait que la régression soit un phénomène notable, elle n'affecte que 34% à 45% des placettes, alors que la majorité des placettes montrent d'autres types de comportements (e.g. retour à leur état initial, succession, maintien). Notamment, dans deux des forêts les plus affectées (1797 et 1823), 36% et 30% des placettes étaient retournées à leur état initial en 2009, ce qui atteste d'une bonne résilience. Cette résilience est aussi visible dans les courbes de surface terrière des mêmes forêts où l'on constate une ascension fulgurante de la surface terrière du sapin ayant récupéré une bonne partie de la surface terrière perdue dans l'épidémie de TBE. Les ordinations, avec leurs vecteurs de succession moyens effectuant un aller-retour entre la position pré-TBE et une composition plus feuillue confirment également le retour à l'état d'origine dans les placettes de ces feux. Cela montre bien que malgré le fait que la TBE puisse éliminer la presque totalité des sapins baumiers matures dans les peuplements (Bergeron *et al.*, 1995), celui-ci est bien adapté à ce genre de situation et peut retrouver son état initial dans les quelques années suivant l'épidémie (Baskerville, 1975). Certains disent même que suite à une épidémie, le sapin affiche un regain de croissance, surtout dans les peuplements immatures (Kneeshaw et Bergeron, 1998; MRNF, 2003). Néanmoins, en jetant un œil aux classes de diamètres (figure 4), on perçoit bien que, même si une grande partie de

la surface terrière du sapin est revenue, la structure de la forêt n'est plus la même, les grosses tiges ayant laissé la place aux petites, beaucoup plus nombreuses.

Les trouées laissées par le passage de l'épidémie de TBE ont donc, tel que mentionné ci-haut, causé de la régression dans les mosaïques forestières ayant brûlé il y a plus de 150 ans. Elles ont aussi généré une pause dans la succession, surtout dans plusieurs des peuplements des forêts originant de 1797 et 1823, par un retrait massif des sapins qui ont regagné une bonne partie de leur surface terrière. Par ailleurs, dans les deux plus vieilles forêts, ces trouées ont aussi permis une accélération de la succession forestière.

En effet, probablement parce que le thuya était en quantité suffisante dans les peuplements de 1760 et de 1797, celui-ci a pu prendre de l'expansion au moment où le sapin a été éliminé par la TBE. Les placettes issues de ces feux montrent presque autant de succession que de régression (tableau 5). La courbe d'augmentation de la surface terrière du thuya est d'ailleurs plus prononcée que celle du sapin dans la forêt de 1760; le thuya aurait donc pris le dessus sur ce dernier. La figure 4 montre que les thuyas de larges diamètres ont augmentés dans ces deux vieilles forêts, nous pouvons croire que cela a été permis par les trouées laissées par la tordeuse. L'analyse en composante principale et son vecteur moyen vont aussi dans ce sens : les peuplements de 1760 sont maintenant plutôt dominés par le thuya et on voit une partie des placettes de 1797 se diriger dans la même direction. On pourrait donc affirmer que la TBE, dans les forêts de 1760 et de 1797, a permis une accélération de la succession puisqu'elle a été profitable pour le thuya occidental. Ce constat a d'ailleurs été fait par d'autres auteurs (Frelich et Reich, 1995; Kneeshaw et Bergeron, 1999, 1998). Cette espèce peut bénéficier des trouées notamment grâce à sa capacité de marcottage (Park *et al.*, 2005) et à la présence de bois mort, caractéristique des vieilles forêts, qui facilite l'établissement de semis (Simard, Bergeron et Sirois, 1998, 2003), cela à condition que des individus semenciers soient présent dans les environs (Asselin, Fortin et Bergeron, 2001). Ajoutons également que le couvert des peuplements dont la canopée est dominée par le thuya n'ont pas changé de catégorie entre 1991 et 2009; une fois dominée par cette espèce, la placette maintient cet état (Taylor et Chen, 2011), ce qui corrobore l'hypothèse qu'une fois ce stade atteint, les peuplements demeurent stables (Bergeron et Dubuc, 1989; Frelich et Reich, 1995).

Les trouées créées dans les forêts initiées par les feux de 1823 et de 1847 ont quant à elles été plutôt profitables pour le peuplier faux-tremble. La présence de grosses tiges au moment de l'épidémie a possiblement permis le drageonnement de nouveaux peupliers qui pouvaient tirer avantage de la lumière rendue disponible par la défoliation du sapin par la TBE. Cela a contribué au phénomène de régression décrit plus haut. Dans les histogrammes de classes de diamètres, la quantité de petites tiges en 1991 laisse croire que le recrutement s'est effectué très rapidement pendant et après l'épidémie, mais l'augmentation de surface terrière entre 1991 et 2009 est plutôt attribuable à la croissance des plus grosses tiges (figure 4).

Par contre, bien que les territoires ayant brûlé en 1823 et 1847 montrent tous deux une augmentation de peupliers, le plus jeune des deux présente un comportement singulier. Si parmi les placettes des plus vieux feux, celles de cette forêt de 162 ans sont celles qui ont le plus régressé par rapport à la succession attendue (45% des placettes montrent de la régression en 2009 par rapport à l'état pré-TBE), la TBE ne semble pas être le seul facteur expliquant ce fort taux. En effet, les régressions qui se sont produites dans cette forêt semblent avoir eu lieu majoritairement entre 1991 et 2009, soit après le passage de l'épidémie de TBE, ce qui n'est pas le cas de la forêt issue du feu de 1823, qui semble pourtant avoir une des variations de surface terrière semblables. Les histogrammes de structures indiquent que la principale différence entre ces deux forêts se situe dans le recrutement de tiges de sapins et d'épinettes blanches entre 1991 et 2009. La croissance de la surface terrière du sapin et de l'épinette blanche dans l'aire du feu de 1823 s'est effectuée de façon beaucoup plus agressive que dans la forêt issue du feu de 1847 et le peuplier y est moins abondant, ce qui expliquerait qu'en termes de surface terrière relative (utilisée pour les matrices de transition), la forêt de 1823 n'as pas régressé entre les deux échantillonnages, contrairement à celle de 1847.

La spécificité de la forêt issue du feu de 1847 ressort aussi dans l'analyse en composante principale qui illustre le fait que l'épidémie a fait diverger les types de peuplements de cette forêt. Park *et al.* (2005) ont également montré que la forêt de 1847 était particulièrement diversifiée. Ils ont effectivement constaté à partir de photos aériennes que l'hétérogénéité des couverts était culminante dans cette forêt de la chronoséquence et ils ont relié ce phénomène

au fait que cette forêt était dans un stade mi-successionnel où l'auto-éclaircie contribuait à la mixité.

#### 4.2 Influence du temps depuis feu – Jeunes forêts

La place qu'occupait le sapin dans les forêts de 139 ans et moins (feux de 1870, 1916 et 1944) n'était pas suffisante pour que le passage de l'épidémie de TBE ait un impact aussi important sur la dynamique forestière que celui observé dans les vieilles forêts. En absence de perturbation majeure, le modèle connu de succession forestière prévoit un envahissement progressif des essences résineuses tolérantes (Chen et Popadiouk, 2002), et c'est ce qui se produit dans les trois plus jeunes mosaïques forestières, comme Taylor et Chen (2011) l'ont aussi observé. Comme le sapin avait graduellement commencé à s'installer dans la mosaïque de 1870, un certain nombre de placettes ont vu leur dominance devenir plus feuillue suite à l'amputation du sapin par la TBE, mais les sapins et les épinettes ont progressé entre 1991 et 2009 dans la majorité des placettes, alors que le peuplier déclinait. La mosaïque forestière provenant du feu 1916 se situe dans la continuité de celle de 1870, c'est-à-dire qu'elle se comporte *grosso modo* de la même manière, mais que les proportions de résineux tolérant et de feuillus intolérants ne sont pas les mêmes, celles de 1870 étaient un peu plus avancées dans la succession.

Les peuplements issus du feu de 1944 sont encore largement dominés par le peuplier faux-tremble, l'entrée en sénescence de cette espèce se situant normalement autour de 60 à 75 ans (Chen et Popadiouk, 2002; Pothier, Raulier et Riopel, 2004), n'est pas encore atteint. Toutefois, le léger déclin de la surface terrière de peuplier entre 1991 et 2009 montre que l'épidémie de livrées des forêts ayant eu court à mi-chemin entre les périodes d'échantillonnages (Cooke et Lorenzetti, 2006) aurait peut-être favorisé la venue d'autres espèces plus tolérantes à l'ombre. Les histogrammes mettent en évidence le fait que la livrée a contribué à former des trouées dans la mosaïque de 1944, et que celles-ci n'ont pas été comblées par de nouvelles tiges de peupliers, mais ont possiblement favorisé la venue de sapins et d'épinettes blanches. Le recrutement de ces espèces ont contribué à la diversification de la canopée et à la progression de la succession (Chen et Popadiouk, 2002; Cooke et Rolland, 2007; Man et Rice, 2010; Moulinier, Lorenzetti et Bergeron, 2011).

Probablement que ces trouées n'étaient pas assez grandes et durables pour permettre le recrutement de nouveaux peupliers, l'effet de la livrée des forêts se manifestant plutôt par une réduction de croissance que par la mortalité des tiges (Churchill *et al.*, 1964 ; Moulinier, Lorenzetti et Bergeron, 2011). En effet, les espèces tolérantes à l'ombre peuvent facilement profiter des trouées lorsqu'elles sont préalablement présentes sous la canopée, alors que les essences intolérantes ont besoin de trouées de grande dimension pour s'établir et être recrutées, ce qui peut par ailleurs retarder la succession (Chen et Popadiouk, 2002; Kneeshaw et Bergeron, 1999; Moulinier, Lorenzetti et Bergeron, 2011).

Bien qu'on voit l'effet de la livrée des forêts dans la forêt issue du feu de 1944, cet insecte ne semble pas avoir affecté significativement la surface terrière dans les peuplements issus du feu de 1916, qui dénotaient la plus importante surface terrière de peupliers faux-trembles en 1991 et encore en 2009. En regardant la distribution des tiges de cette forêt, on constate que la quantité de tiges perdues entre 1991 et 2009 est similaire à celle qui est observable dans le site du feu de 1944. Il est donc possible que la livrée ait eu un effet dans cette forêt, mais comme les tiges étaient déjà très grosses en 1991, les gains de surface terrière qui se sont produits avant et après l'épidémie paraissent plus importants que le ralentissement de croissance causé par celle-ci. D'ailleurs, nous pouvons constater dans la figure 4 que l'augmentation de surface terrière de peuplier entre 1991 et 2009 s'explique par la présence d'un plus grand nombre de grosses tiges, malgré un nombre total de tiges plus faible. Cette diminution du nombre total de tiges indique en outre que le peuplement est entré en phase d'exclusion des tiges (Chen et Popadiouk, 2002; Oliver et Larson, 1996; Spies, 1997). Puis, parallèlement à cette baisse du nombre de peupliers, les essences résineuses montrent une progression, surtout l'épinette blanche, qui aurait peut-être pu se tailler une place au moment où la livrée des forêts a défolié les peupliers.

#### 4.3 Voies successioneuses

Les différents types de couverts et voies successioneuses caractérisant les 439 parcelles échantillonnées attestent d'une grande diversité de compositions et de comportements à l'échelle du peuplement, même si certains patrons dominants peuvent être dégagés des matrices de transition. Cela correspond à ce qu'ont montré Bergeron et Charron (1994), puis

Frelich et Reich (1995) qui soutiennent qu'à une petite échelle (0,1 Ha), les types de couverts sont pratiquement imprédictibles, même dans des conditions abiotiques similaires. Horn (1974) postule que la succession est plus dirigée par les propriétés des organismes que celles des communautés, il ne serait donc pas étonnant qu'il soit difficile d'observer une homogénéité dans les voies successioneuses suivies par les peuplements. Bergeron et Dubuc (1989) ont également constaté dans le même territoire que le nôtre, que les peuplements suivent des voies successioneuses multiples, mais que ceux-ci convergent en fin de succession vers des peuplements dominés par le sapin et le thuya. Comme il a été affirmé plus haut, les peuplements de thuya sont ceux qui semblent être les plus stables, mais les conditions d'apparition de ce type de couvert, soit la disponibilité de bois mort pour l'établissement des semis et la présence de thuya semenciers aux alentours (Asselin, Fortin et Bergeron, 2001; Simard, Bergeron et Sirois, 1998, 2003), font en sorte que leur implantation peut être lente et laborieuse. La forêt devrait donc vieillir pendant une longue période sans être la proie des flammes pour permettre aux peuplements de converger.

À l'échelle de chaque placette, il ne fut pas simple de grouper les types de couverts puisque chacun d'entre eux présente des compositions variables et uniques ce qui fait en sorte que le classement en catégories de compositions n'émerge pas naturellement. Même avec un outil de groupement comme k-means (Legendre et Legendre, 1998), il était difficile de former des groupes homogènes basés sur la surface terrière relative ou absolue des espèces. Cette diversification est aussi visible dans les nuages de points de l'ordination où les ellipses regroupant les placettes sont très étendues et se chevauchent d'une aire de feu à l'autre, malgré les différences à l'échelle du paysage. C'est finalement en effectuant un groupement basé sur la tolérance à l'ombre et sur la sensibilité aux épidémies qu'il a été possible de faire ressortir distinctement des groupes de placettes. Frelich et Reich (1995) ont d'ailleurs montré que ces deux facteurs sont ceux qui conduisent particulièrement la succession à l'échelle du peuplement. Taylor et Chen (2011) ont également noté qu'en absence prolongée de perturbation initiatrice de succession, les voies successioneuses étaient plutôt multiples et régulées par l'effet des voisins, la disponibilité des ressources et les perturbations intermédiaires. Cela peut s'expliquer par le fait que les peuplements les plus vieux sont ceux qui ont le plus souvent été pris d'assaut par les épidémies, ce qui a significativement

influencé le cours de la succession (Morin, Laprise et Bergeron, 1993). En sus, la TBE est à elle seule un facteur variable puisque la mortalité causée par celle-ci dépend de l'abondance des espèces hôtes, de la grosseur et de l'âge des tiges, du stress déjà subi par ces dernières et de la présence de feuillus dans le peuplement (Bergeron *et al.*, 1995).

Il en est autrement à l'échelle du paysage où les variations de composition du couvert forestier forment dans plusieurs cas des relais temporels le long de la chronoséquence. Hormis le cas du sapin baumier, la surface terrière de chacune des espèces principales se conduit selon un patron relativement cohérent avec le temps depuis le dernier feu. Les mosaïques forestières semblent particulièrement bien se relayer dans les 150 premières années après le feu. Puis, les changements de composition sont potentiellement prévisibles à l'échelle du paysage, même au-delà de 150 ans après le feu, mais la vitesse à laquelle ils se produisent et les proportions qu'occupent les essences peuvent être variables (Frelich et Reich, 1995). Cette variabilité dans la vitesse de succession dépend principalement du taux auquel les feuillus sont envahis par les conifères (Galipeau, Kneeshaw et Bergeron, 1997). Selon Duchesne et Ouimet (2009), la vitesse des changements compositionnels a accéléré au cours des 30 dernières années comparativement à la dynamique du dernier siècle. Cela, à cause des nouvelles conditions environnementales liées au réchauffement climatique qui offre de meilleures conditions de croissance. En outre, les forêts étudiées ont toutes des âges différents et ont donc vécu ces changements à divers moments de leur stade de succession, cela pourrait partiellement expliquer pourquoi les relais s'effectuent avec un décalage temporel.

L'exemple du thuya illustre bien le fait que le rythme de changement des essences peut fluctuer en dépit du temps depuis le dernier feu. En effet, le thuya s'installe et domine en fin de succession, mais le moment où il s'établit et la vitesse avec laquelle il prend de l'expansion ne sont pas les mêmes dans tous les paysages. Sur la courbe de la figure 3, il y a une augmentation nette de la surface terrière du thuya dans les trois plus vieilles mosaïques, mais le rythme de cette augmentation n'est pas constant entre les forêts. Si l'on tente d'établir un relais entre celles de 1823 et de 1797, on réalise que les thuyas de la forêt issue du feu de 1823 occupent une surface terrière trop faible pour assurer le relais avec la forêt de 1797, plus vieille de 26 ans. Le suivi de l'évolution de la composition de la forêt de 1823 au cours des

18 années entre les échantillonnages indique que la croissance et le recrutement du thuya n'ont pas été suffisant pour atteindre une quantité similaire à celle qu'on observait dans la forêt issue du feu de 1797, alors qu'elle avait environ le même âge (186 ans et 194 ans).

Le bouleau est un autre bon exemple du décalage temporel entre les mosaïques d'âges différentes. Selon le modèle de la chronoséquence, le bouleau devrait atteindre un maximum de surface terrière en début de succession, puis décliner jusqu'à ce que la forêt atteigne une certaine maturité où les trouées permettent un recrutement de nouvelles tiges de ce feuillu. Toutefois, dans la mosaïque du feu de 1823, le bouleau a poursuivi son déclin entre 1991 et 2009 ce qui fait en sorte qu'en 2009 (alors que la forêt était âgée de 186 ans), le bouleau occupait une surface terrière absolue nettement inférieure à celle de la forêt de 1797 en 1991 (alors âgée de 194 ans). Cependant, la structure des tiges de bouleau dans ces deux échantillonnages, où le nombre de tiges est inversement proportionnel à la grosseur des tiges, est la même dans les deux forêts, et cette structure indique que la population est en croissance. Cela démontre donc une seconde fois que la vitesse de succession et la proportion des espèces sont plus difficiles à prédire que les changements dans la composition.

Outre le rythme des changements de composition, les épidémies peuvent suffisamment influencer le paysage pour l'éloigner des prévisions du modèle de la chronoséquence. D'ailleurs, plusieurs des écarts qui séparent les courbes de surface terrière représentant les changements entre 1991 et 2009 et les courbes reliant les différents temps depuis feu, sont attribuables aux bouleversements créés par les deux épidémies d'insectes qui ont sévi dans la FERLD. Comme il a été expliqué plus haut, la livrée des forêts a ralenti la croissance du peuplier dans les peuplements de 1944, alors que l'épidémie de TBE a favorisé la croissance et le recrutement du thuya dans le feu de 1760, puis du peuplier et de l'épinette dans les quatre plus vieux feux. Le passage d'épidémies intervient donc de diverses manières dans la mosaïque et les conséquences qui en découlent sont difficilement prévisibles, ce qui rend compliquée la parfaite modélisation par une chronoséquence.

#### 4.4 Critique de la chronoséquence

Les résultats montrent que la chronoséquence est un outil de prévision relativement efficace à l'échelle du paysage pour la forêt boréale de l'ouest du Québec, surtout pour les 150 premières années suivant le feu. Toutefois, il ne faut pas mettre de côté l'influence majeure des épidémies d'insectes et particulièrement de la tordeuse des bourgeons de l'épinette, qui modifie régulièrement la dynamique de l'essence la plus importante de cette forêt : le sapin baumier (Kneeshaw et Bergeron, 1999). L'histoire des épidémies d'insectes d'un territoire dont on souhaite étudier la dynamique à l'aide d'une chronoséquence devrait donc essentiellement être connue.

Par ailleurs, étant donnée la multiplicité des voies successionales observées dans les parcelles d'échantillonnage, il serait inapproprié d'utiliser une chronoséquence pour étudier la dynamique forestière à l'échelle du peuplement. La taille de l'échantillonnage dans les forêts de chaque âge devrait être suffisante pour que des changements globaux puissent y être décelés (Walker, 2010). Les facteurs influençant la dynamique forestière à l'échelle du peuplement sont trop nombreux pour qu'on puisse s'attendre à ce qu'il n'y ait qu'une voie possible. Pensons seulement à l'initiation du peuplement, où la structure et la composition de la canopée précédant le feu, ainsi que la sévérité et la grandeur de ce dernier, déterminent en partie la nature et la densité des semis qui formeront le nouveau peuplement (Chen *et al.*, 2009; Johnstone et Chapin, 2006). Ces facteurs étant très variables, il est normal qu'il en résulte de jeunes forêts différentes qui auront une influence certaine sur la succession à venir (Johnson, Miyanishi et Kleb, 1994).

Même si elle fonctionne pour étudier la dynamique forestière à grande échelle, cette méthode est aux prises avec certaines lacunes, ce qui laisse croire qu'il est tout de même préférable de la combiner avec d'autres méthodes de compréhension de la dynamique forestière comme la dendrochronologie, les suivis, les études de classes de diamètres, etc. Notamment, le fait qu'en faisant une moyenne de la mosaïque, on ne puisse extraire les détails de succession à l'échelle du peuplement est un sérieux inconvénient (Pickett, 1989). Autant qu'il faille s'assurer que la forêt étudiée est effectivement conduite par une succession et non par un autre patron de développement (Walker, 2010). Effectivement, la succession ne peut être le seul facteur explicatif de la composition d'un site (Bakker *et al.*, 1996), des

éléments externes comme de petites perturbations locales peuvent venir modifier les processus qui conditionnent la composition.

Néanmoins, utilisée dans les règles de l'art, la chronoséquence comporte des avantages qui peuvent difficilement être égalés par des méthodes d'échantillonnages répétés. La période d'observation pouvant s'étendre sur plusieurs centaines d'années, et l'ampleur du territoire pouvant être couvert représentent sûrement ses deux plus manifestes atouts. À ce propos, même si cette étude se veut longitudinale, elle repose aussi en grande partie sur la chronoséquence et sur les relais temporels qu'elle permet, sans quoi il serait très difficile de se prononcer sur la dynamique des forêts de plus de 20 ans.

## CONCLUSION

Les résultats générés par cette recherche mettent en évidence les fluctuations que peut engendrer une épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette dans une forêt où son hôte principal, le sapin baumier, est l'essence dominante. Les changements provoqués par cette épidémie viennent relativiser le rôle que joue le temps depuis le dernier feu parmi les facteurs explicatifs de la dynamique. Le paradigme de la succession forestière qui débute dès le passage d'un feu et se déroule jusqu'au feu suivant devrait peut-être alors être réformé pour laisser place à une vision plus flexible de la dynamique forestière, où d'autres facteurs que le temps depuis le dernier feu interviennent dans les processus qui conduisent l'évolution de la forêt.

La plupart des observations issues de cette étude *in situ* viennent néanmoins confirmer les résultats que d'autres études utilisant des méthodes indirectes d'analyse de la dynamique forestière avaient déjà obtenus. Cela témoigne donc de la validité de ces méthodes pour la forêt boréale mixte de l'ouest du Québec. Toutefois, beaucoup des données sur les semis, les gaules et les trouées ont été recueillies lors de notre échantillonnage et n'ont pas encore fait l'objet d'analyses. Ces données pourraient éventuellement nous révéler plus de détails sur les mécanismes qui se sont produits lors de ces dix-huit années, détails que des méthodes statiques ne seraient pas à même de nous fournir.

Cette recherche n'a capturé qu'un court instant dans l'histoire des forêts de différents âges de la FERLD, il sera maintenant intéressant de voir quels changements auront cours dans les 20 années subséquentes aux années de cet échantillonnage. Si aucune grande épidémie ne survient, peut-être verrons-nous apparaître d'autres facteurs que le temps depuis feu et les épidémies marquer la dynamique forestière.

Dans une perspective d'aménagement forestier, la série évolutive de la chronoséquence ne saurait être la seule source de données pour le développement de cibles d'aménagement. Une connaissance approfondie de la dynamique des perturbations secondaires devrait aussi être disponible, afin d'en modéliser les impacts sur une longue période. En joignant dynamique des épidémies et succession forestière en fonction des caractéristiques de chaque essence, principalement la tolérance à l'ombre et la susceptibilité aux épidémies, nous croyons qu'il est possible de construire un modèle plus réaliste de la dynamique forestière à l'échelle du paysage.

## LISTE DES RÉFÉRENCES

- Abrams, M.D., D.A. Orwig et T.E. Demeo. 1995. «Dendroecological analysis of successional dynamics for a presettlement-origin white-pine-mixed-oak forest in the southern Appalachians, USA». *Journal of Ecology*, vol. 83, no 1, p. 123-133.
- Angelstam, P., et T. Kuuluvainen. 2004. «Boreal forest disturbance regimes, successional dynamics and landscape structures: A European perspective». *Ecological Bulletins*, p. 117-136.
- Asselin, H., M.J. Fortin et Y. Bergeron. 2001. «Spatial distribution of late-successional coniferous species regeneration following disturbance in southwestern Quebec boreal forest». *Forest Ecology and Management*, vol. 140, no 1, p. 29-37.
- Asselin, H., et S. Payette. 2006. «Origin and long-term dynamics of a subarctic tree line». *Ecoscience*, vol. 13, no 2, p. 135-142.
- Austin, MP. 1977. «Use of ordination and other multivariate descriptive methods to study succession». *Plant Ecology*, vol. 35, no 3, p. 165-175.
- Bakker, JP, H. Olf, JH Willems et M. Zobel. 1996. «Why do we need permanent plots in the study of long term vegetation dynamics?». *Journal of Vegetation Science*, vol. 7, no 2, p. 147-156.
- Baskerville, GL. 1975. «Spruce budworm: super silviculturist». *Forestry Chronicle*, vol. 51, no 138-140.
- Batzer, H.O., et R.C. Morris. 1978. *Forest tent caterpillar*: US Dept. of Agriculture, Forest Service
- Bélanger, L., D. Allard et P. Meek. 1993. «Dynamique d'établissement d'un peuplement bi-étagé de bouleau blanc et de sapin baumier en zone boréale». *Forestry Chronicle*, vol. 69, p. 173-173.
- Bergeron, Y. 1983. *La classification écologique des milieux forestiers de la partie ouest des cantons d'Hébécourt et de Roquemaure, Abitibi, Québec*: Laboratoire d'Écologie forestière, Université Laval p.
- . 1991. «The influence of island and mainland lakeshore landscapes on boreal forest fire regimes». *Ecology*, p. 1980-1992.

- Bergeron, Y. 2000. «Species and stand dynamics in the mixed woods of Quebec's southern boreal forest». *Ecology*, vol. 81, no 6, p. 1500-1516.
- Bergeron, Y., et D. Charron. 1994. «Postfire stand dynamics in a southern boreal forest (Québec): A dendroecological approach». *Ecoscience*, vol. 1, no 2, p. 173-184.
- Bergeron, Y., et P.R. Dansereau. 1993. «Predicting the composition of Canadian southern boreal forest in different fire cycles». *Journal of Vegetation Science*, vol. 4, no 6, p. 827-832.
- Bergeron, Y., et M. Dubuc. 1989. «Succession in the southern part of the Canadian boreal forest». *Plant Ecology*, vol. 79, no 1, p. 51-63.
- Bergeron, Y., O. Engelmark, Brian Harvey, Hubert Morin et Luc Sirois. 1998. «Key issues in disturbance dynamics in boreal forests». *Journal of Vegetation Science*, vol. 9, p. 463-610.
- Bergeron, Y., S. Gauthier, M. Flannigan et V. Kafka. 2004. «Fire regimes at the transition between mixedwood and coniferous boreal forest in northwestern Quebec». *Ecology*, vol. 85, no 7, p. 1916-1932.
- Bergeron, Y., et B. Harvey. 1997. «Basing silviculture on natural ecosystem dynamics: an approach applied to the southern boreal mixedwood forest of Quebec». *Forest Ecology and Management*, vol. 92, no 1-3, p. 235-242.
- Bergeron, Y., et A. Leduc. 1998. «Relationships between change in fire frequency and mortality due to spruce budworm outbreak in the southeastern Canadian boreal forest». *Journal of Vegetation Science*, vol. 9, no 4, p. 492-500.
- Bergeron, Y., A. Leduc, H. Morin et C. Joyal. 1995. «Balsam fir mortality following the last spruce budworm outbreak in northwestern Quebec». *Canadian Journal of Forest research*, vol. 25, no 8, p. 1375-1384.
- Bescond, H. 2002. «Reconstitution de l'historique de l'exploitation forestière sur le territoire de la forêt d'enseignement et de recherche du Lac Duparquet au cours du 20ème siècle et influence sur l'évolution des peuplements forestiers.». Mémoire de maîtrise, Montréal, Université du Québec à Montréal, 77 p. + annexes
- Blais, JR. 1983. «Trends in the frequency, extent, and severity of spruce budworm outbreaks in eastern Canada». *Canadian Journal of Forest research*, vol. 13, no 4, p. 539-547.
- Bouchard, M., D. Kneeshaw et Y. Bergeron. 2006. «Forest dynamics after successive spruce budworm outbreaks in mixedwood forest». *Ecology*, vol. 87, no 9, p. 2319-2329.
- Boulanger, Y., et D. Arseneault. 2004. «Spruce budworm outbreaks in eastern Quebec over the last 450 years». *Canadian Journal of Forest research*, vol. 34, no 5, p. 1035-1043.

- Brisson, J., Y. Bergeron et A. Bouchard. 1988. «Les successions secondaires sur sites mésiques dans le Haut-Saint-Laurent, Québec, Canada». *Canadian journal of botany*, vol. 66, no 6, p. 1192-1203.
- Campbell, E. 2008. «Patrons temporels et spatiaux de la sévérité des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette en relation aux conditions bioclimatiques dans l'est du Canada». Montréal, Sciences biologiques, Université du Québec à Montréal, 211 p.
- Chen, H.Y.H., et R.V. Popadiouk. 2002. «Dynamics of North American boreal mixedwoods». *Environmental Reviews*, vol. 10, p. 137-166.
- Chen, H.Y. H., S. Vasiliauskas, GJ. Kayahara et T. Ilsson. 2009. «Wildfire promotes broadleaves and species mixture in boreal forest». *Forest Ecology and Management*, vol. 257, no 1, p. 343-350.
- Churchill, GB, HH John, DP Duncan et AC Hodson. 1964. «Long-term effects of defoliation of aspen by the forest tent caterpillar». *Ecology*, p. 630-636.
- Cooke, B.J., et F. Lorenzetti. 2006. «The dynamics of forest tent caterpillar outbreaks in Quebec, Canada». *Forest Ecology and Management*, vol. 226, no 1-3, p. 110-121.
- Cooke, B.J., et J. Roland. 2007. «Trembling aspen responses to drought and defoliation by forest tent caterpillar and reconstruction of recent outbreaks in Ontario». *Canadian Journal of Forest research*, vol. 37, p. 1586-1598.
- Dansereau, P-R., et Y. Bergeron. 1993. «Fire history in the southern boreal forest of northwestern Quebec». *Canadian Journal of Forest research*, vol. 23, no 1, p. 25-32.
- Duchesne, L., et R. Ouimet. 2009. «Relationships between Structure, Composition, and Dynamics of the Pristine Northern Boreal Forest and Air Temperature, Precipitation, and Soil Texture in Quebec (Canada)». *International Journal of Forestry Research*, vol. 2009.
- Environnement Canada. 2008. «Archives nationale d'information et de données climatologiques». En ligne. <[www.climate.weatheroffice.ec.gc.ca](http://www.climate.weatheroffice.ec.gc.ca)>. Page consultée en 2009.
- Farrar, J.L. 1996. *Les arbres du Canada*: Les Éditions FIDES, 505 p.
- Finér, L., C. Messier et L. De Grandpré. 1997. «Fine-root dynamics in mixed boreal conifer-broad-leafed forest stands at different successional stages after fire». *Canadian Journal of Forest research*, vol. 27, no 3, p. 304-314.
- Fraver, S., B.G. Jonsson, M. Jonsson et P.A. Esseen. 2008. «Demographics and disturbance history of a boreal old growth *Picea abies* forest». *Journal of Vegetation Science*, vol. 19, no 6, p. 789-798.

- Frelich, L.E., et P.B. Reich. 1995. «Spatial patterns and succession in a Minnesota southern-boreal forest». *Ecological Monographs*, vol. 65, no 3, p. 325-346.
- Galipeau, C., D.D. Kneeshaw et Y. Bergeron. 1997. «White spruce and balsam fir colonization of a site in the southeastern boreal forest as observed 68 years after fire». *Canadian Journal of Forest research*, vol. 27, no 2, p. 139-147.
- Garet, J. 2008. «Influence des caractéristiques de la sénescence sur la possibilité forestière». Mémoire de maîtrise, Québec, Université Laval.
- Gauthier, S. 1991. «Structure génétique et sérotinisme de populations de pin gris, *Pinus banksiana* Lamb., soumises à deux régimes des feux distincts». Montréal, Thèse de doctorat, Université de Montréal, 210 p.
- Gauthier, S., A. Leduc, Y. Bergeron et H. Le Goff. 2008a. «La fréquence des feux et l'aménagement forestier inspiré des perturbations naturelles». In *Aménagement écosystémique en forêt boréale*, p. 61-77: Presses de l'Université du Québec.
- Gauthier, S., M.A. Vaillancourt, A. Leduc, L. De Grandpré, D. Kneeshaw, H. Morin, P. Drapeau et Y. Bergeron. 2008b. *Aménagement écosystémique en forêt boréale*: Presses de l'Université du Québec, 568 p.
- Ghent, AW. 1958. «Mortality of overstory trembling aspen in relation to outbreaks of the forest tent caterpillar and the spruce budworm». *Ecology*, vol. 39, no 2, p. 222-232.
- Goff, F.G., et P.H. Zedler. 1972. «Derivation of species succession vectors». *American Midland Naturalist*, vol. 87, no 2, p. 397-412.
- Greene, DF, et EA Johnson. 2000. «Tree recruitment from burn edges». *Canadian Journal of Forest research*, vol. 30, no 8, p. 1264-1274.
- Greene, DF, J.C. Zasada, L. Sirois, D. Kneeshaw, H. Morin, I. Charron et M.J. Simard. 1999. «A review of the regeneration dynamics of North American boreal forest tree species». *Canadian Journal of Forest research*, vol. 29, no 6, p. 824-839.
- Grondin, P. 1996. «Écologie forestière». In *Manuel de foresterie*, Presses de l'université Laval, p. pp. 133-279. Ste-Foy: Presses de l'Université Laval.
- Harcombe, PA, CJ Bill, M. Fulton, JS Glitzenstein, PL Marks et IS Elsik. 2002. «Stand dynamics over 18 years in a southern mixed hardwood forest, Texas, USA». *Journal of Ecology*, vol. 90, no 6, p. 947-957.
- Harmon, M.E., J.F. Franklin, F.J. Swanson, P. Sollins, SV Gregory, JD Lattin, NH Anderson, SP Cline, NG Aumen et JR Sedell. 1986. «Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems». *Advances in Ecological Research*, vol. 15, p. 133-302.

- Harvey, B.D., A. Leduc, S. Gauthier et Y. Bergeron. 2002. «Stand-landscape integration in natural disturbance-based management of the southern boreal forest». *Forest Ecology and Management*, vol. 155, no 1-3, p. 369-385.
- Heinselman, M.L. 1981. «Fire and succession in the conifer forests of northern North America». *Forest Succession: Concepts and Applications*. Springer-Verlag, New York, p. 374-405.
- Henry, J.D., et J.M.A. Swan. 1974. «Reconstructing forest history from live and dead plant material--an approach to the study of forest succession in southwest New Hampshire». *Ecology*, vol. 55, no 4, p. 772-783.
- Hildahl, V., et W.A. Reeks. 1960. «Outbreaks of the forest tent caterpillar, *Malacosoma disstria* Hbn., and their effects on stands of trembling aspen in Manitoba and Saskatchewan». *The Canadian Entomologist*, vol. 92, no 3, p. 199-209.
- Horn, H.S. 1974. «The ecology of secondary succession». *Annual Review of Ecology and Systematics*, vol. 5, p. 25-37.
- Johnson, E.A., et G.I. Fryer. 1989. «Population dynamics in lodgepole pine-Engelmann spruce forests». *Ecology*, p. 1335-1345.
- Johnson, E.A., K. Miyanishi et H. Kleb. 1994. «The hazards of interpretation of static age structures as shown by stand reconstructions in a *Pinus contorta*--*Picea engelmannii* forest». *Journal of Ecology*, p. 923-931.
- Johnson, E.A. 1992. *Fire and vegetation dynamics: studies from the North American boreal forest*: Cambridge University Press, 144 p.
- Johnstone, J., et F. Chapin. 2006. «Fire Interval Effects on Successional Trajectory in Boreal Forests of Northwest Canada». *Ecosystems*, vol. 9, no 2, p. 268-277.
- Kneeshaw, D., et Y. Bergeron. 1998. «Canopy gap characteristics and tree replacement in the southeastern boreal forest». *Ecology*, vol. 79, no 3, p. 783-794.
- . 1999. «Spatial and temporal patterns of seedling and sapling recruitment within canopy gaps caused by spruce budworm». *Ecoscience*, vol. 6, no 2, p. 214-222.
- Kneeshaw, D., Y. Bergeron et T. Kuuluvainen. 2011. «Forest ecosystem structure and disturbance dynamics across the circumboreal forest». In *The SAGE Handbook of Biogeography*: SAGE.
- Lecomte, N., M. Simard, Y. Bergeron, A. Larouche, H. Asnong et P.J.H. Richard. 2005. «Effects of fire severity and initial tree composition on understorey vegetation dynamics in a boreal landscape inferred from chronosequence and paleoecological data». *Journal of Vegetation Science*, vol. 16, no 6, p. 665-674.

- Légaré, S., D. Paré et Y. Bergeron. 2005. «Influence of aspen on forest floor properties in black spruce-dominated stands». *Plant and soil*, vol. 275, no 1, p. 207-220.
- Legendre, P., et L. Legendre. 1998. *Numerical ecology, 2nd English edition*. Coll. «Developments in environmental modelling»: Elsevier, 853 p.
- Lesieur, D., S. Gauthier et Y. Bergeron. 2002. «Fire frequency and vegetation dynamics for the south-central boreal forest of Quebec, Canada». *Canadian Journal of Forest research*, vol. 32, no 11, p. 1996-2009.
- MacDonald, G.B. 1995. «The case for boreal mixedwood management: an Ontario perspective». *Forestry Chronicle*, vol. 71, no 6, p. 725-734.
- Man, R., et J.A. Rice. 2010. «Response of aspen stands to forest tent caterpillar defoliation and subsequent overstory mortality in northeastern Ontario, Canada». *Forest Ecology and Management*, vol. 260, no 10, p. 1853-1860.
- McCarthy, J. 2001. «Gap dynamics of forest trees: a review with particular attention to boreal forests». *Environmental Reviews*, vol. 9, no 1, p. 1-59.
- Messier, C., R. Doucet, J.C. Ruel, Y. Claveau, C. Kelly et M.J. Lechowicz. 1999. «Functional ecology of advance regeneration in relation to light in boreal forests». *Canadian Journal of Forest research*, vol. 29, no 6, p. 812-823.
- Ministère des ressources naturelles et de la faune (MRNF). 2003. «Fiches descriptives : Livrée des forêts et Tordeuse des bourgeons de l'épinette». In *Ministère des ressources naturelles et de la faune*. En ligne.  
<<http://www.mrnf.gouv.qc.ca/forets/fimaq/insectes/fimaq-insectes-insectes.jsp>>.  
Consulté le 02-02-2009.
- Ministère des ressources naturelles et de la faune (MRNF). 2011. «Zones de végétation et domaines bioclimatiques du Québec». In *Ministère des ressources naturelles et de la faune – Forêt*. En ligne.  
<<http://www.mrnf.gouv.qc.ca/forets/connaissances/connaissances-inventaire-zones-carte.jsp>> Consulté le 25-06-2011.
- Morin, H., D. Laprise et Y. Bergeron. 1993. «Chronology of spruce budworm outbreaks near Lake Duparquet, Abitibi region, Quebec». *Canadian Journal of Forest research*, vol. 23, no 8, p. 1497-1506.
- Moulinier, J., F. Lorenzetti et Y. Bergeron. 2011. «Gap dynamics in aspen stands of the Clay Belt of northwestern Quebec following a forest tent caterpillar outbreak». *Canadian Journal of Forest research*, vol. 41, no 8, p. 1606-1617.

- Nealis, V.G. et D.A. Ortiz. 1996. *Spruce budworm and forest dynamics in a boreal mixedwood stand*. Dans *Proceedings of a workshop: Advancing boreal mixedwood management in Ontario*, 1995, Sault Ste. Marie. No. Fo18-40/1996E. pp. 77-80. (Référence tirée de Chen et Popadiouk, 2002)
- Oliver, C.D., et B.C. Larson. 1996. *Forest stand dynamics*. New York: John Wiley and Sons, Inc., 520 p.
- Paré, D., et Y. Bergeron. 1995. «Above-ground biomass accumulation along a 230-year chronosequence in the southern portion of the Canadian boreal forest». *Journal of Ecology*, vol. 83, no 6, p. 1001-1007.
- Park, A., D. Kneeshaw, Y. Bergeron et A. Leduc. 2005. «Spatial relationship and tree species associations across a 236-year boreal mixedwood chronosequence». *Canadian Journal of Forest research*, vol. 35.
- Payette, S. 2007. «Contrasted dynamics of northern Labrador tree lines caused by climate change and migrational lag». *Ecology*, vol. 88, no 3, p. 770-780.
- Perala, D.A. 1990. «Populus tremuloides Michx. quaking aspen». In *Silvics of North America*, United States Department of Agriculture Forest Service, p. 555-569. Washington, DC.
- Pham, A.T., G. LDe, S. Gauthier et Y. Bergeron. 2004. «Gap dynamics and replacement patterns in gaps of the northeastern boreal forest of Quebec». *Canadian Journal of Forest research*, vol. 34, no 2, p. 353-364.
- Pickett, S.T.A., et GE Likens. 1989. «Space-for-time substitution as an alternative to long-term studies». In *Long-Term Studies in Ecology: Approaches and Alternatives* (ed. GE Likens). New York : Springer-Verlag
- Pothier, D., F. Raulier et M. Riopel. 2004. «Ageing and decline of trembling aspen stands in Quebec». *Canadian Journal of Forest research*, vol. 34, no 6, p. 1251-1258.
- Pothier, D., et F. Savard. 1998. *Actualisation des tables de production pour les principales espèces forestières du Québec*: Ministère des Ressources naturelles, 183 p.
- Römer, A.H., D.D. Kneeshaw et Y. Bergeron. 2007. «Small gap dynamics in the southern boreal forest of eastern Canada: Do canopy gaps influence stand development?». *Journal of Vegetation Science*, vol. 18, no 6, p. 815-826.
- Rowe, JS, et G.W. Scotter. 1973. «Fire in the boreal forest». *Quaternary Research*, vol. 3, no 3, p. 444-464.
- Saldarriaga, J.G., D.C. West, ML Tharp et C. Uhl. 1988. «Long-term chronosequence of forest succession in the upper Rio Negro of Colombia and Venezuela». *Journal of Ecology*, vol. 76, no 4, p. 938-958.

- Shorohova, E., T. Kuuluvainen, A. Kangur et K. Jogiste. 2009. «Natural stand structures, disturbance regimes and successional dynamics in the Eurasian boreal forests: a review with special reference to Russian studies». *Annals of Forest Science*, vol. 66, no 2, p. 201-201.
- Simard, M.J., Y. Bergeron et L. Sirois. 1998. «Conifer seedling recruitment in a southeastern Canadian boreal forest: the importance of substrate». *Journal of Vegetation Science*, vol. 9, no 4, p. 575-582.
- . 2003. «Substrate and litterfall effects on conifer seedling survivorship in southern boreal stands of Canada». *Canadian Journal of Forest research*, vol. 33, no 4, p. 672-681.
- Spies, T. 1997. «Forest stand structure, composition, and function». *Creating a forestry for the 21st century: the science of ecosystem management*, sous la dir. de K.A. Kohm, et J.F. Franklin. p. 11-30. Washington : Island Press
- Taylor, A.R., et H.Y.H. Chen. 2011. «Multiple successional pathways of boreal forest stands in central Canada». *Ecography*. vol. 34, no 2, p. 208-219.
- Taylor, A.R., H.Y.H. Chen et L. VanDamme. 2009. «A review of forest succession models and their suitability for forest management planning». *Forest Science*, vol. 55, no 1, p. 23-36.
- Twolan-Strutt, L. et D.A. Welsh. 1996. *Boreal forest succession: an intensive study of a mixedwood chronosequence*. Dans Ont. Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, *Proceedings of a workshop: Advancing boreal mixedwood management in Ontario*, 17–19 Oct. 1995, Sault Ste. Marie, Ontario Ministry of Natural Resources. Sault Ste. Marie, Ont. Fo18–40/1996E. pp. 81–85. (Référence tirée de Chen et Popadiouk, 2002)
- Vaillancourt, M.A., L. De Grandpré, S. Gauthier, A. Leduc, D. Kneeshaw, Y. Claveau et Y. Bergeron. 2008. «Comment les perturbations naturelles peuvent-elles constituer un guide pour l'aménagement forestier écosystémique?». In *Aménagement écosystémique en forêt boréale*, p. 41-59: Presses de l'Université du Québec.
- Walker, L.R., D.A. Wardle, R.D. Bardgett et B.D. Clarkson. 2010. «The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development». *Journal of Ecology*, vol. 98, no 4, p. 725-736.
- Zackrisson, O. 1977. «Influence of forest fires on the North Swedish boreal forest». *Oikos*, p. 22-32.