

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

CROISSANCE JUVÉNILE APRÈS COUPE DE L'ÉPINETTE NOIRE SUR LA
CEINTURE D'ARGILE DES BASSES TERRES DE LA BAIE JAMES : COMPARAISON
IN SITU DE LA CROISSANCE PASSÉE DU PEUPEMENT RÉCOLTÉ À LA
CROISSANCE ACTUELLE DU PEUPEMENT ISSU DE COUPE

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR

CÉCILE LEROY

NOVEMBRE 2014

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

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

REMERCIEMENTS

Une maîtrise de recherche au Québec représentait pour moi l'occasion de découvrir enfin le pays aux immensités forestières que tout amoureux des forêts a rêvé voir un jour, de relever un nouveau défi professionnel dans le domaine de la recherche et de faire de belles rencontres. L'aventure a comblé toutes mes attentes, et même au-delà.

Pour la chance qu'ils m'ont donnée en me confiant ce projet et pour la confiance qu'ils m'ont accordée pour sa réalisation, je remercie mes directeurs, Alain Leduc et Yves Bergeron. Leur soutien et leur grande disponibilité tout au long de ces trois dernières années ont largement contribué à l'accomplissement de ce mémoire. Je suis consciente de la chance que j'ai eue de travailler pour et avec eux.

Danielle Charron et Marie-Hélène Longpré ont été les clés de voûte de la bonne organisation du projet, tant sur le terrain qu'au laboratoire. C'est grâce à leur travail que les engrenages administratifs et techniques fonctionnent si bien ! J'adresse mes sincères remerciements à Danielle qui, par sa disponibilité permanente, participe largement à notre bien-être au labo et nous prodigue des conseils avisés dans de nombreux domaines.

Merci également aux professionnels de recherche du Centre d'étude de la forêt pour leur disponibilité, leur expertise technique et leur aide dans la réalisation de ma maîtrise : Mélanie Desrochers, Daniel Lesieur, Marc Mazerolle et Luc Lauzon. Aux réviseurs du mémoire, merci pour leurs commentaires constructifs qui ont permis d'améliorer le manuscrit.

À toutes les personnes avec qui j'ai partagé un bout' de route pendant ses trois dernières années, sachez que vous avez tous contribué à rendre cette expérience exceptionnelle. Je pense ici particulièrement à mes valeureux aides de terrain qui, beau temps, mauvais temps, contre mouches noires et maringouins, ont donné de leur personne :

Maïlys Laval et Lucile Muller, présentes dès le début et pour la majorité du terrain, Evan Hovington, Titouan Baërer, Sarah Ferrière, Capucine Carlier, Anne Tremblay-Gratton et Audrey Boutin ; au meilleur aide de labo qu'on puisse rêver avoir : Jean-Bastien Lambert, toujours de bonne humeur et motivé, et à Laurent Torres pour sa grosse job de sablage. Merci à tous pour votre bon travail ; aux permanents de la station de recherche : Raynald Julien, Marie Robin et Igor Drobychev ; aux amis et collègues du labo et d'ailleurs pour les beaux moments passés à Montréal et en Abitibi : Maryse Marchand, Alexander Campbell, Kasia Richer et Emilie Tarroux qui m'ont enseigné les rudiments du terrain, Julien Moulinier, Caroline Trudeau, Julie Fradette, Francis Manka, Pierre Crespín, Philippe Duval... Un merci particulier à Aurélie Suisse Terrier, Annie-Claude Bélisle (ma fervente partenaire aquatique), Albanie Leduc et Nicolas Fauvart pour leur aide technique en statistiques et dans R mais aussi pour leur soutien moral et les discussions partagées autour d'un café qui ont débloqué bien des impasses ! Leur amitié précieuse me permet maintenant de me sentir autant chez moi au Québec qu'en France !

Enfin, merci à ceux sans qui je ne serais pas qui je suis ni où je suis : mes parents, Florence et Daniel, qui m'apportent leur support constant dans les bons et les mauvais moments et qui m'ont donné le goût pour le voyage et les découvertes ; ma grand-mère Suzanne, à qui je dédie ce mémoire, qui a su trouver les mots pour m'encourager à profiter de la vie et à partir de l'autre côté de l'Atlantique. Enfin, et surtout, merci à toi, Johann Housset, mon coéquipier de vie depuis 9 ans déjà, qui nous a offert cette belle opportunité québécoise, qui m'encourage et m'aide à dépasser mes limites, et qui sait surtout faire preuve d'une patience à toute épreuve...

La réalisation de ce projet a été rendue possible par le partenariat financier du FRQNT, de Tembec et de la Chaire de Recherche en Aménagement forestier durable dans le cadre de la bourse de recherche en milieu de pratique « BMP Innovation » CRSNG-FRQNT. Merci à Louis Dumas, superviseur du projet chez Tembec, pour son implication et les précieuses informations qu'il a mises à notre disposition.

TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES FIGURES	vi
LISTE DES TABLEAUX.....	vii
RÉSUMÉ	viii
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
0.1 Problématique.....	1
0.2 État des connaissances.....	4
0.2.1 Processus en jeu dans la forêt boréale résineuse	4
0.2.2 Paludification, feux, coupes et productivité des peuplements.....	9
0.2.3 Conclusion.....	19
0.3 Objectifs du projet	21
CHAPITRE I	
AUGMENTATION DANS LA CROISSANCE JUVÉNILE DE LA GÉNÉRATION	
APRÈS COUPE AVEC PROTECTION DE LA RÉGÉNÉRATION ET DES SOLS EN	
COMPARAISON AVEC LA GÉNÉRATION PRÉCÉDENTE DANS LES FORETS	
D'ÉPINETTE NOIRE DE LA CEINTURE D'ARGILE	
1.1 Résumé	24
1.2 Introduction	25
1.3 Matériel et méthodes.....	28
1.3.1 Aire d'étude.....	28
1.3.2 Choix des sites d'études	29
1.3.3 Design expérimental et choix des arbres-étude	31
1.3.4 Collecte des données	32
1.3.5 Analyses des données.....	36
1.4 Résultats.....	41
1.4.1 Caractéristiques des peuplements étudiés	41
1.4.2 Croissance en hauteur.....	44
1.4.3 Facteurs influençant la croissance en hauteur	46

1.4.4 Croissance radiale moyenne annuelle	55
1.5 Discussion.....	56
1.5.1 Comparaison de la croissance juvénile passée à la croissance juvénile actuelle	56
1.5.2 Croissances juvéniles des CPRS et feu récent.....	58
1.5.3 Conséquences pour l'aménagement forestier	60
1.6 Conclusions	61
1.7 Remerciements	62
ANNEXE A	
ANNÉE DE LA COUPE AVEC PROTECTION DE LA RÉGÉNÉRATION ET DES SOLS OU DU DERNIER FEU DE CHAQUE SITE	65
ANNEXE B	
CALCUL DES INDICES DE QUALITÉ STATION (IQS).....	66
ANNEXE C	
CROISSANCE RADIALE MOYENNE ANNUELLE CORRESPONDANTE À LA CROISSANCE EN HAUTEUR MOYENNE ANNUELLE ANALYSÉE	67
ANNEXE D	
DÉTAIL DES CARACTÉRISTIQUES DES PEUPLEMENTS ÉTUDIÉS PAR SITE	68
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	74
BIBLIOGRAPHIE.....	77

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
0.1 Dynamique des peuplements naturels proposée pour l'épinette noire dans la zone boréale.....	16
0.2 Représentation de la structuration potentielle d'un peuplement mûr d'épinettes noires issu de feu	16
1.1 Localisation de l'aire d'étude et des sites échantillonnés	30
1.2 Schématisation du design expérimental	32
1.3 Comparaison de la croissance en hauteur moyenne entre les deux générations d'un même site (CPRS/SP).....	44
1.4 Représentation graphique de l'effet de la taille et de l'âge des tiges au moment de la perturbation sur la croissance en hauteur moyenne pour les origines CPRS et FR	46
1.5 Effet de l'épaisseur totale de matière organique sur la croissance des parterres de coupe (CPRS), feux récents (FR) et séparateurs de coupe (SP).	48
1.6 Comparaison des résidus de la régression linéaire Croissance en hauteur moyenne annuelle – Epaisseur de MO par origine de peuplement.....	49
1.7 Croissance radiale moyenne annuelle des tiges en fonction du DHC initial	55

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
1.1 Résultats du calcul de l'AICc des modèles retenus pour expliquer la croissance en hauteur moyenne des CPRS et FR puis des SP.....	51
1.2 Résultats des inférences multimodèles basées sur l'AICc de chaque modèle pour les origines CPRS et FR et pour l'origine SP.....	52
1.3 Résultats des analyses chimiques menées sur les sites d'étude : ratio C/N (moyenne \pm écart-type), pH H ₂ O (moyenne \pm écart-type)	54
1.4 Résultats de l'ANOVA à deux critères : Horizon de matière organique et Origine du peuplement et du terme d'interaction Horizon*Origine vérifiant l'effet de ces deux traitements sur le ratio C/N et le pH H ₂ O des sols organiques...	54
A.1 Année de la dernière coupe ou du dernier feu pour chaque site étudié	65
D.1 Temps depuis la dernière CPRS/le dernier feu et Âge moyen des tiges des peuplements étudiés en 2010 - Moyenne \pm écart-type (âges extrêmes)	68
D.2 Hauteurs moyennes des tiges des sites d'études : avant perturbation pour les CPRS (CPRS ₀) et en 2010 (CPRS ₂₀₁₀ , SP ₂₀₁₀ et FR ₂₀₁₀) - Moyenne \pm écart-type.....	69
D.3 Mode de régénération (pourcentage minimum de marcottes) et succès de la régénération des parterres de coupe et feu récent.....	70
D.4 Détail des croissances moyennes de chaque site pour chaque origine : croissance en hauteur moyenne annuelle entre 2005 et 2010 (cm/an) pour les tiges des sites CPRS et FR et croissance en hauteur moyenne annuelle entre 1 et 2 m pour les tiges des sites SP (cm/an) – Moyenne \pm écart-type	71
D.5 Résultats des calculs d'Indices Qualité Station moyens par site (IQS 50) d'après Mailly et Gaudreault (2005)	72
D.6 Épaisseurs moyennes de matière organique par site : Épaisseur totale (CPRS-FR) / Épaisseur à l'installation des tiges (SP) (cm) - Moyenne \pm écart-type.....	73

RÉSUMÉ

La pessière à mousses ou à éricacées de l'est du Canada est l'un des domaines bioclimatiques où l'exploitation ligneuse est la plus intensive. Des études montrent que, dans ces forêts paludifiées, la coupe avec protection de la régénération et des sols (CPRS), pratiquée depuis les années 1990, en empêchant toute réduction de l'épaisseur de matière organique, peut entraîner une moindre productivité des peuplements de génération en génération. Peu de données sont disponibles sur la croissance des peuplements après CPRS en milieu paludifié et les processus qui régissent cette croissance.

Ce projet se proposait de confirmer et d'expliquer l'existence d'une différence de croissance in situ entre deux générations successives d'épinettes noires après CPRS. La première génération est issue de feux anciens et la deuxième de la CPRS de cette forêt. Des analyses de tiges ont été utilisées pour comparer la croissance en hauteur juvénile de la régénération issue de CPRS à celle du peuplement précédent dont des témoins persistent dans les séparateurs secs des coupes. Les croissances mesurées ont été mises en perspective avec celles de peuplements issus de feux récents. Notre hypothèse était que les peuplements issus de CPRS devraient être moins productifs que les peuplements naturels qui étaient en place avant la coupe, eux-mêmes moins productifs que les peuplements issus de feu récent, en lien avec les meilleures conditions climatiques de croissance actuelles. Onze sites ont été sélectionnés selon un gradient de productivité potentielle déterminée par l'épaisseur de matière organique. 320 tiges d'avenir de CPRS, 160 tiges marchandes de séparateurs et 120 tiges d'avenir de feu récent ont été récoltées selon la méthode du quadrat centré sur le point. Des mesures d'épaisseur de matière organique, de recouvrement des strates muscinale, herbacée et éricacée et d'allométrie ont été prises et le mode de régénération des tiges (semis/marcotte) a été déterminé afin d'expliquer les différences de croissance observées selon l'origine des peuplements. L'effet de ces variables sur la croissance a été testé par le biais de modèles mixtes linéaires. Nos résultats montrent que les peuplements issus de CPRS ont une croissance en hauteur significativement supérieure à celle de la forêt d'origine (en moyenne $13,9 \pm 6,6$ cm/an contre $8,4 \pm 0,7$ cm/an). Les mauvaises performances de la forêt d'origine sont dues à sa date d'installation après feu plus tardive qu'attendue, résultant en une croissance sous couvert de la majorité des tiges. Cependant, la croissance après CPRS est significativement inférieure à celle observée dans des brûlis récents ($18,9 \pm 6,3$ cm/an en moyenne), dans lesquels le feu a réduit l'épaisseur de la matière organique. Nos résultats suggèrent que, dans les CPRS, le plein potentiel de croissance attendu par les aménagistes n'est toujours pas atteint quinze ans après coupe.

Les méthodes de préparation de terrain visant la réduction de l'épaisseur de matière organique semblent prometteuses pour maintenir ou accroître la productivité de ces peuplements paludifiés. Toutefois, nos résultats montrent que l'épaisseur de matière

organique n'est pas le seul facteur conditionnant la productivité des peuplements. Les feux semblent avoir d'autres effets positifs, notamment au niveau de la qualité de la matière organique résiduelle. Des mesures prospectives sur la chimie des sols réalisées dans nos sites d'étude le laissent supposer. D'autres techniques de préparation de terrain devraient donc être envisagées afin de réduire l'écart de productivité entre feux et coupes.

Les résultats de ce projet ont permis d'accroître les connaissances sur la croissance après perturbations de l'épinette noire en conditions limitantes, afin que les aménagistes puissent élaborer et appliquer des stratégies et des pratiques d'aménagement forestier durable, tenant compte de la productivité de l'espèce dans ces secteurs paludifiés.

Mots-Clés : épinette noire (*Picea mariana*) ; paludification ; croissance en hauteur ; coupe avec protection de la régénération et des sols (CPRS) ; feux.

INTRODUCTION GÉNÉRALE

0.1 Problématique

L'épinette noire (*Picea mariana* (Mill) BSP) est l'un des conifères les plus abondants et ayant la plus grande aire de répartition d'Amérique du nord (Viereck et Johnston, 1990). Dans les régions forestières boréales de l'Est canadien (Ontario, Québec et Terre-Neuve – Labrador) ainsi qu'en Alaska, elle forme de grands massifs forestiers continus dont elle est l'espèce dominante : le domaine bioclimatique de la pessière noire à mousses (Rowe 1972 ; Saucier *et al.*, 2009 ; Viereck et Johnston, 1990). Suite à la remontée des exploitations forestières intensives vers le Nord à partir des années 1970, la pessière noire à mousses soutient à présent une importante industrie forestière dans plusieurs régions (Boucher *et al.*, 2009 ; Viereck et Johnston, 1990), notamment au Québec, où elle couvre 27% du territoire (Robitaille et Saucier, 1998 ; Saucier *et al.*, 2009).

Les pessières noires nord-américaines situées sur des dépôts à texture fine et avec une topographie plane, comme par exemple la ceinture d'argile ou le till de Cochrane de l'est du Canada, sont caractérisées par un phénomène naturel de paludification (accumulation de matière organique dans le temps) (Lavoie *et al.*, 2005 ; Taylor *et al.*, 1988). Les associations végétales caractéristiques de ces secteurs sont les pessières noires à mousses ou à éricacées (Blouin et Berger, 2005 ; Saucier *et al.*, 2009). Le développement de sols épais, recouverts d'une végétation très compétitive (sphaignes, éricacées), provoque généralement un ralentissement de croissance de l'épinette noire. Cela a des conséquences sur l'évolution de la productivité des peuplements (Inderjit et Mallik, 1997 ; Lafleur *et al.*, 2010b ; Lavoie *et al.*, 2007c ; Simard *et al.*, 2007 ; Thiffault *et al.*, 2004).

Dans la succession naturelle de la pessière noire à mousses, la paludification est naturellement régulée par le feu (Fenton *et al.*, 2005 ; Simard *et al.*, 2007). Les feux de forte

sévérité ont un impact important sur les sols et offrent la possibilité de renverser le processus successional de paludification (Simard *et al.*, 2007). Ainsi, avec leurs degrés d'intensité et de sévérité variables aussi bien à petite qu'à grande échelle, les feux ont façonné une mosaïque de peuplements productifs (avec de plus faibles épaisseurs de matière organique, suite à des feux sévères) et improductifs (épaisseurs importantes, feux peu sévères) (Fenton *et al.*, 2005 ; Rab, 1996).

Les activités humaines ont un impact sur cette mosaïque naturelle. Le feu a progressivement été remplacé comme perturbation majeure par les coupes forestières (Perera et Baldwin, 2000). D'un système traditionnel d'exploitations par coupe totale, plusieurs provinces canadiennes, dont le Québec et l'Ontario, ont introduit dans leur politique forestière des coupes avec protection de la régénération préétablie et des sols (CPRS au Québec, CLAAG en Ontario) (Groot, 1995 ; Ministère des Forêts, 2013). Cette méthode d'exploitation a été adoptée afin de répondre aux inquiétudes environnementales vis-à-vis des coupes rases et de leurs effets sur l'intégrité biologique des écosystèmes forestiers (Ministère des Forêts, 2013). Par ailleurs, plusieurs études avaient montré le potentiel économique de la régénération déjà établie avant coupe (principalement issue de marcottage). Elle permet un gain de temps sur la rotation des coupes dans ces peuplements, en évitant la période d'installation des semis après coupe, délai estimé à une quinzaine d'années (Doucet, 1988 ; Doucet et Boily, 1986 ; Horton et Groot, 1987 ; Lussier *et al.*, 1992 ; Morin et Gagnon, 1991, 1992 ; Paquin et Doucet, 1992).

Dans ces régions nordiques sous aménagement forestier, la première révolution forestière arrive à son terme dans les peuplements mûrs de forêts « naturelles » régénérées après des feux relativement anciens (> 100 ans). L'industrie forestière doit donc se tourner vers les peuplements régénérés par les coupes qu'elle y a réalisées et ainsi gérer des stocks en constant renouvellement. Dans les secteurs paludifiés, en termes d'effet sur la croissance, les CPRS se rapprocheraient davantage de feux peu sévères ayant peu d'impact sur l'épaisseur de matière organique accumulée. Elles ne favoriseraient donc pas l'établissement de bons microsites de croissance pour la régénération (Fenton *et al.*, 2005 ; Lafleur *et al.*, 2010a ; Lavioie *et al.*, 2007c). L'industrie s'inquiète donc des délais de régénération et de la moindre productivité accusés par l'épinette noire issue de CPRS, dans ces secteurs (Boily et Doucet,

1993 ; Groot et Hökkä, 2000 ; Lafleur *et al.*, 2010b ; Ruel *et al.*, 2004). Le calcul de la possibilité forestière (CPF) repose sur de bonnes connaissances et prévisions du développement des peuplements après coupe (délai de régénération, croissance potentielle et composition). Pour certains sites, des délais de récolte sont appliqués au CPF, par précaution, mais la valeur de ces délais reste incertaine en l'absence de connaissances solides sur le sujet (Nappi, 2013). Ces dernières années, les recherches se sont concentrées sur le phénomène de paludification et ses conséquences sur la productivité forestière ainsi que les techniques d'aménagement permettant d'améliorer ou de restaurer la productivité de ces secteurs (Bonan et Shugart, 1989 ; Fenton *et al.*, 2005 ; Glebov et Korzukhin, 1992 ; Greene *et al.*, 1999 ; Lafleur *et al.*, 2010a ; Lafleur *et al.*, 2010b ; Lavoie *et al.*, 2005 ; Renard, 2010 ; Simard *et al.*, 2007 ; Van Cleve et Alexander, 1981).

Les études précédemment menées pour comparer la croissance de peuplements après coupe et après feu ont été réalisées sur des sites différents, d'âge différent (chronoséquence), ou en comparant des coupes à des feux du même âge (Lafleur *et al.*, 2010b ; Lavoie *et al.*, 2007a ; Lavoie *et al.*, 2007c ; Lussier *et al.*, 1992). Cela présente l'inconvénient de travailler sur des sites ayant potentiellement des environnements de croissance différents (Lecomte *et al.*, 2006a ; Lecomte *et al.*, 2005). De plus, les comparaisons y sont principalement basées sur des mesures de hauteur totale des peuplements. On y fait peu souvent référence à la hauteur initiale des tiges préétablies au moment de la coupe ou de la perturbation. Enfin, il existe peu ou pas de données sur la croissance des peuplements d'épinettes noires en général dans les milieux paludifiés, que ce soit après des feux d'origine naturelle (données souvent issues de feux dirigés d'origine anthropique) ou après CPRS (Pothier *et al.*, 1995 ; Pothier *et al.*, 2003a).

Dans un contexte d'aménagement forestier écosystémique et de remise en question des méthodes d'exploitation pratiquées dans la pessière noire à mousses et à éricacées de l'est canadien (CPRS ou CLAAG), le développement des connaissances sur l'évolution de la croissance des peuplements et la compréhension des facteurs qui la régissent est essentiel pour assurer une gestion durable de cet écosystème (Nappi, 2013).

0.2 État des connaissances

Cette revue de littérature comprend deux sections. Une première partie décrit les processus qui régissent la dynamique de la pessière noire à mousses du nord-est canadien : la paludification, les feux et les coupes forestières. Les connaissances liées aux effets de la paludification, de sa régulation par les feux de forêt et aux effets des coupes avec protection de la régénération préétablie et des sols, sur la croissance et la productivité des peuplements, seront ensuite discutés.

0.2.1 Processus en jeu dans la forêt boréale résineuse

0.2.1.1 La paludification : causes et mécanismes d'accumulation

La paludification peut avoir deux origines différentes : une origine édaphique due à des situations topographiques humides, où le haut niveau hydrostatique favorise la croissance des plantes liées aux tourbières (carex, sphaignes) (processus allogénique) et une origine purement successionnelle, où le temps depuis feu régit l'épaisseur accumulée (Fenton *et al.*, 2005 ; Foster, 1985 ; Lavoie *et al.*, 2007c ; Lavoie *et al.*, 2005 ; Lecomte *et al.*, 2006a ; Simard *et al.*, 2009 ; Simard *et al.*, 2007). La paludification successionnelle provient de la succession de la couverture végétale en forêt : litière acide de l'épinette noire (Prescott *et al.*, 2000 ; Renard, 2010 ; Weber et Cleve, 1981) et accumulation verticale des mousses et des sphaignes non décomposées (processus autogénique) (Fenton et Bergeron, 2006 ; Renard, 2010). Dans la plupart des paysages, les deux types de paludification sont confondus et difficiles à différencier, la topographie modulant le taux de paludification successionnelle (Fenton *et al.*, 2005 ; Lavoie *et al.*, 2005 ; Simard *et al.*, 2009 ; Simard *et al.*, 2007).

Le sous-étage de la pessière noire à mousses est principalement composé d'arbustes d'éricacées (*Vaccinium angustifolium* Ait., *Vaccinium myrtilloides* Michx., *Rhododendron groenlandicum* (Oeder) Kron & Judd, *Kalmia angustifolia* L.), et la strate du sol est dominée par les hypnacées (*Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) DeNot., et *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp.) ou les sphaignes (*Sphagnum* spp.)

(Lecomte *et al.*, 2005 ; Simard *et al.*, 2007). Ces espèces sont adaptées aux sols froids et humides paludifiés (Lavoie *et al.*, 2005 ; Oechel et Van Cleve, 1986). Les sphaignes sont reconnues comme un agent de paludification dans les zones froides et humides en raison de l'expansion des tapis de sphaignes depuis les tourbières aux forêts voisines (Andrus, 1986 ; Lavoie *et al.*, 2005). Dans la pessière, la paludification est associée à un changement dans la communauté des bryophytes, survenant entre 30 et 40 ans après feu. Des colonies de sphaignes recouvrent alors progressivement le tapis de mousses hypnacées d'origine (Fenton *et al.*, 2007). Cinq facteurs influencent l'établissement d'un couvert croissant de sphaignes : un climat froid et humide, la géomorphologie, les propriétés chimiques et physiques des sols et la géologie, la biogéographie, et les activités humaines (Charman, 2002 ; Crawford *et al.*, 2003 ; Gorham, 1957 ; Halsey *et al.*, 1997 ; Halsey *et al.*, 1998 ; Heinselman, 1975 ; Kuhry *et al.*, 1993 ; Simard *et al.*, 2009). La productivité et la distribution des sphaignes sont influencées par la température moyenne, le niveau de la nappe d'eau du sol (Gerdol, 1995 ; Grosvernier *et al.*, 1997 ; Lavoie *et al.*, 2005 ; Moore, 1989 ; Noble *et al.*, 1984), la disponibilité de lumière (Bisbee *et al.*, 2001 ; Fenton *et al.*, 2007 ; Gerdol, 1995) et les caractéristiques de la tourbe (Grosvernier *et al.*, 1997 ; Lavoie *et al.*, 2005).

Les sphaignes augmentent l'humidité et diminuent la température du sol davantage que les mousses hypnacées car elles attirent l'eau depuis le sous-sol minéral jusque dans l'horizon organique et l'y retiennent (Sveinbjornsson et Oechel, 1992). Elles génèrent une matière organique dite récalcitrante à la décomposition favorisant ainsi son accumulation et son rôle d'isolant thermique (Charman, 2002 ; Lavoie *et al.*, 2005 ; Simard *et al.*, 2007 ; Van Cleve *et al.*, 1983). En favorisant les températures froides du sol et, dans certains secteurs, le permafrost, les sphaignes réduisent les taux de décomposition de matière organique, l'activité microbienne, et la disponibilité des nutriments (Lavoie *et al.*, 2005 ; Payette et Rochefort, 2001 ; Sveinbjornsson et Oechel, 1992 ; Van Cleve et Viereck, 1981). Ces processus sont également favorisés par les arbustes d'éricacées (Bloom et Mallik, 2006). Tout cela favorise encore une fois l'accumulation de matière organique et donc la paludification (Lavoie *et al.*, 2005 ; Oechel et Van Cleve, 1986).

Le climat froid et humide, la topographie plane (plaines brisées par de légères ondulations ou crêtes), et un dépôt superficiel résistant à la pénétration de l'eau (argiles et

argiles compactées du till de Cochrane) rendent la Ceinture d'Argile très favorable à la formation de tourbe et à la paludification du paysage (Lavoie *et al.*, 2005 ; Riley, 1994 ; Wilde *et al.*, 1954).

0.2.1.2 Régulation naturelle de la paludification par les feux de forêt

Dans les paysages perturbés naturellement par le feu, les sols paludifiés sont au moins partiellement consumés par les feux qui régénèrent les peuplements, ce qui facilite l'installation de la nouvelle génération d'arbres (Fenton *et al.*, 2005).

Cycle de feux

Le sous-domaine bioclimatique de la pessière noire à mousses de l'ouest (Robitaille et Saucier, 1998), où se situe notre projet, est caractérisé par un cycle de feu historique relativement court (100 à 200 ans) résultant en un paysage forestier majoritairement équien (Bergeron *et al.*, 2001 ; Morneau, 2009). La fréquence des feux dans la zone d'étude a cependant diminué d'un cycle de 150 ans à un cycle d'environ 300 ans depuis le Petit Âge Glaciaire (PAG) (Bergeron *et al.*, 2001). Cet allongement du cycle de feu après PAG est lié à une réduction de la fréquence des épisodes de sécheresse (mais aussi, bien que dans une moindre mesure, au développement des activités humaines au début du 20^e siècle dans la région) (Bergeron et Archambault, 1993 ; Bergeron *et al.*, 2001). Avec le vieillissement des forêts lié à des cycles de feux plus longs, la canopée s'ouvre par sénescence et permet la colonisation du sous-bois par les sphaignes, donc l'accumulation de matière organique (Fenton *et al.*, 2005 ; Renard, 2010). La longueur des cycles de feux observée dans la Ceinture d'argile peut ainsi être rétroactivement expliquée par l'abondance des milieux humides résultant de cette accumulation de matière organique (Bergeron *et al.*, 2001).

Avec les changements climatiques actuels, on s'attend à une réduction du cycle de feu dans le secteur; avec une fréquence de feu plus élevée d'ici 2100. Plusieurs modèles prévisionnels des feux pour la forêt boréale à l'est du Canada concluent à une augmentation des superficies brûlées (Amiro *et al.*, 2009 ; Bergeron *et al.*, 2010 ; Flannigan *et al.*, 2009 ;

Le Goff *et al.*, 2009 ; Terrier *et al.*, 2012) et de l'occurrence des feux (Flannigan *et al.*, 2009 ; Girardin et Mudelsee, 2008 ; Terrier *et al.*, 2012 ; Wotton *et al.*, 2010).

Sévérité des feux naturels

La sévérité d'un feu peut être définie comme l'effet global du feu sur l'écosystème. Elle inclue les dégâts causés aux arbres, leur mortalité (Greene *et al.*, 2004 ; Lecomte *et al.*, 2005) ainsi que la quantité de matière organique brûlée (ou profondeur de brûlage) (Jayen *et al.*, 2006 ; Miyanishi et Johnson, 2002 ; Vaillancourt *et al.*, 2008). En pratique, il n'est pas toujours possible de connaître l'épaisseur de matière organique présente avant le feu et il est souvent fait référence à l'épaisseur de matière organique résiduelle pour estimer la sévérité d'un feu (Lecomte *et al.*, 2005 ; Lecomte *et al.*, 2006b ; Nguyen-Xuan *et al.*, 2000 ; Simard *et al.*, 2007). Une épaisseur supérieure à 40 cm de matière organique 50 ans après feu serait indicatrice d'un feu peu sévère, mais la valeur seuil ne fait pas consensus. Elle dépend également de la situation géographique et du niveau d'humidité des sites (Fenton *et al.*, 2005). En règle générale, il est considéré qu'un feu sévère brûle la couche organique en profondeur, parfois jusqu'à l'horizon minéral, éliminant en même temps les couches d'hypnes et de sphaignes (Lavoie *et al.*, 2005 ; Lutz, 1960 ; Miyanishi et Johnson, 2002). Un feu de faible sévérité ne consomme qu'une petite partie du sol organique (Miyanishi et Johnson, 2002).

La sévérité de brûlage du sol varie énormément entre les feux et au sein d'un même feu, générant ainsi une mosaïque de profondeurs de brûlage (Johnstone et Chapin, 2006 ; Lecomte *et al.*, 2006a ; Miyanishi et Johnson, 2002). La sévérité des feux naturels est donc un facteur clé dans la détermination de l'épaisseur du sol forestier et, de ce fait, dans la structure et la productivité des peuplements.

Les cycles de feux longs qui caractérisent les paysages boréaux de l'est du Canada (Bergeron *et al.*, 2004 ; Foster, 1985) permettent l'accumulation d'épaisses couches de matière organique pendant les intervalles de temps sans feu (Simard *et al.*, 2009). Ces couches épaisses de matière organique maintiennent un certain niveau d'humidité dans les sols (Lavoie *et al.*, 2005). Les feux de tourbe profonds sont donc très rares dans cette région car ils requièrent des conditions très sèches (Lavoie *et al.*, 2005). Cette rareté serait accentuée

par la lutte contre les incendies de forêt qui, bien que n'ayant pas d'effet sur les surfaces brûlées, auraient un effet sur la combustion des couches organiques après le passage du front de feu, en supprimant les feux de braise (« smoldering fires ») (Certini, 2005).

On assiste à une sorte de boucle de rétroaction négative car plus l'épaisseur de matière organique est importante, plus le site est humide et moins le feu, même intense, arrive à brûler une quantité importante de sol, ce qui contribue au maintien et à l'expansion de la paludification à l'échelle du paysage (Lavoie *et al.*, 2007a).

0.2.1.3 Bref historique des types de coupes

Historiquement, la forêt était récoltée par coupe totale, caractérisée par une forte perturbation des sols et la destruction de la végétation préexistante à la coupe, souvent suivie d'une plantation (Keenan et Kimmins, 1993 ; Lafleur *et al.*, 2010b ; McRae *et al.*, 2001).

Depuis l'application de la Loi sur les forêts au Québec en 1988, et dans un effort pour réduire l'érosion des sols et diminuer les coûts de régénération artificielle après coupe rase, les compagnies forestières œuvrant dans la zone boréale de l'est canadien se sont tournées dans les années 1990 vers un système d'exploitation connu sous le nom de « coupe avec protection de la régénération et des sols » (CPRS) au Québec et « Careful Logging Around Advanced Growth » (CLAAG) en Ontario (Groot, 1995 ; Groot *et al.*, 2005 ; Ministère des Forêts, 2013).

Les multiples difficultés rencontrées pour assurer la régénération après coupe des peuplements d'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP), l'espèce la plus recherchée par l'industrie papetière au Québec, en faisait une cible privilégiée pour la pratique de cette méthode sylvicole. En effet, les vieilles forêts naturelles d'épinette noire de l'est canadien renferment de grandes quantités de régénération en sous-bois (Morin et Gagnon, 1992 ; Stanek, 1961, 1968), assurant une régénération adéquate des peuplements (Morin et Gagnon, 1991). Cette régénération est surtout constituée de marcottes (Doucet, 1988) et présente l'avantage, contrairement aux peuplements issus de coupe rase ou de feu, de posséder des

arbres d'une certaine hauteur immédiatement après la coupe (Morin et Gagnon, 1991, 1992 ; Pothier *et al.*, 1995). De plus, des études menées sur les sols tourbeux de la plaine d'argile du nord-est de l'Ontario et du Québec, mais aussi dans des sites plus riches au Lac Saint Jean et au Témiscamingue, ont montré que les peuplements issus de régénération préétablie ont une productivité acceptable en terme de volume de bois après 50 à 70 ans de croissance (Horton et Groot, 1987 ; Morin et Gagnon, 1991 ; Pothier *et al.*, 1995 ; Stanek, 1968). Les rendements sont même comparables à ceux de peuplements naturels issus de feu dans les sites les plus riches, surtout si des tiges de grande taille ont été préservées (Doucet et Boily, 1986 ; Lussier *et al.*, 1992 ; Morin et Gagnon, 1992 ; Ruel *et al.*, 2004). Tous ces arguments ont contribué à l'expansion des CPRS et des CLAAG dans la pessière.

La CPRS (ou CLAAG) est conçue pour protéger non seulement la régénération préétablie mais également l'horizon organique des sols dans des bandes de 10 à 15 m de largeur. Les opérateurs de machinerie d'exploitation sont obligés par la loi à limiter la perturbation des sols à seulement 25% de la surface totale de la coupe, en circulant sur des chemins restreints (Ministère des Forêts, 2013 ; MRNFQ, 2003). Ces coupes se font généralement l'hiver, lorsque les sols sont gelés et donc moins sensibles à la perturbation et à la compaction liées à l'extraction du bois et à la circulation des engins (Lafleur *et al.*, 2010a ; Lafleur *et al.*, 2010b). Dans ces forêts, la préparation des sites par le feu n'est pas permise ; par conséquent, l'horizon de mousses hypnacées et sphagnacées est laissé en grande partie intact (Groot *et al.*, 2005).

0.2.2 Paludification, feux, coupes et productivité des peuplements

En Amérique du Nord, qu'elle soit d'origine édaphique ou successionnelle ou un mélange des deux, la paludification est associée à un déclin dans la croissance et la productivité des forêts d'épinette noire (Lavoie *et al.*, 2005 ; Munson et Timmer, 1989a ; Prévost *et al.*, 2001 ; Simard *et al.*, 2007). Le déclin à long terme de la productivité des forêts boréales a été largement étudié au cours des dernières décennies. Les approches par chronoséquence et par cohortes démontrent des déclins dans la productivité des peuplements

d'épinette noire de 50 à 80% avec l'augmentation de la paludification (Fenton *et al.*, 2005 ; Simard *et al.*, 2007 ; St-Denis *et al.*, 2010). Une petite différence de profondeur de l'horizon organique se transforme en de grandes différences de productivité en raison de la relation non linéaire entre l'épaisseur de matière organique et la productivité (Simard *et al.*, 2007).

0.2.2.1 Différences de croissance et de productivité entre feux et coupes

A l'échelle du paysage, le régime des feux (fréquence, sévérité) contrôle la paludification et la productivité forestière à travers ses effets sur les couches de matière organique (Brais *et al.*, 2000 ; Fenton *et al.*, 2005 ; Simard *et al.*, 2009 ; Simard *et al.*, 2007). Un feu sévère dans la cime et au niveau du sol est à même de redémarrer la succession forestière à son début et de renverser le processus de paludification (Kimmins, 1996 ; Ryan, 2002 ; Simard *et al.*, 2009).

La perte de productivité après feu peu sévère semble être due à la fois à un recrutement initial faible, à un plus faible taux de croissance des arbres et à une canopée maintenue ouverte tout au long de la succession (Lecomte *et al.*, 2006a ; St-Denis *et al.*, 2010). Les peuplements qui colonisent après des feux peu sévères restent ouverts tout au long de la succession alors que des peuplements comparables établis après des feux sévères se ferment rapidement (Lecomte *et al.*, 2006a ; Lecomte *et al.*, 2005). L'ouverture des peuplements augmente la probabilité des événements de gelée tardive au printemps et de gelée précoce en été (Dy et Payette, 2007 ; Langvall et Örlander, 2001). Elle favorise la compétition des éricacées et des sphaignes par apport de lumière (Fenton *et al.*, 2007 ; Lavoie *et al.*, 2005).

Certaines études suggèrent que les techniques forestières actuelles (CPRS, CLAAG), en minimisant les perturbations faites aux sols lors des exploitations, imitent les effets d'un feu de faible sévérité. Les CPRS stimuleraient donc le phénomène de paludification, transformant ainsi progressivement des sites productifs en sites peu productifs (Fenton *et al.*, 2005 ; Lafleur *et al.*, 2010a ; Lafleur *et al.*, 2010b ; Lavoie *et al.*, 2007a). Le maximum de la croissance en hauteur apparaît plus tard et à un niveau inférieur dans les peuplements coupés par CPRS par rapport aux peuplements issus de feux (Lafleur *et al.*, 2010a ; Lussier *et al.*,

1992 ; Morin et Gagnon, 1992 ; Paquin et Doucet, 1992 ; Pothier *et al.*, 1995 ; Ruel *et al.*, 2004). Bien que les peuplements coupés possèdent un avantage de taille initiale en comparaison avec les peuplements brûlés, un rendement similaire à celui de peuplements issus de feu a été observé après CPRS (Ruel *et al.*, 2004). La meilleure croissance après feu pourrait en partie être expliquée par le délai d'acclimatation des tiges après coupe (Ruel *et al.*, 2004). En effet, les marcottes sont plus adaptées à l'ombrage que les semis d'épinette noire, ce qui expliquerait une moins bonne adaptation aux nouvelles conditions de croissance en pleine lumière (Grondin *et al.*, 2000).

Les méthodes de récolte qui perturbent sévèrement les sols organiques, et, par conséquent, miment davantage les effets d'un feu sévère, pourraient favoriser la restauration de la productivité du peuplement (Fenton *et al.*, 2005 ; Lafleur *et al.*, 2010a ; Lafleur *et al.*, 2010b ; Lavoie *et al.*, 2006, 2007b ; Renard, 2010 ; Thiffault *et al.*, 2004). Les coupes rases estivales pourraient produire des niveaux de productivité des peuplements comparables à ceux observés après des brûlis de sols de haute sévérité (Lafleur *et al.*, 2010a). Toutefois, même si des similarités existent, les feux et les coupes ont une gamme d'effets distincts sur les sols de la forêt boréale (Lavoie *et al.*, 2005). La perturbation des sols est relativement égale à travers le peuplement coupé alors qu'après feu, la sévérité est hétérogène. L'exploitation peut aussi accroître la compaction des sols et l'orniérage (Brais et Camiré, 1998 ; Harvey et Brais, 2002). Elle a aussi une influence significative sur le cycle des nutriments, en éliminant de grandes quantités de nutriments contenues dans la biomasse des arbres (Lavoie *et al.*, 2005 ; McRae *et al.*, 2001).

Mais ces différences de croissance et de productivité s'expliquent principalement par les effets différents des deux types de perturbations sur les facteurs régissant la paludification : accumulation de matière organique, couvert de la végétation compétitive, microsites de croissance, cycle des nutriments.

0.2.2.2 Accumulation de matière organique et distribution verticale des racines

D'après Simard *et al.* (2009), le déclin le plus important dans la productivité des peuplements se produit lorsque les 20 à 40 premiers centimètres de matière organique sont accumulés (une chute d'environ 50% de productivité). Les racines d'épinette noire sont généralement confinées dans les 20-30 premiers cm à la surface du sol (Simard *et al.*, 2007). La chute nette de productivité des arbres associée à l'accumulation des 20-40 premiers cm de matière organique correspond donc à la transition entre un état où les racines des arbres sont localisées dans le sol minéral riche en nutriments et un état où la plupart des racines sont localisées dans l'horizon organique acide, où la disponibilité des nutriments est faible (Simard *et al.*, 2009 ; Simard *et al.*, 2007). Le temps nécessaire à ce changement d'horizon d'enracinement est de 100 à 200 ans après feu. Cela suggère qu'un déclin initial de la productivité se produit après le déclin de la 1^{ère} cohorte¹ d'arbres (Lecomte *et al.*, 2006a ; Simard *et al.*, 2007).

Après un feu de forte sévérité, les arbres de la cohorte dominante ont une importante proportion de leur système racinaire situé dans le sol minéral. En l'absence prolongée de feu, cette zone d'enracinement remonte graduellement à mesure de l'accumulation de matière organique (Bannan, 1942 ; DesRochers et Gagnon, 1997 ; LeBarron, 1945), jusqu'à ce que les arbres de la cohorte dominante et des cohortes suivantes (généralement issues de marcottage) n'aient quasiment plus de racines dans le sol minéral environ 700 ans après feu (Simard *et al.*, 2007). Pour les peuplements issus de feux peu sévères, l'enracinement dans le sol minéral est très faible dès le départ et le profil d'enracinement de peuplements âgés d'une cinquantaine d'années est similaire à celui observé 700 ans après des feux sévères (Simard *et al.*, 2007). La baisse de productivité entre cohortes y est d'autant plus rapide (Simard *et al.*, 2007). De même, les peuplements de seconde venue (régénération préétablie) des CPRS ou CLAAG connaissent dès leur installation un milieu de croissance pauvre et acide (Lafleur *et al.*, 2010a ; Ruel *et al.*, 2004).

¹ Groupe d'arbres qui se développent après une perturbation, généralement du même âge, mais qui peut aussi comprendre des semis et des rejets d'une variété d'âge ainsi que des arbres qui étaient présents avant la perturbation (Côté, *Cohorte*, 2003)

0.2.2.3 Sphaignes, éricacées et croissance

Les éricacées et les sphaignes sont connues pour dégrader les conditions de croissance des arbres et peuvent même limiter directement leur croissance (Inderjit et Mallik, 1996a, 1996b ; Lafleur *et al.*, 2010b ; Lavoie *et al.*, 2007a ; Thiffault *et al.*, 2004 ; Zackrisson *et al.*, 1997).

Suite au feu, la strate muscinale est principalement composée de bryophytes telles que *Pleurozium schreberi* ou *Polytrichum spp.* (Fenton *et al.*, 2007 ; Lavoie *et al.*, 2007c ; Simard *et al.*, 2007). Les espèces de sphaignes apparaissent ensuite progressivement jusqu'à dominer le couvert (Fenton *et al.*, 2007 ; Simard *et al.*, 2007). Les feux de faible sévérité, de même que les CPRS, favorisent les arbustes d'éricacées compétitifs tels que *Rhododendron groenlandicum*, en ne consommant ou brisant pas totalement leurs organes reproducteurs, enfouis profondément (Dyrness et Norum, 1983 ; Harvey et Brais, 2002 ; Lafleur *et al.*, 2010b ; Lecomte *et al.*, 2005 ; Purdon *et al.*, 2004). Ils favorisent également l'envahissement du sol par des membres des Sphagnacées à partir des colonies ayant résisté à la perturbation (Fenton *et al.*, 2007 ; Lavoie *et al.*, 2007a ; Simard *et al.*, 2007).

La dominance des éricacées dans les sites après perturbation est courante à travers le biome boréal. Au Canada, la compétition de la régénération forestière avec les espèces éricacées se produit principalement avec *Kalmia angustifolia* (Inderjit et Mallik, 2002 ; Wallstedt *et al.*, 2002 ; Yamasaki *et al.*, 2002), *Rhododendron groenlandicum* (Inderjit et Mallik, 1996a ; Zackrisson *et al.*, 1997) et *Vaccinium spp.* (*angustifolium* et *myrtilloides*) (Lecomte *et al.*, 2005 ; Mallik et Pellissier, 2000 ; Thiffault *et al.*, 2004). Les peuplements issus de CPRS présentent les plus forts couverts en éricacées, en lien avec la faible perturbation de ces arbustes lors de l'exploitation (Fenton *et al.*, 2005 ; Lafleur *et al.*, 2010a ; Ruel *et al.*, 2004). Après feu, ce couvert est réduit pendant quelques années (Ruel *et al.*, 2004).

Les arbustes d'éricacées sont en compétition pour la lumière et l'eau du sol avec l'épinette noire. *Kalmia*, *Rhododendron* et *Vaccinium* peuvent entraver la croissance de l'épinette noire par un certain nombre de mécanismes, incluant la diminution de la

minéralisation de l'azote et de la disponibilité des nutriments (Bloom et Mallik, 2006 ; Mallik, 1994), la production d'allélochimiques (Inderjit et Mallik, 2002 ; Mallik et Pellissier, 2000), et l'interférence avec la colonisation mycorrhizienne des racines d'épinette (Lavoie *et al.*, 2005). *Kalmia angustifolia* peut également exercer une importante compétition racinaire, même à de faibles densités (Thiffault *et al.*, 2004 ; Wallstedt *et al.*, 2002).

Les mousses hypnacées (en particulier *Pleurozium schreberi*) et les sphaignes agissent toutes deux comme de bons lits de germination pour l'épinette noire (Lafleur *et al.*, 2010b ; Lavoie *et al.*, 2007a). Elles présentent un bon degré d'humidité et une bonne ressource en eau, favorables à l'établissement et à la croissance des racines, qui demandent beaucoup d'eau et peu de résistance. Les mousses sphagnacées, par opposition aux hypnacées, rendent l'environnement local plus acide (Van Breemen, 1995) et les sols froids et humides (Lavoie *et al.*, 2007c). Les sphaignes sont en compétition pour les nutriments avec les semis d'épinette noire qui s'y développent (Jeglum, 1979 ; Van Breemen, 1995 ; Van Cleve et Alexander, 1981 ; Zackrisson *et al.*, 1997). Elles rendent les nutriments indisponibles aux plantes vasculaires en les absorbant rapidement et en les libérant très lentement (Lavoie *et al.*, 2006, 2007b, 2007c ; Oechel et Van Cleve, 1986 ; Turetsky, 2003). Les sphaignes constituent donc un mauvais substrat de croissance car, à mesure que le système racinaire des semis s'établit, la ressource en nutriments devient plus importante pour la croissance de la tige que la disponibilité en eau (Jeglum, 1979 ; Lavoie *et al.*, 2007b). La croissance des semis est ainsi meilleure sur les mousses hypnacées que sur les sphaignes (Lavoie *et al.*, 2007b, 2007c ; Munson et Timmer, 1989a).

0.2.2.4 Microsites de croissance et structure des peuplements

La surface du sol des pessières noires de l'est canadien récemment coupées ou brûlées est composée d'une mosaïque fine d'un grand nombre de types de microsites qui varient sur de courtes distances (souvent moins d'un m² à la fois) (Lavoie *et al.*, 2007c). Les microsites sont principalement composés de couches de différentes mousses à différents stades d'humification, perturbées ou non, et de sol minéral exposé à l'air (Lavoie *et al.*, 2007c). Ces

microsites sont le produit du drainage du site, de l'historique de perturbation, et surtout du type et de la sévérité de la dernière perturbation (Lafleur *et al.*, 2010a ; Lavoie *et al.*, 2007a ; Lavoie *et al.*, 2007c). Après les feux de forte sévérité, l'environnement en microsites est relativement homogène, composé principalement de microsites favorables à la germination des graines et à la croissance des semis (Gauthier *et al.*, 1996 ; Greene *et al.*, 2004 ; Jayen *et al.*, 2006). En favorisant l'abondance des éricacées et des sphaignes, les feux de faible sévérité et les CPRS accélèrent encore une fois la paludification des peuplements boréaux résineux sur les dépôts à texture fine (Lafleur *et al.*, 2010a ; Lecomte *et al.*, 2005). La proportion de substrats de *Sphagnum spp.* est supérieure après CPRS à celle après feu peu sévère (Lavoie *et al.*, 2007c).

Cette hétérogénéité des microsites a une influence majeure sur la régénération (Charron et Greene, 2002 ; Greene *et al.*, 2007 ; Greene *et al.*, 2004 ; Johnstone et Chapin, 2006 ; Zasada *et al.*, 1987), les variations de croissance (Simard *et al.*, 2007 ; Zasada *et al.*, 1987), la structure, la composition et la productivité forestière des peuplements (Lecomte *et al.*, 2006a ; Lecomte *et al.*, 2006b ; Macdonald et Yin, 1999 ; Simard *et al.*, 2007 ; Viereck, 1983).

L'hétérogénéité structurale des pessières noires à mousses et la productivité d'une tige peut donc être attribuée à deux facteurs : le vieillissement du peuplement (cohorte d'âges et accumulation de matière organique) et l'hétérogénéité de l'effet des perturbations sur les sols. Cela résulte en une structuration du peuplement selon des cohortes de hauteurs (ou cohortes structurales). En effet, il est possible que sur deux tiges qui s'installent en même temps après perturbation (voir figure 0.1), l'une profite d'un microsite favorable et croisse plus vite que l'autre. Cela crée une hétérogénéité structurale dans la hauteur des arbres ayant le même âge au sein du peuplement. D'autre part, certaines tiges installées ultérieurement, à la faveur d'une trouée ou sous couvert, peuvent rejoindre les strates de hauteur définies par les tiges des cohortes d'âge précédentes (figures 0.1 et 0.2) si elles se sont installées sur de meilleurs microsites (Lecomte *et al.*, 2006a).

Figure 0.1 Dynamique des peuplements naturels proposée pour l'épinette noire dans la zone boréale - C1 et C1' représentent la première cohorte d'âge après feu, C1 ayant bénéficié d'un bon microsite de croissance ; C2 et C2' représentent la deuxième cohorte d'âge, C2 ayant bénéficié d'un bon microsite de croissance. C1, (C1', C2) et C2' représenteraient trois cohortes de hauteur différente à un instant t.

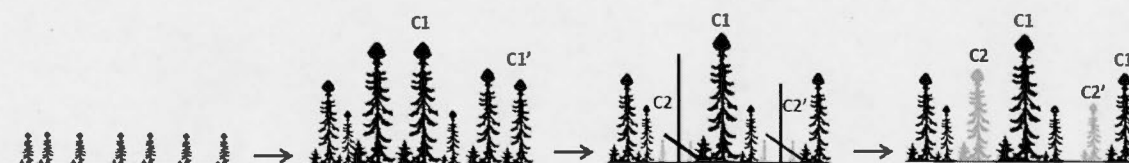
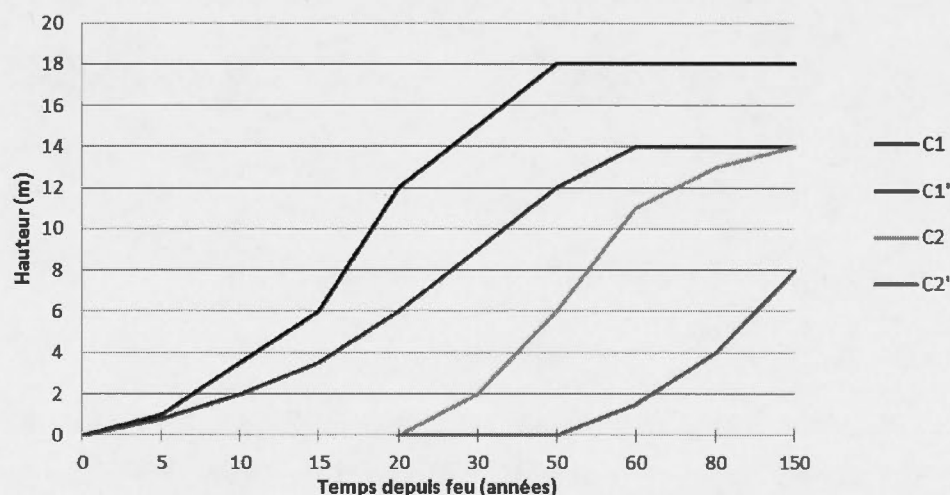


Figure 0.2 Représentation de la structuration potentielle d'un peuplement mûr d'épinettes noires issu de feu - C1 et C1' représentent la première cohorte d'âge après feu, C1 ayant bénéficié d'un bon microsite de croissance ; C2 et C2' représentent la deuxième cohorte d'âge, C2 ayant bénéficié d'un bon microsite de croissance. C1, (C1', C2) et C2' représenteraient trois cohortes de hauteur différente à un instant t.



Il devient alors difficile, sans dater l'âge précis de la tige, de définir à partir de sa hauteur la cohorte d'âge à laquelle elle pourrait appartenir.

Ruel *et al.* (2004), Horton et Groot (1987), Lussier *et al.* (1992), Groot et Horton (1994) et Doucet et Boily (1996) ont observé des différences dans la structure des peuplements selon leur origine par le feu et par la coupe, probablement en lien avec la variabilité dans la taille de la régénération préétablie et dans sa distribution dans l'espace. Les marcottes issues de CPRS ont une structure d'âge de type exponentielle négative par rapport à une structure d'âge équienne caractéristique de la majorité des peuplements naturels d'épinette noire installés rapidement après feu sévère (Horton et Groot, 1987 ; Morin et Gagnon, 1991). Ces différences de structure disparaîtraient à long terme après la perturbation d'origine (Ruel *et al.*, 2004).

0.2.2.5 Cycle des nutriments, température et nappe d'eau

Le cycle des nutriments (et donc la productivité des peuplements) est affecté par la réduction graduelle de la température du sol dans la zone d'enracinement à mesure que les peuplements deviennent plus âgés (Simard *et al.*, 2007 ; Van Cleve *et al.*, 1983 ; Van Cleve et Viereck, 1981). L'accumulation de tourbe résulte dans une distribution de l'azote dans le sol qui est défavorable pour sa minéralisation. Le volume d'azote, qui est un des nutriments les plus limitants pour la croissance des pessières à mousses au Canada (Lafleur *et al.*, 2010a ; Lavoie *et al.*, 2007c ; Munson et Timmer, 1989b ; Paquin *et al.*, 1998 ; Smith *et al.*, 2000 ; Timmer et Munson, 1991), au lieu d'être concentré dans les horizons de surface du sol, vient se localiser dans les horizons organiques plus profonds et plus froids (Heilman, 1966), où il est séquestré, et n'est plus accessible pour les racines des arbres dans les vieux peuplements (Simard *et al.*, 2007).

Les perturbations naturelles et anthropiques altèrent les stocks et les dynamiques de carbone de racines fines (C), d'azote (N) et de phosphore (P), mais de façon différente (Smith *et al.*, 2000). Dans les peuplements d'épinette noire, la perturbation des sols est connue pour accélérer la minéralisation de la matière organique et pour augmenter la disponibilité des

nutriments (Keenan et Kimmins, 1993 ; Lafleur *et al.*, 2010a ; Locky et Bayley, 2007 ; Simard *et al.*, 2001).

La conservation d'une épaisse couche de matière organique après CPRS (ou après un feu peu sévère) a plusieurs conséquences pour la croissance et l'établissement du peuplement régénéré (Charron et Greene, 2002 ; Foster, 1985 ; Jayen *et al.*, 2006 ; Lecomte *et al.*, 2006a ; Zasada *et al.*, 1987). Cela produit un environnement froid, saturé en eau, avec un pH faible, une activité microbienne diminuée, et une disponibilité réduite des quantités totales de N, P, K, Ca et Mg dans leurs formes disponibles et échangeables (Heilman, 1966, 1968 ; Lafleur *et al.*, 2010a). L'exploitation forestière, contrairement au feu, élimine aussi de grandes quantités de P, K, Ca et Mg contenues dans la biomasse des arbres (McRae *et al.*, 2001 ; Van Cleve et Dyrness, 1983).

Les peuplements brûlés présentent un meilleur statut du point de vue des nutriments que les peuplements issus de CPRS (Ruel *et al.*, 2004). Les feux agissent comme des vecteurs importants de la productivité des forêts du nord car ils relâchent certains nutriments piégés dans la matière organique sous une forme disponible pour les arbres et stimulent le cycle des nutriments (Brais *et al.*, 2000 ; Ruel *et al.*, 2004 ; Van Cleve *et al.*, 1983). En effet, ils augmentent la température et le taux de décomposition de la matière organique (Lutz, 1960 ; O'Neill *et al.*, 2006 ; Renard, 2010), le pH du sol et la disponibilité en cations échangeables (Dyrness et Norum, 1983 ; McRae *et al.*, 2001 ; Simard *et al.*, 2001 ; Van Cleve et Dyrness, 1983). Plusieurs études suggèrent que le dépôt de charbon après un feu pourrait aussi être favorable à la croissance des arbres et avoir des conséquences à long terme sur la productivité du peuplement, effet qui diminue avec la succession forestière (Wardle *et al.*, 1998 ; Zackrisson *et al.*, 1996).

L'absence d'effet sur l'épaisseur de matière organique de la coupe avec protection de la régénération et des sols signifie que l'effet d'isolation est au moins partiellement maintenu (Lafleur *et al.*, 2010a ; Simard *et al.*, 2007), bien que l'exploitation puisse créer une augmentation de température au niveau du sol (Lafleur *et al.*, 2010a ; Ruel *et al.*, 2004). Les sites issus de coupes ou de feux anciens (peuplements âgés) restent au moins 2°C plus froids que les sites récemment perturbés par le feu pendant la majorité de la saison de croissance

(Smith *et al.*, 2000), ce qui a évidemment une incidence sur la croissance (Ruel *et al.*, 2004 ; Simard *et al.*, 2007 ; Van Cleve *et al.*, 1983 ; Wardle *et al.*, 2004).

Enfin, le niveau de la nappe d'eau augmente avec le temps depuis un feu sévère, suite à une augmentation similaire dans l'épaisseur de matière organique (Simard *et al.*, 2007), passant de l'horizon minéral à des hauteurs plus ou moins importante dans la matière organique. Pour les feux peu sévères (et les CPRS), le niveau de la nappe est déjà dans la matière organique même après perturbation (Crawford *et al.*, 2003 ; Simard *et al.*, 2007 ; Wilde *et al.*, 1954). L'exploitation, en retirant le couvert arboré, peut également conduire à la remontée de la nappe d'eau du sol (Dubé et Plamondon, 1995 ; Pothier *et al.*, 2003b). La remontée moyenne de la nappe d'eau après une coupe est plus importante sur les sites couverts par une mince couche de matière organique que sur les sites couverts par une épaisse couche de matière organique, et est supérieure sur les sols à texture fine que sur les sols à texture grossière (Dubé et Plamondon, 1995 ; Lavoie *et al.*, 2005 ; Roy *et al.*, 2000). Les traitements sylvicoles qui maintiennent l'interception de l'eau et la transpiration en laissant les débris d'exploitation, les petits arbres, et la régénération préétablie, telles que la CPRS et la CLAAG, devraient limiter l'élévation de la nappe d'eau (Heikurainen, 1967 ; Heikurainen et Paivanen, 1970 ; Pothier *et al.*, 2003b). Toutefois, les CPRS, telles qu'elles ont été pratiquées dans le secteur d'étude (maintien de la régénération de petite taille principalement), génèrent probablement une ouverture trop importante pour limiter l'élévation de la nappe.

0.2.3 Conclusion

Nous venons de le voir, la paludification, les feux de forêt, les coupes forestières et leurs effets sur les sols organiques argileux où se développe la pessière noire à mousses jouent un rôle important dans la dynamique forestière des peuplements (Morneau, 2009).

Le mécanisme de paludification est inéluctable sur le long terme. L'accumulation de matière organique peut être ralentie après feu, mais le processus se remet progressivement en place à mesure que le temps depuis feu augmente. Les feux de surface, sévères ou non, ne

contrôlent le développement du tapis de sphaignes et d'éricacées que pendant quelques décennies après feu et n'ont que peu ou pas d'effet à long terme (plusieurs centaines d'années) (Charman, 2002 ; Fenton *et al.*, 2007 ; Kuhry, 1994). Il en est de même pour les caractéristiques chimiques des sols, les stocks et dynamiques de C, N et P des sols se rétablissent à des niveaux similaires plusieurs décennies après perturbations (Smith *et al.*, 2000). Bien que la sévérité du feu en milieu paludifié induise des voies de développement structural divergentes à court terme, l'absence prolongée de feu conduit à une convergence dans la structure des peuplements (Harper *et al.*, 2003 ; Lecomte *et al.*, 2006a ; Lecomte *et al.*, 2005).

Cependant, en forêt de production, la révolution forestière est réfléchi à plus court terme (environ 100 ans) et la convergence dans la structure et la productivité de peuplements issus de perturbations sévères ou non n'a pas le temps de s'opérer. Il devient alors important d'obtenir le meilleur potentiel de productivité après coupe. Dans les peuplements paludifiés d'épinettes noires, où les perturbations importantes des sols liées aux feux ont tendance à restaurer la productivité des peuplements, les coupes avec protection de la régénération et des sols sont aujourd'hui remises en cause car elles pourraient contribuer au déclin à long terme de la productivité, en favorisant la paludification (Fenton *et al.*, 2005 ; Lafleur *et al.*, 2010a ; Lafleur *et al.*, 2010b ; Lavoie *et al.*, 2007c).

Dans un contexte d'aménagement forestier écosystémique, l'exploitation forestière devrait s'inspirer du double effet des feux de fortes sévérité sur la biomasse des arbres et du sol forestier (Fenton *et al.*, 2005). Toutefois, si l'accumulation de matière organique dans les peuplements exploités a besoin d'être atténuée pour assurer la durabilité des récoltes dans le temps, ces peuplements paludifiés revêtent également une importance écologique. Ils représentent une part importante de la mosaïque forestière naturelle en milieu boréal et permettent la conservation de la diversité d'un ensemble de groupes taxonomiques (Fenton *et al.*, 2005).

0.3 Objectifs du projet

Jusqu'ici, aucune étude n'a fait le lien entre les performances de croissance en hauteur de la régénération préétablie après CPRS et celles du peuplement originel. Les informations disponibles sur les peuplements d'origine sont vagues et les souches résiduelles trop décomposées pour donner une information fiable sur ces paramètres (Morin et Gagnon, 1991). Il est donc difficile d'estimer la perte nette de productivité ou de croissance d'un site paludifié associée à la pratique de la CPRS.

Le projet de maîtrise qui fait l'objet de ce mémoire avait comme objectif principal de (1) comparer les meilleurs potentiels de croissance juvénile de deux générations successives d'épinettes noires ayant poussé sur les mêmes sites, dans un secteur favorable à la paludification, afin de confirmer un effet supposé négatif de la CPRS sur l'évolution de la productivité d'un même site. Cela constitue l'originalité de cette recherche. La première génération est d'origine naturelle issue de la dynamique forestière après feu ancien, la seconde génération est issue de la CPRS de la première. Trois objectifs connexes découlent de cet objectif principal. En effet, il nous fallait également (2) vérifier l'effet du climat sur la croissance de la génération issue de dynamique naturelle après feu ancien, car il se pourrait qu'une différence de croissance entre séparateurs et coupes ne soit pas seulement due à la coupe. Pour cela, nous avons comparé la croissance de ces peuplements à celle de peuplements issus d'un feu récent. Par ailleurs, nous souhaitons (3) évaluer la différence de productivité entre les peuplements issus de CPRS et ceux issus de feu récent, pour estimer le potentiel de croissance du secteur. Enfin, nous voulions (4) déterminer les facteurs qui expliquent la croissance et les différences de croissance au sein d'une même origine de peuplement et entre les différentes origines et ainsi développer des pistes de réflexion pour améliorer la croissance après coupe.

Plus généralement, ce projet vise à apporter les connaissances complémentaires nécessaires à l'évaluation de la productivité des forêts d'épinette noire paludifiées de la Ceinture d'argile canadienne et, plus largement, des forêts d'épinette noire paludifiées sur sols à texture fine d'Amérique du nord, et à la compréhension des mécanismes qui la régissent afin de pouvoir les prendre en compte dans l'évaluation de la possibilité forestière.

Rédigé sous la forme d'un article scientifique, le présent mémoire est composé de 3 sections :

- Une revue de littérature (section précédente) présentant l'état des connaissances sur la question de recherche, notamment les problématiques de la pessière noire à mousses, de la paludification et de son effet sur la productivité des peuplements, les mécanismes régulateurs de la paludification (feux et coupes) et leurs effets sur la productivité.
- Un premier chapitre, rédigé sous forme d'article en français, présente la méthodologie utilisée pour répondre aux objectifs du projet de recherche, les résultats et leur analyse, et la discussion de ces résultats et les implications de l'étude pour l'aménagement écosystémique dans la pessière noire à mousses. Pour cet article, j'ai assumé les responsabilités du premier auteur, c'est-à-dire, la collecte des données sur le terrain, l'analyse des données et des résultats et la rédaction. Les co-auteurs m'ont supervisée dans l'élaboration du projet et de la méthodologie, les analyses et ont relu, commenté et approuvé le manuscrit.
- Une conclusion générale met en relief les principaux résultats à retenir de ce projet. Elle fait aussi le bilan des apports scientifiques de l'étude, la résolution ou non des problèmes soulevés, les limites du projet. Nous discuterons les implications des résultats de notre étude pour l'industrie forestière et l'aménagement forestier.

CHAPITRE I

AUGMENTATION DANS LA CROISSANCE JUVÉNILE DE LA GÉNÉRATION APRÈS COUPE AVEC PROTECTION DE LA RÉGÉNÉRATION ET DES SOLS EN COMPARAISON AVEC LA GÉNÉRATION PRÉCÉDENTE DANS LES FORÊTS D'ÉPINETTE NOIRE DE LA CEINTURE D'ARGILE

Cécile Leroy^{1,2}, Alain Leduc^{1,2}, Yves Bergeron^{1,2,3}

¹Centre d'étude de la forêt. Université du Québec à Montréal. 141, avenue du
Président-Kennedy, Montréal, Québec, Canada. H2X 1Y4

²Chaire industrielle CRSNG-UQAT-UQAM en Aménagement Forestier Durable.
Université du Québec à Montréal. 141, avenue du Président-Kennedy, Montréal, Québec,
Canada. H2X 1Y4

³ Chaire industrielle CRSNG-UQAT-UQAM en Aménagement Forestier Durable.
Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue. 445, boulevard de l'Université, Rouyn-
Noranda, Québec, Canada. J9X 5E4

1.1 Résumé

Dans les peuplements de la pessière à mousses de l'est du Canada, sujets à un phénomène de paludification, il a été suggéré que les coupes avec protection de la régénération et des sols (CPRS), pratiquées depuis les années 1990, entraînent une moindre productivité des peuplements de génération en génération, en empêchant toute réduction d'épaisseur des sols organiques. Peu de données sont disponibles sur la croissance des peuplements après ces coupes en milieu paludifié et ce projet se proposait de confirmer et d'expliquer l'existence d'une différence de croissance entre les peuplements issus de CPRS et les peuplements d'origine, issus de feux anciens, sur les mêmes sites. Huit sites ont été sélectionnés selon un gradient de productivité potentielle déterminé par l'épaisseur de matière organique. Dans chaque site, 10 quadrats ont été mis en place selon la méthode du quadrat centré sur le point et nous avons sélectionné 2 tiges marchandes dans chaque quadrat de peuplement d'origine et 4 tiges d'avenir dans chaque quadrat de parterre de coupe. Des analyses de tiges ont montré que les peuplements issus de CPRS présentent une meilleure croissance juvénile que la forêt d'origine (différence significative, croissance en hauteur moyenne entre 1 et 2 m de hauteur de $13,9 \pm 6,6$ cm/an pour les parterres contre $8,4 \pm 0,7$ cm/an pour la forêt d'origine). La majorité des tiges des peuplements d'origine s'est développée sous couvert de précédentes cohortes après feu et dans un contexte climatique défavorable. Cependant, la croissance après CPRS est significativement inférieure à celle observée dans des brûlis récents ($18,9 \pm 6,3$ cm/an en moyenne), échantillonnés selon la même méthode, et n'atteint pas le plein potentiel de croissance attendu par les aménagistes (environ 24 cm/an).

Des mesures d'épaisseur de matière organique, de chimie des sols, de recouvrement des strates muscinale, herbacée et éricacée et d'allométrie ont été prises dans chaque quadrat et le mode de régénération des tiges (semis/marcotte) a été déterminé afin d'expliquer les différences de croissance observées selon l'origine des peuplements. L'effet de ces variables sur la croissance a été testé par le biais de modèles mixtes linéaires. Si, comme le montrent nos résultats, l'épaisseur de matière organique semble jouer un rôle clé dans les différences de croissance observées entre feu et coupe, elle n'est pas le seul facteur conditionnant la productivité des peuplements. Les feux semblent avoir d'autres effets positifs, notamment sur

la qualité de la matière organique résiduelle. D'autres techniques de préparation de terrain devront donc éventuellement être envisagées afin d'obtenir des rendements supérieurs après coupe, comparables à ceux observés dans les peuplements naturels après des feux récents.

Mots-Clés : épinette noire (*Picea mariana*) ; paludification ; croissance en hauteur ; coupe avec protection de la régénération et des sols (CPRS) ; feux.

1.2 Introduction

L'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP) est l'une des espèces de conifères les plus abondantes et ayant la plus grande aire de distribution d'Amérique du Nord (Morneau, 2009 ; Viereck et Johnston, 1990). Au Canada, elle est une espèce commerciale majeure et soutient une importante industrie forestière dans plusieurs régions (Viereck et Johnston, 1990). Dans les secteurs présentant du pergélisol et/ou des dépôts imperméables de type argile, les forêts boréales d'épinette noire développent naturellement des sols forestiers épais caractérisés par une couche de matière organique partiellement ou faiblement décomposée, produite par les litières arborées, arbustives et muscinales (Fenton *et al.*, 2005 ; Taylor *et al.*, 1988). Ce phénomène appelé paludification existe dans des régions telles que l'Alaska intérieur, le Labrador ou encore la Ceinture d'argile du Québec et de l'Ontario, où l'épinette noire forme de grands massifs forestiers continus dont elle est l'espèce dominante : le domaine bioclimatique de la pessière à mousses (Canada, 1973 ; Rowe 1972 ; Saucier *et al.*, 2009 ; Viereck et Johnston, 1990). Dans ces zones, la productivité des peuplements d'épinette noire décline naturellement à mesure qu'une épaisse couche de matière organique s'accumule (>30 cm) (Lafleur *et al.*, 2010b ; Simard *et al.*, 2009 ; Simard *et al.*, 2007).

La dynamique naturelle et la croissance de la pessière boréale canadienne sont naturellement régulées par le régime des feux et leur sévérité (Fenton *et al.*, 2005 ; Simard *et al.*, 2007). Les feux sévères résultent ainsi généralement en des peuplements denses et productifs sur sols organiques peu épais, en consommant la matière organique (Fenton *et al.*, 2005 ; Lecomte *et al.*, 2006a). Avec l'expansion de la récolte ligneuse dans le nord de la forêt commerciale depuis les quarante dernières années, les feux naturels à grande échelle ont été

remplacés par l'exploitation forestière comme perturbation majeure (Boucher *et al.*, 2009 ; Saucier *et al.*, 2009 ; Schroeder et Perera, 2002). Historiquement, les peuplements d'épinette noire étaient récoltés par coupe rase (Boucher *et al.*, 2009). Dans le milieu des années 1990, dans un effort pour réduire l'érosion des sols et diminuer les coûts de régénération artificielle après coupe, l'utilisation de coupes avec protection de la régénération préétablie, le plus souvent réalisées en hiver, a été généralisée, notamment au Québec (coupes avec protection de la régénération préétablie et des sols, CPRS) et en Ontario (Careful Logging Around Advanced Growth, CLAAG) (Groot, 1995 ; Ministère des Forêts, 2013).

Dans la région de la Ceinture d'Argile de l'Ontario et du Québec, la majorité du volume récolté alloué aux compagnies forestières se situe dans des forêts soumises à la paludification (Lavoie *et al.*, 2005). Des inquiétudes ont été soulevées vis-à-vis des pratiques sylvicoles ayant un faible impact sur les sols organiques, telle que la CPRS, car elles pourraient favoriser la paludification et ainsi diminuer la productivité dans ces régions (Fenton *et al.*, 2005 ; Lafleur *et al.*, 2010a ; Lavoie *et al.*, 2007c). Les effets de la paludification, de la sévérité des feux et des différents types de coupes, sur la croissance, le renouvellement, la structure et la productivité des peuplements, ont été documentés, dans la Ceinture d'argile et plus largement au sein du domaine bioclimatique de la pessière à mousses (Fenton *et al.*, 2005 ; Groot et Adams, 2005 ; Lafleur *et al.*, 2010a ; Lavoie *et al.*, 2007a ; Lavoie *et al.*, 2007c ; Lavoie *et al.*, 2005 ; Lecomte *et al.*, 2006a ; Simard *et al.*, 2007 ; Thiffault *et al.*, 2013). Toutefois, il existe peu de données sur la croissance des pessières paludifiées, que ce soit après des feux d'origine naturelle ou après CPRS (Mailly, 2014 ; Pothier *et al.*, 1995 ; Pothier et Savard, 1998). Peu d'études ont comparé la croissance de peuplements issus de feux à celles de peuplements issus des CPRS réalisées depuis les années 1990 (conservant des tiges préétablies de faible taille) (Lavoie *et al.*, 2007b, 2007c). Les tables de rendement actuelles, utilisées par l'industrie forestière pour le calcul de la possibilité forestière, restent basées sur la croissance de peuplements naturels productifs issus de feux anciens.

Aucune étude n'a comparé l'évolution de la croissance juvénile des peuplements successifs d'un même site avant et après CPRS. La majorité des études comparant la croissance de générations successives d'épinette noire dans le temps sont réalisées à partir de

chronoséquences (Simard *et al.*, 2009 ; Simard *et al.*, 2007 ; St-Denis *et al.*, 2010). Ce genre d'études pose le problème des environnements de croissance différents existant entre chaque site constituant la chronoséquence.

L'objectif principal de notre étude est de confirmer et expliquer une baisse de croissance juvénile et de productivité d'un site après CPRS, en se basant sur l'évolution de la croissance juvénile de deux peuplements successifs d'un même site. La première génération, le peuplement d'origine, est issue de la dynamique forestière naturelle après feu ancien. La seconde génération est issue de la CPRS de la première génération. Afin de vérifier si les différences de croissance observées seraient liées à des changements dans les conditions climatiques de croissance, nous avons comparé la croissance juvénile de la génération issue de dynamique naturelle après feu ancien à celle de peuplements issus d'un feu récent. Cela nous permet également d'évaluer le plein potentiel de croissance actuel des peuplements issus de CPRS dans le secteur d'étude.

Nous nous attendons à ce que les peuplements issus de CPRS aient une croissance juvénile inférieure à celle des peuplements issus de feux, qu'ils soient anciens ou récents. Nous nous attendons également à ce que la croissance juvénile des peuplements issus de feux anciens soit inférieure à celle des peuplements issus de feux récents, en lien avec les conditions climatiques récentes, plus favorables à la croissance des arbres. Notre hypothèse est que l'épaisseur de matière organique est le facteur principal expliquant les diminutions de croissances observées entre feu et CPRS. L'effet d'autres variables du milieu, souvent citées dans la littérature comme pouvant avoir un effet sur la croissance (couvert en éricacées, hauteur et âge des tiges au moment de la perturbation, etc.), est également pris en considération.

1.3 Matériel et méthodes

1.3.1 Aire d'étude

Notre territoire d'étude se situe dans la partie nord-ouest du Québec, au nord de La Sarre, dans la municipalité de la Baie James (49°16'N-49°57'N, 78°30'O-79°18'O) (Ministère des Ressources naturelles, 2004) (figure 1.1). La partie sud de l'aire d'étude se trouve dans la Ceinture d'Argile (dépôt d'argile et de limon glaciolacustre épais du lac glaciaire Ojibway). La partie nord est couverte par le Till de Cochrane (till compact constitué d'un mélange d'argile et de gravier, créé par le déplacement des glaciers vers le sud, il y a environ 8 000 ans) (Veillette, 1994). La topographie est généralement plane sur le secteur. La zone d'étude s'inscrit dans le sous-domaine bioclimatique de la pessière noire à mousses de l'ouest (Saucier *et al.*, 2009), dans la région écologique 6a, Plaine du Lac Matagami (Blouin et Berger, 2005). Les éricacées telles que *Rhododendron groenlandicum* (Oeder), *Kalmia angustifolia* L., *Vaccinium myrtilloides* Michx. et *Vaccinium angustifolium* Ait. dominent le sous-étage, alors que le sol est dominé par les sphaignes (*Sphagnum* spp.) et les mousses (*Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. et *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp., pour les principales), parfois accompagnées de lichens (Blouin et Berger, 2005 ; Saucier *et al.*, 2009).

Ces deux types de dépôts géologiques, la topographie, la végétation et un climat froid, favorisent le phénomène de paludification dans le secteur (Lavoie *et al.*, 2005).

La température moyenne annuelle pour la période 1971-2000 (période pendant laquelle nos jeunes peuplements issus de coupe et de feu récent ont été initiés) est de 0.1 °C (température maximum moyenne annuelle 6.1°C, température minimum - 6.0°C). Les précipitations moyennes annuelles sont de 892 mm. Le nombre de degrés-jours supérieur à 5°C moyen est de 1249. La période sans gelée dure environ 60 jours, certaines gelées pouvant se produire pendant la saison de végétation (données climatiques relevées à la station météorologique la plus proche, à Joutel) (Environnement-Canada, 2013).

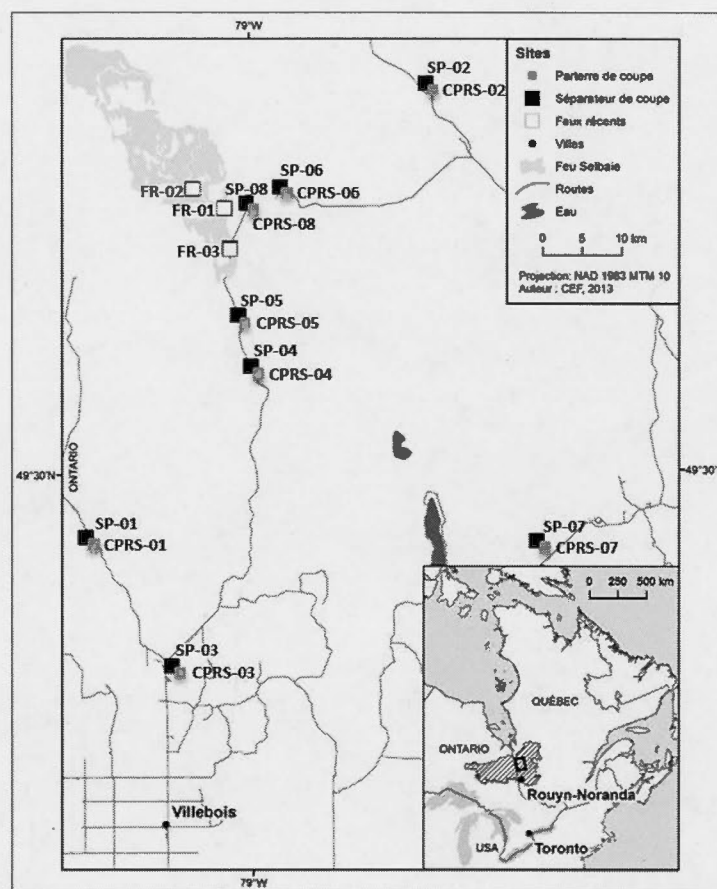
1.3.2 Choix des sites d'études

Nous avons sélectionné des sites présentant à la fois des parterres de coupes (CPRS) d'une quinzaine d'années et des vestiges de la génération précédente contenue dans les séparateurs de ces parterres de coupe (SP). La comparaison entre deux générations successives sur les mêmes sites permet de s'assurer de la constance de certains facteurs locaux, comme le type de station forestière.

Afin de vérifier l'effet de l'évolution du climat sur la croissance juvénile des peuplements, nous avons complété cet échantillonnage avec des peuplements issus de feu récent (FR), datant de la même période que les CPRS et présentant les mêmes caractéristiques écologiques. Avec l'allongement récent du cycle de feu dans la région en lien avec les changements climatiques (Bergeron *et al.*, 2004) et, dans une moindre mesure, l'intensification de l'exploitation forestière et du contrôle des incendies de forêt (Perera et Baldwin, 2000), les peuplements issus de feux récents, synchrones à nos coupes, sont rares. Seulement un feu ayant brûlé en 1997 dans le secteur de la Mine Selbaie correspondait à nos critères de sélection.

Les sites sélectionnés pour les besoins de notre étude devaient avoir, autant que possible, des conditions de croissance similaires : type écologique, type de sol et conditions de drainage similaires. À partir de l'analyse des cartes éco-forestières du troisième programme d'inventaire décennal du Ministère des Ressources Naturelles (MRN), nous avons déterminé des secteurs de pessières à mousses mésiques à subhydriques, sur sols à texture fine, avec des pentes très faibles à nulles. Sur ces cartes éco-forestières, à l'échelle du 1/20 000, chacune des unités cartographiques est caractérisée pour sa végétation et son milieu physique (dépôt, régime hydrique). Dans ces secteurs de pessière, nous avons éliminé les feux anciens datant de plus de 150 ans, pour s'assurer d'avoir des arbres issus de la première cohorte installée après feu, dans les séparateurs. Pour les identifier, nous avons utilisé la cartographie des feux de la région réalisée par Bergeron *et al.* (2004). Enfin, dans ces zones cibles, l'analyse des données d'exploitation de la compagnie forestière Tembec nous a permis de repérer les CPRS réalisées entre 1994 et 1997 (Annexe A).

Figure 1.1 Localisation de l'aire d'étude et des sites échantillonnés - Pour chaque site « CPRS » échantillonné, un site « SP » était localisé dans le séparateur de coupe voisin le plus proche. La zone hachurée dans la carte de situation en médaillon correspond à la formation géologique de la Ceinture d'argile et du Till de Cochrane.



Après un inventaire sommaire de terrain pour valider la correspondance entre les cartes et le terrain, huit sites avec le couple parterre de coupe/séparateur (huit parterres de coupe, huit séparateurs : CPRS et SP-01 à CPRS et SP-08) et trois sites issus du feu récent de 1997 (FR-01 à FR-03) ont été retenus (figure 1.1). Notre plan d'échantillonnage dans les CPRS a également été stratifié selon un gradient de productivité potentielle, mesuré par le biais de l'épaisseur moyenne de la couche de matière organique (MO) de chaque site. Quatre sites présentent moins de 40 cm de MO en moyenne (CPRS-04, CPRS-06, CPRS-07 et CPRS-08)

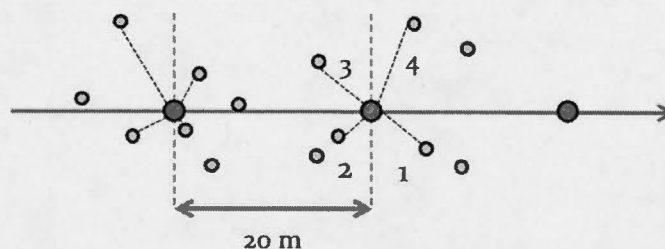
et quatre sites présentent plus de 40 cm (CPRS-01, CPRS-02, CPRS-03 et CPRS-05), seuil au-delà duquel il y aurait un effet sur la productivité selon Fenton *et al.* (2005).

Etant donné que nous ne disposions que d'un seul feu récent, nous avons choisi d'échantillonner trois sites diversifiés dans ce feu, d'une part pour couvrir une plus grande variabilité dans les conditions de croissance après feu, et, d'autre part, pour nous assurer d'un nombre d'échantillons suffisant statistiquement. Le site FR-01, a été choisi comme indicateur de croissance potentielle maximale dans le secteur car il présentait une faible épaisseur de MO et des tiges issues de plantation un an ou deux après feu, sans préparation préalable du sol. Les sites FR-02 et FR-03 sont, eux, issus de régénération naturelle sans préparation du sol après feu. Le site FR-02 a été choisi pour sa relativement faible épaisseur moyenne de MO, le site FR-03 pour son épaisseur plus importante de MO (> 40 cm).

1.3.3 Design expérimental et choix des arbres-étude

Notre design expérimental était de type hiérarchisé. Pour la sélection la plus aléatoire possible des arbres-études, la méthode du quadrat centré sur le point décrite par Mitchell (2010) a été utilisée. Cette méthode est employée en écologie dans le cas d'une distribution en « cluster » des objets d'étude (Cottam *et al.*, 1957). Tel est le cas des épinettes noires des parterres de coupe, généralement regroupées par bouquet (Groot et Horton, 1994 ; Morin et Gagnon, 1991). Pour chaque site (CPRS, FR, SP), un transect de 10 placettes équidistantes de 20 m a été mis en place (figure 1.2). Dans chaque placette de séparateur, nous avons sélectionné les 2 tiges marchandes dominantes les plus proches du centre de la placette (figure 1.2). Celles-ci devaient mesurer plus de 7 m de haut et plus de 9 cm de diamètre à hauteur de poitrine (DHP). Ces tiges étaient jugées représentatives de celles récoltées par la CPRS. Cela représente 20 arbres par site (160 arbres de séparateurs au total). Pour comparer les performances de croissance juvénile des peuplements marchands matures (SP) à celle des jeunes peuplements (CPRS et FR), nous avons sélectionné, pour ces deux origines, les 4 tiges les plus vigoureuses et les plus hautes, susceptibles de composer le futur peuplement marchand, les plus proches du centre de chaque placette (figure 1.2). Cela représente 40 tiges par site : 120 arbres pour les feux récents, 320 arbres pour les parterres de coupe.

Figure 1.2 Schématisation du design expérimental



Nous avons sélectionné plus de tiges par placette pour les parterres de coupes et les feux récents car le travail de laboratoire était moins coûteux en temps que pour les séparateurs et que le statut de future tige marchande repose sur un biais potentiel de jugement personnel.

La phase de terrain s'est déroulée à l'été 2011 pour les peuplements CPRS et SP et à l'été 2012 pour les peuplements FR. Le travail de laboratoire a été réalisé en 2012.

1.3.4 Collecte des données

1.3.4.1 Croissance en hauteur

Souhaitant nous concentrer sur le meilleur potentiel de croissance juvénile de chaque origine (CPRS, séparateurs, feu récent), nous avons choisi de comparer la croissance en hauteur qui est peu corrélée aux conditions de compétition subies par la tige dans ses jeunes années (Morin et Gagnon, 1991).

Pour chaque tige, des mesures d'allométrie ont été prises : hauteur totale de la tige, diamètres à hauteur de poitrine, au niveau du sol, au niveau du collet (« pseudo-collet » pour les marcottes). Le collet a été déterminé comme étant la partie de la tige située immédiatement au dessus des premières grosses racines en deçà desquelles un défilement

caractéristique dans le diamètre, soit du pivot racinaire (semis) soit de la tige marcottante, est observé.

Nous avons récolté l'ensemble des tiges sélectionnées sur le terrain afin de les dater et de mener des analyses de tiges pour reconstituer le patron de croissance en hauteur juvénile des arbres. Pour les séparateurs, nous avons récolté une galette tous les 20 cm, du collet (niveau 0 cm, placé immédiatement au-dessus de la souche) à une hauteur de 2,0 m, soit 11 galettes par arbre, 2,0 m étant la hauteur moyenne totale des tiges des parterres de coupe et des feux récents en 2010. D'après DesRochers et Gagnon (1997), le véritable collet (point de germination) des arbres matures se situe dans la souche. Dans les séparateurs, nous avons donc probablement perdu quelques années (10 ans selon DesRochers et Gagnon (1997) et Fantin et Morin (2002)) et quelques centimètres de croissance. Pour les parterres de coupe et les feux récents, nous avons récolté l'intégralité des tiges afin de reconstituer leur croissance en hauteur depuis la perturbation. L'âge des marcottes, déterminé à partir de galettes prélevées au « pseudo-collet » des tiges, ne représente pas l'âge d'enracinement des branches à l'origine de ces marcottes. Il aurait été très difficile et long de déterminer l'âge d'enracinement de toutes les marcottes (Morin et Gagnon, 1992).

Les galettes de chaque arbre des séparateurs ont été séchées et sablées. L'âge de chaque galette prise aux différentes hauteurs a été daté précisément grâce à une méthode d'interdatation visuelle basée sur des chronologies dendroclimatologiques existantes pour l'épinette noire dans la région (Drobyshev *et al.*, 2010). La croissance annuelle radiale de la galette de la base de chaque tige a été mesurée selon 2 rayons (Zarnovican, 1985) à l'aide d'un micromètre Velmex (précision 0.001 mm) (Velmex Incorporated, New York, USA). Cela a permis de valider la datation visuelle en vérifiant l'homogénéité des séries de cernes avec le programme COFECHA (Holmes, 1983). Un âge minimum a été défini pour les séparateurs à partir de la datation des tiges récoltées au niveau du collet (Annexe A).

Pour les tiges issues de perturbations récentes (CPRS et FR), les verticilles de croissance ont été mesurés de façon précise au laboratoire grâce aux cicatrices de bourgeons apicaux. Nous avons coupé, séché et sablé une galette dans le tiers supérieur de chaque verticille identifiable jusqu'à l'année de la coupe pour confirmer la datation visuelle (Payette

et Fillion, 2010). Nous avons également prélevé une galette à la base (« collet ») de chaque tige, afin d'avoir une idée de l'âge des marcottes et de l'année d'installation des semis après feu ou coupe. La croissance annuelle radiale de la galette prélevée dans le verticille correspondant à l'année de la CPRS a été mesurée pour chaque tige selon la même méthode que pour les tiges de séparateurs.

Pour les arbres matures, avec l'établissement du patron de croissance par datation de galettes prises à des intervalles de hauteur réguliers, la croissance juvénile est plus difficile à évaluer car cette technique n'estime pas de façon précise les accroissements annuels. Il s'agit plutôt d'une interpolation de la croissance annuelle, connaissant la hauteur de chaque section, que l'on peut considérer comme un temps de passage d'une section à une autre (Fantin et Morin, 2002).

1.3.4.2 Facteurs explicatifs de la croissance en hauteur

Épaisseur de la couche de matière organique et autres variables explicatives potentielles

Les différentes épaisseurs de matière organique : totale, fibrique, mésique, humique, selon la classification de Von Post (Saucier *et al.*, 1994) ont été mesurées. La profondeur d'enracinement de chaque tige a également été mesurée, et, pour les origines CPRS et feu récent, le mode de régénération (marcotte ou semis) a été déterminé. Dans les parterres de coupe et les feux récents, le recouvrement ligneux (éricacées, espèces arborées), le recouvrement herbacé et les recouvrements en mousses, en sphaignes et en lichens ont été estimés visuellement dans des sous-placettes circulaires de 4 m² centrées sur chaque placette (Lafleur *et al.*, 2010b). Dans ces mêmes sous-placettes, la densité et le stocking² (ou coefficient de distribution) en espèces forestières commerciales (épinette noire, sapin

² La densité de régénération de chaque site a été calculée en faisant la somme du nombre de tiges d'épinettes noires dans les 10 placettes de 4m² de chaque site et en ramenant ce nombre de tiges/40 m² à l'hectare.

Le stocking est déterminé par le calcul du pourcentage des 10 placettes circulaires de 4 m² de chaque site contenant au moins une tige de plus de 0,30 m de hauteur (Lafleur *et al.*, 2010b).

baumier, peuplier faux-tremble) ont été relevés. Ces données ont ensuite été transcrites à l'échelle du site pour déterminer la réussite de la régénération de chaque site. L'ensemble de ces données reflètent les conditions générales de croissance des jeunes peuplements. Dans les séparateurs, hormis l'épaisseur de matière organique, les autres mesures n'ont pas été réalisées car les conditions de croissance juvénile de ces peuplements ne pouvaient plus être reconstituées en 2011.

Pour certaines tiges, l'épaisseur de matière organique dépassait la capacité d'exploration de la tarière. Pour les besoins des représentations graphiques, nous avons attribué une valeur arbitraire de 150 cm dans ces cas, d'où les artefacts observables dans certaines figures.

Chimie des sols organiques

Dans les 3 sites issus de feu récent et dans 4 des 8 sites issus de CPRS, des échantillons de matière organique ont été prélevés, dans les différents horizons (fibrique, mésique et humique) (5 à 10 échantillons par horizon et par site). Ces mesures ont été réalisées à titre prospectif à l'échelle du site, et non à celle de l'arbre, faute de temps et de moyens. Des analyses sur les propriétés chimiques des sols ont ensuite été menées pour déterminer d'éventuelles différences entre les horizons et aussi entre les deux types de perturbation (CPRS et FR). En effet, la croissance individuelle des tiges après perturbation est liée aux propriétés chimiques des sols (Lafleur *et al.*, 2010a).

Les échantillons de matière organique ont été congelés dans l'attente des analyses chimiques. Ils ont ensuite été séchés dans une étuve à 60°C pendant 24 heures puis broyés pour passer dans des tamis avec une maille de 6 mm. Le C et le N totaux ont été déterminés par digestion humide et analysés avec un analyseur LECO CNS-2000 (LECO Corporation) (Lavoie *et al.*, 2007c). Le ratio C/N a été choisi en tant qu'indicateur sur la richesse des sites. Le pH du substrat a été déterminé dans l'eau distillée et dans le CaCl₂ (Carter, 1993).

Ces analyses n'ont pas été réalisées dans les séparateurs car les conditions chimiques actuelles ne sont plus celles qui prévalaient au stade juvénile de ces peuplements.

1.3.5 Analyses des données

1.3.5.1 Choix des variables réponses : Croissance en hauteur moyenne

Pour les parterres de coupes, nous avons choisi la croissance en hauteur moyenne annuelle sur les 6 dernières années de croissance mesurées, soit 2005 à 2010 (2011 étant incomplète). Cela a permis de s'affranchir d'éventuels effets négatifs liés à l'effet de la coupe et d'éliminer la période de reprise de croissance après perturbation, qui n'est pas une période de croissance optimale (Lafleur *et al.*, 2010b). Afin de comparer les mêmes années de croissance et contrôler les effets de la météo pendant la période de croissance, nous avons travaillé sur les mêmes années 2005 à 2010, pour les feux récents.

Pour la croissance juvénile des séparateurs de coupe, ne pouvant travailler sur les mêmes années de croissance que dans les CPRS et FR, nous avons choisi d'utiliser la croissance à des hauteurs similaires aux hauteurs moyennes des jeunes tiges issues de CPRS et de feu récent, entre 2005 et 2010. Les croissances en hauteur des arbres des différentes origines sont ainsi comparables. Les tiges de CPRS et de FR avaient une hauteur moyenne de 1,03 m ($\pm 0,51$) en 2005 et de 1,94 m ($\pm 0,76$) en 2010. Nous avons donc analysé la croissance entre les galettes à 1,0 et 2,0 m. Cela correspond au temps de passage entre 1 et 2 m de hauteur. La croissance avant 1 m est généralement reconnue dans les publications sur la modélisation de la productivité de la pessière noire à mousses comme étant une période, si ce n'est de mauvaise croissance, au moins de croissance non optimale ou non caractéristique du potentiel de la station (Carpentier *et al.*, 1993 ; Curtis, 1964 ; Grondin *et al.*, 2000). Cela conforte donc notre choix de variable réponse. L'analyse de la croissance à des hauteurs similaires, prises à partir du collet, pour toutes les origines, nous affranchit également d'une grande partie du biais lié au positionnement du collet immédiatement au dessus de la souche.

La croissance en hauteur moyenne annuelle entre 2005 et 2010 des tiges de CPRS et FR et la croissance en hauteur entre 1 et 2 m des tiges de SP sont fréquemment désignées sous le terme de « croissance en hauteur moyenne » par la suite.

Afin d'approfondir notre interprétation des croissances en hauteur moyennes des peuplements étudiés, nous avons également calculé, à partir de nos données, les Indices de Qualité Station (IQS) de chaque peuplement (CPRS, FR, SP). Ces indices ont été calculés selon la méthode développée par Mailly et Gaudreault (2005) pour les jeunes peuplements (Annexe B). Cette méthode correspondait le mieux aux données dont nous disposions. Les IQS sont les référents les plus couramment utilisés pour évaluer la productivité des peuplements. Cela permet d'avoir une idée de la hauteur que les peuplements pourraient atteindre à 50 ans.

1.3.5.2 Analyses statistiques

Croissance en hauteur moyenne et facteurs explicatifs

L'ensemble des analyses statistiques menées sur les différences de croissances en hauteur moyennes existant entre les différents types d'origine et au sein de chaque origine, et sur les effets des différentes variables explicatives sur ces différences de croissance, ont été approchées par le biais d'ANOVAs réalisées selon des modèles de régressions linéaires. Les variables réponses ont été transformées par la racine carrée pour s'assurer de la validité des hypothèses de normalité des résidus, d'homogénéité et d'homoscedasticité. L'ensemble des analyses a été réalisé avec le logiciel R (R Development Core Team, 2010).

Effets âge et hauteur au moment de la perturbation sur la croissance des CPRS

Le fait que la régénération préétablie des CPRS ait une hauteur et un âge au moment de la coupe nous laissait supposer un éventuel effet de ces variables sur la croissance après coupe.

Effet de l'épaisseur de matière organique

Pour chaque type d'origine (CPRS, FR ou SP), nous avons testé l'effet de l'épaisseur de matière organique sur la croissance.

Selon notre hypothèse principale, le facteur expliquant la majorité des différences de croissance entre origines (CPRS, FR, SP), et au sein d'une même origine, est l'épaisseur de matière organique. Nous avons donc vérifié, en contrôlant pour l'épaisseur de matière organique, si les différents types d'origine avaient encore un effet sur la croissance. Cela indiquerait l'existence d'autres facteurs explicatifs de croissance. Ce test a été fait par le biais d'une ANOVA, réalisée sur un modèle de régression linéaire entre les résidus de la régression linéaire entre croissance en hauteur moyenne et épaisseur de matière organique d'une part, et le type d'origine, qui constituait l'effet traitement, d'autre part (ANCOVA).

Modèles mixtes linéaires

Pour expliquer plus globalement la croissance et comprendre les différences observées à l'échelle du peuplement mais aussi de la tige, en cernant davantage de facteurs explicatifs de croissance, nous avons eu recours à des modèles. Notre choix s'est porté sur les modèles mixtes linéaires, du fait de notre design expérimental hiérarchisé (données nichées) (Burnham et Anderson, 2002). Nous avons vérifié au préalable les corrélations entre variables explicatives. Des coefficients de corrélation de Spearman ont été calculés pour définir les corrélations potentielles entre les différentes variables explicatives étudiées (Legendre et Legendre, 2012). Nous avons fixé le seuil de corrélation au-delà duquel deux variables corrélées ne pouvaient être retenues toutes deux à $|0,5|$ (v.a.). Lorsque deux variables étaient corrélées, la variable la plus facile à interpréter biologiquement était retenue.

Etant donné que notre plan d'échantillonnage était hiérarchisé (10 placettes dans chaque site), et l'existence probable d'un effet « site » sur la croissance que nous ne pouvions contrôler, nous avons introduit comme effet aléatoire les « placettes nichées dans les sites » dans nos modèles.

Les variables réponses et explicatives potentielles étant les mêmes pour les parterres de coupe et les feux récents, nous avons réalisé des modèles communs aux deux origines de peuplements. La variable réponse choisie pour les modèles est la « Croissance en hauteur moyenne annuelle entre 2005 et 2010 », transformée par la racine carrée pour s'assurer de la validité des hypothèses de normalité des résidus, d'homogénéité et d'homoscedasticité. Nous avons utilisé majoritairement des caractéristiques de microsites, existantes et mesurables en

tant que variables explicatives de la croissance juvénile régnant 15 ans après la coupe. Nous avons défini deux types de modèles :

- des modèles basés uniquement sur des variables caractérisant les microsites de croissance (épaisseur de matière organique, recouvrements herbacé, éricacé et muscinal) et le mode de régénération (marcottés ou semis). Le mode de régénération est aussi lié à l'origine des peuplements feu ou CPRS, les tiges des parterres de coupe étant majoritairement issus de marcottage, celles de feu récent de semis. L'épaisseur de MO dépassant parfois la capacité d'exploration de la tarière, nous avons défini la matière organique comme une variable continue pour nos modèles, avec des classes d'épaisseur de matière organique, la dernière classe étant « ouverte » (épaisseur > 70 cm).

- des modèles incluant, en plus des variables précédentes, des effets de l'allométrie des tiges sur leur croissance. Pour cette dernière catégorie de modèles, notre objectif étant d'expliquer les différences de croissance observées entre des peuplements issus de coupe et de feu, nous nous sommes cantonnés à l'effet allométrique de la hauteur des tiges au moment de la perturbation. Cela permettait de contrôler pour l'effet taille à l'origine des peuplements, certaines tiges ayant déjà une hauteur au moment de la perturbation.

Pour les séparateurs de coupes, nous avons retenu seulement trois variables pour tenter d'expliquer la croissance entre 1 et 2 m : l'année à laquelle la tige a atteint 1 m (qui reflète l'âge de la tige, la période climatique de croissance, et qui contrôle pour l'effet âge à 1 m entre toutes les tiges), une indication si la tige semble avoir poussé en pleine lumière ou à l'ombre d'un peuplement déjà installé (caractère « croissance juvénile en pleine lumière ou sous couvert ») et enfin l'épaisseur de matière organique approximative au moment où la tige s'est installée (épaisseur totale de MO moins la profondeur d'enracinement de la tige). Il s'agissait des seules variables liées à la croissance juvénile de ces peuplements matures à notre disposition en 2011. La variable réponse « Croissance en hauteur moyenne annuelle entre 1 et 2 m » a été transformée par le logarithme dans ces modèles.

Il est intéressant de savoir si la tige a poussé directement en pleine lumière car elle se rapproche alors des conditions de croissance des feux récents et nous permet de mieux discriminer un éventuel effet du climat passé. Le caractère « croissance juvénile en pleine

lumière ou sous couvert » est basé sur des critères simples, confirmés dans la littérature. Nous nous sommes basés sur les données de croissance sur le rayon des galettes prises à 0, 20 et 40 cm de hauteur, récoltées dans le site SP-07. Ce site est apparu comme étant issu d'une première cohorte d'âge après feu (paragraphe 1.4.1) : établissement synchrone des tiges dans une période de 10 ans après feu (Simard *et al.*, 2007), montrant une croissance moyenne sur le rayon supérieure à 0.45 mm/an entre 0 et 40 cm de hauteur. Une croissance sur le rayon de 0.45 mm/an est considérée comme le seuil critique permettant de conclure à une croissance en lumière d'après Wright *et al.* (2000)).

Nous avons ensuite sélectionné les meilleurs modèles expliquant la croissance en hauteur des différentes origines de peuplements à l'aide de la sélection de modèles par AIC. La méthode utilisée est la méthode d'estimation du maximum de vraisemblance, permettant de comparer les modèles en termes d'effets fixes, selon le critère d'AICc. La significativité de chaque variable a ensuite été vérifiée par le biais de la méthode d'inférence multi-modèle basée sur le critère d'AICc. Ces analyses ont été réalisées avec le package « AICcmodavg » (Mazerolle, 2013) inclus dans le logiciel R (R Development Core Team, 2010).

Chimie des sols organiques

Les données sur la chimie des sols n'ont pas été incluses dans les modèles car elles étaient prises à titre prospectif à l'échelle des sites et non de l'arbre, afin d'approfondir notre compréhension des différences de croissance entre les types de MO, pour les origines CPRS et FR.

Les moyennes de ratio C/N et de pH de chaque origine de peuplement et de chaque horizon ont été comparées par le biais d'ANOVAs réalisées sur des modèles de régressions linéaires.

1.3.5.3 Croissance radiale moyenne annuelle

À partir des mesures de galettes au Velmex, la croissance radiale moyenne annuelle des tiges de séparateurs entre 1 et 2 m a été calculée et comparée à celle des tiges de parterres

de coupe, calculée entre 2005 et 2010 afin de confirmer les tendances observées pour la croissance en hauteur et s'assurer que les différences observées n'étaient pas uniquement liées à la variable réponse choisie : la croissance en hauteur moyenne annuelle (Annexe C). Pour comparer les croissances radiales des séparateurs et des parterres de coupe, nous avons regroupé la croissance radiale entre 2005 et 2010 pour les CPRS et la croissance radiale entre 1 et 2 m pour les SP dans une variable réponse globale : la croissance radiale moyenne entre 1 et 2 m (Annexe C). Les croissances ont été comparées selon l'origine du peuplement par le biais d'une ANOVA réalisée selon un modèle de régression linéaire.

1.4 Résultats

1.4.1 Caractéristiques des peuplements étudiés

Âge des peuplements

Pour les peuplements des CPRS, nos analyses confirment que la majorité des tiges d'avenir se sont installées avant la coupe (année de la CPRS comprise entre 1994 et 1997). Les tiges de CPRS avaient en moyenne 35 ans (± 17) en 2010. La régénération préétablie est la plus vieille dans le site CPRS-02 (49 ans ± 23), la plus jeune dans le site CPRS-01 (27 ans ± 11). Il n'y a pas de corrélation entre l'âge moyen du séparateur et l'âge de la régénération préétablie. Ces résultats montrent également une grande variabilité dans l'âge des tiges de chaque site.

Les tiges de feu récent avaient en moyenne 13 ans (± 4) en 2010, ce qui est cohérent avec l'année du feu (1997). On peut toutefois noter l'existence de quelques tiges préétablies dans les feux récents. Pour le site FR-01, issu de plantation, la moyenne d'âge de 15 ans en 2010 s'explique principalement par l'origine de plants des tiges, qui avaient environ 2 ans lors de la plantation après feu.

Seule l'origine du peuplement de séparateur du site SP-07 a pu être datée précisément, tous les arbres datant de la même période de 10 ans et montrant une croissance initiale rapide

(tableau D.1) (Simard *et al.*, 2007). Pour les autres peuplements, la structure d'âge ne montre pas d'établissement synchrone des arbres, notamment dans les peuplements où les arbres dominants avaient plus de 200 ans. Une année minimum de feu a donc été établie comme l'année à la base de la plus vieille tige récoltée (figure 1.3 et Annexe A) (Bergeron *et al.*, 2001). Les arbres des séparateurs sont ainsi âgés au moins de 295 ans pour le plus vieux (site SP-06) à 150 ans pour le plus récent (site SP-07) (tableau D.1, Annexe D). Ils sont donc plus âgés que ne le laissait supposer l'analyse de la cartographie des feux du secteur.

Le détail de l'âge moyen des arbres de chaque site est fourni en Annexe D (tableau D.1).

Allométrie

Les tiges des parterres de coupe sont généralement légèrement plus hautes que celles des feux récents en 2010 (respectivement 198 cm (± 80) et 185 cm (± 61) en moyenne). Cet écart de hauteur n'est pas significatif ($p = 0,20$). Les tiges de CPRS avaient déjà une hauteur moyenne de 44 cm (± 37) et un âge moyen de 21 ans (± 17) au moment de la perturbation, contrairement aux tiges du feu récent.

Tous les sites issus de CPRS présentent une grande variabilité intrasite tant en hauteur (moy : 0,44 m, min : 0,23 m, max : 0,63 m, cv : $\pm 0,37$ m) qu'en âge des tiges au moment de la coupe (moy : 21 ans, min : 0 an, max : 101 ans, cv : ± 17 ans) (tableaux D.1 et D.2, Annexe D). La variabilité intersite est, elle, moins importante et on distingue deux groupes principaux : les sites ayant des tiges plus âgées qui sont aussi les plus hautes au moment de la perturbation (CPRS-02, 03, 05, 08) et les sites avec des tiges plus jeunes, moins hautes (CPRS-01, 04, 06, 07). Il existe une forte corrélation ($r = 0,9$) entre la hauteur et l'âge des tiges au moment de la perturbation (relation quasi linéaire) (données non représentées). Cependant, les tiges les plus hautes au moment de la CPRS ne sont pas forcément les plus hautes en 2010.

Parmi les séparateurs, seul le site SP-01 se démarque vraiment des autres sites, avec une hauteur moyenne totale de 8,0 m ($\pm 1,3$) alors que les autres sites présentent des hauteurs comprises entre 13 et 15 m.

Le détail par site est fourni en Annexe D (tableau D.2).

Caractéristiques de la régénération

Les peuplements issus de CPRS sont composés dans leur grande majorité de marcottes (66% minimum) (Annexe D, tableau D.3). Il est question de % minimum car la distinction visuelle sans récolte ni analyse approfondie du système racinaire complet entraîne une incertitude. Les peuplements issus de feu sont en quasi-totalité composés de semis (ou de plants pour le site FR-01) (moins de 16% de marcottes). Le site FR-03 présente davantage de marcottes potentielles que les deux autres sites issus de feu, et notamment le site FR-02 qui n'est pas issu de plantation, à l'instar du site FR-03. La faible sévérité du feu dans ce secteur ayant permis la survie de davantage de marcottes dans la couche de matière organique non consommée en est probablement la principale raison.

Coefficient de distribution (stocking) et densité de régénération

Seul le site FR-03 est mal stocké : 10% de placettes contenant au moins une tige de plus d'un mètre de hauteur. Ce pourcentage est inférieur aux normes provinciales québécoises qui exigent que 8 ans après coupe le niveau de stocking en tiges libres de croître, de plus de 1m de hauteur, soit égal ou supérieur à celui du niveau avant-coupe, fixé à 30% dans la région d'étude (Lafleur *et al.*, 2010b). Si on considère le stocking total en épinettes noires (tiges de plus de 0,30 m), l'ensemble des sites est bien régénéré.

Les résultats de stocking sont confortés par le calcul des densités de tiges libres de croître, de plus d'un mètre, par hectare. Les sites issus de feu récent sont les moins densément régénérés. Mis à part le site FR-03 qui accuse un déficit sévère de régénération (250 tiges/ha), les sites FR-01 et FR-02 ont une densité suffisante, supérieure au seuil de 900 tiges par hectare, libres de croître, de plus d'un mètre de hauteur, 10 ans après perturbation, indiqué comme le minimum de tiges à atteindre pour conclure à une bonne régénération des peuplements dans les secteurs paludifiés (Morris *et al.*, 2009). Le risque d'une ouverture du peuplement adulte est fort pour le site FR-03. Bien que le site FR-01 ait une densité peu supérieure au seuil critique, il a été planté à une densité assurant sa bonne régénération.

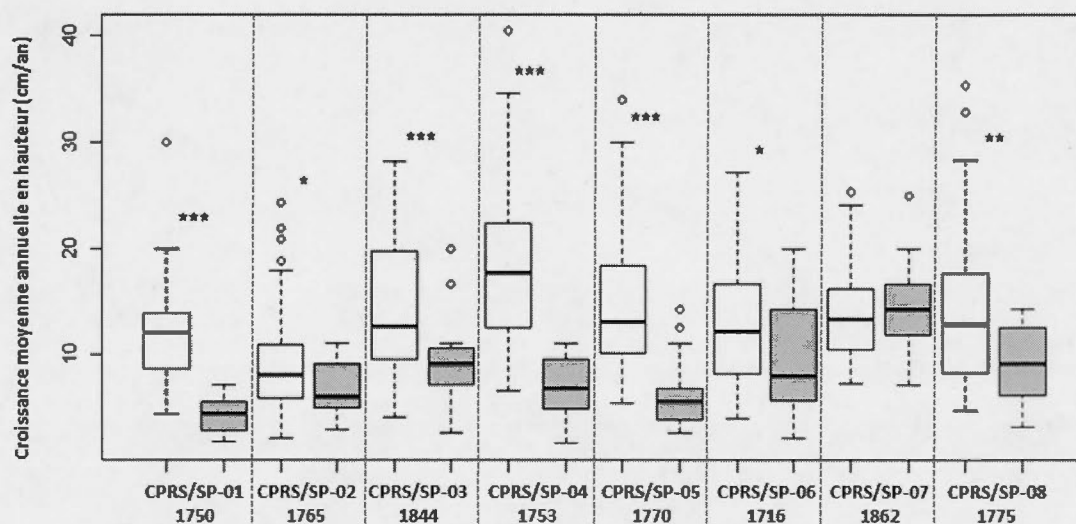
1.4.2 Croissance en hauteur

1.4.2.1 Croissance en hauteur moyenne

Il n'existe pas de différence significative de croissance en hauteur moyenne pour la période 2005 - 2010 parmi les sites issus de feu récent ($0,05 < p < 0,1$). En revanche, les sites CPRS et SP sont assez hétérogènes et présentent des différences de croissance significatives selon les sites ($p < 0,001$). Le détail de la croissance en hauteur moyenne pour chaque site (2005-2010 pour CPRS et FR, 1-2m pour SP) est fourni dans l'Annexe D (tableau D.4).

La croissance moyenne des tiges de CPRS est de $13,9 \pm 6,6$ cm/an, celle des SP de $8,4 \pm 0,7$ cm/an et celle des FR de $18,9 \pm 6,3$ cm/an.

Figure 1.3 Comparaison de la croissance en hauteur moyenne entre les deux générations d'un même site (CPRS/SP). En blanc : CPRS, en gris : SP. Niveaux de significativité des différences de croissance par site : $p < 0.1$ « . », $p < 0.05$ « * », $p < 0.01$ « ** », $p < 0.001$ « *** ». La date indiquée sur l'axe des abscisses est celle de l'année minimum du dernier feu dans chaque séparateur, d'après la carte établie pour la région par Bergeron et al. (2004).



La figure 1.3 permet de comparer, pour chaque site apparié CPRS/SP, les différences de croissance en hauteur entre la génération issue de feu et celle issue de coupe. La majorité des sites présente des différences de croissance significatives entre les arbres appartenant à la forêt d'origine (SP) et les tiges se développant après coupe (CPRS). Seul le site CPRS/SP-07 ne présente pas de différence significative de croissance entre son parterre de coupe et son séparateur ($0,05 < p < 0,1$). En dehors de ce site, les tiges se développant dans le parterre de coupe présentent une croissance en moyenne deux fois supérieure ($\pm 0,7$) à celle des tiges du peuplement d'origine. Les sites CPRS poussent en moyenne $6,3 \text{ cm/an}$ ($\pm 3,2$) de plus que les sites SP. Même si certains sites peu productifs dans le passé restent peu productifs actuellement (CPRS/SP-01 et 02), en général, les peuplements issus de CPRS montrent tous de meilleures performances de croissance que les peuplements les ayant précédés. Ainsi, un site qui avait une mauvaise croissance juvénile passée peut présenter une meilleure (voire une bonne) croissance actuelle après CPRS. Tel est le cas du site CPRS/SP-04, par exemple, qui affiche des performances comparables aux sites issus de FR : $18,6 \pm 8,0 \text{ cm/an}$ (Annexe D, tableau D.4).

1.4.2.2 Résultats des calculs d'Indice Qualité Station (IQS)

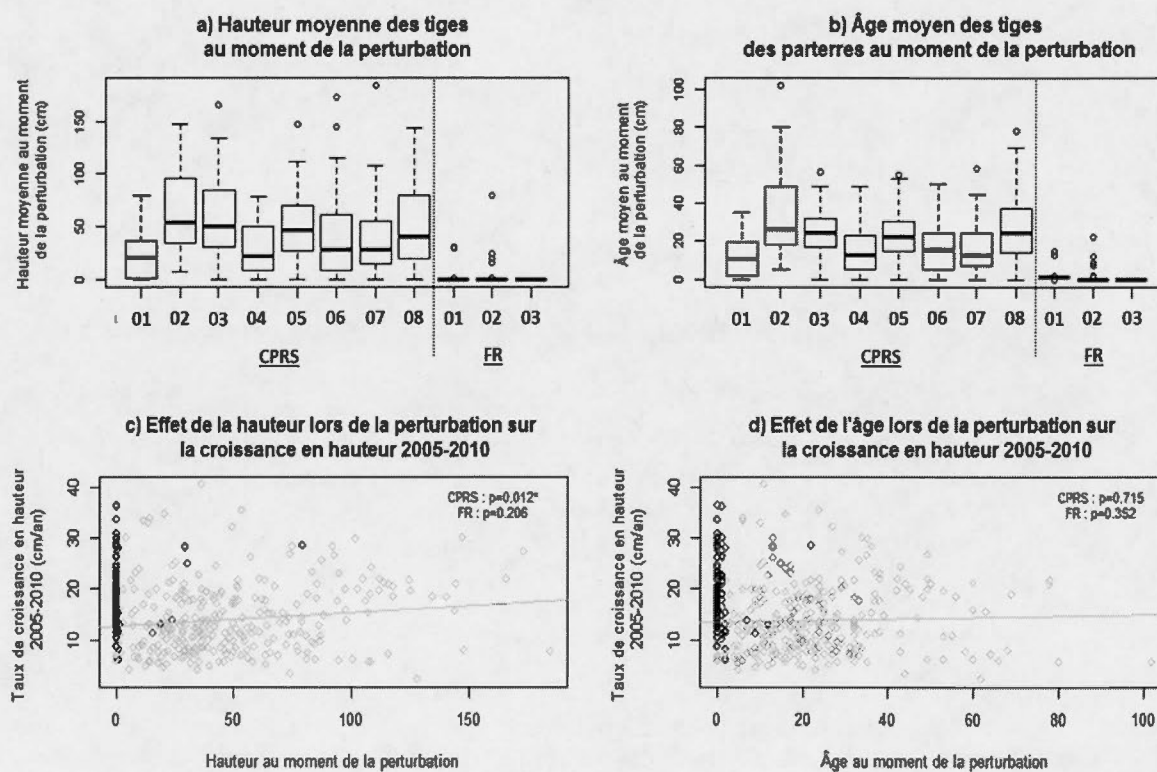
Le calcul des IQS 50 selon la méthode décrite dans Mailly et Gaudreault (2005) confirme que la productivité potentielle des peuplements des parterres de coupe est nettement meilleure que celle des peuplements d'origine (SP) (Annexe D, tableau D.5). L'IQS 50 moyen des parterres de coupe est de 10 alors que celui des séparateurs n'est que de 7. L'IQS 50 des peuplements d'origine ne semble pas conditionner l'IQS 50 observé après coupe, comme le montrent notamment les résultats du site CPRS/SP-01. Les feux récents montrent encore une fois le meilleur potentiel productif du secteur d'étude, avec un IQS 50 potentiel moyen de 13.

1.4.3 Facteurs influençant la croissance en hauteur

1.4.3.1 Effets de l'âge et de la hauteur initiale sur la croissance des tiges de CPRS

Dans les CPRS, la hauteur des tiges au moment de la coupe a un effet significatif positif sur la croissance ultérieure des tiges ($p < 0,05$) (figure 1.4). En revanche, l'âge des tiges ne détermine en rien leur capacité de croissance ultérieure ($p > 0,1$).

Figure 1.4 Représentation graphique de l'effet de la taille et de l'âge des tiges au moment de la perturbation sur la croissance en hauteur moyenne pour les origines CPRS et FR - Carrés noirs = FR, carrés gris = CPRS



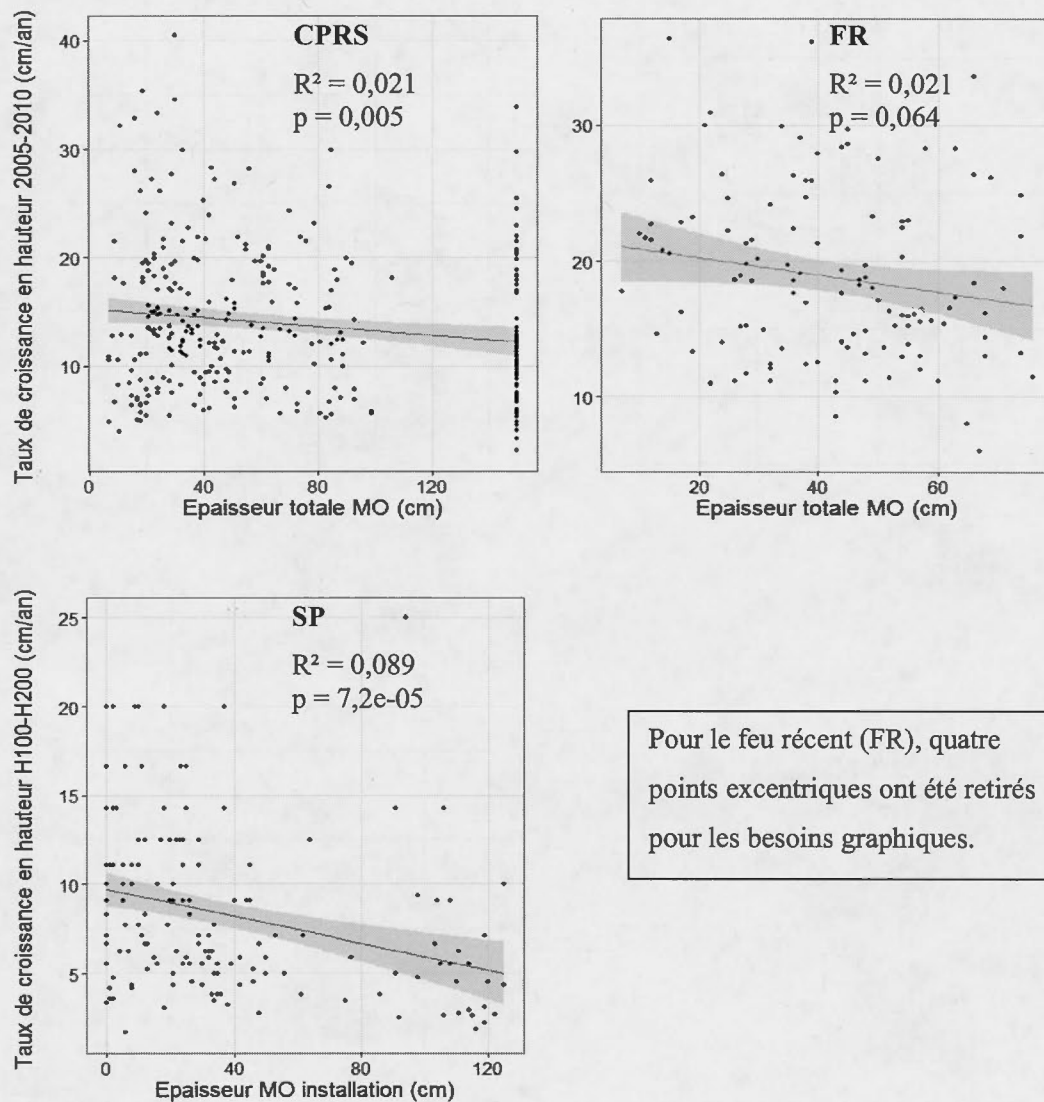
1.4.3.2 Effet de l'épaisseur de la matière organique

Les peuplements issus de dynamique naturelle après feux anciens (SP) présentent une épaisseur totale de matière organique au moment de l'installation significativement inférieure à celle des peuplements issus de feu récent et de CPRS ($p < 0,001$) (tableau D.6). En moyenne, l'épaisseur de matière organique au moment de l'installation est plus élevée de 34 cm (± 32) dans le site CPRS que dans le site SP apparié, étant donnée l'absence de perturbation faite au sol par la CPRS. L'épaisseur de matière organique est très variable aussi bien à l'échelle de l'origine du peuplement qu'à l'échelle du site (Annexe D, tableau D.6). Il ne semble pas y avoir de corrélation marquée entre l'âge du peuplement d'origine et l'épaisseur totale de matière organique observée dans le parterre de chaque site (tableaux D.1 et D.6).

D'après la figure 1.5, l'épaisseur de matière organique totale au moment de l'installation a un effet significatif principalement sur la croissance des tiges CPRS et SP. Toutefois le R^2 de la régression linéaire entre taux de croissance en hauteur et épaisseur de matière organique est très faible pour les sites CPRS.

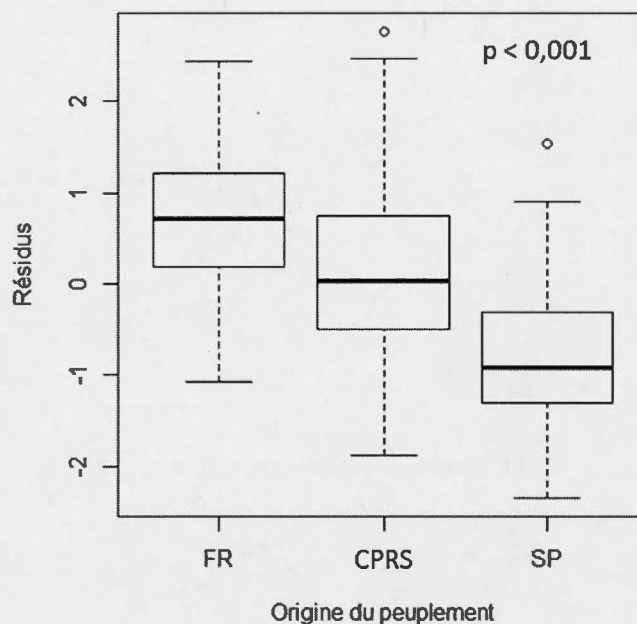
L'épaisseur de matière organique ne présente pas d'effet vraiment significatif sur la croissance de FR, probablement car les sites sont relativement homogènes en terme d'épaisseur de matière organique. En revanche, l'épaisseur de matière organique a un effet négatif significatif sur la croissance en hauteur moyenne annuelle de l'ensemble des tiges, lorsqu'on regroupe toutes les origines de peuplement ($p < 0,05$). Les épaisseurs individuelles de chaque horizon constituant la matière organique, notamment de l'horizon fibrique, ont un effet moins significatif individuellement sur la croissance en hauteur que l'épaisseur totale de la couche de matière organique (dans nos modèles, $0,05 < p < 0,1$ pour l'épaisseur totale et $0,4 < p < 1$ pour l'épaisseur de fibrique). Nous n'avons donc pas inclus les horizons individuels dans nos analyses.

Figure 1.5 Effet de l'épaisseur totale de matière organique sur la croissance des parterres de coupe (CPRS), feux récents (FR) et séparateurs de coupe (SP).



D'après la figure 1.6, si on contrôle pour l'effet de l'épaisseur de matière organique en retenant les résidus du modèle de régression, il persiste un effet origine.

Figure 1.6 Comparaison des résidus de la régression linéaire Croissance en hauteur moyenne annuelle – Epaisseur de MO par origine de peuplement



La croissance des FR reste meilleure que celle des CPRS, elle-même meilleure que celle des SP. D'autres facteurs liés à l'origine des peuplements sont donc à prendre en compte pour expliquer les différences de croissance.

1.4.3.3 Résultats des modèles explicatifs de la croissance

Pour les parterres de coupe et les sites issus de feu récent, nous avons retenu trois modèles :

$$\text{Modèle Microsite} = \sqrt{(\text{Croissance } H) \sim \text{Epaisseur MO Totale} + \text{TypeRégé} + \text{Pc Vaccinium}}$$

$$\begin{aligned} \text{Modèle Origine} = & \sqrt{(\text{Croissance } H) \sim \text{OriginePerturb} + \text{Epaisseur MO Totale} + \text{TypeRégé}} \\ & + \text{Pc Vaccinium} \end{aligned}$$

$$\text{Modèle Allométrie} = \sqrt{(\text{Croissance } H) \sim \text{OriginePerturb}} + \text{Epaisseur MOTotale} + \text{TypeRégé} \\ + \text{PcVaccinium} + \text{HPerturb}$$

Où $\sqrt{(\text{Croissance } H)}$ correspond à la racine carrée de la croissance en hauteur moyenne annuelle entre 2005 et 2010, *OriginePerturb*, la perturbation d'origine (CPRS/FR), *Epaisseur MO Totale*, l'épaisseur de matière organique totale, *TypeRégé*, le mode de régénération par marcottage ou semis, *Pc Vaccinium*, le recouvrement en *Vaccinium* spp. et *HPerturb*, la hauteur de la tige au moment de la perturbation.

Le modèle *Allométrie* retient l'ensemble des facteurs qui se sont avérés significatifs, y compris une part d'allométrie (hauteur des tiges au moment de la perturbation). Le modèle *Origine* ne retient que les facteurs « microsite de croissance » et origine. Le modèle *Microsite* vise à connaître la part de variance uniquement attribuable à l'origine (Burnham et Anderson, 2002).

Pour les peuplements d'origine (SP), nous avons retenu deux modèles :

$$\text{Modèle Statut} = \log_{10}(\text{Croissance } H) \sim \text{Année Galette 1m} + \text{LumièreOmbre}$$

$$\text{Modèle MO} = \log_{10}(\text{Croissance } H) \sim \text{Année Galette 1m} + \text{LumièreOmbre} \\ + \text{Epaisseur MO Installation}$$

Où *Année Galette 1m* correspond à l'année à laquelle la tige a atteint 1m de hauteur, *LumièreOmbre*, le critère de croissance de la tige en pleine lumière ou sous couvert et *Epaisseur MO Installation*, l'épaisseur de matière organique au moment de l'installation de la tige.

La comparaison du modèle *MO* au modèle *Statut* nous permet de connaître la part de variance attribuable aux variations d'épaisseur de matière organique.

Tableau 1.1 Résultats du calcul de l'AICc des modèles retenus pour expliquer la croissance en hauteur moyenne des CPRS et FR puis des SP

Modèles	K	AICc	Delta AICc	AICc Wt	Cum .Wt	LL	R ² du modèle
<i>Parterres de coupes et feu récent</i>							
Modèle Allométrie	10	1003.97	0.00	1	1	-491.73	0,55
Modèle Origine	9	1031.69	27.72	0	1	-506.64	0,49
Modèle Microsite	8	1037.29	33.32	0	1	-510.48	0,49
Modèle Nul : 1	4	1043.44	39.48	0	1	-517.68	
<i>Séparateurs de parterres de coupes</i>							
Modèle MO	8	174.51	0.00	0.56	0.56	-78.78	0,70
Modèle Statut	6	174.99	0.48	0.44	1	-81.22	0,71
Modèle Nul : 1	4	214.12	39.61	0.00	1	-102.93	

Pour les origines CPRS et FR, le meilleur modèle est le modèle complet (Modèle *Allométrie*) qui contrôle pour l'allométrie au moment de la perturbation, avec un poids d'AICc de 1.0 (tableau 1.1).

Pour les origines CPRS et FR, la hauteur des tiges au moment de la perturbation participe à hauteur de 57% dans la variance du modèle global avec allométrie. Malgré l'ajout des variables Epaisseur de matière organique, Marcotte/semis, Pourcentage de *Vaccinium* spp. et Hauteur au moment de la perturbation, l'origine des peuplements (CPRS ou FR) participe encore à hauteur de 35% dans la variance du modèle *Origine*.

Les inférences multi-modèles basées sur l'AICc de nos modèles mixtes pour les origines CPRS et FR (tableau 1.2) montrent que la hauteur au moment de la perturbation et le recouvrement en *Vaccinium* spp. sont peu significatives et apportent peu aux modèles explicatifs de la croissance observée (intervalles de confiance proches de 0). Ce sont surtout

les importantes épaisseurs de matière organique (> 70 cm) qui ont l'effet le plus significatif sur la croissance. Enfin, cette analyse confirme la significativité des variables « origine des peuplements » et « type de régénération » (marcotte/semis).

Tableau 1.2 Résultats des inférences multimodèles basées sur l'AICc de chaque modèle pour les origines CPRS et FR et pour l'origine SP

Variables	Estimé de l'inférence multi-modèle	Erreur-type inconditionnelle	Intervalle de confiance inconditionnel à 95%
<i>Modèles CPRS et FR</i>			
Pc Vaccinium	- 0,01	0	- 0,01 / 0
H Perturb	0,01	0	0 / 0,01
TypeRégé - Semis	0,22	0,08	0,07 / 0,38
Epaisseur MO Totale > 70 cm	- 0,32	0,14	- 0,59 / - 0,05
Epaisseur MO Totale 35-70 cm	- 0,07	0,10	- 0,26 / 0,12
OriginePerturb - CPRS	- 0,88	0,21	- 1,30 / - 0,46
<i>Modèles SP</i>			
Epaisseur MO Installation > 40 cm	- 0,2	0,09	- 0,38 / - 0,02
Epaisseur MO Installation 20-40 cm	- 0,11	0,08	- 0,27 / 0,04
LumièreOmbre - Ombre	- 0,42	0,07	- 0,56 / - 0,28
Année Galette 1m	0	0	0 / 0,01

Pour les séparateurs de parterres de coupe, même si les deux modèles sont acceptables, nous avons privilégié comme meilleur modèle le modèle complet, avec un poids d'AICc de 0.56, afin d'illustrer l'effet de la matière organique comme pour les origines CPRS/FR

(tableau 1.1). L'épaisseur de MO au moment de l'installation des tiges participe à hauteur de 10% dans la variance du modèle global, le modèle *MO*. L'âge des tiges et le statut de croissance en pleine lumière ou à l'ombre d'un peuplement existant sont les principaux facteurs explicatifs de la croissance.

De même que pour l'inférence multi-modèle basée sur l'AICc des modèles CPRS et FR, les résultats des inférences multi-modèles pour l'origine SP (tableau 1.2) montre que ce sont les épaisseurs de matière organique > 40 cm qui sont les plus significatives pour expliquer la croissance. Le critère de croissance sous couvert ou en pleine lumière est également significatif alors que l'année à laquelle la tige atteint un mètre de hauteur ne l'est pas.

1.4.3.4 Chimie des sols organiques

Les résultats des analyses chimiques menées sur les sols de sites issus de CPRS et de feu récent dans les différents horizons de MO (tableau 1.3) indiquent deux principales caractéristiques : une différence significative dans les propriétés chimiques selon les horizons de MO (pour C/N, $p < 0,001$ et pour pH, $p < 0,001$) et des différences significatives entre les perturbations d'origine des peuplements (pour C/N, $p = 0,009$ et pour pH, $p < 0,001$). Ces différences sont significatives, encore 15 ans après perturbation. L'effet de l'interaction entre horizon et origine sur la chimie des sols organiques a été testée mais n'est pas significative (tableau 1.4).

Les horizons les plus profonds et les plus décomposés ont les plus faibles C/N. Les sols organiques des feux récents présentent un plus faible C/N que les sols des CPRS. Le pH augmente avec la profondeur des horizons dans les sols des feux récents mais reste identique dans ceux des CPRS. Les horizons profonds sont donc les horizons les moins acides dans les sols des feux récents. Les sols des feux récents sont moins acides que ceux des CPRS.

Tableau 1.3 Résultats des analyses chimiques menées sur les sites d'étude : ratio C/N (moyenne \pm écart-type), pH H₂O (moyenne \pm écart-type)

Horizon	Ratio C/N		pH H ₂ O	
	CPRS	FR	CPRS	FR
Fibrique	65 \pm 14.1	54 \pm 7.7	4.0 \pm 0.2	4.3 \pm 0.2
Mésique	36 \pm 10.0	39 \pm 7.1	4.1 \pm 0.5	4.4 \pm 0.4
Humique	32 \pm 13.1	28 \pm 4.8	4.0 \pm 0.3	4.7 \pm 0.5
Moy./Origine	48 \pm 19.5	39 \pm 12.8	4.1 \pm 0.4	4.5 \pm 0.4

Tableau 1.4 Résultats de l'ANOVA à deux critères : Horizon de matière organique et Origine du peuplement et du terme d'interaction Horizon*Origine vérifiant l'effet de ces deux traitements sur le ratio C/N et le pH H₂O des sols organiques

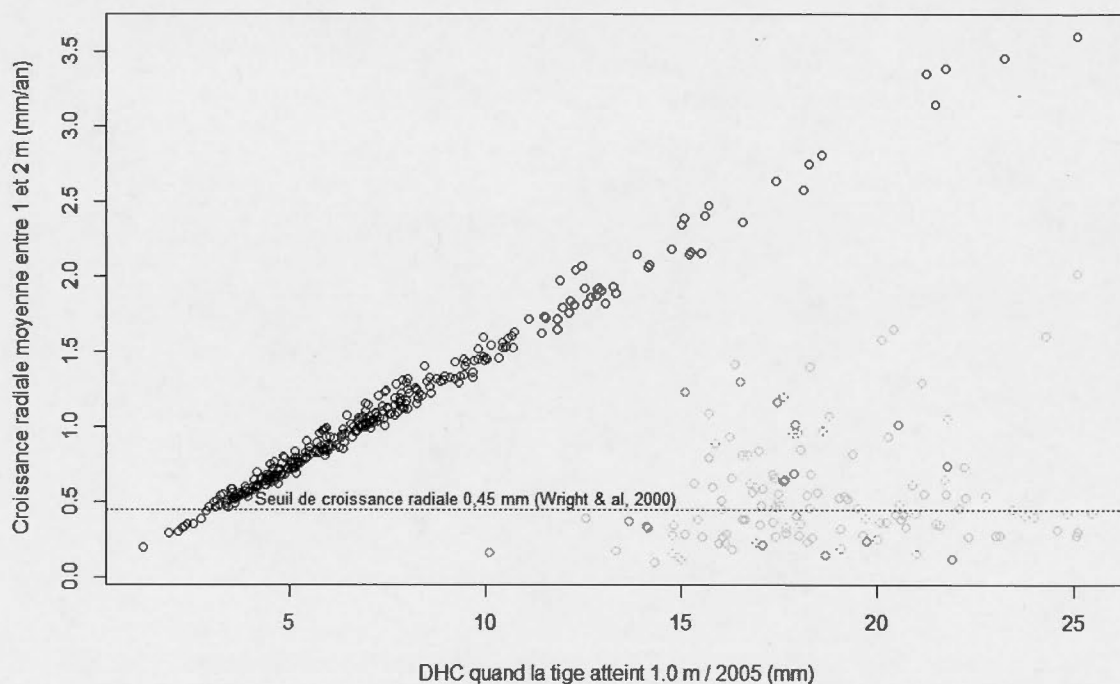
<i>Variable réponse : Ratio C/N</i>					
	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr (> F)
Horizon MO	4	15932	3983,1	41,1235	< 2e-16
Origine	1	372	372	3,8403	0,05370
Horizon MO : Origine	3	671	223,7	2,3093	0,08308
Residuals	76	7361	96,9		
<i>Variable réponse : Ratio pH H₂O</i>					
Horizon MO	4	3.9159	0.97898	7.3981	4.357e-05 ***
Origine	1	2.5426	2.54257	19.2142	3.699e-05 ***
Horizon MO : Origine	3	0.4048	0.13494	1.0197	0.3887
Residuals	76	10.0569	0.13233		

1.4.4 Croissance radiale moyenne annuelle

La croissance radiale moyenne annuelle entre 1 et 2 m des tiges des parterres de coupe est significativement supérieure à celle des tiges des peuplements d'origine ($p < 0,0001$). Environ la moitié des tiges des peuplements d'origine, utilisées dans cette analyse, présente une croissance radiale moyenne annuelle inférieure au seuil de Wright *et al.* (2000), indicateur d'une croissance sous ombrage (Annexe C). Enfin, les tiges des parterres de coupe présentent une relation linéaire positive entre leur croissance radiale et leur DHC initial contrairement aux tiges de séparateurs (figure 1.7).

Figure 1.7 Croissance radiale moyenne annuelle des tiges en fonction du DHC initial

Cercles noirs : parterres de coupe, cercles gris : séparateurs, ligne pointillée : seuil de croissance radiale annuelle indiquant une croissance en pleine lumière selon Wright *et al.* (2000)



1.5 Discussion

1.5.1 Comparaison de la croissance juvénile passée à la croissance juvénile actuelle

Contre toute attente, nous n'avons pas pu démontrer de baisse de productivité sur un même site après CPRS. Les peuplements issus de CPRS poussent généralement mieux que les peuplements d'origine issus de feux naturels anciens coupés par cette CPRS, et ce, malgré l'épaisseur de matière organique plus élevée dans laquelle les tiges issues de coupe se sont enracinées. Les résultats des analyses de la croissance en hauteur sont confirmées par celle menée sur la croissance radiale pour ces deux origines (Annexe C). Cette absence de baisse de productivité entre deux générations d'épinette noire avait déjà été observée entre deux générations successives sur les mêmes sites, mais après des feux, dans la pessière noire à lichens (Côté *et al.*, 2014).

Nos peuplements anciens sont beaucoup plus âgés que ce à quoi nous nous attendions en les sélectionnant d'après la carte des feux de la région (dont la précision à l'échelle régionale ne permettait pas de certitudes à l'échelle locale) (Bergeron *et al.*, 2004). L'analyse de l'âge individuel des tiges montre généralement une installation asynchrone des tiges des différents peuplements étudiés (à l'exception du site SP-07). Les tiges de séparateurs n'appartiendraient donc pas à la première cohorte d'arbres installée après feu mais plutôt à une deuxième cohorte (ou plus selon le temps depuis le dernier feu). Elles auraient donc déjà une productivité plus basse que la première cohorte post-incendie du fait de leur installation sur une épaisseur plus importante de matière organique (Lecomte *et al.*, 2006a ; Simard *et al.*, 2007 ; Wright *et al.*, 2000), d'une part, mais aussi parce qu'elles auraient poussé sous le couvert de la (ou des) cohorte(s) précédente(s) (Grondin *et al.*, 2000). L'analyse de la croissance radiale montre qu'environ la moitié des tiges de séparateurs n'atteignaient encore pas le seuil de croissance en pleine lumière fixé par Wright *et al.* (2000), passés les 1,0 m de hauteur, ce qui soutient cette hypothèse.

La baisse de productivité des cohortes d'âge successives, principalement en lien avec l'effet du temps sur l'accumulation de matière organique fait déjà l'objet d'un consensus dans la zone d'étude (Drobyshev *et al.*, 2010 ; Fenton *et al.*, 2005 ; Simard *et al.*, 2007). Nos

modèles mixtes confirment l'existence d'un effet de l'épaisseur de matière organique au moment de l'installation des tiges sur leur croissance en hauteur moyenne annuelle, en particulier pour lorsqu'elle dépasse 40 cm.

Notre deuxième hypothèse pour expliquer la différence de croissance entre le peuplement d'origine contenu dans le séparateur et le peuplement issu de CPRS est le climat défavorable qu'a connu la génération ancienne dans sa phase juvénile. La croissance juvénile des pessières matures issues de la dynamique forestière après feux anciens s'inscrit avant 1900, pendant la période climatique du « Petit Âge Glaciaire » (PAG), ayant eu cours d'environ 1580 à la fin du 19^e siècle en Amérique du Nord (Bergeron *et al.*, 2001 ; Bradley et Jonest, 1993 ; Lamb, 1995). Cette période est caractérisée en grande partie par des conditions météorologiques exceptionnellement froides, y compris en été (Bradley et Jonest, 1993 ; Lamb, 1995). Ce climat résulte dans une limitation caractéristique de la croissance des arbres (perte de productivité, suivie d'une nette reprise de croissance à la fin du PAG) (Bergeron et Archambault, 1993 ; Fantin et Morin, 2002 ; Grondin *et al.*, 2000).

Pour vérifier l'hypothèse climatique, nous avons comparé la croissance en hauteur de cette génération issue de dynamique après feu ancien à celle de la génération issue d'un feu récent. La croissance juvénile enregistrée dans le passé est nettement inférieure à celle actuelle, même lorsqu'on contrôle pour l'effet lié à l'épaisseur de matière organique (résultat ANCOVA). Toutefois, nos peuplements de séparateurs n'étant majoritairement pas issus de première cohorte après feu, l'effet de la croissance sous couvert des tiges masque en grande partie la variabilité de cet effet climat sur la croissance. Les valeurs de croissance observées pour les peuplements d'origine et le feu récent sont cohérentes avec celles observées dans l'étude de Grondin *et al.* (2000). L'hypothèse climatique semble également confortée par la comparaison de la croissance radiale entre parterres de coupe et peuplements d'origine. En effet, contrairement aux tiges de parterres de coupe, les arbres de séparateurs ne présentent pas de relation entre croissance radiale et DHC, l'ensemble des tiges semblent limité dans sa croissance radiale. Ce facteur limitant pourrait être le climat. Cependant, ces comparaisons ne nous permettent pas d'affirmer que le climat défavorable avant 1900 est l'unique responsable de la mauvaise croissance juvénile des tiges des séparateurs. En pratique, il est fortement

probable que les deux effets « climat » et « cohorte » aient agi conjointement sur la croissance (Côté *et al.*, 2014 ; Grondin *et al.*, 2000 ; Simard *et al.*, 2007).

Si on considère le cas particulier du site CPRS/SP-07, pour lequel le peuplement du séparateur est issu d'une première cohorte après un feu de 1860 et le peuplement de parterre est issu d'une CPRS de 1997, avec des épaisseurs de matière organique d'installation peu importantes (28 cm pour le site SP, 38 cm pour le site CPRS), les deux croissances (passée et présente) sont comparables, avec un léger avantage pour la génération passée. Dans ce cas précis, l'épaisseur de matière organique (et son maintien par la CPRS) peut apparaître comme un facteur limitant pour la croissance. Autrement dit, si le climat passé ou le statut de deuxième cohorte après feu ne masquent pas la comparaison entre croissances passée et actuelle, une baisse de productivité liée à une augmentation de matière organique peut être observée.

1.5.2 Croissances juvéniles des CPRS et feu récent

Si la CPRS ne semble pas avoir entamé la croissance juvénile potentielle de nos sites d'étude, elle est en revanche loin d'atteindre le potentiel que l'on peut espérer après un feu du même âge (donc à climat équivalent) dans le même secteur d'étude (13.9 ± 6.6 cm/an contre 18.9 ± 6.3 cm/an pour les sites FR). Il est certain que nos résultats doivent être interprétés avec précaution étant donné que nous n'avons pu échantillonner qu'un seul feu dans le secteur. La sévérité des feux varie d'un feu à l'autre (Johnstone et Chapin, 2006 ; Miyanishi et Johnson, 2002), il est donc difficile de généraliser les observations faites dans un feu à tous les feux. Cependant, la sévérité est également variable à l'intérieur d'un même feu (Johnstone et Chapin, 2006 ; Miyanishi et Johnson, 2002) et nous pensons avoir couvert une large gamme de variabilité avec les répliqués que nous avons échantillonnés dans cette étude.

La matière organique étant partiellement consumée par le feu (contrairement à la CPRS qui la conserve), l'épaisseur de matière organique est en moyenne significativement moins élevée dans les peuplements issus de feu récent ($44 \text{ cm} \pm 19$) que dans les peuplements issus de coupe ($69 \text{ cm} \pm 50$). Or nous avons vu que l'épaisseur de MO a un effet négatif sur la

croissance. Cependant, mis à part le site FR-03 qui présente une croissance moindre que le site CPRS-04, les sites FR ont une meilleure croissance que les sites CPRS, même pour ceux ayant plus de matière organique que les CPRS. L'épaisseur de MO ne conditionne donc pas seule la croissance. Ce constat est confirmé par l'analyse des résidus (figure 1.6) et par les résultats de nos modèles qui indiquent qu'en contrôlant pour l'effet de l'épaisseur de matière organique, le type de perturbation d'origine du peuplement a encore un effet significatif sur la croissance.

Si la MO ne discrimine pas efficacement entre les origines des peuplements, elle reste du moins la variable explicative liée au « microsite » la plus limitante sur la croissance en hauteur à l'échelle de la tige, au sein d'une même origine. Nous avons ainsi construit des modèles testant l'effet d'autres variables affectées par le type d'origine du peuplement sur la croissance, à notre disposition, afin de mieux expliquer les différences de croissance entre les origines CPRS et FR. Nous y avons introduit le mode de régénération, les marcottes étant connues pour être généralement moins productives et/ou moins résilientes aux perturbations que les semis (Boily et Doucet, 1993 ; Jarvis et Cayford, 1961 ; Ruel *et al.*, 2004). Nous pensions également que la hauteur initiale des peuplements au moment de la perturbation présenterait un effet avantageux pour les parterres de coupe (Horton et Groot, 1987 ; Morin et Gagnon, 1991 ; Pothier *et al.*, 1995). Nous avons aussi testé l'effet, plus anecdotique, du recouvrement en *Vaccinium spp.* (Mallik et Pellissier, 2000 ; Thiffault *et al.*, 2004). Malgré l'ajout de ces variables, l'origine des peuplements reste significative dans nos modèles.

Des mesures d'autres variables, sur lesquelles le type d'origine des peuplements a des effets significatifs seraient donc nécessaires, probablement à l'échelle du site et du microsite, pour identifier les mécanismes précis qui conditionnent la croissance. La chimie des sols pourrait constituer une partie de la réponse. Les mesures prospectives que nous avons réalisées nous ont permis d'observer des différences statistiquement significatives entre les sols des CPRS et ceux des FR, même 15 ans après perturbation. Les sols des sites issus de feu récent ont un C/N plus faible (et sont donc plus riches) et sont moins acides que les sols des sites issus de CPRS. Toutefois, on peut se demander si une différence de pH de 0,4 a un effet biologique significatif sur la croissance. Le dépôt de charbons lié au passage d'un feu pourrait expliquer en partie le meilleur statut chimique des sols organiques des FR (Lavoie *et*

al., 2005 ; Wardle *et al.*, 1998 ; Zackrisson *et al.*, 1996). Il faudrait réaliser ces mesures à l'échelle de la tige pour pouvoir les intégrer aux modèles.

1.5.3 Conséquences pour l'aménagement forestier

L'effet améliorant de la hauteur au moment de la perturbation sur la croissance moyenne annuelle en hauteur montre qu'il existe un avantage à conserver de grandes tiges vigoureuses lors de la CPRS, ce qui avaient déjà été démontré dans d'autres études réalisées dans d'autres secteurs plus riches et pour des tiges plus âgées et plus hautes au moment de la coupe (Pothier *et al.*, 1995). La figure 1.4 c montre cependant que cet effet est très faible et l'inférence multi-modèle réalisée sur les modèles CPRS et FR confirment la faible significativité de cette variable pour expliquer la croissance.

Notre étude confirme encore une fois que les marcottes d'épinettes noires sont capables de survivre et de conserver le potentiel de croissance à de longues périodes d'oppression (plusieurs dizaines d'années). Nos résultats montrent que l'âge de la tige au moment de la perturbation n'est pas un facteur limitant sur la croissance potentielle des tiges. Il existe cependant très probablement un âge au-delà duquel la réponse à l'ouverture est plus limitée (en lien avec un problème de vigueur) (Horton et Groot, 1987 ; Morin et Gagnon, 1992 ; Pothier *et al.*, 1995).

Dans les sites issus de CPRS où l'épaisseur de MO devient trop importante (> 70 cm dans notre cas), il pourrait donc être préférable de sacrifier une partie de la régénération préexistante au profit d'un travail du sol (réduction de l'épaisseur de MO et amélioration de sa qualité, par aération par exemple), favorisant l'enracinement des arbres dans les couches de sols fertiles pour assurer une meilleure croissance des semis d'épinette noire (Lafleur *et al.*, 2010b). Cela permettrait par la même occasion de diminuer la compétition avec les éricacées (Lafleur *et al.*, 2010b). Sur les sites les plus productifs, si l'épaisseur de MO est raisonnable (< 40 cm) et que les tiges préexistantes semblent vigoureuses et en densité suffisante, une intervention mécanique sur l'épaisseur de la couche organique peut ne pas être nécessaire, même si la croissance est légèrement en deçà des attentes (St-Denis *et al.*, 2010).

Dans le secteur d'étude, le calcul de possibilité repose sur un IQS moyen de 12 (12 m de hauteur totale à 50 ans), soit une croissance en hauteur moyenne d'environ 24 cm/an, pour les peuplements de pessière noire à mousses (Terrier *et al.*, En préparation). Or à l'heure actuelle, aucun de nos sites, qu'ils soient issus de CPRS ou de feu récent, n'atteint cet objectif de croissance en hauteur annuelle. Toutefois, en appliquant la méthode de calcul d'IQS décrite par Mailly et Gaudreault (2005), les sites FR devraient malgré tout atteindre un IQS 13. Pour les sites CPRS, seul le site CPRS-04 devrait répondre aux attentes (IQS 12) alors que les autres sites devraient se cantonner à un IQS 11 ou 10, à l'exception du site CPRS-02 dont les performances sont vraiment mauvaises (IQS 9). D'après les performances observées dans les sépatateurs, il est possible que cet objectif fixé par les aménagistes ait été un peu surévalué par rapport au potentiel de croissance de certains sites. Nos résultats confirment ceux déjà observés par Simard *et al.* (2007) dans le même secteur qui a utilisé une approche chronoséquence.

Sans pour autant être alarmantes, ces performances demeurent préoccupantes et il sera opportun de réaliser une nouvelle campagne d'inventaire sur ces mêmes sites d'ici une dizaine d'années avant de conclure à un déficit de productivité pour les CPRS, par rapport à ce qui est attendu. Les tiges devraient alors avoir atteint le seuil critique de croissance en hauteur de 30 cm/an et/ou un IQS potentiel de 12, ce qui reste dans le domaine du possible pour la majorité des sites. Il serait alors aussi nécessaire de mesurer de façon plus systématique les variables caractérisant le microsite de chaque tige (notamment la chimie des sols), pour améliorer notre compréhension des facteurs conditionnant leur croissance. Il serait également intéressant de vérifier que les patrons de croissance radiale des différentes origines confirment les résultats obtenus avec l'analyse des patrons de croissance en hauteur.

1.6 Conclusions

Bien que nous nous attendions à observer une baisse de rendement dans la productivité d'un même site après CPRS, les CPRS des années 1990 que nous avons étudiées ne semblent pas avoir diminué la croissance juvénile d'un site. La croissance de la génération actuelle

issue de CPRS est meilleure que celle de la génération précédente issue de dynamique naturelle après feux. Nous n'avons pu démontrer cette baisse de rendement avec nos observations car les peuplements des séparateurs étaient trop âgés (plus de 100 ans). Ils ont donc poussé sous le couvert d'une ou plusieurs cohortes d'âge après feu et dans un contexte climatique plus défavorable que l'actuel (Petit Âge Glaciaire). Toutefois, en comparant la croissance de la génération issue de CPRS à celle issue d'un feu du même âge, nous avons pu constater que, si la CPRS ne réduit pas la croissance potentielle d'un site, elle n'est pas non plus optimale. Les jeunes peuplements issus de feu récent ont une croissance juvénile nettement supérieure.

L'épaisseur de matière organique sur laquelle les tiges s'installent est un facteur clé pour expliquer ces différences de croissance. Toutefois, elle n'est ni le seul ni le principal facteur déterminant la croissance juvénile. La qualité des microsites de croissance, en particulier les différences physico-chimiques des sols liés aux effets d'un feu versus d'une coupe, seraient à considérer dans les recherches futures et dans les pratiques d'aménagement forestier pour améliorer la productivité des peuplements issus de coupe. Il est probable qu'en l'absence d'ajustement de la méthode de coupe par CPRS une perte de productivité puisse s'enregistrer dans le futur entre deux générations successives d'épinette noire issues de CPRS.

1.7 Remerciements

Nous remercions Marc Mazerolle, Daniel Lesieur et Mélanie Desrochers pour leur expertise technique, Danielle Charron et Marie-Hélène Longpré pour le soutien logistique indispensable au bon déroulement des projets sur le terrain et en laboratoire, les aides de terrain et de laboratoire qui ont participé au projet et les collègues étudiants du laboratoire Bergeron, en particulier Aurélie Terrier, Annie-Claude Bélisle, Johann Housset et Nicolas Fauvart, pour leur précieux conseils et leur assistance. Nous remercions également Louis Dumas (Ing. F. Tembec) pour sa disponibilité et les informations précieuses qu'il a mis à notre disposition.

Le premier auteur a reçu une bourse de recherche en milieu de pratique « BMP Innovation » du Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada - Fonds de Recherche Québécois sur la Nature et les Technologies (CRSNG-FQRNT), en partenariat avec Tembec et la Chaire en Aménagement Forestier Durable UQAT-UQAM.

ANNEXE A

ANNÉE DE LA COUPE AVEC PROTECTION DE LA RÉGÉNÉRATION ET DES SOLS OU DU DERNIER FEU DE CHAQUE SITE

Les années de CPRS sont issues de l'analyse des données d'exploitation de la compagnie forestière Tembec. Les années de feu sont fournies par la cartographie des feux de la région réalisée par Bergeron *et al.* (2004). Cette cartographie était précise à une échelle régionale, et non locale comme le veut notre étude, les dates de feux anciens définies pour chaque SP doivent donc être considérées comme les dates minimales du dernier feu et non des dates précises.

Tableau A.1 Année de la dernière coupe ou du dernier feu pour chaque site étudié

Site	CPRS	SP	FR
01	1994	1750	
02	1996	1765	
03	1996	1844	
04	1997	1753	
05	1997	1770	—
06	1995	1716	
07	1997	1862	
08	1995	1775	
01			1997
02	—		1997
03			1997

ANNEXE B

CALCUL DES INDICES DE QUALITÉ STATION (IQS)

L'IQS ou Site Index de chaque arbre est généralement calculé comme étant la hauteur atteinte en 50 années de croissance libre (c'est-à-dire non supprimée), en utilisant des patrons de croissance en hauteur des tiges adultes pour définir les inflexions majeures des courbes de croissance âge-hauteur indiquant une reprise de croissance (Curtis, 1964 ; Grondin *et al.*, 2000 ; Subedi *et al.*, 2009). Cette méthode est généralement appliquée pour connaître l'IQS de peuplements matures. Mailly et Gaudreault (2005) ont développé une méthode permettant de prédire l'IQS à partir de jeunes peuplements.

Pour les peuplements issus de CPRS et de feu récent, les IQS ont été calculés uniquement sur 392 tiges (sur les 441 tiges du départ) répondant aux critères nécessaires à l'utilisation des tables de Mailly et Gaudreault (2005) (croissance pas trop faible et hauteur avant perturbation inférieure à 1m pour être sûr que la tige n'est plus opprimée dans sa croissance à cette hauteur).

Pour les séparateurs, ces IQS ont été calculés uniquement sur 158 tiges (sur les 160 tiges du départ) répondant aux critères nécessaires à l'utilisation des tables de Mailly et Gaudreault (2005) (croissance pas trop faible et âge à 1 m inférieur à 50 ans).

ANNEXE C

CROISSANCE RADIALE MOYENNE ANNUELLE CORRESPONDANTE À LA CROISSANCE EN HAUTEUR MOYENNE ANNUELLE ANALYSÉE

Afin de s'assurer que les différences de croissance observées entre peuplements d'origine (séparateurs) et peuplements issus de CPRS n'étaient pas liées au choix de la variable réponse « croissance en hauteur moyenne annuelle », la croissance radiale moyenne annuelle de ces deux origines a également été comparée. Afin de réaliser cette analyse, l'intégralité des tiges des parterres de coupe et 129 arbres de séparateurs (sur 160) ont été utilisés. Pour les séparateurs, certains arbres ont été éliminés car les galettes prélevées à la base étaient pourries au cœur et ne permettaient donc pas les calculs nécessaires à l'analyse.

Pour les parterres de coupe, l'accroissement moyen annuel sur le rayon a été calculé entre 2005 et 2010. Pour les séparateurs, il a été calculé entre les galettes prises à 1,0 et 2,0 m, pour correspondre aux calculs faits pour la croissance en hauteur.

Pour les besoins graphiques, les résultats d'accroissement radial moyen annuel, entre 1 et 2 m pour SP, entre 2005 et 2010 pour PC (« croissance radiale moyenne entre 1 et 2 m » dans la figure), sont présentés dans la figure 1.7 en fonction du diamètre de la tige au « collet » (DHC) en 2005 pour les parterres de coupe et du DHC lorsque la tige a atteint 1 m de hauteur pour les séparateurs. Pour les séparateurs, il s'agit d'un DHC sans écorce, calculé en faisant la somme accroissements radiaux moyens annuels entre 0 et 100 cm de hauteur et en les multipliant par 2. Pour les parterres de coupe, il s'agit d'un DHC avec écorce, calculé comme la différence entre le DHC en 2010 et la croissance radiale entre 2005 et 2010 multipliée par 2.

ANNEXE D

DÉTAIL DES CARACTÉRISTIQUES DES PEUPLEMENTS ÉTUDIÉS PAR SITE

Tableau D.1 Temps depuis la dernière CPRS/le dernier feu et Âge moyen des tiges des peuplements étudiés en 2010 - Moyenne \pm écart-type (âges extrêmes)

Site	Temps depuis la CPRS / le feu	CPRS	SP	FR
01	17	27 \pm 11 (11 - 51)	179 \pm 45 (82 - 261)	
02	15	49 \pm 23 (19 - 116)	190 \pm 26 (139 - 246)	
03	15	38 \pm 14 (12 - 70)	119 \pm 27 (81 - 167)	
04	14	28 \pm 12 (11 - 62)	161 \pm 47 (92 - 258)	
05	14	36 \pm 12 (9 - 68)	196 \pm 38 (101 - 241)	
06	16	31 \pm 13 (12 - 65)	177 \pm 42 (117 - 295)	
07	14	29 \pm 14 (11 - 71)	144 \pm 3 (139 - 149)	
08	16	42 \pm 20 (13 - 93)	148 \pm 36 (105 - 236)	
01	14*			15 \pm 3 (11 - 28)
02	14		—	13 \pm 5 (10 - 35)
03	14			11 \pm 1 (7 - 13)

* sur le site FR-01, le feu date de 1997, la plantation date de 1998

Tableau D.2 Hauteurs moyennes des tiges des sites d'études : avant perturbation pour les CPRS (CPRS_0) et en 2010 (CPRS_{2010} , SP_{2010} et FR_{2010}) - Moyenne \pm écart-type

Site	CPRS_0	CPRS_{2010}	SP_{2010}	FR_{2010}
01	0.23 ± 0.20	1.77 ± 0.67	8.3 ± 1.3	
02	0.63 ± 0.36	1.69 ± 0.61	13.5 ± 3.0	
03	0.57 ± 0.42	2.31 ± 0.87	13.8 ± 3.7	
04	0.29 ± 0.24	2.29 ± 0.78	14.3 ± 2.4	
05	0.51 ± 0.30	1.98 ± 0.83	15.0 ± 3.0	—
06	0.39 ± 0.40	2.07 ± 1.04	13.8 ± 3.4	
07	0.38 ± 0.37	1.82 ± 0.58	14.2 ± 2.1	
08	0.50 ± 0.40	1.90 ± 0.78	12.9 ± 2.5	
01				2.29 ± 0.66
02		—		1.78 ± 0.48
03				1.47 ± 0.35

Tableau D.3 Mode de régénération (pourcentage minimum de marcottes) et succès de la régénération des parterres de coupe et feu récent. Le succès de la régénération est basé sur le stocking en épinette noire de chaque site CPRS/FR, en %, pour l'ensemble des tiges (Stocking EPN Total) et pour les tiges libres de croître, de plus de un mètre de hauteur (Stocking EPN > 1m) et la densité de régénération en épinette noire de chaque site CPRS/FR en nombre de tiges/ha, pour les tiges libres de croître, de plus de un mètre de hauteur (Densité EPN > 1m)

Site	Marcottes	Stocking EPN Total – Stocking EPN > 1m*	Densité EPN > 1m
CPRS-01	63	90 – 60	8 750
CPRS-02	60	100 – 70	4 500
CPRS-03	68	90 – 90	5 000
CPRS-04	65	90 – 70	9 750
CPRS-05	60	100 – 80	6 750
CPRS-06	55	80 – 60	5 500
CPRS-07	75	100 – 90	7 750
CPRS-08	78	80 – 70	4 250
FR-01	10	60 – 50	1 500
FR-02	15	90 – 40	2 500
FR-03	22	80 – 10	250

*la première valeur correspond au stocking de l'ensemble des tiges d'épinette noire toutes hauteurs confondues, la seconde valeur correspond au stocking des seules tiges de plus d'un mètre de hauteur. Certaines placettes n'ayant pas de tiges de plus d'un mètre, la seconde valeur est généralement inférieure à la première.

Tableau D.4 Détail des croissances moyennes de chaque site pour chaque origine :
croissance en hauteur moyenne annuelle entre 2005 et 2010 (cm/an) pour les tiges des sites
CPRS et FR et croissance en hauteur moyenne annuelle entre 1 et 2 m pour les tiges des sites
SP (cm/an) – Moyenne \pm écart-type

Site	CPRS	SP	FR
01	12.2 \pm 5.4	4.2 \pm 1.4	
02	9.6 \pm 5.2	6.6 \pm 2.2	
03	14.6 \pm 5.9	9.5 \pm 4.6	
04	18.6 \pm 8.0	7.0 \pm 2.8	
05	15.0 \pm 7.0	6.2 \pm 3.1	—
06	12.8 \pm 5.8	9.8 \pm 5.4	
07	13.9 \pm 4.7	14.4 \pm 4.4	
08	14.1 \pm 7.1	9.2 \pm 3.4	
01			20.8 \pm 7.6
02		—	19.1 \pm 6.2
03			17.0 \pm 4.3

Tableau D.5 Résultats des calculs d'Indices Qualité Station moyens par site (IQS 50) d'après Mailly et Gaudreault (2005)

Site	CPRS	SP	FR
01	10	4	
02	9	6	
03	10	8	
04	12	6	
05	11	6	-
06	10	8	
07	10	10	
08	11	8	
01			13
02		-	13
03			13

Tableau D.6 Épaisseurs moyennes de matière organique par site : Épaisseur totale (CPRS-FR) / Épaisseur à l'installation des tiges (SP) (cm) - Moyenne \pm écart-type

Site	CPRS	SP	FR
01	78 \pm 45	74 \pm 38	
02	111 \pm 42	56 \pm 33	
03	125 \pm 39	42 \pm 48	
04	33 \pm 14	16 \pm 23	
05	115 \pm 39	39 \pm 30	—
06	28 \pm 16	17 \pm 32	
07	38 \pm 16	28 \pm 32	
08	29 \pm 15	16 \pm 13	
01			41 \pm 25
02		—	38 \pm 15
03			51 \pm 14

CONCLUSION GÉNÉRALE

Ce travail de recherche s'insère dans un contexte où le traitement sylvicole de coupe avec protection de la régénération préétablie et des sols, instaurée et largement déployée dans le nord-est du Canada depuis les années 1990, est remis en question dans les peuplements d'épinette noire paludifiés pour son incidence sur la productivité des générations successives d'épinette noire. Les précédentes études sur le sujet étaient principalement réalisées à partir de chronoséquences ou par comparaison entre différents types de coupes et des feux récents. Ces études étaient établies sur des sites ayant des localisations différentes. L'originalité de notre étude était de combler la lacune qui existait dans l'estimation de la perte de productivité d'un même site exploité par CPRS. Notre étude visait également à approfondir les connaissances sur la croissance juvénile de la pessière noire à mousses après perturbation et les facteurs qui l'affectent. Ne pouvant encore trouver des sites présentant deux générations successives issues toutes deux de CPRS, nous avons approché la question en comparant la croissance juvénile de la régénération issue de CPRS à celle du peuplement d'origine correspondant à une forêt naturelle ancienne issue de feu.

Nous n'avons pas pu démontrer de baisse de productivité d'un site due à la pratique de la CPRS (objectif 1). Sur un même site, la croissance après CPRS s'avère finalement meilleure que celle du peuplement d'origine issu de feu ancien. Dans leur grande majorité (sept sites sur huit), les peuplements d'origine que nous avons sélectionnés n'étaient finalement pas issus de première cohorte après feu mais de deuxième ou troisième cohorte. Ils ont donc connu une période d'oppression plus ou moins longue selon les sites, résultant en de faibles taux de croissance, même passé un mètre de hauteur. Cette croissance sous couvert s'est accompagnée de conditions climatiques moins clémentes régnant lors de leur installation (PAG), du fait de leur âge, plus élevé que ce que laissait supposer la cartographie des feux de la région (> 150 ans). Les parts relatives du climat et de la période d'oppression sur la mauvaise croissance des séparateurs restent cependant inestimables dans le cadre de

notre étude (objectif 2). Il aurait été nécessaire d'échantillonner des séparateurs issus exclusivement de première cohorte après feu, dans des feux datant au plus de 100 ans (post-PAG). Pour s'assurer de ces conditions, il aurait fallu réaliser une phase de pré-échantillonnage et une analyse dendrochronologique des peuplements à l'amont de la sélection des sites d'études, ce qui aurait nécessité un travail plus long que dans le cadre d'un projet de maîtrise. Une autre solution pourrait être d'envisager la création de placettes de suivi permanentes contrôlant la croissance et les variables du milieu de croissance, de la CPRS initiale à la CPRS suivante.

Notre projet a toutefois permis d'apporter des données supplémentaires sur les performances de croissance après CPRS (objectif 3). Pour la majorité des sites CPRS étudiés, la croissance est loin d'atteindre l'objectif fixé par les aménagistes sur le secteur d'IQS 12. Elle est encore plus loin du potentiel du secteur (IQS 13), estimé à l'aide de l'étude de la croissance après un feu récent plus ou moins sévère. Cela laisse peu de marge de manœuvre aux aménagistes pour assurer le renouvellement durable de la ressource pour les exploitations futures. Sans être alarmantes, ces croissances demeurent inquiétantes et il pourrait être opportun de vérifier la croissance de ces sites dans une dizaine d'années afin de s'assurer qu'elle ne diminue pas dans le temps.

Concernant les facteurs explicatifs de la croissance (objectif 4), notre étude semble confirmer que l'épaisseur de matière organique a un effet significativement limitant. Toutefois, la détermination de davantage de facteurs ayant un effet améliorant sur la croissance de la régénération en lien avec l'origine de feu, par rapport à la coupe permettrait également de déterminer des pistes de solutions pour réduire l'écart de productivité existant entre feu et coupe. Une étude approfondie de la chimie des sols à l'échelle de la tige, avec le prélèvement d'un échantillon de matière organique dans chaque horizon, pour chaque tige et l'analyse de davantage de propriétés chimiques des sols (P, K, Mg...), en est un exemple.

Au regard des résultats de notre étude, il semble que pour maintenir à la fois la productivité et la diversité des peuplements à l'échelle du paysage, les futures approches sylvicoles devraient inclure la perturbation de la couche de matière organique du sol afin de favoriser l'installation de peuplements productifs denses similaires à ceux établis après un feu

de forte sévérité (Lecomte *et al.*, 2006a). Certaines études suggèrent que plutôt que de revenir à des techniques de récolte/scarifiage/plantation des peuplements, le feu sévère et ses effets sur les arbres et le sol forestier devraient être imités plus précisément par les coupes dans les peuplements gérés pour la production de bois (Fenton *et al.*, 2005 ; Lavoie *et al.*, 2005 ; Renard, 2010). La simple réduction de l'épaisseur de matière organique ne suffirait probablement donc pas, l'amélioration de sa qualité devrait également être visée (en favorisant sa décomposition par exemple).

Ce travail de recherche mériterait d'être complété par l'extension de la zone d'étude à d'autres secteurs de pessière noire à mousses paludifiées, à l'est du Québec mais également en Ontario et au Labrador, pour valider et rendre nos résultats plus consensuels. L'analyse de la croissance de peuplements issus d'autres feux récents apporterait également plus de poids à nos résultats. Malgré un important effort d'échantillonnage, la fiabilité statistique de nos résultats (significativité, r^2 des modèles) reste globalement faible. Bien qu'il soit difficile en écologie d'obtenir de hauts niveaux de significativité statistiques, nos résultats concernant les facteurs explicatifs des croissances observées doivent être considérés avec les précautions nécessaires.

Dans les pessières noires à mousses paludifiées, les méthodes d'aménagement traditionnelles ne sont pas applicables. Alors que dans la majorité des forêts canadiennes, la sylviculture cherche à limiter la compétition pour la lumière entre les tiges d'avenir (et donc à réduire régulièrement la densité des peuplements), dans les pessières paludifiées, la compétition se fait principalement pour les ressources nutritives, et vis-à-vis de la végétation concurrente (sphaignes, éricacées) plutôt qu'entre tiges d'avenir. Dans ces peuplements, la sylviculture cherche donc plutôt à limiter le couvert de cette végétation en densifiant le peuplement. Les pessières noires entourbées nécessitent donc des connaissances particulières et un aménagement particulier. Notre travail de recherche a contribué à l'acquisition des connaissances nécessaires à la définition de cet aménagement.

BIBLIOGRAPHIE

- Amiro, B. D., Cantin, A., Flannigan, M. D. et de Groot, W. J. 2009. «Future emissions from Canadian boreal forest fires». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 39, no 2, p. 383-395.
- Andrus, Richard E. 1986. «Some aspects of Sphagnum ecology». *Canadian Journal of Botany*, vol. 64, no 2, p. 416-426.
- Bannan, M. W. 1942. «Notes on the origin of adventitious roots in the native Ontario conifers». *American Journal of Botany*, p. 593-598.
- Bergeron, Yves, et Archambault, Sylvain. 1993. «Decreasing frequency of forest fires in the southern boreal zone of Québec and its relation to global warming since the end of the 'Little Ice Age'». *The Holocene*, vol. 3, no 3, p. 255-259.
- Bergeron, Yves, Cyr, Dominic, Girardin, Martin P. et Carcaillet, Christopher. 2010. «Will climate change drive 21st century burn rates in Canadian boreal forest outside of its natural variability: collating global climate model experiments with sedimentary charcoal data». *International Journal of Wildland Fire*, vol. 19, no 8, p. 1127-1139.
- Bergeron, Yves, Gauthier, Sylvie, Flannigan, Mike et Kafka, Victor. 2004. «Fire regimes at the transition between mixedwood and coniferous boreal forest in northwestern Québec». *Ecology*, vol. 85, no 7, p. 1916-1932.
- Bergeron, Yves, Gauthier, Sylvie, Kafka, Victor, Lefort, Patrick et Lesieur, Daniel. 2001. «Natural fire frequency for the eastern Canadian boreal forest: consequences for sustainable forestry». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 31, no 3, p. 384-391.

- Bisbee, Kari E., Gower, Stith T., Norman, John M. et Nordheim, Erik V. 2001. «Environmental controls on ground cover species composition and productivity in a boreal black spruce forest». *Oecologia*, vol. 129, no 2, p. 261-270.
- Bloom, Robin G., et Mallik, Azim U. 2006. «Relationships between ericaceous vegetation and soil nutrient status in a post-fire *Kalmia angustifolia*-black spruce chronosequence». *Plant and Soil*, vol. 289, no 1-2, p. 211-226.
- Blouin, Jacques, et Berger, Jean-Pierre (2005). Guide de reconnaissance des types écologiques de la région écologique 6a - Plaine du lac Matagami et 6b - Plaine de la baie de Rupert. Direction des inventaires forestiers Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Division de la classification écologique et productivité des stations, Gouvernement du Québec
- Boily, Jocelyn, et Doucet, René. 1993. «Croissance juvénile de marcottes d'épinette noire en régénération après récolte du couvert dominant». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 23, no 7, p. 1396-1401.
- Bonan, Gordon B., et Shugart, Herman H. 1989. «Environmental factors and ecological processes in boreal forests». *Annual review of ecology and systematics*, vol. 20, p. 1-28.
- Boucher, Yan, Arseneault, Dominique et Sirois, Luc. 2009. «Logging history (1820–2000) of a heavily exploited southern boreal forest landscape: Insights from sunken logs and forestry maps». *Forest Ecology and Management*, vol. 258, no 7, p. 1359-1368.
- Bradley, Raymond S., et Jonest, Philip D. 1993. «'Little Ice Age' summer temperature variations: their nature and relevance to recent global warming trends». *The Holocene*, vol. 3, no 4, p. 367-376.
- Brais, Suzanne, et Camiré, C. 1998. «Soil compaction induced by careful logging in the claybelt region of northwestern Quebec (Canada)». *Canadian Journal of Soil Science*, vol. 78, no 1, p. 197-206.
- Brais, Suzanne, David, Paré et Ouimet, Roch. 2000. «Impacts of wild fire severity and salvage harvesting on the nutrient balance of jack pine and black spruce boreal stands». *Forest Ecology and Management*, vol. 137, no 1–3, p. 231-243.

- Burnham, Kenneth P., et Anderson, David R. 2002. *Model selection and multi-model inference: a practical information-theoretic approach*: Springer Verlag p.
- Canada, Dept. of Energy, Mines and Resources. 1973. *The national atlas of Canada*: Surveys and Mapping Branch, Department of Energy, Mines and Resources p.
- Carpentier, Jean-Pierre, Lacombe, Louis et Tardif, Patrice (1993). Modélisation de la croissance et du rendement des pessières noires au Québec. Direction de la recherche forestière, Gouvernement du Québec: 148 p
- Carter, M.R. 1993. «Hydrometer method». In *Soil sampling and methods of analysis*, M.R. Carter, p. 507-509. Boca Raton, Fla: Canadian Society of Soil Science and Lewis Publishers.
- Certini, Giacomo. 2005. «Effects of fire on properties of forest soils: a review». *Oecologia*, vol. 143, no 1, p. 1-10.
- Charman, Dan. 2002. *Peatlands and environmental change*. Chichester, UK: John Wiley & Sons Ltd, 301 p.
- Charron, I., et Greene, D. F. 2002. «Post-wildfire seedbeds and tree establishment in the southern mixedwood boreal forest». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 32, no 9, p. 1607-1615.
- Côté, D., Lupi, C., Gagnon, R., Lord, D. et Morin, H. 2014. «Growth dynamics of successive post-fire cohorts of black spruce: Is site potential reduced?». *The Forestry Chronicle*, vol. 90, no 01, p. 96-104.
- Côté, M. (2003). Cohorte. Dictionnaire de la foresterie. Québec, Ordre des Ingénieurs Forestiers du Québec. Editions Kruger
- Cottam, Grant, Curtis, J. T. et Catana, Anthony J. 1957. «Some sampling characteristics of a series of aggregated populations». *Ecology*, vol. 38, no 4, p. 610-622.
- Crawford, R. M. M., Jeffree, C. E. et Rees, W. G. 2003. «Paludification and Forest Retreat in Northern Oceanic Environments». *Annals of Botany*, vol. 91, no 2, p. 213-226.

- Curtis, Robert O. 1964. «A stem-analysis approach to site-index curves». *Forest Science*, vol. 10, no 2, p. 241-256.
- DesRochers, Annie, et Gagnon, Réjean. 1997. «Is ring count at ground level a good estimation of black spruce age?». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 27, no 8, p. 1263-1267.
- Doucet, René. 1988. «La Régénération préétablie dans les peuplements forestiers naturels au Québec». *The Forestry Chronicle*, vol. 64, no 2, p. 116-120.
- Doucet, René, et Boily, Jocelyn. 1986. «Croissance en hauteur comparée de marcottes et de plants à racines nues d'épinette noire, ainsi que de plants de pin gris». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 16, no 6, p. 1365-1368.
- (1996). Accroissement quinquennal de peuplements d'épinette noire soumis au dépressage. Direction de la Recherche Forestière. Sainte-Foy, Gouvernement du Québec, Ministère des ressources naturelles
- Drobyshev, Igor, Simard, Martin, Bergeron, Yves et Hofgaard, Annika. 2010. «Does Soil Organic Layer Thickness Affect Climate–Growth Relationships in the Black Spruce Boreal Ecosystem?». *Ecosystems*, vol. 13, no 4, p. 556-574.
- Dubé, Stéphane, et Plamondon, André P. 1995. «Relative importance of interception and transpiration changes causing watering-up after clearcutting on four wet sites». *IAHS Publications-Series of Proceedings and Reports-Intern Assoc Hydrological Sciences*, vol. 230, p. 113-120.
- Dy, Goulwen, et Payette, Serge. 2007. «Frost hollows of the boreal forest as extreme environments for black spruce tree growth». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 37, no 2, p. 492-504.
- Dyrness, C. T., et Norum, Rodney A. 1983. «The effects of experimental fires on black spruce forest floors in interior Alaska». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 13, no 5, p. 879-893.
- Environnement-Canada (2013). Normales climatiques au Canada 1971-2000 [online]. Accessible depuis http://climat.meteo.gc.ca/climate_normals [accès le 21 juin 2013]

- Fantin, Natalie, et Morin, Hubert. 2002. «Croissance juvénile comparée de deux générations successives de semis d'épinette noire issus de graines après feu en forêt boréale, Québec». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 32, no 8, p. 1478-1490.
- Fenton, Nicole J., Béland, Catherine, De Blois, Sylvie et Bergeron, Yves. 2007. «Sphagnum establishment and expansion in black spruce (*Picea mariana*) boreal forests». *Canadian Journal of Botany*, vol. 85, no 1, p. 43-50.
- Fenton, Nicole J., et Bergeron, Yves. 2006. «Facilitative succession in a boreal bryophyte community driven by changes in available moisture and light». *Journal of Vegetation Science*, vol. 17, no 1, p. 65-76.
- Fenton, Nicole, Lecomte, Nicolas, Légaré, Sonia et Bergeron, Yves. 2005. «Paludification in black spruce (*Picea mariana*) forests of eastern Canada: Potential factors and management implications». *Forest Ecology and Management*, vol. 213, no 1-3, p. 151-159.
- Flannigan, M. D., Krawchuk, M. A., de Groot, W. J., Wotton, B. M. et Gowman, L. M. 2009. «Implications of changing climate for global wildland fire». *International Journal of Wildland Fire*, vol. 18, no 5, p. 483-507.
- Foster, David R. 1985. «Vegetation development following fire in *Picea mariana* (black spruce)-*Pleurozium* forests of south-eastern Labrador, Canada». *The Journal of Ecology*, vol. 73, no 2, p. 517-534.
- Gauthier, Sylvie, Leduc, Alain et Bergeron, Yves. 1996. «Forest Dynamics Modelling under Natural Fire Cycles: A Tool to Define Natural Mosaic Diversity for Forest Management». In *Global to Local: Ecological Land Classification*, Richard A. Sims, Ian G. W. Corns et Karel Klinka, p. 417-434: Springer Netherlands.
- Gerdol, R. 1995. «The growth dynamics of *Sphagnum* based on field measurements in a temperate bog and on laboratory cultures». *Journal of Ecology*, vol. 83, no 3, p. 431-437.
- Girardin, Martin P., et Mudelsee, Manfred. 2008. «Past and future changes in canadian boreal wildfire activity». *Ecological Applications*, vol. 18, no 2, p. 391-406.

- Glebov, F. Z., et Korzukhin, M. D. 1992. «Transitions between boreal forest and wetland». *A systems analysis of the global boreal forest*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 241-266.
- Gorham, Evile. 1957. «The development of peat lands». *The Quarterly Review of Biology*, vol. 32, no 2, p. 145-166.
- Greene, David F., Macdonald, Ellen S. , Haeussler, Sybille, Domenicano, Susy, Noel, Josee, Jayen, Karelle, Charron, Isabelle, Gauthier, Sylvie, Hunt, Simon et Gielau, Trent E. . 2007. «The reduction of organic-layer depth by wildfire in the North American boreal forest and its effect on tree recruitment by seed». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 37, no 6, p. 1012-1023.
- Greene, David F., Noël, Jean, Bergeron, Yves, Rousseau, M. et Gauthier, Sylvie. 2004. «Recruitment of *Picea mariana*, *Pinus banksiana*, and *Populus tremuloides* across a burn severity gradient following wildfire in the southern boreal forest of Quebec». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 34, no 9, p. 1845-1857.
- Greene, David F., Zasada, John C., Sirois, L., Kneeshaw, Daniel, Morin, Hubert, Charron, I. et Simard, Martin J. 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, Pierre, Noël, Jean, Hotte, Denis, Tardif, Patrice et Lapointe, Claude (2000). Croissance potentielle en hauteur et dynamique des espèces forestières sur les principaux types écologiques des régions écologiques 5a et 6a (Abitibi). Direction de la recherche forestière, Gouvernement du Québec: 115 p
- Groot, Arthur. 1995. *Silvicultural systems for black spruce ecosystems. Proceedings : Innovative silvicultural systems in boreal forests.*: (Clear Lake Ltd., Edmonton, Alta). 47-51 p.
- Groot, Arthur, et Adams, Michael J. 2005. «Long-term effects of peatland black spruce regeneration treatments in northeastern Ontario». *The Forestry Chronicle*, vol. 81, no 1, p. 42-49.
- Groot, Arthur, et Hökkä, Hannu. 2000. «Persistence of suppression effects on peatland black spruce advance regeneration after overstory removal». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 30, no 5, p. 753-760.

- Groot, Arthur, et Horton, Brian J. 1994. «Age and size structure of natural and second-growth peatland *Picea mariana* stands». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 24, no 2, p. 225-233.
- Groot, Arthur, Lussier, Jean-Martin, Mitchell, A. K. et MacIsaac, D. A. 2005. «A silvicultural systems perspective on changing Canadian forestry practices». *The Forestry Chronicle*, vol. 81, no 1, p. 50-55.
- Grosvernier, P., Matthey, Y. et Buttler, A. 1997. «Growth potential of three *Sphagnum* species in relation to water table level and peat properties with implications for their restoration in cut-over bogs». *Journal of Applied Ecology*, vol. 34, no 2, p. 471-483.
- Halsey, Linda A., Vitt, Dale H. et Bauer, Ilka E. 1998. «Peatland initiation during the Holocene in continental western Canada». *Climatic Change*, vol. 40, no 2, p. 315-342.
- Halsey, Linda, Vitt, Dale H. et Zoltai, Stephen. 1997. «Climatic and physiographic controls on wetland type and distribution in Manitoba, Canada». *Wetlands*, vol. 17, no 2, p. 243-262.
- Harper, Karen, Boudreault, Catherine, DeGrandpré, Louis, Drapeau, Pierre, Gauthier, Sylvie et Bergeron, Yves. 2003. «Structure, composition, and diversity of old-growth black spruce boreal forest of the Clay Belt region in Quebec and Ontario». *Environmental Reviews*, vol. 11, no S1, p. S79-S98.
- Harvey, Brian, et Brais, Suzanne. 2002. «Effects of mechanized careful logging on natural regeneration and vegetation competition in the southeastern Canadian boreal forest». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 32, no 4, p. 653-666.
- Heikurainen, L. 1967. «Effect of cutting on the ground-water level on drained peatlands». In *International Symposium on Forest Hydrology*, WE Sopper and ES Corbett, p. 345-354. Oxford, UK: Pergamon Press.
- Heikurainen, L., et Paivanen, J. 1970. «The effect of thinning, clear cutting and fertilization on the hydrology of peatland drained for forestry». *Acta Forestalia Fennica*, vol. 104, p. 23.

- Heilman, Paul E. 1966. «Change in distribution and availability of nitrogen with forest succession on north slopes in interior Alaska». *Ecology*, vol. 47, no 5, p. 825-831.
- , 1968. «Relationship of availability of phosphorus and cations to forest succession and bog formation in interior Alaska». *Ecology*, vol. 49, no 2, p. 331-336.
- Heinselman, M. L. 1975. «Boreal peatlands in relation to environment». In *Coupling of land and water systems*, AD Hasler, p. 93-103. New York: Spring-Verlag.
- Holmes, Richard L. 1983. «Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement». *Tree-ring bulletin*, vol. 43, no 1, p. 69-78.
- Horton, B. J., et Groot, Arthur. 1987. *Development of second-growth black spruce stands on peatlands in northeastern Ontario*. Ontario: Canada-Ontario Forest Resource Development Agreement p.
- Inderjit, I., et Mallik, A. U. 1996a. «Growth and physiological responses of Black Spruce (*Picea mariana*) to sites dominated by *Ledum groenlandicum*». *Journal of Chemical Ecology*, vol. 22, no 3, p. 575-585.
- , 1996b. «The nature of interference potential of *Kalmia angustifolia*». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 26, no 11, p. 1899-1904.
- , 1997. «Effects of *Ledum groenlandicum* amendments on soil characteristics and black spruce seedling growth». *Plant Ecology*, vol. 133, no 1, p. 29-36.
- , 2002. «Can *Kalmia angustifolia* interference to black spruce (*Picea mariana*) be explained by allelopathy?». *Forest Ecology and Management*, vol. 160, no 1-3, p. 75-84.
- Jarvis, J. M., et Cayford, J. H. 1961. «Regeneration following various methods of cutting in black spruce stands in Manitoba». *The Forestry Chronicle*, vol. 37, no 4, p. 339-349.
- Jayen, Karelle, Leduc, Alain et Bergeron, Yves. 2006. «Effect of fire severity on regeneration success in the boreal forest of northwest Québec, Canada». *Ecoscience*, vol. 13, no 2, p. 143-151.

- Jeglum, J. K. (1979). Effects of some seedbed types and watering frequencies on germination and growth of black spruce: a greenhouse study. Report, Great Lakes Forest Research Centre, Canada. Sault Ste Marie, Ontario, Canada, Great Lakes Forest Research Centre
- Johnstone, Jill F., et Chapin, F. Stuart, III. 2006. «Effects of Soil Burn Severity on Post-Fire Tree Recruitment in Boreal Forest». *Ecosystems*, vol. 9, no 1, p. 14-31.
- Keenan, Rodney J., et Kimmins, J. P. 1993. «The ecological effects of clear-cutting». *Environmental Reviews*, vol. 1, no 2, p. 121-144.
- Kimmins, J. P. 1996. «Importance of Soil and Role of Ecosystem Disturbance for Sustained Productivity of Cool Temperate and Boreal Forests». *Soil Sci. Soc. Am. J.*, no 60, p. 1643-1654.
- Kuhry, Peter. 1994. «The role of fire in the development of Sphagnum-dominated peatlands in western boreal Canada». *Journal of Ecology*, vol. 82, no 4, p. 899-910.
- Kuhry, Peter, Nicholson, Barbara J., Gignac, L. Dennis, Vitt, Dale H. et Bayley, Suzanne E. 1993. «Development of Sphagnum-dominated peatlands in boreal continental Canada». *Canadian Journal of Botany*, vol. 71, no 1, p. 10-22.
- Lafleur, Benoît, Fenton, Nicole J., Paré, David, Simard, Martin et Bergeron, Yves. 2010a. «Contrasting effects of season and method of harvest on soil properties and the growth of black spruce regeneration in the boreal forested peatlands of eastern Canada». *Silva Fennica*, vol. 44, no 5, p. 799-813.
- Lafleur, Benoît, Paré, David, Fenton, Nicole J. et Bergeron, Yves. 2010b. «Do harvest methods and soil type impact the regeneration and growth of black spruce stands in northwestern Quebec?». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 40, no 9, p. 1843-1851.
- Lamb, Hubert Horace. 1995. *Climate, history and the modern world*: Burns & Oates p.
- Langvall, O., et Örlander, G. 2001. «Effects of pine shelterwoods on microclimate and frost damage to Norway spruce seedlings». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 31, no 1, p. 155-164.

- Lavoie, Martin, Harper, Karen, Paré, David et Bergeron, Yves. 2007a. «Spatial pattern in the organic layer and tree growth: A case study from regenerating *Picea mariana* stands prone to paludification». *Journal of Vegetation Science*, vol. 18, no 2, p. 213-222.
- Lavoie, Martin, Paré, David et Bergeron, Yves. 2006. «Unusual effect of controlling aboveground competition by *Ledum groenlandicum* on black spruce (*Picea mariana*) in boreal forested peatland». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 36, no 8, p. 2058-2062.
- , 2007b. «Quality of growth substrates of post-disturbed lowland black spruce sites for black spruce (*Picea mariana*) seedling growth». *New Forests*, vol. 33, no 2, p. 207-216.
- , 2007c. «Relationships between microsite type and the growth and nutrition of young black spruce on post-disturbed lowland black spruce sites in eastern Canada». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 37, no 1, p. 62-73.
- Lavoie, Martin, Paré, David, Fenton, Nicole J., Groot, Arthur et Taylor, Kim. 2005. «Paludification and management of forested peatlands in Canada: a literature review». *Environmental Reviews*, vol. 13, no 2, p. 21-50.
- Le Goff, Héloïse, Flannigan, Mike D. et Bergeron, Yves. 2009. «Potential changes in monthly fire risk in the eastern Canadian boreal forest under future climate change». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 39, no 12, p. 2369-2380.
- LeBarron, Russell K. 1945. «Adjustment of black spruce root systems to increasing depth of peat». *Ecology*, vol. 26, no 3, p. 309-311.
- Lecomte, Nicolas, Simard, Martin et Bergeron, Yves. 2006a. «Effects of fire severity and initial tree composition on stand structural development in the coniferous boreal forest of northwestern Québec, Canada». *Ecoscience*, vol. 13, no 2, p. 152-163.
- Lecomte, Nicolas, Simard, Martin, Bergeron, Yves, Larouche, Alayn, Asnong, Hans et Richard, Pierre J. H. 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.

- Lecomte, Nicolas, Simard, Martin, Fenton, Nicole et Bergeron, Yves. 2006b. «Fire Severity and Long-term Ecosystem Biomass Dynamics in Coniferous Boreal Forests of Eastern Canada». *Ecosystems*, vol. 9, no 8, p. 1215-1230.
- Legendre, Pierre, et Legendre, Louis. 2012. *Numerical ecology*: Elsevier p.
- Locky, David A., et Bayley, Suzanne E. 2007. «Effects of logging in the southern boreal peatlands of Manitoba, Canada». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 37, no 3, p. 649-661.
- Lussier, Jean-Martin, Morin, Hubert et Gagnon, Réjean. 1992. «Comparaison de la croissance de marcottes d'épinette noire (*Picea mariana*) adultes après coupe à celle d'individus issus de graines après feu». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 22, no 10, p. 1524-1535.
- Lutz, Harold John. 1960. «Fire as an ecological factor in the boreal forest of Alaska». *Journal of Forestry*, vol. 58, no 6, p. 454-460.
- Macdonald, S. Ellen, et Yin, Fengyou. 1999. «Factors influencing size inequality in peatland black spruce and tamarack: evidence from post-drainage release growth». *Journal of Ecology*, vol. 87, no 3, p. 404-412.
- Mailly, Daniel (2014). Application des modèles de croissance internodale variable au Québec. ministère des Ressources naturelles Gouvernement du Québec, Direction de la recherche forestière, Guide.: 30 p
- Mailly, Daniel, et Gaudreault, Mélanie. 2005. «Modèles de croissance internodale pour l'épinette noire, le pin gris et le sapin baumier au Québec». *The Forestry Chronicle*, vol. 81, no 1, p. 114-124.
- Mallik, A. U. 1994. «Autecological response of *Kalmia angustifolia* to forest types and disturbance regimes». *Forest Ecology and Management*, vol. 65, no 2-3, p. 231-249.
- Mallik, A. U., et Pellissier, F. 2000. «Effects of *Vaccinium myrtillus* on Spruce Regeneration: Testing the Notion of Coevolutionary Significance of Allelopathy». *Journal of Chemical Ecology*, vol. 26, no 9, p. 2197-2209.

- Mazerolle, Marc J. (2013). AICcmodavg : Model Selection and Multimodel Inference Based on (Q)AIC(c). R package version 1.28
- McRae, D.J., Duchesne, L.C., Freedman, B., Lynham, T.J. et Woodley, S. 2001. «Comparisons between wildfire and forest harvesting and their implications in forest management». *Environmental Reviews*, vol. 9, no 4, p. 223-260.
- Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs du Québec. 2013. «Régime forestier de 1986 à 2013 - La protection de la régénération naturelle». En ligne. <<https://www.mffp.gouv.qc.ca/forets/quebec/quebec-regime-gestion-regeneration.jsp>>.
- Ministère des Ressources naturelles, de la Faune et des parcs (2004). Portrait forestier des régions de l'Abitibi-Témiscamingue et du Nord-du-Québec, Document d'information sur la gestion de la forêt publique. Direction régionale de l'Abitibi-Témiscamingue et du Nord-du-Québec: 71 p
- Mitchell, Kevin. 2010. «Quantitative analysis by the point-centered quarter method». *arXiv preprint arXiv:1010.3303*.
- Miyanishi, K., et Johnson, E. A. 2002. «Process and patterns of duff consumption in the mixedwood boreal forest». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 32, no 7, p. 1285-1295.
- Moore, T. R. 1989. «Growth and net production of Sphagnum at five fen sites, subarctic eastern Canada». *Canadian Journal of Botany*, vol. 67, no 4, p. 1203-1207.
- Morin, Hubert, et Gagnon, Réjean. 1991. «Structure et croissance de peuplements d'épinette noire issus de régénération préétablie, une quarantaine d'années après coupe au Lac Saint-Jean, Québec». *The Forestry Chronicle*, vol. 67, no 3, p. 275-283.
- , 1992. «Comparative growth and yield of layer- and seed-origin black spruce (Piceamariana) stands in Quebec». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 22, no 4, p. 465-473.
- Morneau, Claude. 2009. «Domaine de la pessière noire à mousses». In *Manuel de Foresterie*, Editions MultiMondes, p. 262-274: Ordre des Ingénieurs Forestiers du Québec.

- Morris, Dave M., Mackereth, Rob W., Duckert, Dan R. et Hoepting, Michael K. 2009. «The influence of soil rutting severity on regeneration potential and seedling performance for black spruce-dominated peatlands». *Canadian Journal of Soil Science*, vol. 89, no 1, p. 57-66.
- MRNFQ (2003). Manuel d'aménagement forestier. 4^e éd. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune. Québec, QC, Canada, Gouvernement du Québec
- Munson, A. D., et Timmer, V. R. 1989a. «Site-specific growth and nutrition of planted *Picea mariana* in the Ontario Clay Belt.: I. Early performance». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 19, no 2, p. 162-170.
- , 1989b. «Site-specific growth and nutrition of planted *Picea mariana* in the Ontario Clay Belt.: II. Effects of nitrogen fertilization». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 19, no 2, p. 171-178.
- Nappi, Antoine. 2013. «Paludification. Fascicule 4.9.». In *Bureau du forestier en chef. Manuel de détermination des possibilités forestières 2013-2018.*, p. pp. 193-199. Roberval, Qc: Gouvernement du Québec.
- Nguyen-Xuan, Thuy, Bergeron, Yves, Simard, Dan, Fyles, Jim W. et Paré, David. 2000. «The importance of forest floor disturbance in the early regeneration patterns of the boreal forest of western and central Quebec: a wildfire versus logging comparison». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 30, no 9, p. 1353-1364.
- Noble, Mark G., Lawrence, Donald B. et Streveler, Gregory P. 1984. «Sphagnum invasion beneath an evergreen forest canopy in southeastern Alaska». *Bryologist*, p. 119-127.
- O'Neill, Katherine P., Richter, Daniel D. et Kasischke, Eric S. 2006. «Succession-driven changes in soil respiration following fire in black spruce stands of interior Alaska». *Biogeochemistry*, vol. 80, no 1, p. 1-20.
- Oechel, W. C., et Van Cleve, K. 1986. «The Role of Bryophytes in Nutrient Cycling in the Taiga». In *Forest Ecosystems in the Alaskan Taiga*, K. Cleve, F. S. Chapin, III, P. W. Flanagan, L. A. Viereck et C. T. Dyrness, p. 121-137: Springer New York.

- Paquin, Raynald, et Doucet, René. 1992. «Productivité de pessières noires boréales régénérées par marcottage à la suite de vieilles coupes totales au Québec». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 22, no 4, p. 601-612.
- Paquin, Raynald, Margolis, Hank A. et Doucet, René. 1998. «Nutrient status and growth of black spruce layers and planted seedlings in response to nutrient addition in the boreal forest of Quebec». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 28, no 5, p. 729-736.
- Payette, Serge, et Filion, Louise. 2010. *La dendroécologie: principes, méthodes et applications*: Presses de l'Université Laval p.
- Payette, Serge, et Rochefort, Line. 2001. *Écologie des tourbières du Québec-Labrador*. Québec, Canada: Presses Université Laval, 625 p.
- Perera, Ajith H., et Baldwin, David Jb. 2000. «Spatial patterns in the managed forest landscape of Ontario». *Ecology of a managed terrestrial landscape: patterns and processes of forest landscapes in Ontario*, p. 74-99.
- Pothier, D., et Savard, F. 1998. *Actualisation des tables de production pour les principales espèces forestières du Québec*: Ministère des Ressources naturelles, 183 p.
- Pothier, David, Doucet, René et Boily, Jocelyn. 1995. «The effect of advance regeneration height on future yield of black spruce stands». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 25, no 4, p. 536-544.
- Pothier, David, Pépin, Steeve, Mailly, Daniel, Tremblay, Stéphane et Turbis, Sylvain (2003a). Recherche en sylviculture et rendement de la forêt boréale québécois, Ministère des Ressources naturelles, de la Faune et des Parcs du Québec: 6 p
- Pothier, David, Prévost, Marcel et Auger, Isabelle. 2003b. «Using the shelterwood method to mitigate water table rise after forest harvesting». *Forest Ecology and Management*, vol. 179, no 1-3, p. 573-583.
- Prescott, Cindy E., Maynard, Doug G. et Laiho, Raija. 2000. «Humus in northern forests: friend or foe?». *Forest Ecology and Management*, vol. 133, no 1-2, p. 23-36.

- Prévost, M., Plamondon, A. et Roy, V. 2001. «La production forestière». *Écologie des tourbières du Québec-Labrador*, p. 423-447.
- Purdon, Mark, Brais, Suzanne et Bergeron, Yves. 2004. «Initial response of understorey vegetation to fire severity and salvage-logging in the southern boreal forest of Québec». *Applied Vegetation Science*, vol. 7, no 1, p. 49-60.
- R Development Core Team (2010). R: A Language and Environment for Statistical Computing, Vienna, Austria
- Rab, M. A. 1996. «Soil physical and hydrological properties following logging and slash burning in the Eucalyptus regnans forest of southeastern Australia». *Forest Ecology and Management*, vol. 84, no 1-3, p. 159-176.
- Renard, Sébastien. 2010. «Impact du brûlage dirigé comme préparation de terrain pour contrer l'entourbement et favoriser la croissance de l'épinette noire dans les pessières à mousses paludifiées de la Ceinture d'Argile». Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, 87 p.
- Riley, J.L. (1994). Peat and peatland resources of northeastern Ontario. Ontario Geological Survey. Ontario: 155 p
- Robitaille, A., et Saucier, J.P. (1998). Paysages régionaux du Québec méridional. Direction de la gestion des stocks forestiers et Direction des relations publiques, Ministère des Ressources Naturelles du Québec, Les publications du Québec, Québec
- Rowe, J.S. (1972). Les régions forestières du Canada. Ministère de l'Environnement, Service canadien des forêts: 172 p
- Roy, V., Plamondon, A. P. et Bernier, P. Y. 2000. «Influence of vegetation removal and regrowth on interception and water table level on wetlands». *Peat Journal*, vol. 10, p. 3-12.
- Ruel, J. C., Horvath, R., Ung, C. H. et Munson, A. 2004. «Comparing height growth and biomass production of black spruce trees in logged and burned stands». *Forest Ecology and Management*, vol. 193, no 3, p. 371-384.

- Ryan, Kevin C. 2002. «Dynamic interactions between forest structure and fire behavior in boreal ecosystems». *Silva Fennica*, vol. 36, no 1, p. 13-39.
- Saucier, Jean-Pierre, Berger, Jean-Pierre, D'Avignon, Hélène et Racine, Philippe (1994). Le point d'observation écologique. Normes techniques, Gouvernement du Québec: 29 p
- Saucier, Jean-Pierre, Grondin, Pierre, Robitaille, André, Gosselin, Jocelyn, Morneau, Claude, Richard, Pierre J.H., Brisson, Jacques, Sirois, Luc, Leduc, Alain, Morin, Hubert, Thiffault, Evelyne, Gauthier, Sylvie, Lavoie, Claude et Payette, Serge. 2009. «Ecologie forestière». In *Manuel de foresterie, 2^e éd. Ouvrage collectif*, Editions MultiMondes, p. 165-376. Québec: Ordre des ingénieurs forestiers du Québec.
- Schroeder, David, et Perera, Ajith H. 2002. «A comparison of large-scale spatial vegetation patterns following clearcuts and fires in Ontario's boreal forests». *Forest Ecology and Management*, vol. 159, no 3, p. 217-230.
- Simard, D. G., Fyles, J. W., Paré, D. et Nguyen, T. 2001. «Impacts of clearcut harvesting and wildfire on soil nutrient status in the Quebec boreal forest». *Canadian Journal of Soil Science*, vol. 81, no 2, p. 229-237.
- Simard, Martin, Bernier, Pierre Y., Bergeron, Yves, Paré, David et Guérine, Lakhdar. 2009. «Paludification dynamics in the boreal forest of the James Bay Lowlands: effect of time since fire and topography». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 39, no 3, p. 546-552.
- Simard, Martin, Lecomte, Nicolas, Bergeron, Yves, Bernier, Pierre Y. et Paré, David. 2007. «Forest productivity decline caused by successional paludification of boreal soils». *Ecological Applications*, vol. 17, no 6, p. 1619-1637.
- Smith, Ken C. , Coyea, Marie R. et Munson, Alison D. . 2000. «Soil Carbon, Nitrogen, and Phosphorus Stocks and Dynamics under Disturbed Black Spruce Forests». *Ecological Applications*, vol. 10, no 3, p. 775-788.
- St-Denis, Annick, Kneeshaw, Daniel et Bergeron, Yves. 2010. «The role of gaps and tree regeneration in the transition from dense to open black spruce stands». *Forest Ecology and Management*, vol. 259, no 3, p. 469-476.

- Stanek, Walter. 1961. «Natural layering of black spruce in northern Ontario». *The Forestry Chronicle*, vol. 37, no 3, p. 245-258.
- , 1968. «Development of black spruce layers in Quebec and Ontario». *The Forestry Chronicle*, vol. 44, no 2, p. 25-28.
- Subedi, Nirmal, Sharma, Mahadev et Parton, J. (2009). An evaluation of site index models for young black spruce and jack pine plantations in a changing climate. Ontario, Ontario Forest Research Institute: 20 p
- Sveinbjornsson, B., et Oechel, W. C. 1992. «Controls on growth and productivity of bryophytes: environmental limitations under current and anticipated conditions». *Bryophytes and lichens in a changing environment/edited by Jeffrey W. Bates and Andrew M. Farmer*.
- Taylor, S. J., Carleton, T. J. et Adams, P. 1988. «Understorey Vegetation Change in a *Picea mariana* Chronosequence». *Vegetatio*, vol. 73, no 2, p. 63-72.
- Terrier, Aurélie, Girardin, Martin P., Cantin, Alan, de Groot, William J., Anyomi, Kenneth Agbesi, Gauthier, Sylvie et Bergeron, Yves En préparation. «Disturbance legacies and paludification mediate the ecological impact of an intensifying wildfire regime in the Clay Belt forest of boreal North America.».
- Terrier, Aurélie, Girardin, Martin P., Périé, Catherine, Legendre, Pierre et Bergeron, Yves. 2012. «Potential changes in forest composition could reduce impacts of climate change on boreal wildfires». *Ecological Applications*, vol. 23, no 1, p. 21-35.
- Thiffault, Nelson, Fenton, Nicole, Munson, Alison, Hébert, François, Fournier, Richard, Valeria, Osvaldo, Bradley, Robert, Bergeron, Yves, Grondin, Pierre, Paré, David et Joannis, Gilles. 2013. «Managing Understory Vegetation for Maintaining Productivity in Black Spruce Forests: A Synthesis within a Multi-Scale Research Model». *Forests*, vol. 4, no 3, p. 613-631.
- Thiffault, Nelson, Titus, Brian D. et Munson, Alison D. 2004. «Black spruce seedlings in a *Kalmia-Vaccinium* association: microsite manipulation to explore interactions in the field». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 34, no 8, p. 1657-1668.

- Timmer, V. R., et Munson, A. D. 1991. «Site-specific growth and nutrition of planted *Picea mariana* in the Ontario Clay Belt. IV. Nitrogen loading response». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 21, no 7, p. 1058-1065.
- Turetsky, Merritt R. 2003. «The role of bryophytes in carbon and nitrogen cycling». *The Bryologist*, vol. 106, no 3, p. 395-409.
- Vaillancourt, M. A., De Grandpré, L., Gauthier, S., Leduc, A., Kneeshaw, D., Bergeron, Y. et Claveau, Y. 2008. «Comment les perturbations naturelles peuvent-elles constituer un guide pour l'aménagement forestier écosystémique ?». In *Aménagement écosystémique en forêt boréale*, Alain Leduc Sylvie Gauthier, Louis De Grandpré Daniel Kneeshaw, Hubert Morin, Pierre Drapeau et Yves Bergeron, p. 41-60. Québec (Qc): Presses de l'Université du Québec.
- Van Breemen, Nico. 1995. «How Sphagnum bogs down other plants». *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 10, no 7, p. 270-275.
- Van Cleve, K. , et Dyrness, C. T. 1983. «Effects of forest-floor disturbance on soil-solution nutrient composition in a black spruce ecosystem». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 13, no 5, p. 894-902.
- Van Cleve, K., et Alexander, V. 1981. «Nitrogen cycling in tundra and boreal ecosystems». *Ecological Bulletins*, vol. 33, p. 375-404.
- Van Cleve, Keith, Oliver, Lola, Schlentner, Robert, Viereck, Leslie A. et Dyrness, C. T. 1983. «Productivity and nutrient cycling in taiga forest ecosystems». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 13, no 5, p. 747-766.
- Van Cleve, Keith, et Viereck, Leslie A. 1981. «Forest Succession in Relation to Nutrient Cycling in the Boreal Forest of Alaska». In *Forest Succession*, DarrellC West, HermanH Shugart et DanielB Botkin, p. 185-211: Springer New York.
- Veillette, J. J. 1994. «Evolution and paleohydrology of glacial Lakes Barlow and Ojibway». *Quaternary Science Reviews*, vol. 13, no 9-10, p. 945-971.
- Viereck, Leslie A. 1983. «The effects of fire in black spruce ecosystems of Alaska and northern Canada». In *The role of fire in northern circumpolar ecosystems*, R. W. Wein et D. A. MacLean, p. 201-220. New York, NY, US: John Wiley & Sons Ltd.

- Viereck, Leslie A., et Johnston, William F. 1990. «Picea mariana (Mill.) BSP black spruce». In *Silvics of North America*, p. 227-237: US Dept. of Agriculture, Forest Service.
- Wallstedt, Anna, Coughlan, Andrew, Munson, Alison D., Nilsson, Marie-Charlotte et Margolis, Hank A. 2002. «Mechanisms of interaction between Kalmia angustifolia cover and Picea mariana seedlings». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 32, no 11, p. 2022-2031.
- Wardle, David A., Walker, Lawrence R. et Bardgett, Richard D. 2004. «Ecosystem Properties and Forest Decline in Contrasting Long-Term Chronosequences». *Science*, vol. 305, no 5683, p. 509-513.
- Wardle, David A., Zackrisson, O. et Nilsson, M. C. 1998. «The charcoal effect in Boreal forests: mechanisms and ecological consequences». *Oecologia*, vol. 115, no 3, p. 419-426.
- Weber, M. G., et Cleve, K. Van. 1981. «Nitrogen dynamics in the forest floor of interior Alaska black spruce ecosystems». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 11, no 4, p. 743-751.
- Wilde, S. A., Voigt, G. K. et Pierce, R. S. 1954. «The relationship of soils and forest growth in the Algoma district of Ontario, Canada». *Journal of Soil Science*, vol. 5, no 1, p. 22-38.
- Wotton, B. M., Nock, C. A. et Flannigan, M. D. 2010. «Forest fire occurrence and climate change in Canada». *International Journal of Wildland Fire*, vol. 19, no 3, p. 253-271.
- Wright, Elaine F., Canham, Charles D. et Coates, K. D. 2000. «Effects of suppression and release on sapling growth for 11 tree species of northern, interior British Columbia». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 30, no 10, p. 1571-1580.
- Yamasaki, Stephen H., Fyles, James W. et Titus, Brian D. 2002. «Interactions among Kalmia angustifolia, soil characteristics, and the growth and nutrition of black spruce seedlings in two boreal Newfoundland plantations of contrasting fertility». *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 32, no 12, p. 2215-2224.

- Zackrisson, Olle, Nilsson, Marie-Charlotte, Dahlberg, Anders et Jäderlund, Anders. 1997. «Interference mechanisms in conifer-Ericaceae-feathermoss communities». *Oikos*, vol. 78, no 2, p. 209-220.
- Zackrisson, Olle, Nilsson, Marie-Charlotte et Wardle, David A. 1996. «Key ecological function of charcoal from wildfire in the Boreal forest». *Oikos*, vol. 77, no 1, p. 10-19.
- Zarnovican, R. 1985. «Analyse de tige : une méthode à redécouvrir». *Nature Canada*, no 112, p. 255-260.
- Zasada, John C., Norum, Rodney A., Teutsch, Christian E. et Densmore, Roseann. 1987. «Survival and Growth of Planted Black Spruce, Alder, Aspen and Willow After Fire on Black Spruce/Feather Moss Sites in Interior Alaska». *The Forestry Chronicle*, vol. 63, no 2, p. 84-88.