

CHAPITRE II

RÉSILIENCE DES PEUPEMENTS APRÈS FEU ET COUPE DE RÉCUPÉRATION

2.1 INTRODUCTION

Le vieillissement des peuplements en zone boréale nord est le plus souvent accompagné d'une immobilisation des nutriments dans la matière organique accumulée (Wells *et al.* 1979, Pastor *et al.* 1987, Paré *et al.* 1993) et d'une diminution de la décomposition (Vierek 1983, Wein et MacLean 1983). L'accumulation d'une épaisse couche organique, notamment de mousses et de sphaignes, influence les relations hydriques et diminue la température au sol, ce qui a pour effet d'abaisser les taux de décomposition et de cyclage des éléments nutritifs, avec des conséquences directes sur la productivité des écosystèmes (Bonan et Shugart 1989). Souvent, les vieilles forêts se régénèrent moins bien et commencent à se dégrader (Cogbill 1985). Les incendies forestiers servent alors de stimulateurs pour le renouvellement de la productivité des peuplements (Viereck 1983, Cogbill 1985). Dans un premier temps, en brûlant à la fois la végétation et la couche organique au sol, le feu vient remettre en circulation les éléments nutritifs retenus dans cet écosystème (Vierek 1983, Grier 1975). Son effet au niveau du sol contribue aussi à la préparation de substrats de germination adéquats, par la diminution de l'épaisseur de matière organique (Van Wagner 1972, Black et Bliss 1980, Schimmel et Granström 1996) et l'augmentation du pH du sol (Wells *et al.* 1979). La mort des arbres permet aussi l'ouverture du peuplement (Van Wagner 1983), ce qui crée de bonnes conditions pour la germination et la croissance des espèces de lumière.

Dans la plupart des cas, lorsque les espèces présentes possèdent des banques de structures reproductives immédiatement disponibles, les peuplements brûlés tendent à se régénérer avec les mêmes espèces qu'avant feu (Ahlgren et Ahlgren 1960, Kersall *et al.* 1977, Carleton et Maycock 1978, Abrams et Dickmann 1982, Vierek 1983, Agee et Smith 1984, Zoladeski et Maycock 1990, Greene et Johnson 1999). La résilience des peuplements, pouvant être décrite comme l'habileté des écosystèmes à restaurer leurs structures et fonctions après perturbation (Westman 1978), semble donc grande. De plus, cette régénération se fait habituellement de façon rapide durant les premières années après le feu. La résilience des écosystèmes perturbés par le feu peut cependant être affectée par certains facteurs, soit (1) l'absence de sources de semences à proximité, (2) la faible mobilité de ces semences, (3) l'absence d'un habitat physique et (4) chimique propice à la recolonisation, (5) la toxicité du milieu perturbé et (6) le manque d'efficacité des aménagements anthropiques visant à faciliter les processus de réhabilitation (Westman 1978). D'autres facteurs peuvent aussi entrer en ligne de compte dans le processus de résilience, soit la compétition, la prédation et les limites du milieu en terme de ressources (Westman 1978).

La végétation en forêt boréale est adaptée à la récurrence du feu et plusieurs des espèces arborescentes boréales dépendent même de cette perturbation pour se maintenir dans le paysage (Bonan et Shugart 1989). Les espèces résineuses comme le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.) et l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) BSP) possèdent des banques de graines retenues dans leurs cônes sérotineux et semi-sérotineux, respectivement. De tels cônes demeurent fermés tant et aussi longtemps qu'ils ne sont pas exposés à de fortes températures telles qu'observées lors d'un incendie forestier. La résine les recouvrant fond alors, ce qui permet la libération des semences (Vincent 1965, Cayford *et al.* 1967). Les graines seront relâchées progressivement dans les quelques années suivant le feu (Carroll et Bliss 1982, Cayford et McRae 1983).

Les jeunes épinettes noires et pins gris commencent à produire des graines tôt dans leur vie (Ahlgren et Ahlgren 1960), ce qui augmente les probabilités de recrutement efficace même en présence de feux consécutifs à intervalles courts. Le pin gris produit des graines viables dès 3-5 ans (Cayford et McRae 1983) alors que l'épinette noire en produit vers les 10-15 ans (Fowells 1965). La viabilité des graines dans les cônes serait également assez élevée, assurant ainsi la disponibilité de plusieurs cohortes de graines au moment d'un incendie. Chez le pin gris, la viabilité des graines serait d'environ 15-20 ans (Fowells 1965, Cayford et McRae 1983). L'épinette noire porterait pour sa part environ 4-5 cohortes de graines viables (Greene et Johnson 1999), pour une viabilité maximale de 15 ans (Haavisto 1975).

Les espèces qui ont la possibilité de se reproduire de façon végétative, comme le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.), le peuplier baumier (*Populus balsamifera* L.) et le bouleau blanc (*Betula papyrifera* Marsh), ont des avantages sur celles qui doivent obligatoirement s'établir à partir de graines (Flinn et Wein 1977). Chez le peuplier faux-tremble, par exemple, la croissance des drageons est plus rapide que celle des semis de la même espèce (Lavertu *et al.* 1994). De plus, le système racinaire de seulement quelques arbres matures peut être suffisamment important pour permettre une régénération abondante après feu (Lavertu *et al.* 1994). Les rejets ont une croissance rapide puisqu'ils puisent leur énergie directement des réserves d'hydrocarbures contenues dans les racines des arbres dont ils sont issus (Barnes 1966). La régénération du peuplier faux-tremble se fait majoritairement de façon végétative (Maini et Horton 1966, Steneker 1974, Perala 1984) et l'abondance relative de l'espèce est donc susceptible d'augmenter dans un peuplement en régénération. La mort des individus adultes suite au passage du feu, soit la perte de dominance apicale hormonale, ainsi que l'augmentation de la chaleur au niveau du sol stimulerait l'activation des bourgeons adventifs et la formation de rejets (Steneker 1974).

Chaque événement de feu crée cependant des conditions qui lui sont particulières selon la sévérité de l'incendie. La sévérité réfère à l'effet total du feu sur l'écosystème, incluant la combustion du matériel organique et la mortalité des plantes et des organismes du sol (Brown et DeByle 1987). Elle peut être influencée notamment par la saison d'incendie, les conditions météorologiques avant et après feu et les types de peuplements rencontrés (Ohmann et Grigal 1981). La saison d'incendie risque d'affecter l'impact du feu au niveau du sol. Un feu de printemps, sur sol gelé ou très humide, risquera de brûler moins profondément qu'un feu d'été (Ohmann et Grigal 1981). La régénération pourrait en être affectée par la création de moins bonnes conditions de germination de même que par la reprise plus forte de la végétation compétitive. La récupération des bois brûlés, par le bouleversement des sols par la machinerie et l'exposition des substrats, vient à nouveau modifier les conditions environnementales, ce qui pourrait également affecter la régénération des espèces. Ainsi, il se pourrait que le retour des espèces soit variable selon la sévérité de l'incendie et l'impact de la coupe de récupération, et qu'on assiste même à des changements dans la composition des peuplements. Un feu sévère en peuplement feuillu pourrait, par exemple, affecter le système racinaire des peupliers faux-tremble et diminuer la production de rejets. De même, un feu très léger dans un peuplement résineux pourrait ne pas ouvrir suffisamment de cônes ou ne pas préparer adéquatement le sol pour permettre une bonne régénération du pin gris ou de l'épinette noire.

Enfin, l'intervalle entre les feux pourrait modifier le retour des espèces arborescentes (Frissell 1973, Methven *et al.* 1975, Greene et Johnson 1999). L'âge des peuplements peut influencer la régénération des espèces qui n'auraient pas atteint la maturité sexuelle au moment de la perturbation (Zasada *et al.* 1992). Un intervalle de feu court pourrait donc favoriser les espèces en mesure de se reproduire efficacement très jeunes, comme le pin gris et le peuplier faux-tremble. Ces espèces atteignent par contre la sénescence vers 90-100 ans comparativement à 150 ans ou plus pour

l'épinette noire (Fowells 1965). Ainsi, un intervalle de feu plus long favorisera l'épinette noire, les autres espèces étant alors moins présentes dans le paysage.

À la suite d'un feu de printemps en zone boréale nord, la régénération arborescente a été évaluée dans 36 parcelles non récupérées réparties selon 3 compositions de peuplement (feuillu, mixte, résineux) et 3 sévérités d'incendie (léger, modéré, sévère). Les objectifs principaux étaient de caractériser cette régénération en termes d'espèces et de représentativité des espèces, de densité et de distribution spatiale. Nous voulions également évaluer l'effet de la sévérité de l'incendie et du type de peuplement original sur la résilience des peuplements. Les caractéristiques des peuplements en place et les conditions environnementales étant les plus susceptibles d'affecter cette régénération ont également été étudiées. Parallèlement, 24 parcelles ont été installées dans les secteurs de coupe de récupération adjacents aux secteurs non récupérés. Ces parcelles étaient également réparties selon 3 compositions (feuillu, mixte, résineux) et la régénération arborescente y a été évaluée. Une comparaison entre le feu et le feu suivi d'une coupe de récupération a été effectuée afin d'évaluer l'impact de la deuxième perturbation (coupe de récupération) sur les espèces régénérées et sur les caractéristiques spatiales et temporelles des communautés de semis.

2.2 TERRITOIRE D'ÉTUDE

Le territoire soutenant les sites d'étude est situé près de Val-Paradis (figure 2.1), au nord-ouest du Québec, dans la région de l'Abitibi. Val-Paradis (49°09'N – 79°17'O) est une petite municipalité d'environ 350 habitants qui fait partie de la Municipalité de la Baie-James. Elle se situe à près de 50 km au nord de La Sarre et à environ 15 km à l'est de la frontière ontarienne.

Le socle rocheux sous-jacent fait partie de la province tectonique du Lac-Supérieur du bouclier canadien. Il est formé en grande partie de roches magmatiques intrusives, soit de tonalites, granodiorites et trondhjémites gneissiques (MER 1984). On retrouve également quelques intrusions ultrabasiques et basiques de gabbro et diorites ainsi que quelques roches magmatiques effusives constituées de métavolcanites basiques (métabasaltes et filons-couches gabbroïques; MER 1984). Les principaux dépôts de surface de la région à l'étude se composent de till indifférencié. Le substratum rocheux, recouvert d'une couche de till de moins de 25 cm, affleure également en de nombreux endroits, les sols étant généralement minces dans le secteur. On y retrouve aussi quelques zones de dépôts glacio-lacustres de faciès d'eau profonde, soit des zones argileuses. Des luvisols se retrouvent sur la plupart des bas plateaux tandis que des podzols se développent sur les substrats sablonneux (Groupe de travail sur les écorégions 1989). Finalement, on retrouve des gleysols de même que des sols organiques dans quelques dépressions mal drainées.

Le secteur d'étude se situe dans la zone éoclimatique du boréal moyen humide (Groupe de travail sur les écorégions 1989). La station météorologique la plus près se trouve à La Sarre (48°47'N – 79°13'O), à une altitude de 244 mètres. Les normales de température enregistrées entre 1961 et 1991 ont été de -17,9°C en janvier et de 16,8°C en juillet (Environnement Canada 1993). Les précipitations sont de l'ordre de 856,8 mm par année dont 215,9 mm de neige et 640,1 mm de pluie (Environnement Canada 1993). Entre 1951 et 1980, on y a compté une moyenne de 64 jours sans gel par année, bien que le gel puisse survenir occasionnellement pendant la saison de croissance (Anonyme 1982).

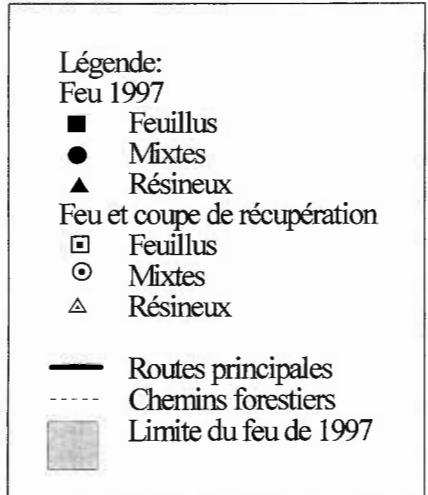
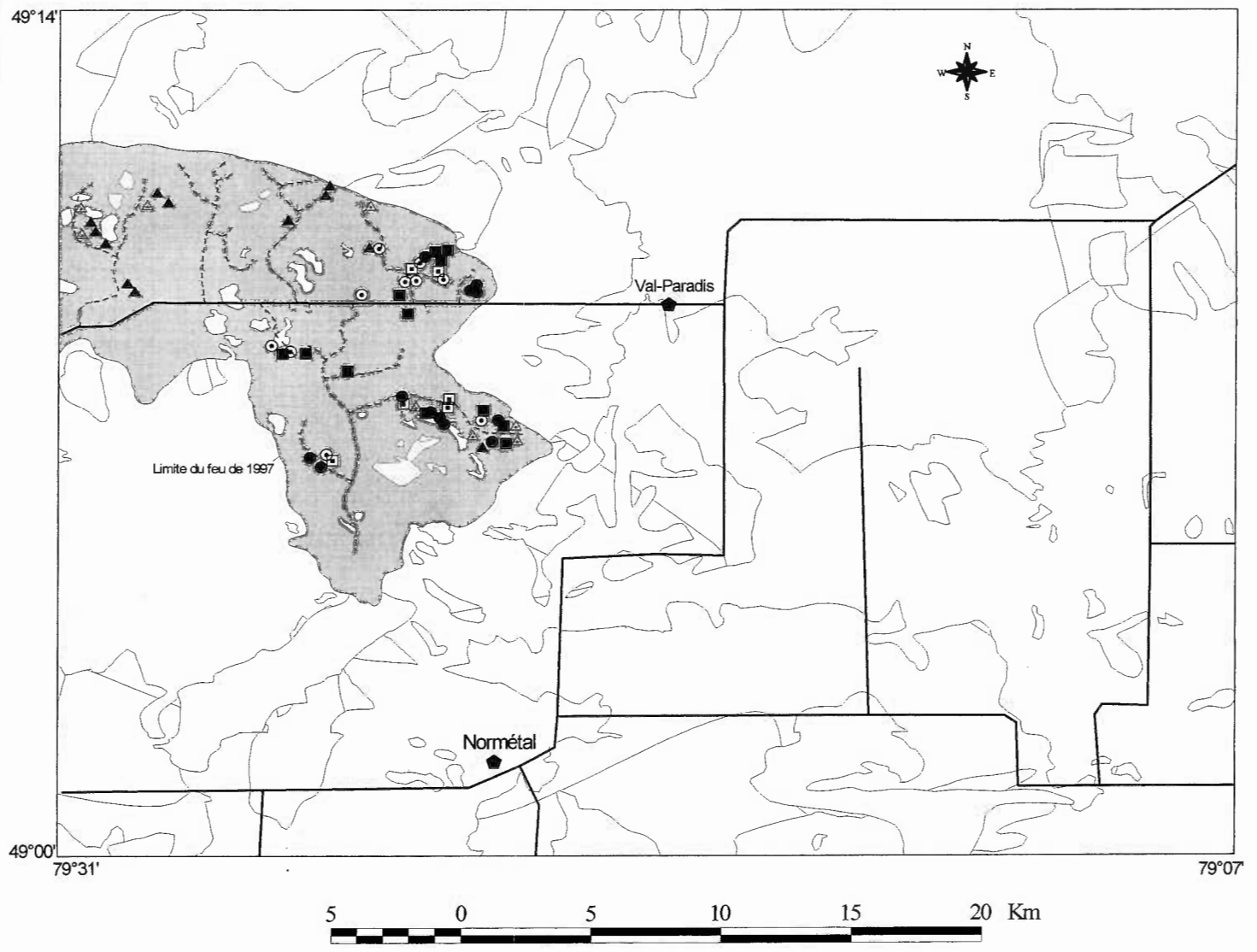


Figure 2.1 Localisation du secteur d'étude et des sites d'échantillonnage de Val-Paradis

Le secteur de Val-Paradis se trouve à l'intérieur du domaine bioclimatique de la sous-zone boréale supérieure, dans le sous-domaine de l'ouest de la pessière noire à mousses (Grondin 1996). À la latitude du territoire à l'étude croissent principalement des forêts dominées par l'épinette noire et le pin gris. On y retrouve aussi des peuplements mixtes de peuplier faux-tremble, de peuplier baumier, de bouleau blanc, d'épinette noire et d'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench) Voss.), avec à l'occasion quelques individus de sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.). Finalement, de nombreuses zones dénudées et semi-dénudées humides peuvent s'observer dans les dépressions, où se côtoient sphaignes, éricacées et arbustes. La dynamique des peuplements du territoire est associée surtout au régime des feux, au climat ainsi qu'aux caractéristiques des forêts avant feu (Grondin 1996). Les peuplements de l'ensemble du territoire à l'étude étaient issus de feux ayant brûlé entre 1910 et 1930 (Kafka *et al.*, carte non publiée). Les peuplements utilisés pour la présente étude avaient majoritairement entre 65 et 85 ans (voir annexe 1).

Une première perturbation a été le feu, qui a été allumé par la foudre le 9 juin 1997 et a été en activité pendant 38 jours. Les 4 premiers jours de l'incendie, plus intenses, ont contribué à la presque totalité de l'étendue du feu. Cet incendie d'envergure a brûlé 12 557 hectares (~126 km²) de forêt au Québec et 670 hectares (~7 km²) en Ontario. Le feu, qualifié de feu de couronne (Bordeleau 1998), s'est étendu au Québec de 49°02' à 49°12' de latitude nord et de 79°21' à 79°31' de longitude ouest, soit jusqu'à la frontière ontarienne (figure 2.1). Puisqu'il s'agissait d'un feu de printemps, le sol forestier était encore gelé ou assez humide à maints endroits, ce qui a pu réduire la combustion de la matière organique.

L'aménagement forestier de ce territoire est effectué par deux compagnies régionales, Les Industries Norbord et Tembec-Groupe des produits forestiers, toutes deux de La Sarre. Le secteur au nord du rang X-I de Val-Paradis est de ce fait concédé par le gouvernement du Québec à la compagnie Norbord, Tembec aménageant pour sa part le

secteur au sud du même rang. Des chemins d'accès étaient donc présents et certaines coupes avaient déjà été effectuées avant l'incendie de 1997, suivies de plantations datant de 1990 (Norbord) et de 1991-1992 (Tembec).

Suite au feu, des coupes de récupération du bois brûlé ont été réalisées sur la presque totalité du territoire. En cas de désastre naturel, l'article 79 de la *Loi sur les forêts* du gouvernement du Québec prévoit la préparation et la mise en application d'un plan spécial d'aménagement en vue d'assurer la récupération des bois. Pratiquement toutes les billes pouvant être récupérées l'ont été à l'été et à l'automne 1997 afin d'éviter le plus possible l'infestation des résineux incendiés par les larves du longicorne noir (*Monochamus scutellatus* [Say]). Des volumes de 315 600 m³ et 241 000 m³ de bois ont été récupérés par les compagnies Tembec et Norbord, respectivement. Seules les zones plus humides ou trop abruptes n'ont pas été récoltées. Des parcelles de forêt brûlée ont également été conservées pour l'UQAT-UQÀM en collaboration avec les compagnies forestières et le Ministère des Ressources Naturelles du Québec. Deux techniques de coupe ont été utilisées par les compagnies forestières : la compagnie Tembec a effectué de la coupe par arbre entier avec ébranchage en bordure du chemin et mise en andain des résidus tandis que Norbord a fait de la coupe par tige, avec ébranchage sur le parterre de coupe, et donc aucune mise en andain.

2.3 MÉTHODOLOGIE

Description des sites d'étude

Tout de suite après le feu, soit à l'été 1997, 36 parcelles d'environ 1 hectare chacune (voir annexe 1 et figure 2.1) ont été sélectionnées avant même que ne débute la coupe de récupération. La sélection a été faite directement sur le terrain et à l'aide de cartes forestières (Ministère des Ressources naturelles du Québec). Les 36 sites ont été

répartis de façon à obtenir 12 sites de chacune des compositions forestières avant feu (feuillu, mixte et résineux). La composition devait refléter la dominance du peuplement. À l'intérieur de chacune des compositions forestières, les sites ont été répartis de façon égale entre 3 sévérités de feu : léger, modéré et sévère. Cette sévérité a été déterminée selon le pourcentage de couvert mort sous l'effet du feu à l'automne 1997. À moins de 25% de mortalité, la parcelle a été classée sous la sévérité légère; entre 26% et 75%, elle a été classée sous la sévérité modérée; et à plus de 76% de mortalité, le feu a été considéré comme sévère. Les épaisseurs résiduelles de matière organique ont aussi été mesurées le long d'un transect de 30 mètres. De même, le pourcentage de superficie brûlée, soit la superficie noircie par le feu, de chaque unité d'échantillonnage a été déterminé. Les sites tels qu'installés l'année du feu n'ont pas tous été retrouvés les années subséquentes, certains ayant été coupés. Le patron des sites, c'est-à-dire le nombre de répétitions de chaque combinaison composition/sévérité, a cependant été conservé, les sites manquant ayant été relocalisés.

Les parcelles ont été sélectionnées de façon à minimiser le plus possible les variations des variables autres que celles étudiées. Les arbres dominants des sites devaient être matures, les sites le plus possible mésiques, plats, avec une bonne épaisseur de sol forestier. On a ainsi minimisé les effets des variables reliées à l'âge, au régime hydrique, à l'orientation, le degré, et l'exposition des pentes ainsi qu'aux sols minces. Il importait de diminuer le plus possible l'effet de ces variables qui pourraient entrer en ligne de compte dans le processus de régénération forestière.

À l'intérieur de chaque hectare conservé, un quadrat de 20 mètres par 20 mètres (400 m²) a été installé, orienté vers le nord. Vingt-quatre quadrats de même dimension ont aussi été installés, en 1998, dans les coupes de récupération adjacentes aux parcelles non récupérées (voir annexe 1 et figure 2.1). Ces derniers ont également été répartis selon les 3 compositions forestières décrites précédemment ainsi qu'entre les deux secteurs de coupe. Les mêmes critères de sélection ont été utilisés afin de minimiser l'effet possible des différentes variables environnementales.

Les arbres matures (les souches dans le cas des coupes) à l'intérieur de chaque quadrat de 400 m² ont été cartographiés et identifiés. Pour chaque arbre, on a noté les mesures et observations suivantes : l'espèce, le dhp (diamètre à hauteur de poitrine; cm), la hauteur (m) le statut (mort ou vivant, debout ou cassé), la hauteur d'écorce calcinée (cm) aux quatre orientations géographiques (nord, sud, est, ouest) ainsi que le pourcentage de canopée vivante. Un suivi de mortalité et de chute des arbres a été fait les années suivantes dans le cadre d'une étude parallèle (Hely 2000, données non publiées). Pour chaque souche des coupes, l'espèce ainsi que le diamètre à la base ont été notés.

Mesures démographiques

Chaque quadrat de 400 m² a été divisé en microquadrats de 2 mètres par 2 mètres. Vingt-cinq microquadrats par quadrat ont été sélectionnés aléatoirement pour le décompte de la régénération (annexe 2) et échantillonnés systématiquement les années subséquentes. Ainsi, chaque année depuis les perturbations, les semis et rejets végétatifs d'arbres ont été dénombrés dans chacun des 25 microquadrats, par espèce et par âge. L'âge a été déterminé à l'aide des cicatrices du bourgeon terminal le long des tiges, l'âge 0 correspondant à la saison de germination. Le décompte a permis d'obtenir à la fois des densités et des coefficients de distribution des semis et rejets. Il a été réalisé au cours des mois de juillet et août afin de tenir compte des semis de l'année, ces derniers germant majoritairement en juin (Charron et Greene 2000). La végétation arbustive et herbacée a été décrite à l'aide de pourcentages de recouvrement des espèces dans le cadre d'une étude parallèle (M. Purdon, données non publiées).

Évolution des peuplements

Afin de visualiser l'évolution des peuplements avant et après perturbations, des analyses de correspondance (CA; correspondence analysis) ont été effectuées sur les coefficients de distribution des espèces arborescentes. Les stations représentant la

régénération ont toutefois été placées de façon passive dans les ordinations. L'analyse de correspondance a été choisie puisqu'elle assume un modèle unimodal pour la relation entre les réponses de chaque espèce et les axes d'ordination. De plus, aucun effet d'arche n'a été obtenu, donc l'analyse par DCA (detrended correspondence analysis) n'était pas nécessaire (ter Braak 1988). La signification des axes a été testée selon la méthode du bâton brisé (Frontier 1976). Les coordonnées des sites ont ensuite été soumises à des analyses de variance afin de déterminer l'effet de diverses variables (composition, sévérité, type de coupe,...) sur la distribution des stations sur le diagramme d'ordination. On a ainsi pu déterminer dans quelle mesure les peuplements d'avant perturbations étaient homogènes selon leur composition telle que déterminée sur le terrain et, dans un deuxième temps, voir si la composition résumée par les positions des sites après perturbations différait significativement de celle d'avant perturbations.

Des régressions multiples pas à pas (stepwise; SAS institute 1989) ont servi à déterminer les caractéristiques des peuplements et les paramètres d'avant perturbations les plus susceptibles d'influencer les densités et coefficients de distribution de la régénération arborescente. Pour ces analyses, seules les données des parcelles non récupérées, pour l'année 1999, ont été utilisées.

Comparaison feu et feu suivi d'une coupe de récupération

Un premier traitement des données a servi à caractériser les peuplements d'avant perturbations, par composition et par espèce. Une analyse de variance sur les données en rang (coefficient de distribution, surface terrière, densité) a permis la comparaison des peuplements du feu et de la coupe. Pour ce qui est de la régénération, des tests de comparaison de moyennes (lsd, least significant difference) ont servi à évaluer les changements dans le temps de la densité et du coefficient de distribution des semis et

rejets. Des analyses de variance ont également été effectuées afin de comparer la régénération, toujours en termes de densité et de distribution, entre les deux perturbations. Encore une fois, les données en rangs ont été utilisées lorsque la normalité des résidus ne pouvait être atteinte. Les comparaisons des peuplements avant et après (1999) perturbations ont été effectuées par des analyses de variance (lsd) sur les coefficients de distribution en rang des espèces. Cette variable a été choisie puisqu'elle est plus susceptible de représenter le futur peuplement que les densités, qui sont difficilement comparables entre les communautés de semis et d'arbres. En effet, elle est obtenue par un recensement sous forme de présence/absence dans des parcelles de 4m² et exprimée en pourcentage de territoire occupé par une espèce donnée. Ainsi, même si les densités de régénération sont de beaucoup supérieures à celles retrouvées au niveau du peuplement mature, il y a fort à parier qu'au moins un individu par unité d'échantillonnage survivra jusqu'à maturité.

2.4 RÉSULTATS

2.4.1 Effets du feu : changements dans les peuplements

L'ordination des sites avant et après feu, globalement (figure 2.2a) et par composition (figure 2.2b) a permis de constater de façon visuelle l'importance plus grande du pin gris, en terme de coefficient de distribution, dans les communautés de semis comparativement aux peuplements initiaux. Les ellipses caractérisant les peuplements en régénération, et ce pour toutes les compositions, sont en effet orientées vers le pin gris, au détriment de l'épinette noire.

Les analyses de variance, effectuées sur les coordonnées des stations avant feu ont indiqué que ces dernières étaient, au départ, séparées selon la composition (axe 1; $F=11,4$, $p=0,0004$) et que ces compositions représentaient des groupes homogènes en

regard de la sévérité d'incendie et de la position des sites sur le territoire (Norbord ou Tembec). La variable composition a donc pu être retenue pour les analyses ultérieures.

Ainsi, après incendie (tableau 2.1), les sites étaient toujours discriminés par la composition selon l'axe 1, mais les sites feuillus et mixtes étaient regroupés (Tukey, $p < 0,05$). L'effet de la sévérité est significatif selon les 2 axes. Comparativement aux deux autres sévérités, les stations brûlées légèrement auraient une régénération tendant plus vers la droite de l'ordination, vers la composition feuillue, et vers le bas, soit vers l'épinette noire. L'interaction composition-sévérité observée selon l'axe 1 a indiqué que l'effet de la sévérité selon cet axe ne serait significatif que pour les sites feuillus ($F=6,0$, $p=0,04$). Pour ces sites brûlés légèrement, la régénération serait caractérisée par une présence plus importante de peuplier faux-tremble au détriment des espèces résineuses qui s'installeraient plus fortement sous les couverts feuillus brûlés de façon plus sévère.

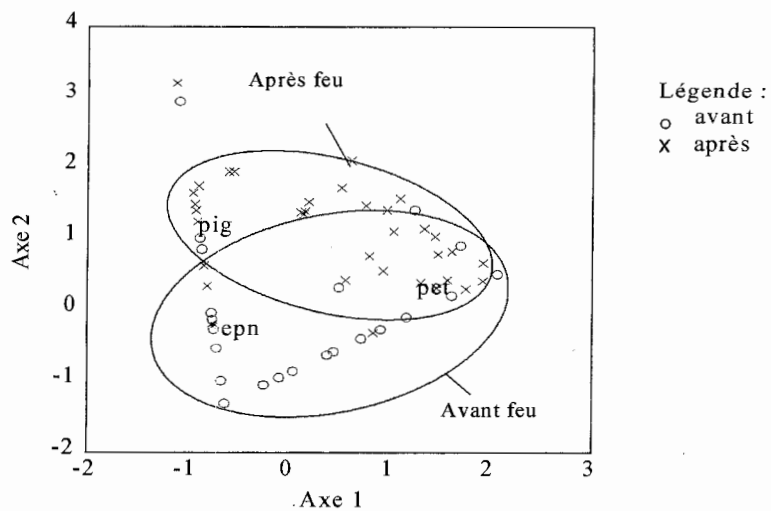
Tableau 2.1 Analyse de variance de la position des sites ordonnés après feu

	Source de variation	Somme des carrés	DL	F
Axe 1	Composition	5,36	2	***22,71
	Sévérité	0,80	1	*3,39
	Compo*sévérité	1,94	4	*4,11
Axe 2	Composition	0,15	2	0,17
	Sévérité	3,86	1	*4,21
	Compo*sévérité	0,61	4	0,33

*= $0,01 < p < 0,05$; ***= $p < 0,001$

Une analyse de variance de la position des sites avant et après feu a également été réalisée afin de voir l'effet de la perturbation elle-même sur les coefficients de distribution des espèces (tableau 2.2). La variable 'état' correspond à la comparaison de la position avant feu (état 0) et après feu (état 1). Un changement dans l'état du peuplement indique un changement dans la représentativité des espèces après feu.

A)



B)

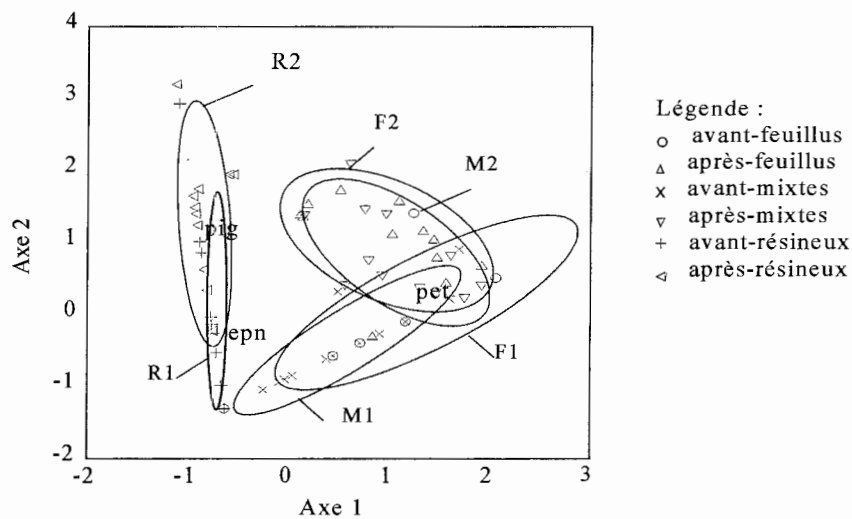


Figure 2.2 Analyse de correspondance (ordination) des stations avant et après (passif) feu. A) Position globale des sites avant et après feu B) Position des sites avant (1) et après (2) feu, par composition (F=feuillus, M=mixtes, R=résineux)

La variable d'état nous indique que l'effet du feu a amené un déplacement des sites dans l'ordination selon l'axe 2 seulement. Ainsi, comme la composition des peuplements d'origine n'était discriminée que par l'axe 1, des changements significatifs de types de peuplements (feuillu, mixte ou résineux) n'auraient pas été engendrés par la perturbation. Tel que mentionné, seule une uniformisation des peuplements feuillus et mixtes semblerait s'être dessinée au niveau de la régénération. En observant les ellipses (figure 2.1a), on s'aperçoit que l'effet le plus marqué selon l'axe 2 serait le changement d'une dominance d'épinette noire avant feu au profit du pin gris après feu. Cette conclusion est valable pour les 3 compositions (tableau 2.2, figure 2.1b). De plus, pour les sites mixtes, l'effet de la perturbation est également visible selon l'axe 1, où les sites en régénération se déplacent vers une plus grande présence du peuplier faux-tremble. L'uniformisation des types feuillus et mixtes se ferait donc à la fois par l'augmentation de la présence du pin gris dans les deux compositions ainsi que par la plus grande importance du peuplier faux-tremble dans les sites mixtes en régénération.

La sévérité du feu aurait également influencé la position des sites selon l'axe 2, les sites brûlés légèrement étant globalement plus bas dans l'ordination, vers la composition en épinette noire. Les analyses séparées par composition indiquent que cette présence plus importante de l'épinette noire dans les sites brûlés légèrement serait significative pour les sites mixtes et résineux seulement. Les sites mixtes brûlés sévèrement ainsi que les sites résineux sous feu modéré tendraient vers le pin gris. L'effet de la sévérité sur les parcelles feuillues ressort pour sa part plutôt selon l'axe 1; les sites légers présenteraient une composition plus feuillue alors que les sites sévères auraient une plus grande proportion résineuse.

Tableau 2.2 Analyse de variance de la position des sites sur l'ordination avant et après feu

Analyse	Source de variation	Axe 1		Axe 2	
		Somme carrés	F	Somme carrés	F
Globale	État	0,003	0,01	22,7	***38,6
	Composition	11,3	***23,01	2,06	1,8
	Sévérité	0,99	2,02	5,05	*4,3
Feuillus	État	1,44	3,7	4,36	**9,9
	Sévérité	3,43	*4,4	0,01	0,01
Mixtes	État	1,14	*4,4	6,55	***22,8
	Sévérité	0,02	0,05	2,84	*4,9
Résineux	État	0	0	5,71	*5,4
	Sévérité	0,09	2,5	7,96	*3,7

*= $0,01 < p < 0,05$; **= $0,001 < p < 0,01$; ***= $p < 0,001$

2.4.2 Paramètres pouvant influencer les densités et les coefficients de distribution de la régénération après feu

Dans un premier temps, des régressions pas à pas (stepwise) ont été réalisées afin de tenter de relier la densité dans les parcelles non récupérées (tableau 2.3) et le coefficient de distribution (tableau 2.4) des sites régénérés avec les caractéristiques des peuplements d'origine (densité, surface terrière, coefficient de distribution,...). Pour le pin gris et le peuplier faux-tremble, il ressort que la surface terrière de l'espèce pourrait aider à prédire la densité et la distribution de la régénération. Pour l'épinette noire, la densité des arbres matures de l'espèce est plutôt ressortie comme ayant une influence sur la régénération. En détails, la densité des semis de pin gris serait influencée positivement par la surface terrière par hectare de l'espèce. Aussi, le coefficient de distribution du pin gris augmenterait avec la surface terrière de l'espèce de même qu'avec le coefficient de distribution total (toutes espèces confondues) des peuplements d'origine. Il y aurait plus de rejets de peupliers faux-tremble sous forte surface terrière de peuplier, mais moins sous peuplements très denses. Le coefficient

de distribution des rejets serait pour sa part influencé positivement par la surface terrière par hectare de l'espèce ainsi que par le coefficient de distribution des peupliers matures. La densité totale des peuplements influencerait également de façon négative les coefficients de distribution des rejets. Finalement, la densité et la distribution des semis d'épinette noire augmenteraient avec la densité d'épinettes matures.

À ces variables reliées aux peuplements proprement dits ont été ajoutées d'autres variables abiotiques et de compétition pouvant influencer la régénération. De nouvelles régressions pas à pas ont ainsi été réalisées. Les résultats obtenus nous permettent de voir que les variables reliées aux peuplements ressortent peu lorsqu'on inclut d'autres variables environnementales. La densité (tableau 2.5) ainsi que le coefficient de distribution (tableau 2.6) du pin gris seraient ainsi moindres sous feu léger et modéré de même qu'en présence d'arbustes. La régénération d'épinette noire (densité et distribution) serait également affectée négativement par la présence d'arbustes; la présence d'éricacées n'affecterait négativement que les densités d'épinettes et non leur distribution. Une plus grande épaisseur résiduelle de matière organique, un plus grand pourcentage de recouvrement de sol brûlé et la présence de lichen influenceraient positivement la régénération en épinette. Finalement, la reprise du peuplier faux-tremble serait affectée positivement par le pourcentage de sol brûlé alors qu'on retrouverait moins de rejets sous composition résineuse.

Tableau 2.3 Régressions multiples pas à pas de la densité (tiges/ha) de la régénération par espèce (1999) en fonction de variables reliées aux peuplements d'origine

Espèce	Source de variation		Sens	DL	Somme des carrés	F
Pin gris	R ² =0,35	Modèle		1	6 348	***31,7
		Erreur		58	11 626	
	Surf. terrière/ha (pig)	+	1	6 348	***31,7	
Épinette noire	R ² =0,49	Modèle		1	8 753	***55,4
		Erreur		58	9 171	
	Densité (epn)	+	1	8 753	***55,4	
Peuplier faux-tremble	R ² =0,71	Modèle		2	12 596	***69,4
		Erreur		57	5 169	
	Surface terrière (pet)	+	1	6 235	***68,8	
	Densité totale	-	1	669	**7,4	

=0,001 < p < 0,01; *=p < 0,001

Tableau 2.4 Régressions multiples pas à pas du coefficient de distribution (%) de la régénération par espèce (1999) en fonction de variables reliées aux peuplements d'origine

Espèce	Source de variation		Sens	DL	Somme des carrés	F
Pin gris	R ² =0,45	Modèle		2	8 031	***23,1
		Erreur		57	9 905	
	Surface terrière (pig)	+	1	3 839	***22,1	
	Coef. dist. total	+	1	761	*4,4	
Épinette noire	R ² =0,50	Modèle		1	8 844	***56,9
		Erreur		58	9 018	
	Densité (epn)	+	1	8 844	***56,9	
Peuplier faux-tremble	R ² =0,80	Modèle		3	14 068	***74,2
		Erreur		56	3 541	
	Surf. terrière/ha (pet)	+	1	708	**11,2	
	Coef. dist. (pet)	+	1	904	***14,3	
	Densité totale	-	1	549	**8,7	

*=0,01 < p < 0,05; **=0,001 < p < 0,01; ***=p < 0,001

Tableau 2.5 Régressions multiples pas à pas de la densité (tiges/ha) de la régénération par espèce (1999) en fonction de variables reliées au peuplement et à l'incendie

Espèce	Source de variation		Sens	DL	Somme des carrés	F
Pin gris	R ² =0,56	Modèle		3	5 968	***13,8
		Erreur		32	4 607	
		Feu léger	-	1	3 527	***16,7
		Feu modéré	-	1	635	*4,4
		Arbustes	-	1	1 874	**11,7
Épinette noire	R ² =0,80	Modèle		4	8 715	***31,2
		Erreur		31	2 165	
		Densité (epn)	+	1	1 253	***53,9
		Pourcentage sol brûlé	+	1	962	**7,8
		Épaisseur de m.o.	+	1	509	*7,3
	Lichen	+	1	1 501	**8,7	
Peuplier faux-tremble	R ² =0,78	Modèle		3	7 713	***36,8
		Erreur		32	2 237	
		Composition résineuse	-	1	667	***72,3
		Pourcentage sol brûlé	+	1	471	*6,8
	Surface terrière (pet)	+	1	404	*5,8	

*=0,01<p<0,05; **=0,001<p<0,01; ***=p<0,001

Tableau 2.6 Régressions multiples pas à pas du coefficient de distribution (%) de la régénération par espèce (1999) en fonction de variables reliée au peuplement et à l'incendie

Espèce	Source de variation		Sens	DL	Somme des carrés	F
Pin gris	R ² =0,59	Modèle		3	6 122	***15,6
		Erreur		32	4 178	
		Feu léger	-	1	3 148	***14,7
		Feu modéré	-	1	891	*6,8
		Arbustes	-	1	2 433	***13,8
Épinette noire	R ² =0,78	Modèle		4	8 773	***27,1
		Erreur		31	2 511	
		Densité (epn)	+	1	4 551	***52,5
		Composition feuillue	+	1	656	**10,1
		Épaisseur de m.o.	+	1	526	*4,6
	Mousses	-	1	458	*5,7	
Peuplier faux-tremble	R ² =0,79	Modèle		3	8 734	***40,9
		Erreur		32	2 278	
		Composition résineuse	-	1	784	***78,3
		Surface terrière (pet)	+	1	434	*6,1
	Pourcentage sol brûlé	+	1	542	**7,6	

*=0,01<p<0,05; **=0,001<p<0,01; ***=p<0,001

2.4.3 Effets de la coupe de récupération sur la régénération

Les analyses de variance sur les coordonnées des sites avant feu et coupe ont révélé, selon l'axe 1, une discrimination des compositions ($F=34,8$, $p=0,0001$), mais également une séparation des sites selon leur position sur le territoire (Norbord ou Tembec; $F=5,56$, $p=0,03$). Les sites chez Tembec étaient plus vers la droite de l'ordination, soit vraisemblablement vers une plus grande importance du peuplier faux-tremble. De plus, les sites résineux situés chez Norbord étaient également discriminés de ceux de chez Tembec au départ selon les deux axes (axe 1, axe 2 : $F=10,8$, $p=0,02$) ils présentaient une plus grande proportion de pin gris. Les analyses par composition sont retenues, mais ces différences selon l'emplacement devront être prises en compte lors des analyses à venir.

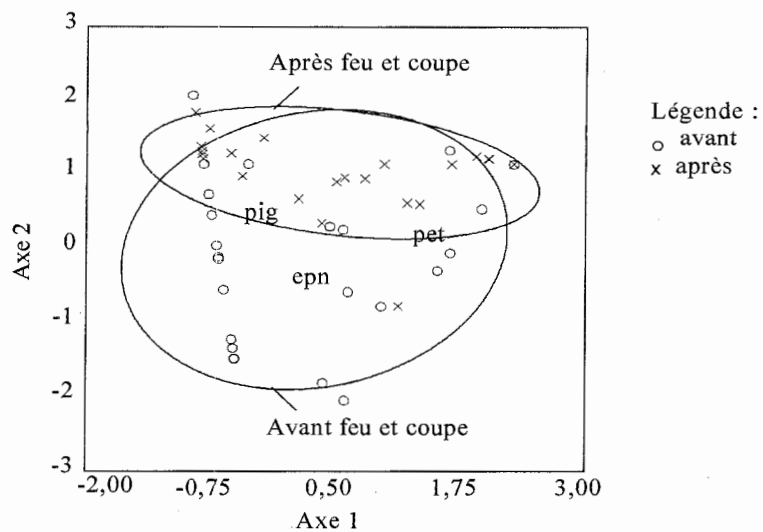
Après perturbations, il ressort que la position sur le territoire (Norbord ou Tembec) n'influence plus l'ordination des sites, globalement de même que par composition (tableau 2.7). Les sites sont cependant maintenant séparés selon les deux axes en ce qui concerne la composition. Selon l'axe 2, par contre, seules les compositions mixte et résineuse sont discriminées (Tukey, $p<0,05$), les sites résineux étant légèrement plus haut dans l'ordination, démontrant la grande importance du pin gris dans ces derniers (figure 2.3).

Tableau 2.7 Analyse de variance de la position des sites ordonnés après feu et coupe

	Source de variation	Somme des carrés	DL	F
Axe 1	Composition	21,8	2	***40,3
	Position	0,86	1	3,2
	Compo*position	0,34	2	0,6
Axe 2	Composition	2,27	2	**6,6
	Position	0,22	1	1,3
	Compo*position	0,53	2	1,5

*= $0,01 < p < 0,05$; **= $0,001 < p < 0,01$; ***= $p < 0,001$

A)



B)

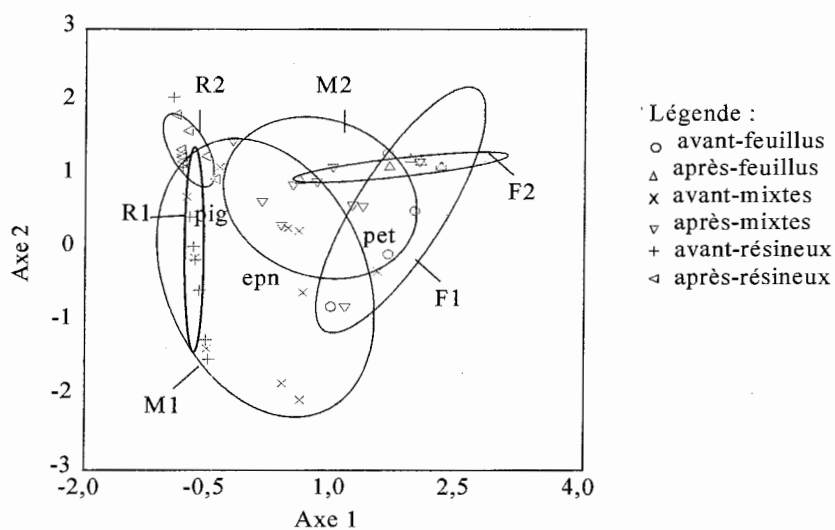


Figure 2.3 Analyse de correspondance (ordination) des stations avant et après (passif) feu et coupe de récupération. A) Position globale des sites avant et après feu et coupe B) Position des sites avant (1) et après (2) feu et coupe, par composition (F=feuillus, M=mixtes, R=résineux)

Le feu suivi de la coupe de récupération n'aurait pas eu d'effet significatif sur la composition des peuplements, différenciée au départ et après perturbations selon l'axe 1, mais aurait influencé la position des sites selon l'axe 2 de l'ordination (tableau 2.8). Les compositions seraient donc demeurées les mêmes, avec par contre un changement dans la représentativité des espèces. Les sites mixtes et résineux présenteraient aussi un effet des perturbations selon l'axe 2 (tableau 2.8; figure 2.3b). Les sites auraient eu tendance à se déplacer vers le haut de l'ordination, soit vers le pin gris, ce qui démontre encore une fois la plus grande présence de cette espèce après les perturbations de Val-Paradis. Aussi, tout comme dans le cas du feu, les sites mixtes auraient eu tendance à se déplacer vers le peuplier faux-tremble selon l'axe 1.

Tableau 2.8 Analyse de variance de la position des sites sur l'ordination avant et après feu suivi d'une coupe de récupération

Analyse	Source de variation	Axe 1		Axe 2	
		Somme carrés	F	Somme carrés	F
Globale	État	0,44	1,8	11,1	***20,1
	Composition	38,5	***76,6	4,52	*4,1
	Position	2,26	**9,0	2,02	3,7
Feuillus	État	0,003	0,01	1,05	2,6
	Position	1,11	4,1	0,20	0,5
Mixtes	État	2,03	*4,6	5,71	*7,7
	Position	1,67	3,8	1,82	2,5
Résineux	État	0,02	0,8	6,97	***20,9
	Position	0,08	3,8	3,66	**11,0

*=0,01 < p < 0,05; **=0,001 < p < 0,01; ***=p < 0,001

2.4.4 Comparaison feu et feu suivi d'une coupe de récupération

2.4.4.1 Comparaison des peuplements récupérés et non récupérés

Avant perturbations, les sites feuillus étaient composés majoritairement de peuplier faux-tremble, avec de l'épinette noire en sous-couvert pour les sites brûlés (feu) à laquelle s'ajoute le pin gris dans les sites brûlés et récupérés (coupe ; tableau 2.9). Les sites mixtes étaient pour leur part composés en grande partie de peuplier faux-tremble et d'épinette noire, avec la présence importante, encore une fois, du pin gris dans les sites récupérés. Les sites résineux étaient composés essentiellement d'épinette noire et de pin gris, avec une dominance d'épinette dans les sites brûlés comparativement à une dominance du pin gris dans les coupes. On remarque donc la plus forte présence du pin gris dans les sites de coupes comparativement aux sites du feu et ce pour toutes les compositions, au détriment de l'épinette noire.

Tableau 2.9 Proportion de la surface terrière totale (arbres >5 cm de DHP) des espèces d'arbres matures en fonction de la composition et du type de perturbation

	Feuillus		Mixtes		Résineux	
	Feu	Feu et coupe	Feu	Feu et coupe	Feu	Feu et coupe
Pin gris	0,7	10,0	5,0	37,5	27,5	70,0
Épinette noire	6,9	4,7	38,8	27,6	72,0	29,7
Peuplier faux-tremble	80,4	84,1	54,0	34,9	0,1	0,3
Sapin baumier	1,0	-	2,0	-	0	-
Bouleau blanc	7,5	-	0,1	-	0	-
Peuplier baumier	3,3	-	0,1	-	0	-
Mélèze laricin	0	-	0	-	0,4	-
Épinette blanche	0,2	1,2	0	0	0	0

Cette tendance à une grande présence du pin gris pour les sites récupérés ressort également, et de façon significative, lors de la comparaison des caractéristiques moyennes des sites selon la perturbation subie (tableau 2.10). Que ce soit en terme de coefficient de distribution ($F=12,2, p=0,0009$), de surface terrière ($F=17,7, p=0,0001$)

ou de densité ($F=7,8$, $p=0,0069$), la présence du pin gris était supérieure dans les sites récupérés. Pour un même âge, à cause de taux de croissance différentiels (Fowells 1965), les individus du pin gris sont généralement plus gros que ceux de l'épinette noire. Ainsi, il devait être plus avantageux pour les compagnies forestières de couper principalement le pin gris. Un biais dû à l'attribution des sites par les compagnies l'été de l'incendie a pu se produire, nous laissant des parcelles non récupérés avec significativement moins de pin gris. Aussi, la présence de densités significativement plus grandes d'épinettes noires dans les sites non récupérés ($F=4,6$, $p=0,04$), malgré des coefficients de distribution et des surfaces terrières moyennes comparables, laisse croire que les parcelles résineuses nous ayant été attribuées étaient légèrement moins productives que celles ayant été récupérées (Béland et Bergeron 1996).

Tableau 2.10 Caractéristiques des peuplements d'origine, selon la perturbation

	Pin gris		Épinette noire		Peuplier faux-tremble		Total	
	feu (36)	coupe (24)	feu (36)	coupe (24)	feu (36)	coupe (24)	feu (36)	coupe (24)
Coef. de distribution moyen (%)	6,8	20,0 *	25,8	14,5	12,0	10,0	41,6	39,8
Surf. terrière moyenne (m ² /ha)	3,3	17,6 *	12,1	9,6	14,7	14,7	30,2	41,9*
Densité moyenne (tiges/ha)	208	441 *	946	356 *	368	233	1522	1030

* différence feu-coupe significative, $p<0,05$

2.4.4.2 Comparaison de la régénération après feu et feu suivi d'une coupe de récupération

Les densités moyennes de semis et de rejets après feu étaient moindres en 1999, soit deux ans après l'incendie, que les années précédentes (figure 2.4; lsd, $p<0,05$). Les parcelles récupérées présentaient pour leur part des densités moyennes semblables

pour les deux années d'échantillonnage disponibles, soit 1998 et 1999. L'observation des coefficients de distribution moyens de la régénération (figure 2.5) indique que ces derniers seraient demeurés stables dans le temps depuis l'incendie, mais que les semis étaient mieux répartis en 1999 qu'en 1998 dans les quadrats récupérés (lsd, $p < 0,05$). Des comparaisons entre le feu et la coupe indiquent que les densités ($F=6,96$ $p=0,01$) de même que les coefficients de distribution ($F=8,93$ $p=0,004$) étaient supérieurs dans les parcelles non récupérées un an après perturbations (1998). Les semis et rejets y étaient donc, dans un premier temps, plus nombreux, mais également mieux distribués dans l'espace. La situation s'est cependant uniformisée en 1999, alors que les densités et la distribution rencontrés étaient semblables entre feu et coupe (lsd, $p=0,05$).

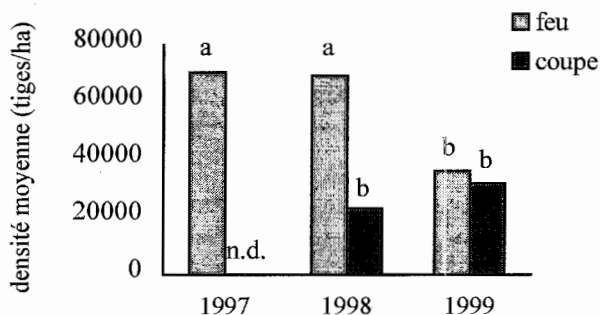


Figure 2.4 Densité moyenne de la régénération après feu et coupe de récupération, par année (les données de 1997 pour la coupe ne sont pas disponibles; les lettres différentes représentent des différences significatives entre années et entre perturbations, anova, $p < 0,05$)

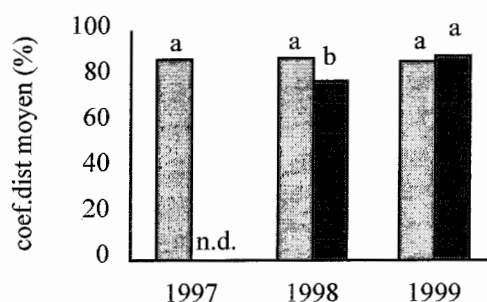


Figure 2.5 Coefficient de distribution moyen de la régénération après feu et coupe de récupération, par année (les données de 1997 pour la coupe ne sont pas disponibles; les lettres différentes représentent des différences significatives entre années et entre perturbations, anova, $p < 0,05$)

Un premier regard aux densités par espèce nous permet de constater que, peu importe le temps depuis la perturbation et le type de perturbation, les densités de l'épinette noire sont plus basses que celles du pin gris et du peuplier faux-tremble (figure 2.6). Dans les parcelles non récupérées, les densités ainsi que la distribution du pin gris (figure 2.7) étaient plus élevées l'année du feu qu'en 1999 (lsd, $p < 0,05$). Cette conclusion n'est cependant pas valable dans les coupes, alors qu'on retrouvait autant de pin gris en 1998 qu'en 1999. L'épinette noire, dans les parcelles non récupérées, présentait un patron différent : de faibles densités et coefficients de distribution l'année du feu suivies de densités et distribution plus élevées (lsd, $p < 0,05$) en 1998 demeurant stables en 1999. Dans les coupes, les densités et coefficients de distribution de l'épinette noire, bien que très bas, étaient plus élevés en 1999 qu'en 1998 (lsd, $p < 0,05$), laissant suggérer un recrutement toujours effectif. Les rejets de peuplier faux-tremble sont pour leur part demeurés stables en nombre et en distribution depuis perturbation, autant dans le feu que dans la coupe de récupération.

La comparaison des densités entre le feu et la coupe de récupération pour le pin gris indique qu'il y avait significativement plus de pin gris dans les parcelles non récupérées dans les deux premières années après perturbation (figure 2.6; $F=5,23$, $p=0,03$), mais pas en 1999. Le cas de l'épinette noire est cependant différent. En effet, que ce soit en 1998 ou en 1999, la régénération de la coupe de récupération présentait moins d'épinettes ainsi qu'une moins bonne distribution de ces dernières ($p < 0,05$).

La figure 2.8, représentant les coefficients de distribution relatifs avant et après perturbation, indique clairement l'augmentation de la présence relative du peuplier faux-tremble ainsi que la perte de représentativité de l'épinette noire dans les peuplements. On y observe également l'augmentation de la présence du pin gris dans les sites non récupérés, ce qui ne serait cependant pas le cas dans les sites récupérés.

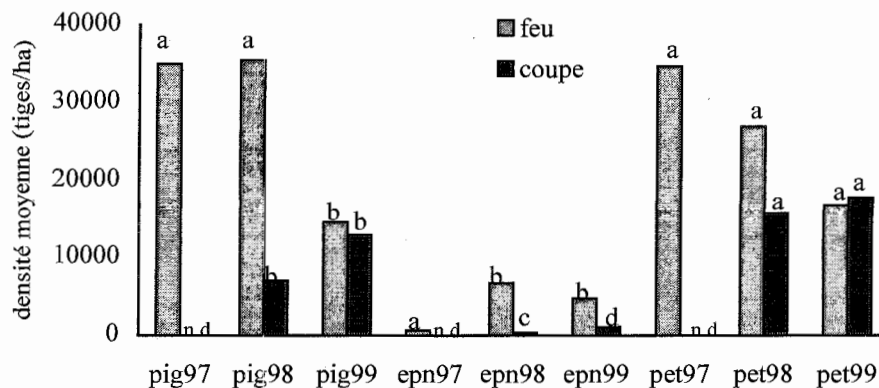


Figure 2.6 Densité moyenne de régénération dans le feu et la coupe de récupération, par année et par espèce (pig=pin gris, epn=épinette noire, pet=peuplier faux-tremble). Les données de 1997 pour la coupe ne sont pas disponibles. (les lettres différentes représentent des différences significatives entre années et entre perturbations, anova, $p < 0,05$)

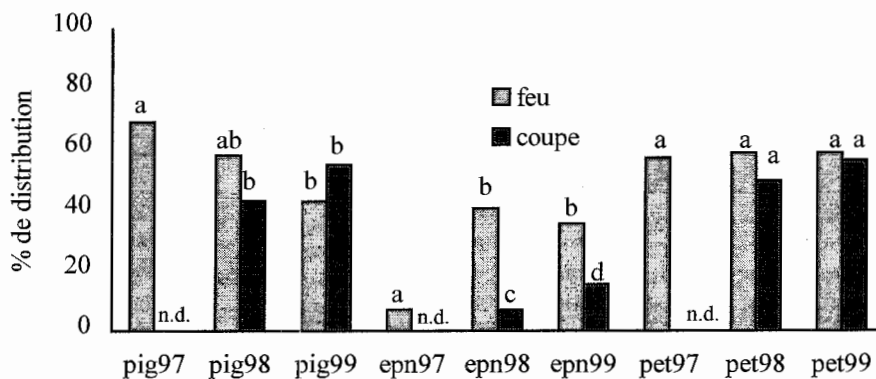


Figure 2.7 Coefficient de distribution moyen de la régénération dans le feu et la coupe de récupération, par année et par espèce (pig=pin gris, epn=épinette noire, pet=peuplier faux-tremble). Les données de 1997 pour la coupe ne sont pas disponibles. (les lettres différentes représentent des différences significatives entre années et entre perturbations, anova, $p < 0,05$)

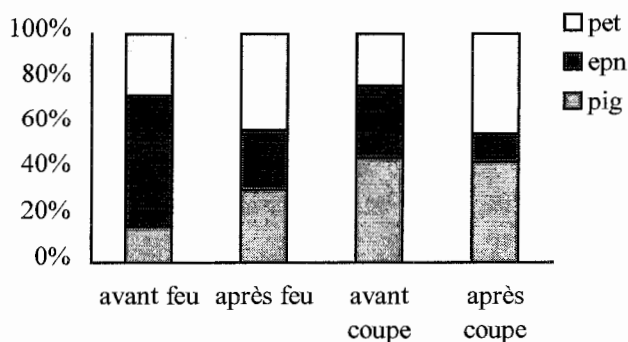


Figure 2.8 Coefficients de distribution relatifs des espèces avant et après perturbation

L'observation de la structure d'âge de la régénération du feu et de la coupe (figure 2.9) permet de voir que, pour 1998, les sites de la coupe présentaient beaucoup plus de semis de l'année (âge 0) que le feu, laissant entrevoir, encore une fois, un recrutement toujours effectif. On remarque par contre que les structures d'âges de la régénération des secteurs du feu et de la coupe de récupération étaient semblables à la fin de l'étude en 1999.

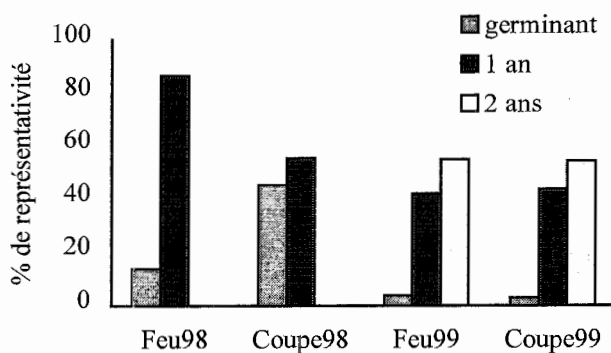


Figure 2.9 Structure d'âge de la régénération par perturbation et année d'échantillonnage

2.5 DISCUSSION

2.5.1 Résilience des peuplements après feu

En zone boréale, les espèces dominantes possédant des banques de structures reproductives reviennent en général immédiatement après feu (Methven *et al.* 1975, Carleton et Maycock 1978, Van Wagner 1983, Vierek 1983, Morneau et Payette 1989, Zoladeski et Maycock 1990), même si les abondances peuvent varier. Les types de peuplements (feuillu, mixte, résineux) en régénération à Val-Paradis sont demeurées semblables dans la majorité des cas après feu. Une homogénéisation des compositions feuillue et mixte a par contre été remarquée. Cet effet serait dû à la fois à l'augmentation de la présence du pin gris dans les parcelles feuillues et à la plus grande présence du peuplier dans les parcelles mixtes. Le feu de Val-Paradis aurait de ce fait eu pour effet de favoriser l'augmentation de la représentativité du pin gris et du peuplier faux-tremble dans les cohortes de régénération. À l'opposé, l'effet sur l'épinette noire aurait plutôt été un retour aux coefficients de distribution d'avant perturbation. L'observation de ces coefficients relatifs a indiqué cependant une tendance à la diminution de la représentativité de cette espèce dans les communautés de semis par rapport aux peuplements initiaux.

Greene et Johnson (1999) ont également indiqué une augmentation de la proportion du peuplier faux-tremble après feu dans les peuplements boréaux mixtes canadiens. Les incendies forestiers procurent des conditions favorables (mort des arbres, chaleur au sol) et on observe régulièrement la reprise massive du peuplier après telles perturbations (Horton et Hopkins 1965, Wright et Heinselman 1973, Bartos et Mueggler 1981, Rowe 1983, Brown et DeByle 1987).

St-Pierre *et al.* (1992), dans une étude à une latitude semblable au centre du Québec, ont observé une augmentation de la représentativité du pin gris suite à un incendie forestier. Les mêmes conclusions ont aussi été ressorties par Lavoie et Sirois (1998)

pour le nord du Québec. L'ouverture des écailles des cônes de pin gris se ferait avec plus d'amplitude comparativement à l'épinette noire, résultant en une dispersion plus rapide des semences (Charron et Greene 2000). La viabilité des graines dans les cônes fermés serait aussi plus grande chez le pin gris. Dans les cônes âgés de moins de 5 ans, près de 90 % des graines de pin gris seraient viables (Fowells 1965) comparativement à seulement 53 % chez l'épinette noire (Haavisto 1975). La viabilité aurait tendance à diminuer avec le temps chez les deux espèces, mais près de 50 % des graines de pin gris seraient toujours viables dans les cônes de 20 ans (Cayford *et al.* 1983) alors qu'à peine 5 % des graines d'épinette noire le seraient à 15 ans (Haavisto 1975). Finalement, le pin gris serait résistant aux conditions difficiles et arides (Cayford et McRae 1983), notamment à cause de sa croissance supérieure (Rowe et Scotter 1973, Carroll et Bliss 1982) lui permettant d'atteindre le sol minéral sous la couche organique plus rapidement et donc d'atteindre un milieu plus stable en termes d'humidité et de température (Chrosiewicz 1974, Thomas et Wein 1985b). Le pin gris serait ainsi plus apte à se régénérer après feu où demeure passablement de matière organique aride et noircie au sol, comme après un feu de printemps tel qu'observé à Val-Paradis.

Outre certaines caractéristiques intrinsèques aux espèces qui ont pu favoriser le pin gris et le peuplier faux-tremble, la notion d'intervalle entre les feux pourrait aussi entrer en ligne de compte. En effet, on pourrait facilement se demander pourquoi les feux précédents sur le territoire n'auraient pas engendré également une augmentation de la présence de ces espèces dans les peuplements? Le fait que le feu de 1997 ait eu lieu au printemps a précédemment été considéré. La création de substrats plus facilement utilisables par le pin gris que l'épinette noire peut être envisagée, mais cet aspect n'influence pas, ou très peu, la production de rejets. L'augmentation de la représentativité de ces deux espèces pourrait alors provenir de leur présence plus importante au départ dans les peuplements. Lorsque deux feux consécutifs sont séparés par un long intervalle (120-150 ans), les peupliers et pins qui s'étaient installés

lors du feu ont commencé à mourir et, conséquemment, moins d'individus sont présents pour assurer la régénération. L'épinette noire, avec sa plus grande longévité, profiterait alors d'une proportion initiale plus grande dans les peuplements pour bien se régénérer. D'un autre côté, lorsque l'intervalle séparant deux feux consécutifs est relativement court (entre 65 et 85 ans selon les secteurs dans le cas de Val-Paradis), le pin gris et le peuplier faux-tremble sont toujours bien présents dans les peuplements, ce qui leur permet de se régénérer massivement. Des études plus poussées portant sur la régénération après des feux d'intervalles différents pourraient être envisagées afin d'éclaircir plus amplement ces résultats et processus.

2.5.1 Régénération des espèces après feu

2.5.1.1 Facteurs susceptibles d'influencer la régénération

Pour le pin gris et l'épinette noire, le nombre de cônes disponibles à la reproduction serait fonction de la surface terrière des arbres (Greene et Johnson 1994) et le nombre de graines disponibles relié au nombre de cônes (Lavoie et Sirois 1998). Ainsi, la disponibilité des semences serait reliée également à la surface terrière des semenciers. Le succès de régénération serait pour sa part influencé par la disponibilité des semences, mais aussi par les caractéristiques des lits de germination, le climat, la disponibilité en eau et la compétition (Ahlgren 1960, Zasada *et al.* 1992, Bond et Van Wilgen 1996). Selon nos résultats, la surface terrière serait un bon indicateur des coefficients de distribution de la régénération du secteur étudié pour le pin gris et le peuplier faux-tremble. Pour le pin gris, la surface terrière par hectare augmenterait avec la fertilité des stations (Béland et Bergeron 1996). De meilleures conditions de croissance pourraient permettre aux individus d'allouer plus de ressources à la formation de cônes. La quantité d'énergie et de protéines investies dans la formation des graines serait en effet limitée et reliée positivement à la masse végétative (Greene

et Johnson 1994). La densité initiale de rejets produits par le peuplier faux-tremble serait aussi dépendante de la densité de racines, elle-même dépendante de la surface terrière (Greene et Johnson 1999).

Selon nos résultats, la régénération du peuplier était moindre lorsque la densité totale des peuplements initiaux était élevée. Les peuplements plus denses étaient probablement plus jeunes dû au fait que les peupliers ont pour caractéristique d'auto-éclaircir leurs peuplements (Greene et Johnson 1999). Et les jeunes peupliers produisent moins de rejets que les plus vieux (Fowells 1965). Des peuplements denses de peupliers pourraient aussi arrêter plus facilement un incendie. Les peuplements de feuillus supporteraient déjà des sévérités de feu moindres à cause de leur structure en hauteur (Brown et Davis 1973, Kafka *et al.* 2000), de l'humidité des feuilles (Kafka *et al.* 2000) et de la couverture morte (Horton et Hopkins 1965) ainsi que de la faible accumulation de combustibles au sol de par les taux rapides de décomposition de la litière feuillue (Jones et DeByle 1985). Les faibles sévérités seraient encore plus associées aux jeunes peuplements décidus (Van Wagner 1983, Kafka *et al.* 2000). Plus d'arbres vivants, qui produiront peu de rejets et qui feront ombrage aux tiges en croissance, seraient ainsi laissés en place. Et comme cette espèce est peu tolérante à l'ombre (Fowells 1965, Barnes 1966, Brown et Davis 1973, Rowe 1983), on peut alors observer une plus grande mortalité des rejets.

Pour l'épinette noire, nos résultats indiquent que les pourcentages de distribution de l'espèce semblent être influencés plus particulièrement par les densités d'épinette avant feu que par leur surface terrière moyenne. Ce résultat est contrastant avec ceux de Greene et Johnson (1999), qui prédisent la régénération de cette espèce avec la densité de surface terrière tout comme pour le pin gris. Cette meilleure association avec la densité des adultes pourrait être reliée à la quantité de semenciers. La disposition groupée des cônes d'épinette noire pourrait faire en sorte que seuls les cônes extérieurs seraient en mesure de s'ouvrir complètement et de libérer

efficacement leurs graines. Ainsi, même si un arbre plus âgé, de diamètre supérieur, pourrait potentiellement fournir plus de graines, sa capacité à larguer les graines pourrait ne pas être augmentée. Le pin gris, comparativement, porte ses cônes tout au long de ses branches, ce qui fait que pratiquement chaque cône est en mesure de s'ouvrir efficacement et de libérer des graines. Finalement, des peuplements plus denses pourraient, contrairement à ce qui peut être observé sous des forêts de peupliers, maintenir le feu plus longtemps, ouvrant plus de cônes. La création d'un pont de combustible par le marcottage chez l'épinette permet au feu de grimper facilement dans la canopée (Vierek 1983) et la proximité des têtes, par une plus grande densité, pourrait permettre au feu d'y demeurer. Les aiguilles sont très inflammables (Brown et Davis 1973) et seraient d'autant plus inflammables au printemps, avant le développement du nouveau feuillage (VanWagner 1983).

Les régressions ont fait ressortir l'importance des variables reliées à l'incendie lui-même (sévérité) et aux espèces compétitrices dans le processus de régénération forestière. Ainsi, bien que la connaissance de la quantité de graines potentiellement disponible, reliée aux caractéristiques des peuplements, soit importante, les conditions de mise en disponibilité de ces semences et de réceptivité du milieu pour la germination s'avèrent d'autant plus importantes afin de prédire le succès de régénération. À cet effet, il semblerait que la régénération du pin gris serait moindre après un feu léger ou modéré, ouvrant probablement moins de cônes et créant des conditions de germination moins favorables qu'un feu plus sévère. La présence d'arbustes influencerait effectivement les coefficients du pin gris, intolérant à l'ombre (Fowells 1965, Rowe et Scotter 1973, Cayford et McRae 1983). En plus d'ombrager les jeunes pins, les arbustes peuvent entrer en compétition avec les semis pour des ressources telles la lumière, l'eau et les minéraux (Ahlgren 1960, Cayford *et al.* 1967).

L'épinette noire serait également influencée négativement par la compétition arbustive, constat souvent cité (Ahlgren 1960, Kiil 1970, Black et Bliss 1980). Les

éricacées influenceraient à la baisse les densités d'épinette. L'effet allélopathique possible de certaines espèces d'éricacées sur la germination (Mallik 1989) ainsi que la compétition pour les ressources (Jäderlund *et al.* 1997) pourraient être en cause. À l'opposé, une plus grande épaisseur résiduelle de matière organique aurait un effet positif sur la régénération en épinette noire. Les lits de germination plus épais dans ce secteur ont été reliés à la présence de sphaignes en reprise lente fournissant un substrat humide pour la croissance des semis d'épinette. Les substrats organiques d'épaisseur moyenne seraient trop arides pour l'épinette noire, qui soutient moins bien les mauvaises conditions de croissance que le pin gris (Cayford et McRae 1983). Un plus grand pourcentage de sol brûlé aiderait aussi la régénération de l'épinette. Les sphaignes qui n'ont pas été touchées par le feu ont effectivement une croissance rapide qui risque de surpasser celle de l'épinette et les mousses risquent d'engloutir les semis (Bonan et Shugart 1989). Les lichens seraient également associés de façon positive à l'épinette. L'évaluation de la présence des espèces herbacées et arbustives a été réalisée à l'aide de moyennes de pourcentages de recouvrement (M. Purdon, données non publiées) et les résultats n'indiquent donc pas une association positive lichen-épinette mais plutôt l'utilisation du même milieu par les deux types de végétaux. Les lichens auraient en effet un impact généralement négatif sur la germination, l'établissement et la croissance de l'épinette noire (Morneau et Payette 1989, Sirois et Payette 1989), à cause de la compétition pour les ressources, de la sécheresse induite par les lichens et de la formation d'une croûte dure par les lichens terricoles.

Le peuplier faux-tremble, finalement, présenterait de meilleurs pourcentages de distribution avec l'augmentation de la surface de sol brûlée. La production des rejets est en effet influencée par l'augmentation de la chaleur du sol (Maini et Horton 1966, Steneker 1974, Peterson et Peterson 1992).

2.5.1.2 *Établissement dans le temps*

L'observation des densités et coefficients de distribution de la régénération après feu nous indique que l'établissement du pin gris et du peuplier faux-tremble a débuté massivement l'année de l'incendie de Val-Paradis. Pour l'épinette noire, les structures d'âge obtenues indiquent par contre que peu de régénération a été initiée l'année du feu et qu'il faudrait au moins un an après perturbation pour une installation efficace de l'espèce. Charron et Greene (2000) ont également noté un faible établissement de l'épinette noire l'année d'un incendie, en Saskatchewan. Deux ans après cet incendie, 35 % des graines étaient toujours à l'intérieur des cônes d'épinette noire, comparativement à seulement 3 % pour le pin gris. Après 4 ans, ces résultats étaient de 6 % et 0,8 % pour l'épinette noire et le pin gris, respectivement. Les cônes de l'épinette noire demeureraient partiellement fermés malgré le passage du feu. Greene et Johnson (1999), afin de dénombrer les graines de cônes d'épinette noire, ont dû les chauffer à plusieurs reprises pour ouvrir suffisamment les écailles. Le faible déploiement de ces dernières pourrait donc faire en sorte que les graines de cette espèce soient libérées de façon progressive, créant ainsi des cohortes de semis s'étendant sur plusieurs années (3-4 ans; cette étude, Morneau et Payette 1989, Charron et Greene 2000). Ce phénomène pourrait être une stratégie pour l'épinette noire afin d'assurer sa régénération. La sécheresse des substrats (Black et Bliss 1980) ainsi que les fortes températures du sol (Ahlgren et Ahlgren 1960) immédiatement après feu peuvent avoir eu pour effet d'empêcher toute régénération en épinette noire, malgré la présence possible de semences. Cette espèce, qui possède de petites graines, résisterait mal aux conditions arides présentes immédiatement après feu (Vincent 1965). En relâchant lentement ses semences, l'épinette noire s'assurerait de leur disponibilité lors de l'atteinte de conditions plus propices à l'établissement suite au lessivage des cendres, à la croissance de la végétation créant des sites ombragés, à l'arrivée d'une saison plus humide, etc.

La grande majorité de la régénération après feu et coupe de récupération semble s'être installée dans les trois premières années après perturbations. En effet, lors de la troisième saison de croissance, la proportion occupée par les germinants de l'année était de moins de 5 %. Ce résultat concorde avec ceux de plusieurs études concernant la reprise après incendie. La majorité des graines des résineux seraient relâchées dans les 4 premières années après feu, peu de graines demeurant disponibles au-delà de cette période (Ahlgren 1959, Cayford 1963, Black et Bliss 1980, Johnson 1992, Greene et Johnson 1999, Charron et Greene 2000). Selon Lavoie et Sirois (1998), entre 56 et 93 % des semis d'épinette noire et de pin gris s'installeraient durant les trois premières années après feu. Les résultats de St-Pierre *et al.* (1992) sont semblables, avec 95 % des semis d'épinette noire et 98 % de ceux de pin gris s'installant dans les trois premières années. L'épuisement rapide des réservoirs aériens de semences (Lavoie et Sirois 1998, Charron et Greene 2000) et les faibles taux de survie des graines dispersées (Lavoie et Sirois 1998) et dans les cônes (Black et Bliss 1980) seraient en cause dans ce phénomène. De même, la production initiale des rejets de racines du peuplier faux-tremble aurait pour effet de restreindre la production de nouveaux rejets (Lavertu *et al.* 1994), limitant cette production à quelques années seulement.

La régénération en pin gris, en peuplier faux-tremble et en épinette noire s'est installée de façon simultanée dans ces premières années suivant les perturbations de Val-Paradis, ce qui concorde avec les résultats de plusieurs autres études (Methven *et al.* 1975, Carleton 1982, St-Pierre *et al.* 1992). La structure des peuplements boréaux, avec l'épinette noire en sous-couvert, et le comptage des cernes ont conduit dans le passé à la conclusion que l'épinette noire pourrait présenter un certain délai d'établissement après feu. Ces délais d'établissement observés (MacArthur 1964, Morneau et Payette 1989, Sirois et Payette 1989) seraient plutôt attribuables au comptage erroné des cernes annuels de croissance à cause de la formation d'un réseau racinaire adventif au-dessus du collet, de l'enfouissement des tiges dans le sol (Black

et Bliss 1980, Gagnon 1989, DesRochers et Gagnon 1997) et de la possibilité de suppression de croissance sous des conditions difficiles (Black et Bliss 1980, Carleton 1982, Fleming et Mossa 1995, Groot 1996). Les taux de croissance différentiels, notamment entre les espèces à croissance rapide se reproduisant de façon végétative et celles se reproduisant par graines, pourraient ainsi suffire à instaurer une structure de peuplement pouvant ressembler à une succession, avec un sous étage d'épinette noire sous peuplier ou pin gris (Carleton 1982, Carroll et Bliss 1982, Cogbill 1985, Jeglum 1990). Fleming et Mossa (1995), lors d'une étude au nord-ouest de l'Ontario, ont indiqué des hauteurs à 12 ans de 90-110 cm pour l'épinette noire comparativement à 250-400 cm pour le pin gris et le peuplier faux-tremble. Aussi, un plus grand intervalle d'établissement (quelques années) des cohortes de semis d'épinette noire, en plus de sa plus forte tolérance à l'ombre (Fowells 1965, Jeglum 1990), pourraient être en cause dans sa présence en sous-couvert des peuplements après feu, même si elle s'installe globalement en même temps que les autres espèces arborescentes.

Une diminution des densités de régénération dans les premières années après feu a été observée pour le pin gris (significatif) et le peuplier faux-tremble (tendance). Plusieurs études font mention d'une forte mortalité initiale des densités de régénération lors des premières années d'installation (Zasada *et al.* 1992, Lavertu *et al.* 1994, Charron et Greene 2000). Ces taux de mortalité auraient cependant tendance à se stabiliser après 3 saisons de croissance (Charron et Greene 2000). Les jeunes pousses succulentes seraient susceptibles aux faibles variations d'humidité et de température du substrat ainsi qu'à l'érosion (Zasada *et al.* 1992). La survie des semis serait également inversement dépendante de la densité de ces derniers (Zasada *et al.* 1992, Lavertu *et al.* 1994). Les semis de pin gris auraient tendance à s'installer de façon contagieuse, avec de très fortes densités d'individus localisées sur de petites surfaces (St-Pierre *et al.* 1991, Sirois 1995), ce qui a été observé à Val-Paradis. La compétition intraspécifique agirait ainsi de façon plus intense dans les premières années de la vie des semis. La chaleur et la sécheresse des substrats incendiés exposés compteraient également pour

une bonne part de la mortalité des semis de pin gris (Cayford *et al.* 1967). Les rejets de racine du peuplier faux-tremble se regroupaient aussi (Lavertu *et al.* 1994) et d'un groupe de rejets initiaux ne survivraient que les plus agressifs, avec les meilleurs taux de croissance.

2.5.3 Effets de la coupe de récupération sur la régénération des espèces

La régénération des coupes de récupération présentait également, tout comme dans le cas des parcelles non récupérées, une forte résilience des peuplements, avec une augmentation de la représentativité du pin gris et du peuplier faux-tremble au détriment de l'épinette noire. La densité et la distribution de l'épinette noire étaient par contre plus faibles dans les coupes que dans les parcelles non récupérées. Ces résultats indiquent que cette espèce pourrait être sous-représentée dans les peuplements à venir, particulièrement au niveau des secteurs de coupe. Les plus grandes densités d'épinettes matures au départ dans les endroits non récupérés pourraient en partie expliquer la meilleure reprise de cette espèce, notamment du fait que les coefficients de distribution des semis d'épinette semblent en partie fonction, pour cette étude, de la densité des semenciers. Cependant, il ne faut pas négliger la présence comparable de l'espèce entre le feu et la coupe en termes de coefficient de distribution et de surface terrière. Les individus présents dans les coupes étaient probablement plus gros et pouvaient potentiellement fournir une bonne quantité de semences.

Le fait que la régénération de l'épinette noire ait été meilleure dans les parcelles non récupérées laisse alors suggérer un impact négatif de la coupe de récupération. La récupération hâtive des tiges après incendie aurait eu des impacts importants sur la régénération de l'épinette dans les coupes. La distribution des débris de coupe sur le terrain (Norbord), dont les têtes de cônes ouverts, n'aurait pas non plus eu l'effet

escompté. Aucun effet du type de coupe, par tige ou par arbre entier, n'a en effet été observé. Les problèmes de dispersion des graines et de sécheresse des substrats (exposition directe, absence d'abris) pourraient entrer en ligne de compte dans l'absence d'installation de l'épinette malgré la présence de graines. La mise à nu des sols forestiers et le retournement du sol par la machinerie, notamment des sphaignes, a pu rendre les conditions de germination arides. Notamment, la perte des lits de sphaigne, très utilisés par l'épinette noire dans les secteurs non récupérés (chapitre I), a pu avoir un certain impact négatif sur la régénération de l'espèce. De plus, les graines des épinettes ne sont dispersées que sur de courtes distances (2 à 3 fois la hauteur des arbres; Fowells 1965) et les graines dispersées et enfouies ne demeurent pas viables très longtemps (Fraser 1976). Chez l'épinette noire, 50 % des graines dispersées pourraient germer immédiatement après l'incendie, cette valeur diminuant à 20 % le printemps suivant (Vincent 1965). La majorité de la régénération proviendrait donc des arbres demeurés en place après l'incendie. Il est suggéré que, dans les secteurs où l'épinette noire était présente avant l'incendie, des lisières d'arbres à intervalles réguliers soient laissées en place lors de la coupe de récupération. Pour le secteur de Val-Paradis, avec une hauteur moyenne d'épinette noire d'environ 11 m, une distance de 60 m entre des bandes de 10-20 m aurait été adéquate. La disponibilité des graines serait ainsi assurée dans les années qui suivent les perturbations. Ces arbres morts finiront par tomber, mais ils pourront servir à la fois pour la dispersion des graines, l'alimentation des oiseaux et serviront d'abris et de lit de germination après leur chute.

Finalement, les diminutions de densités pour le pin gris telles qu'observées dans les secteurs non récupérés n'ont pas été notées dans les coupes de récupération. Le passage de la machinerie a pu tout d'abord affecter la régénération directement, en déracinant les semis et cassant les rejets de peuplier. Aussi, l'exposition du sol forestier suite à la coupe entraînerait une sécheresse des lits de germination (Chrosciewicz 1978, Prévost 1997) qui a pu avoir pour conséquence de rendre les conditions plus difficiles pour les semis. Les coupes peuvent aussi avoir eu pour effet

de retarder la reprise de la végétation arbustive et herbacée, ce qui pourrait d'autant plus affecter les lits de germination en diminuant la quantité d'abris végétaux disponibles (ombrage). La coupe de récupération semble de ce fait avoir affecté la régénération et les plus faibles densités après coupe prendraient aussi plus de temps à se stabiliser en nombre. On observe effectivement un recrutement toujours effectif dans les coupes 2 ans après les perturbations alors qu'il est beaucoup moindre dans les parcelles non récupérées. Les écarts de densité entre le feu et la coupe sont toujours significatifs en 1998, avec de plus fortes densités dans le feu, situation qui se rétablit par contre en 1999. Une mortalité densité-dépendante dans les parcelles non coupées accentuée d'un recrutement toujours actif dans les coupes de récupération pourraient être à l'origine de ce nivellement des densités.

2.6 CONCLUSION

Les observations les plus marquantes concernant la régénération après un feu de printemps et une coupe de récupération ont été l'augmentation de la représentativité du pin gris et du peuplier faux-tremble au détriment de l'épinette noire. La coupe n'aurait pas affecté le retour de ces deux premières espèces. En laissant de bonnes épaisseurs de matière organique au sol, bien que très variables, le feu aurait défavorisé la régénération de l'épinette noire dans les secteurs exposés et arides à la faveur du pin gris à croissance plus rapide et plus résistant aux conditions de chaleur et de sécheresse. La coupe de récupération aurait d'autant plus affecté la régénération en épinette en retournant les sphaignes, où l'espèce se régénère habituellement bien, et en exposant les divers substrats aux rayons solaires, rendant les conditions encore plus arides (Chrosciewicz 1978, Prévost 1997). De même, la récupération rapide des semenciers aurait restreint la disponibilité en semences dans les années suivant le feu. L'installation de l'épinette noire se ferait principalement les deuxième et troisième

années après incendie, suite à l'amélioration des conditions des lits de germination. Ainsi, il est suggéré que des lisières d'arbres soient laissées en place dans les secteurs incendiés où est présente l'épinette noire afin d'augmenter la régénération naturelle de l'espèce.

Globalement, les compositions forestières sont demeurées les mêmes suite au feu et à la coupe de récupération et l'arrivée des espèces qui formeront le futur couvert s'est faite de façon rapide et contemporaine. L'épuisement rapide des réservoirs aériens de graines ainsi que la faible survie des semences dispersées et dans les cônes déployés pourraient être en cause dans ce phénomène. Les fortes densités installées au départ auraient cependant eu tendance à s'épurer. Les coefficients de distribution seraient ainsi de meilleurs indicateurs des espèces qui formeront le futur peuplement. Un suivi à long terme de ces peuplements permettra de déterminer si ces coefficients de distribution seront maintenus dans le temps et si l'épinette, moins présente dans les communautés de semis qu'auparavant, conservera sa place malgré la mortalité des autres espèces, ce qui pourrait éventuellement ramener les rapports d'espèces à ceux qui étaient présents avant feu.