



DYNAMIQUE DES PEUPELEMENTS DE PEUPLIER FAUX-TREMBLE DANS LA FORÊT BORÉALE DE L'OUEST DU QUÉBEC

Mémoire

Lady Cardona

Maîtrise en sciences géographiques

Maître ès sciences (M.Sc.)

Québec, Canada

© Lady Cardona, 2014

Résumé

Afin de comprendre le processus de transition des peuplements de peuplier faux-tremble établis après feu vers des peuplements dominés par l'épinette noire dans le nord de l'Abitibi, deux approches (chronoséquence et reconstitutions dendrochronologiques) ont été utilisées pour analyser 11 peuplements âgés de 25 à 200 ans. Le peuplier et l'épinette s'établissent immédiatement après feu, mais le peuplier domine rapidement la voûte forestière jusqu'à environ 100-150 ans, après quoi il commence à mourir. Les épinettes déjà établies croissent alors plus rapidement et deviennent dominantes. Les jeunes peuplements (<100 ans) ont une flore de peupleraies et un humus mince alors que les vieux peuplements (>150 ans) ont une flore de pessière et une épaisse couche organique au sol. La transition du peuplier vers l'épinette noire est probablement facilitée par des épidémies d'insectes défoliateurs qui tuent les peupliers et par l'accumulation de matière organique au sol qui empêche l'établissement d'une deuxième cohorte de peuplier.

Table des matières

Résumé.....	III
Liste de tableaux	VII
Liste de figures.....	IX
Remerciements.....	XI
Avant-propos	XIII
Introduction.....	1
Région d'étude.....	5
Matériel et Méthodes	7
Chronoséquence.....	7
Analyses dendrochronologiques	8
Traitement des données	8
Résultats.....	9
Chronoséquence.....	9
Reconstitutions dendrochronologiques.....	15
<i>Établissement et croissance en hauteur</i>	15
<i>Mortalité</i>	18
<i>Croissance radiale</i>	18
Discussion.....	21
Établissement post-incendie des arbres	22
Croissance et transition peuplier faux-tremble – épinette noire	23
Mortalité du peuplier faux-tremble : sénescence vs. perturbations secondaires.....	25
Conclusion	27
Bibliographie	29

Liste de tableaux

Tableau 1. Caractéristiques des sites échantillonnés. Le nombre de tiges > 1 m (vivant/mort) par site de 100 m² est indiqué (PTR = peuplier faux-tremble; PMA = épinette noire; ABA = sapin baumier; BPA = bouleau à papier; PBA = pin gris). Date feu, date du feu à l'origine du peuplement; TDF, temps écoulé depuis le dernier feu. N.D.= non disponible.....9

Tableau 2. Résumé du moment de la transition des peuplements dominés par le peuplier faux-tremble vers des peuplements dominés par l'épinette noire selon deux approches.22

Liste de figures

- Figure 1.** Surface terrière du peuplier faux-tremble et de l'épinette noire vivants (a) et morts (b). Toutes les régressions sont des polynomiales de 2e degré en fonction du temps écoulé depuis le dernier feu ($n = 11$ peuplements) : peuplier faux-tremble vivant ($R^2 = 0.23$) et mort ($R^2 = 0.48$); épinette noire vivant ($R^2 = 0.47$) et mort ($R^2 = 0.55$). 10
- Figure 2.** Densité des petites (dhp < 10 cm) et grosses tiges (dhp > 10 cm), ainsi que de la régénération (hauteur < 1 m) du peuplier faux-tremble, de l'épinette noire et du sapin baumier en fonction du temps écoulé depuis le dernier feu. Les **X** représentent les sites qui ont été échantillonnés mais où aucun individu n'a été recensé. Noter que l'échelle verticale de l'axe des y est la même pour tous les graphiques jusqu'à 400 tiges/ha; au-delà de cette valeur, les graphiques ont différentes échelles verticales. 12
- Figure 3.** Recouvrement de la végétation en fonction du temps depuis le dernier feu ($n = 10$ sites). 13
- Figure 4.** Relation entre l'épaisseur de la couche de matière organique au sol et le temps depuis le dernier feu. Le symbole blanc représente le site S-1976 qui a été écarté de la régression logarithmique puisque contrairement aux autres sites, il est issu d'un feu peu sévère, c'est-à-dire qui n'a pas complètement consommé la matière organique du sol. 14
- Figure 5.** Date d'établissement des espèces exprimées en temps écoulé depuis le dernier feu ($n = 11$ sites). La densité a été estimée seulement avec les individus dont les sections transversales à la base (0 m) avaient le centre. Noter que l'échelle verticale de l'axe des y est la même pour tous les graphiques jusqu'à 150 tiges/ha; au-delà de cette valeur, les graphiques ont différentes échelles verticales. 16
- Figure 6.** Analyses de tige de toutes les espèces en fonction du temps écoulé depuis le dernier feu. Les années calendaires correspondantes sont indiquées pour chaque site sur un deuxième axe des x. PTR = peuplier faux-tremble; PMA = épinette noire; ABA = sapin baumier; BPA = bouleau à papier. 17
- Figure 7.** Distribution de la mortalité du peuplier faux-tremble et de l'épinette noire (nombre de tiges dans tous les 11 sites combinés) en fonction de leur âge (panneaux de

gauche) et des années de mort (panneaux de droite). Les colonnes grises sont des individus avec une date de mort incertaine, étant donné que l'écorce n'était pas présente. 19

Figure 8. Croissance radiale indicée du peuplier faux-tremble (vert) et de l'épinette noire (noir pointillé). Seuls les arbres vivants ont été utilisés pour confectionner les courbes sauf pour le site S-1800 qui n'avait aucun arbre vivant. Les lignes horizontales représentent les épidémies documentées de la livrée des forêts (vert) et de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (noir). Les histogrammes au bas de chaque graphique représentent les dates de mortalité (fig. 7) du peuplier faux-tremble (vert) et de l'épinette noire (noir). W = cernes blancs observés sur les échantillons de peuplier faux-tremble. 20

Figure 9. Modèle conceptuel de la dynamique des peuplements de peuplier faux-tremble dans la forêt boréale mixte de l'ouest du Québec en fonction du temps depuis le dernier feu. Dans l'intervalle sans feu, les épidémies de la livrée de forêt et l'accumulation de la couche de matière organique (couche grise sous les arbres) entraînent la transition des peuplements dominés par le peuplier faux-tremble vers les peuplements dominés par l'épinette noire. . 27

Remerciements

Tout d'abord, je remercie le soutien financier du Fonds québécois de la recherche sur la nature et les technologies (FRQNT) et de la Chaire industrielle CRSNG-UQAT-UQAM en aménagement forestier durable.

Je tiens à remercier sincèrement mon directeur Martin Simard de m'avoir donné l'opportunité de faire cette maîtrise. Je le remercie pour son soutien, son excellent encadrement et sa patience.

J'aimerais remercier également mon codirecteur Yves Bergeron pour sa disponibilité, son expertise, ainsi que pour ses précieux conseils.

Merci à Stéphane Boudreau d'avoir accepté de réviser ce mémoire.

Merci à Anne Delwaide pour son excellente aide et son temps au laboratoire de dendrochronologie.

Pour terminer, je souhaite remercier mes amis et mon conjoint qui ont été là pour m'encourager tout au long de mes études.

Avant-propos

Ce mémoire est composé d'un chapitre, sous forme d'article, dans le but d'être publié. Je suis la responsable avec mes directeurs de l'établissement des objectifs de recherche et des hypothèses. Je suis la responsable des analyses statistiques, de l'interprétation des résultats et de la rédaction de l'article scientifique. Mon directeur et codirecteur ont encadré mon projet et ont participé à la révision et amélioration de la rédaction du manuscrit en tant que co-auteurs.

Introduction

La succession forestière est la séquence de changements des populations dans un habitat après une perturbation vers un état stable (Ricklefs et Miller 2005). Les séquences de la succession sont classifiées dans deux groupes selon leur origine. On distingue la succession primaire, c'est-à-dire la colonisation d'un nouvel habitat qui ne contenait jamais de plantes ni de sol, de la succession secondaire, qui est le rétablissement naturel des communautés végétales d'un habitat qui a été soumis à une perturbation. La succession peut être expliquée par différents mécanismes d'interaction entre les espèces, soit la facilitation, la tolérance et l'inhibition (Connell et Slatyer 1977). La facilitation, qui s'applique surtout aux successions primaires, se produit lorsque seules certaines espèces peuvent coloniser les espaces dénudés. Ces espèces de début de succession deviennent dominantes et améliorent le milieu, ce qui facilite l'établissement de nouvelles espèces et nuit éventuellement à leur propre persistance. La tolérance réfère au cas où toutes les espèces ont la même possibilité de s'établir et de croître, ce qui change les conditions environnementales. Par contre, seules certaines espèces, dites de fin de succession, possèdent les traits (ex. : tolérance à l'ombre) leur permettant de croître et de se reproduire dans les nouvelles conditions. Les espèces ne possédant pas ces traits (espèces dites de début de succession) ne peuvent se reproduire et meurent, et l'espace est ultimement dominé par les espèces de fin de succession. Finalement, l'inhibition se produit lorsque toutes les espèces ont la même possibilité de s'établir, mais que certaines espèces accaparent rapidement l'espace et les ressources, ce qui inhibe l'établissement de nouveaux individus et nuit à la croissance des individus déjà établis. Les espèces de fin de succession tolèrent cette suppression mais ne pourront occuper l'espace qu'après la mort des individus en place, soit par une perturbation ou par des pathogènes, rendant ainsi disponible l'espace ou les ressources.

En plus de ces interactions entre espèces végétales, la succession peut aussi être influencée par les perturbations secondaires, c'est-à-dire des perturbations partielles telles que les épidémies d'insectes et les chablis. Ces perturbations secondaires peuvent accélérer la succession (Kneeshaw et Bergeron 1998; Moulinier *et al.* 2013) ou au contraire favoriser le maintien des espèces pionnières (Moulinier *et al.* 2011). Peu d'études ont estimé

l'importance relative des interactions entre les espèces et des perturbations secondaires sur la succession forestière. La forêt boréale est un système idéal pour aborder cette question puisqu'elle est soumise à un régime de feux qui initient la succession forestière et qu'elle est également influencée par les perturbations secondaires pendant l'intervalle sans feu. Cette étude a été effectuée dans la pessière à mousses de l'ouest du Québec, où on observe une succession après feu du peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.) vers l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.).

Le peuplier faux-tremble est une espèce à croissance rapide et intolérante à l'ombre qui forme des peuplements purs en début de succession (Jones et DeByle 1985). Le peuplier se régénère principalement de façon végétative grâce à des drageons provenant des méristèmes latents situés le long de ses racines latérales qui sont fortement stimulés lorsque l'arbre meurt (Schier *et al.* 1985; Lavertu *et al.* 1994). À cause de la faible longévité du peuplier, ces peuplements sont généralement remplacés par des espèces tolérantes à l'ombre et à croissance lente tels que l'épinette noire et le sapin baumier au cours de la succession (Carleton et Maycock 1978; Roberts et Richardson 1985; Bergeron 2000; Lecomte et Bergeron 2005). Cependant, en absence de régénération coniférienne, il semblerait que des peuplements purs de peuplier puissent persister pendant plusieurs décennies sans se faire remplacer par d'autres espèces (Cumming *et al.* 2000; Moulinier *et al.* 2011).

Dans la pessière à mousse du nord de l'Abitibi, les peuplements qui s'établissent après feu sont généralement dominés par l'épinette noire, le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.) ou le peuplier faux-tremble (Harper *et al.* 2002; Lecomte et Bergeron 2005). Le pin et le peuplier sont remplacés par l'épinette noire ou le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) pendant la succession, et les vieilles forêts sont typiquement dominées par l'épinette noire (Bergeron 2000; Gauthier *et al.* 2000). Cependant, après feu toutes les espèces de la forêt boréale ont un bon taux de germination sur le sol minéral exposé (Johnson 1992), permettant également aux espèces de fin de succession de s'établir dans la première cohorte à partir de graines provenant de massifs forestiers non brûlés (Bergeron et Charron 1994). Les perturbations secondaires comme les épidémies d'insectes prennent une importance

prépondérante pendant l'intervalle sans feu dans cette forêt, où le cycle de feu est long (Bergeron *et al.* 2001). La livrée des forêts (*Malacosoma disstria* Hbn.) est un insecte défoliateur important qui s'attaque au peuplier faux-tremble dans la zone boréale (Witter 1979; Sutton et Tardif 2007), particulièrement dans la zone d'étude (Cooke et Lorenzetti 2006; Huang *et al.* 2008). La tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* Clem), quant à elle, est le principal insecte ravageur du sapin et des épinettes (Royama 1984; Morin et Laprise 1990).

On pense généralement que les changements directionnels des espèces dominantes dans la forêt boréale (Dix et Swan 1971; Carleton et Maycock 1978; Bergeron et Dubuc 1988) sont surtout le résultat des rythmes de croissance différents entre les espèces (modèle de tolérance) plutôt que des mécanismes d'interactions comme ceux de la facilitation et de l'inhibition (Viereck 1983; Bergeron 2000). Toutefois, tous ces mécanismes pourraient agir de concert. Cette étude est concentrée sur les changements du peuplier faux-tremble vers l'épinette noire parce que ces deux espèces sont les plus représentées, en densité, dans la zone d'étude. En outre, la région d'étude a une topographie plane, une température froide et des dépôts de surface constitués majoritairement d'argile compacte qui causent l'accumulation d'une épaisse couche de matière organique, un phénomène connu sous le nom de paludification (Van Cleve *et al.* 1983; Payette et Rochefort 2001). Celle-ci engendre le refroidissement du sol, l'augmentation de son taux d'humidité (Bonan 1992), une diminution de la disponibilité des éléments nutritifs dans la zone d'enracinement et un ralentissement de la décomposition (Oechel et Van Cleve 1986), des conditions que seule l'épinette noire peut tolérer (Simard *et al.* 2007; Fenton *et al.* 2009).

Cette dynamique des peuplements est décrite en utilisant une approche combinée de chronoséquence et de reconstitution dendrochronologique. Bien qu'on connaisse la trajectoire générale de la succession du peuplier vers les espèces conifériennes (épinette noire et sapin baumier), on connaît peu les processus sous-jacents à cette transition et le moment où cette transition se produit dans la succession. Entre autres, on ne sait pas si les conifères qui remplacent le peuplier s'établissent immédiatement après feu et restent en sous-couvert ou si, au contraire, ils s'établissent au fur et à mesure que les trouées

apparaissent. De plus, on connaît peu les causes de la mortalité de la cohorte post-incendie de peuplier, si cette mortalité est synchrone ou non, et si elle est associée à des changements de conditions de site, à la compétition ou aux perturbations secondaires. En fin, on ne connaît pas exactement à quel moment cette transition se produit.

L'objectif principal de cette étude est de décrire le processus de transition des peuplements dominés par le peuplier faux-tremble établis après feu vers des peuplements dominés par l'épinette noire. Nous posons les hypothèses suivantes : (1) l'établissement de l'épinette noire et le peuplier faux-tremble, après feu, est synchrone; les taux de croissance différentiels peuvent expliquer l'étagement et l'abondance relative des deux espèces en début de succession, ce qui serait alors un exemple du modèle de succession par tolérance; (2) l'accumulation de la matière organique favorise la colonisation graduelle par les mousses hypnacées et éventuellement par les sphaignes, et accélère le processus de raréfaction du peuplier faux-tremble, ce qui serait un exemple du modèle de succession par inhibition; et (3) la transition graduelle du peuplier faux-tremble vers l'épinette noire est favorisé par les perturbations secondaires, ce qui serait un exemple des effets des perturbations sur la succession.

Région d'étude

La région d'étude (49° – 50°N ; 78°30' – 79°30'O) est située dans le nord-ouest du Québec, à environ 200 km au sud de la Baie James, dans l'unité physiographique de la ceinture d'argile, qui a été formée par des dépôts du lac proglaciaire Barlow-Ojibway il y a 9000 ans (Veillette 1994). Outre les dépôts argileux, on y retrouve des dépôts organiques sur till de Cochrane et sur dépôts argileux. Avec une altitude moyenne de 294 m, le relief est généralement plat. Le climat, de type subpolaire continental, est caractérisé par une température moyenne annuelle de 0,0°C et des précipitations totales annuelles de 700 mm, dont environ 27% tombent sous forme de neige (Robitaille et Saucier 1998).

Le territoire étudié est localisé dans le domaine bioclimatique de la pessière à mousses, qui est caractérisée par la dominance de l'épinette noire. Celle-ci peut se trouver en peuplements purs ou mélangés avec le pin gris, le sapin baumier, le bouleau à papier (*Betula papyrifera* Marsh) ou le peuplier faux-tremble (Saucier *et al.* 2009). Le feu est la principale perturbation dans ce territoire, et le cycle de feu dans cette zone s'est récemment allongé depuis la fin du Petit Âge Glaciaire, passant de ~90 ans avant 1850 à ~ 124 ans entre 1850 et 1920 et à près de ~ 360 ans pour la période postérieure à 1920 (Bergeron *et al.* 2004). Dans les peuplements feuillus et mélangés, des épidémies de la livrée des forêts se produisent chaque 11 ans environ, durent de 1 à 3 ans (Cooke et Lorenzetti 2006) et peuvent atteindre le 54° de latitude (Huang *et al.* 2008). Elles ont un impact important sur la dynamique forestière (Moulinier *et al.* 2013). La tordeuse des bourgeons de l'épinette noire est présente sur le territoire (Jardon *et al.* 2003).

Matériel et Méthodes

La succession du peuplier faux-tremble vers l'épinette noire a été décrite en combinant une approche de chronoséquence avec des reconstitutions dendrochronologiques dans chacun des sites échantillonnés.

Chronoséquence

Les sites, dans le nord de l'Abitibi, ont d'abord été pré-sélectionnés grâce à une carte des feux de la région (Bergeron *et al.* 2004) et de cartes écoforestières. Les sites potentiels ont alors été visités sur le terrain pour assurer qu'ils étaient composés de peuplier faux-tremble et d'épinette noire ou, dans le cas de sites âgés, par une cohorte de gros peupliers morts (chicots debout ou troncs au sol). Les sites ont également été visités pour s'assurer qu'ils ne montraient pas d'évidence de perturbations anthropiques. En tout, 11 peuplements, répartis le long d'un gradient temporel depuis le dernier feu, ont été sélectionnés.

Dans chaque peuplement, un quadrat de 10 m x 10 m a été établi dans une zone homogène et représentative. Tous les arbres (hauteur > 1,3 m), debout et tombés, au sol enracinés dans le quadrat ont été cartographiés et inventoriés selon leur espèce, leur statut (vivant ou mort), leur dhp (diamètre à hauteur de poitrine : 1,3 m) et leur hauteur. La régénération (hauteur de 0 à 2 m, et diamètre au collet < 1cm) a été prise dans les quadrats sans différencier entre gaules et semis.

Le recouvrement de la végétation présente à la surface du sol a été visuellement estimé en classes de 10% dans dix quadrats de 1 m². Les catégories de couvert considérées étaient : plantes herbacées, litière feuillue, mousses hypnacées, sphaignes et bois mort. La profondeur de la matière organique (de la surface du sol jusqu'au sol minéral) a été mesurée à 10 points sélectionnés sur un transect de 50 m. Enfin, la pente (%) a été mesurée sur une base de 50 m et des échantillons de sol minéral ont été récoltés à approximativement 15 cm sous l'interface organique-minéral pour analyses granulométriques.

Analyses dendrochronologiques

Tous les arbres du quadrat (vivants et morts, debout et au sol) ont été sectionnés transversalement à différentes hauteurs à partir du sol : 0 m, 0.4 m, 1.3 m, 4 m et subséquemment à chaque 4 m. Les sections transversales ont été sablées, puis interdatées sous une loupe binoculaire à grossissement de 40x. Sur les galettes au niveau du sol, la largeur des cernes a été mesurée le long de deux rayons opposés à l'aide d'une table à mesurer Velmex (précision de 0.001 mm). Les séries individuelles ont été standardisées par un modèle de lissage (*spline* cubique) avec une fenêtre à 67% de la longueur de la série (Cook et Kairiukstis 1990) afin d'éliminer les effets produits par l'âge (diminution de la croissance radiale avec le temps) et les effets de site (Fritts 1976). Cette standardisation a permis d'enlever les variations de basse fréquence (climat) et de garder les variations de moyenne fréquence (perturbations). La validation de l'interdatation s'est fait à l'aide du logiciel COFECHA (Holmes 1983). Dans chaque peuplement, une série dendrochronologique moyenne de chaque espèce a été construite, en écartant les séries individuelles problématiques. La série moyenne de chaque peuplement a été utilisée comme chronologie maîtresse pour interdater les arbres morts.

Traitement des données

Les données de chronoséquence (arbres, régénération, végétation de sous-bois et sols) ont été analysées dans une échelle de temps depuis le dernier feu. Les changements de la végétation au sol et de l'épaisseur de la matière organique ont été comparés aux changements de la structure des peuplements.

L'analyse de tige, c'est-à-dire la datation de sections transversales du tronc à différentes hauteurs, a été utilisée pour estimer la date de germination des arbres, leur croissance en hauteur, ainsi que l'année de leur mort lorsque c'était possible (Dix et Swan 1971; Frelich et Reich 1995; Bergeron 2000). L'âge des peupliers et la date de leur mort ont été utilisés pour tester le synchronisme de la mortalité des individus de peuplier. La date d'établissement des peupliers a aussi été utilisée pour confirmer ou préciser la date du feu à l'origine de chaque peuplement; ces dates avaient originalement été obtenues à partir de la carte des feux de (Bergeron *et al.* 2004).

Résultats

Chronoséquence

Au total, 11 peuplements composés principalement de peuplier faux-tremble et d'épinette noire ont été sélectionnés, formant une chronoséquence de 200 ans (tableau 1). Tous les peuplements étaient sur sites plats (0.5 – 3.7%) et sur dépôts fins. Il n'y avait pas de relation (régressions simples) entre la pente ($R^2 = 0.046$, $P = 0.578$), la proportion d'argile ($R^2 = 0.001$, $P = 0.925$), la proportion de limon ($R^2 = 0.256$, $P = 0.246$) ou la proportion de sable ($R^2 = 0.078$, $P = 0.541$) et le temps depuis le dernier feu, ce qui aurait biaisé les résultats de la chronoséquence.

Tableau 1. Caractéristiques des sites échantillonnés. Le nombre de tiges > 1 m (vivant/mort) par site de 100 m² est indiqué (PTR = peuplier faux-tremble; PMA = épinette noire; ABA = sapin baumier; BPA = bouleau à papier; PBA = pin gris). Date feu, date du feu à l'origine du peuplement; TDF, temps écoulé depuis le dernier feu. N.D.= non disponible.

Site	Date† feu	TDF	PTR	PMA	ABA	BPA	PBA	Texture sol‡	Pente (%)
S-1976	1976	26	80/3	32/2				SiC	1,1
S-1951	1951	51	21/14	10/1				SC-CL	3,0
S-1920	1920	82	8/2	10/0	8/0			HC	2,0
S-1917	1917	85	8/1	4/9	10/0		2/8	C	N.D.
S-1907	1907	95	5/5	9/1	16/0			SiC	3,7
S-1906	1906	96	7/3	12/2	10/0			HC-SiC	1,3
S-1850	1850	152	2/7	48/6				SiC	1,8
S-1821	1821	181	1/6	10/0	15/1	10/0		SiC	2,8
S-1820-1	1820	181	3/12	20/8				SiC	N.D.
S-1820-2	1820	182	8/2	47/7				HC	1,7
S-1800	1800	202	0/10	17/9	9/1			C	0,5

† Année estimée par rapport au peuplier faux-tremble

‡ C= clay; CL= Clay loam; HC= heavy clay; SC= sandy clay; SiC= silty clay (Soil Classification Working Group 1998).

Note : Les sites S-1820-1 et S-1820-2 sont deux feux différents situés à environ 90 km l'un de l'autre.

Les peuplements de moins de 150 ans sont dominés par le peuplier faux-tremble (fig. 1). Par la suite, la proportion de peuplier faux-tremble vivant diminue et celle de peuplier mort augmente. L'épinette noire est présente dans les jeunes sites en faible abondance et augmente avec le temps pour devenir dominante dans les peuplements de plus de 150 ans. L'augmentation de la surface terrière des épinettes noire vivantes coïncide avec la diminution de la surface terrière des peupliers vivants.

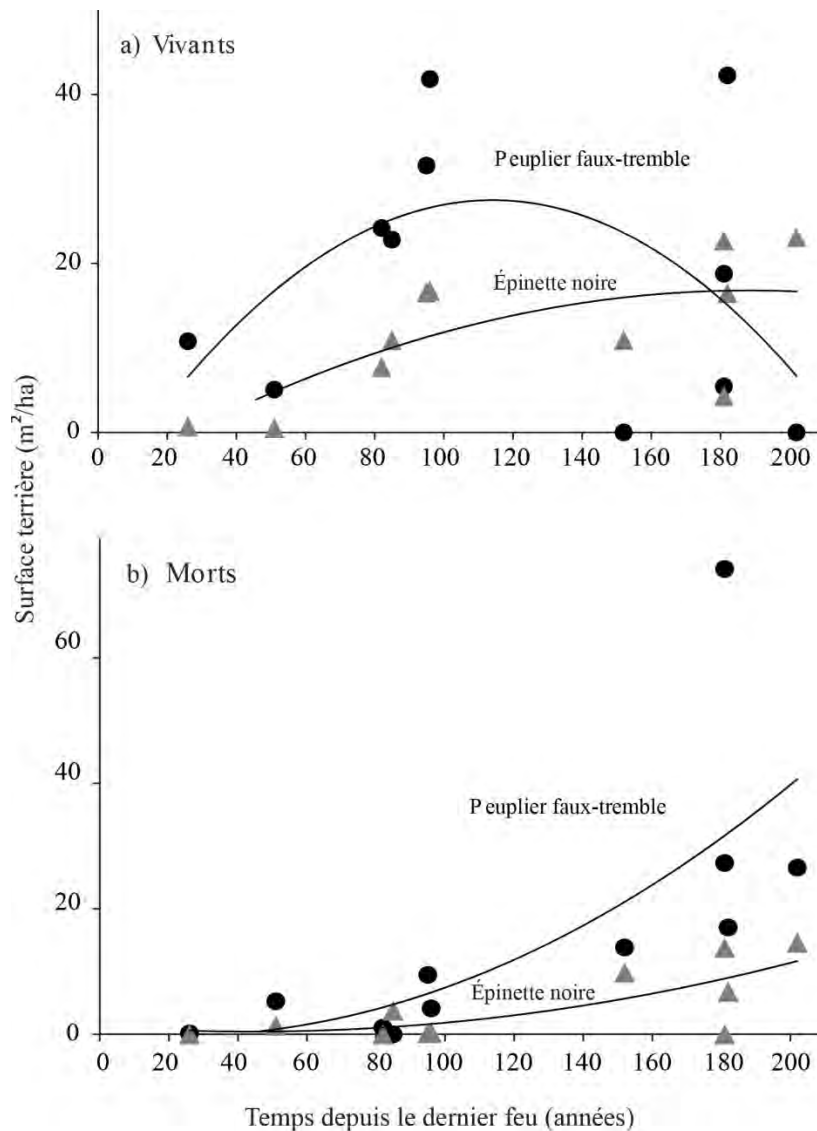


Figure 1. Surface terrière du peuplier faux-tremble et de l'épinette noire vivants (a) et morts (b). Toutes les régressions sont des polynômes de 2e degré en fonction du temps écoulé depuis le dernier feu ($n = 11$ peuplements) : peuplier faux-tremble vivant ($R^2 = 0.23$) et mort ($R^2 = 0.48$); épinette noire vivant ($R^2 = 0.47$) et mort ($R^2 = 0.55$).

Les mêmes données, lorsque présentées en termes de densité de tiges, montrent que le plus jeune site (S-1976; 26 ans) a un grand nombre de petites tiges de peuplier faux-tremble (environ 8000 tiges/ha) et d'épinette noire (environ 3000 tiges/ha) mais aucune grosse tige (fig. 2). Dans les sites de 50 à 100 ans, la majorité des peupliers faux-tremble vivants ont un dhp > 10 cm et toutes les petites tiges de peuplier sont mortes, ce qui suggère une forte auto-éclaircie. Ces sites comptent également de grosses tiges d'épinette noire mais, contrairement au peuplier faux-tremble, également beaucoup de petites tiges vivantes d'épinette. Quelques sites de plus de 80 ans ont de petites tiges de sapin baumier. Dans les sites de plus de 150 ans, on trouve surtout des épinettes noires vivantes de toutes tailles et de gros peupliers morts. Un seul site, âgé de 181 ans, compte de grosses tiges de sapin baumier. Les trois espèces montrent des patrons de régénération très différents. On trouve une abondante régénération de l'épinette noire dans les sites de tous âges alors qu'un seul des 11 sites montre une régénération appréciable de peuplier faux-tremble (site de 96 ans). La régénération du sapin n'est observée que dans quelques sites, tous plus âgés que 80 ans.

La végétation de sous-bois varie en fonction de l'âge des sites (fig. 3). Les jeunes sites de moins de 100 ans sont caractérisés par une composition typique de peupleraies, soit un fort recouvrement de litière feuillue (> 60 %) et la présence de plantes herbacées \geq 20%. Le recouvrement de la litière feuillue et des herbacées diminue après environ 100 ans, après quoi on observe une augmentation de l'abondance des mousses hypnacées (jusqu'à 80% à 180 ans) et l'apparition de sphaignes. Le pourcentage de bois mort est relativement faible et constant avec le temps depuis le dernier feu.

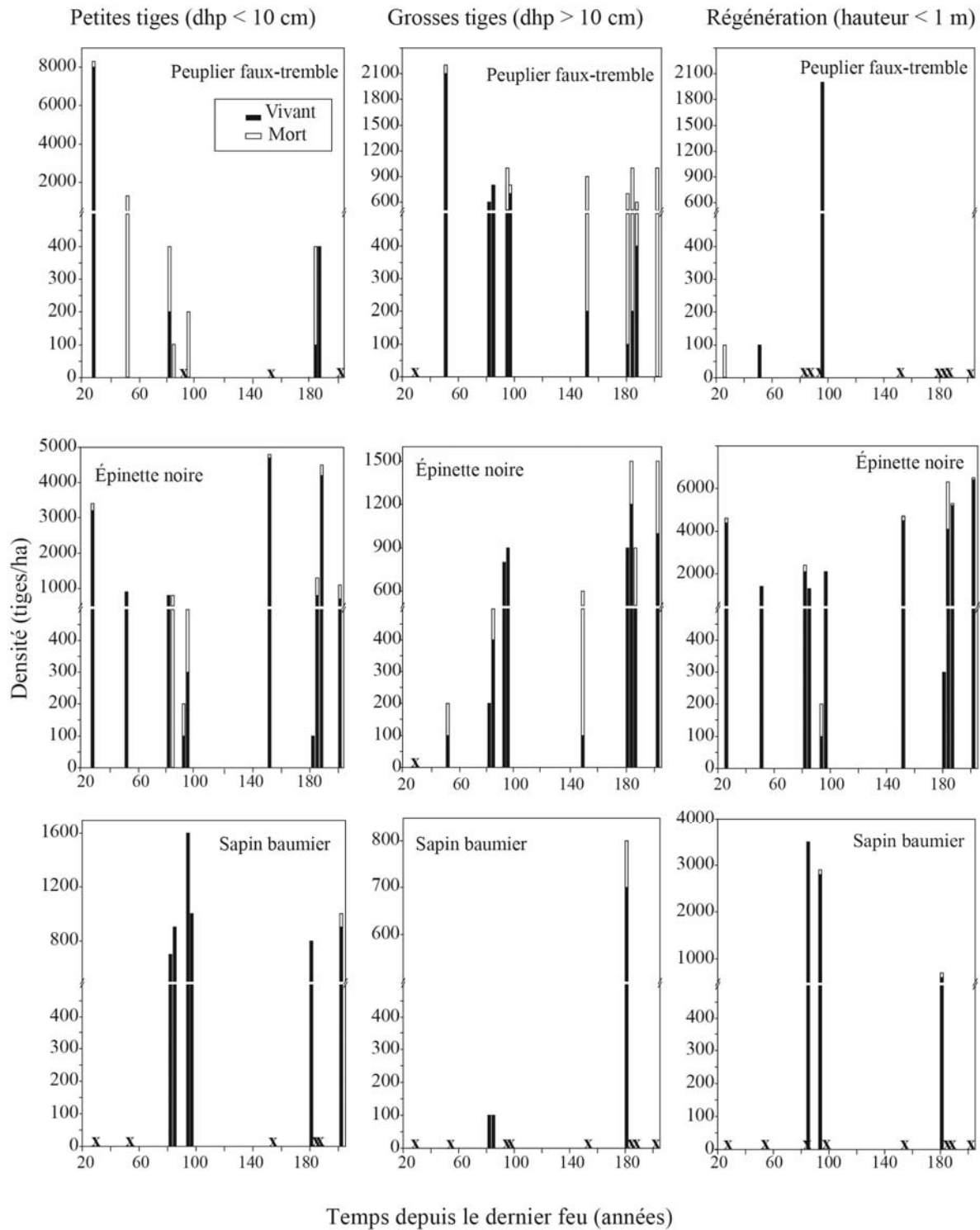


Figure 2. Densité des petites (dhp < 10 cm) et grosses tiges (dhp > 10 cm), ainsi que de la régénération (hauteur < 1 m) du peuplier faux-tremble, de l'épinette noire et du sapin baumier en fonction du temps écoulé depuis le dernier feu. Les X représentent les sites qui ont été échantillonnés mais où aucun individu n'a été recensé. Noter que l'échelle verticale de l'axe des y est la même pour tous les graphiques jusqu'à 400 tiges/ha; au-delà de cette valeur, les graphiques ont différentes échelles verticales.

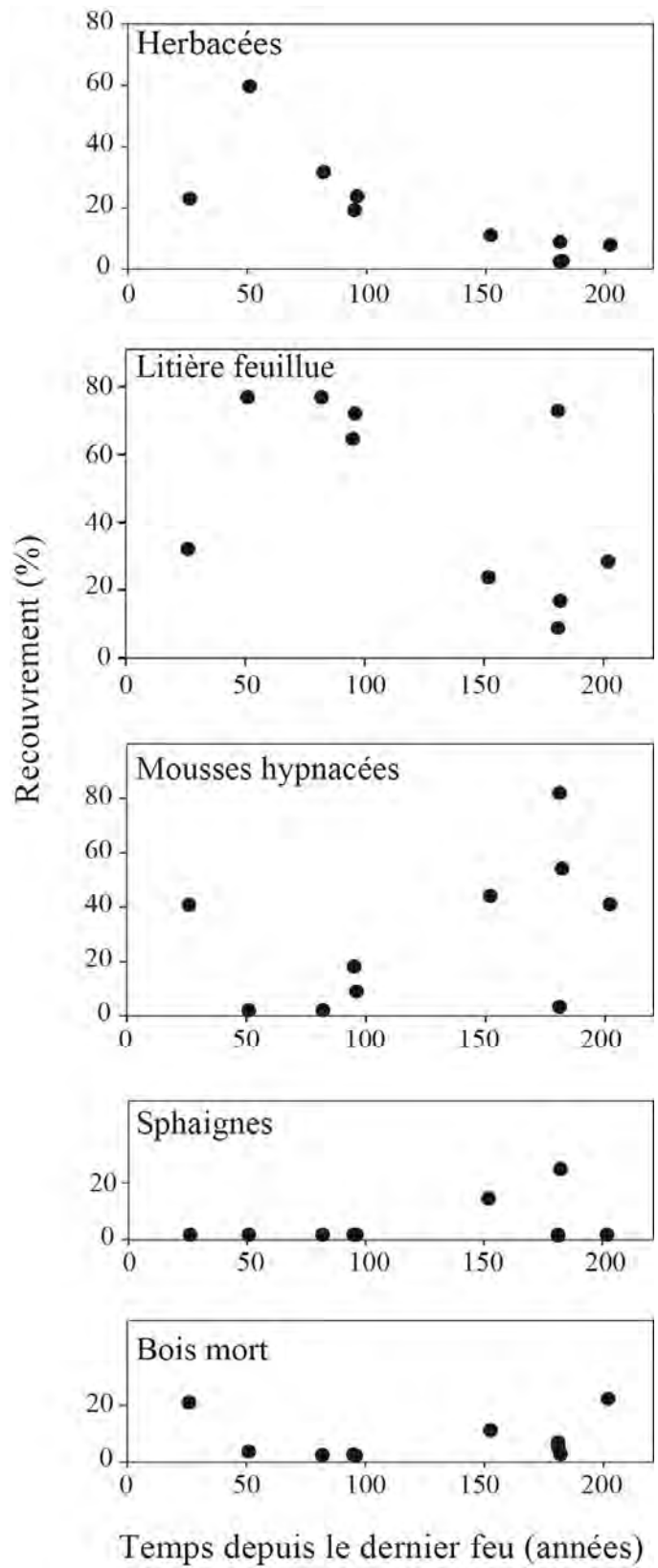


Figure 3. Recouvrement de la végétation en fonction du temps depuis le dernier feu ($n = 10$ sites).

Dans les jeunes sites, l'épaisseur de la couche de matière organique au sol est faible (moins de 10 cm) et augmente avec le temps sans feu (fig. 4). Les sites les plus vieux sont généralement caractérisés par une couche de matière organique plus épaisse que 10 cm. Tous les sites sauf un n'avaient qu'une seule couche de charbon au-dessus du sol minéral. Le site S-1976 par contre présentait une deuxième couche de charbon dans l'horizon organique, ce qui indique que le feu à l'origine de ce peuplement n'a pas brûlé au complet la matière organique (Lecomte et al. 2006). Pour cette raison, ce site n'a pas été utilisé pour le calcul de la régression (fig. 4, symbole vide).

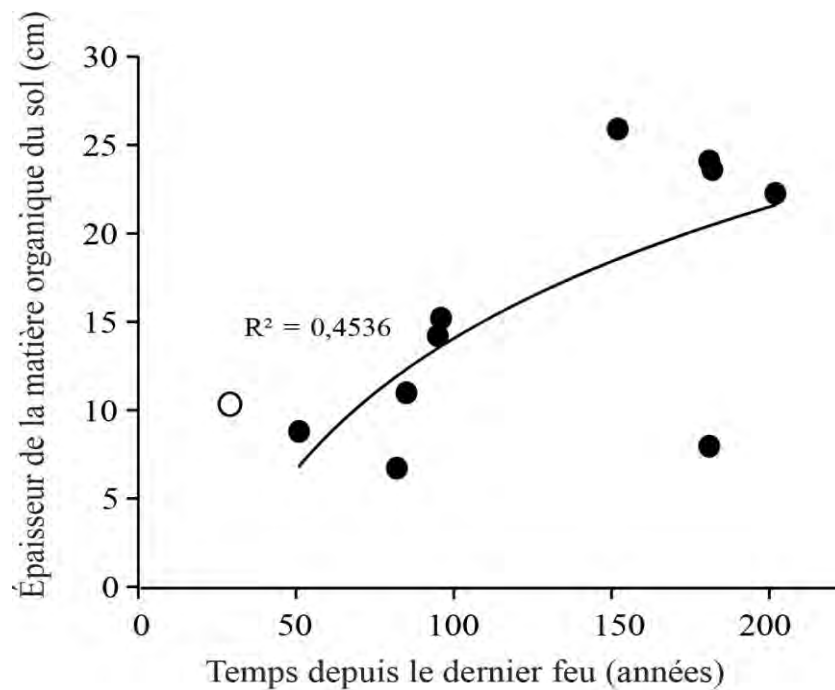


Figure 4. Relation entre l'épaisseur de la couche de matière organique au sol et le temps depuis le dernier feu. Le symbole blanc représente le site S-1976 qui a été écarté de la régression logarithmique puisque contrairement aux autres sites, il est issu d'un feu peu sévère, c'est-à-dire qui n'a pas complètement consumé la matière organique du sol.

Reconstitutions dendrochronologiques

Plus de 90% des arbres vivants et 48% des arbres morts ont pu être datés (peupliers faux-tremble vivants = 95% ; peupliers faux-tremble morts = 73% ; épinettes noires vivantes = 97% ; épinettes noires mortes = 48% ; sapins baumiers vivants = 97%).

Établissement et croissance en hauteur

La presque totalité des peupliers faux-tremble se sont installés immédiatement après feu (fig. 5a) et ont eu une croissance rapide et synchrone (fig. 6). Les arbres qui n'ont pas eu une croissance assez rapide pour atteindre la canopée sont morts rapidement (ex : site S-1951, fig. 6). La canopée est dominée par le peuplier faux-tremble jusqu'à environ 125 à 150 ans, après quoi la croissance en hauteur du peuplier se stabilise (entre 20 et 25 m de hauteur). Une deuxième cohorte de peuplier apparaît entre 140 et 160 ans (fig. 5) et montre une croissance rapide (fig. 6; sites S-1820-1 et S-1820-2), ce qui suggère que cette cohorte est formée de drageons.

L'épinette noire s'est installée en grand nombre dans les premières années après feu (fig. 5b) et a montré une croissance en hauteur plus faible que celle du peuplier, faisant en sorte que cette cohorte après feu est restée en sous-couvert du peuplier pendant au moins 100 à 150 ans (fig. 6). Par la suite, on observe un recrutement continu mais faible d'épinette noire suivi d'un deuxième pic d'établissement entre 100 et 120 ans (fig. 5). L'origine (graine vs marcottes) des épinettes n'a pas été déterminée lors de leur échantillonnage, ce qui fait que ces arbres pourraient avoir l'une ou l'autre origine. Entre 120 et 160 ans après feu, les épinettes croissant en sous-couvert montrent une importante remontée de croissance verticale dans plusieurs sites (fig. 6). Ces remontées de croissance sont synchrones avec l'apparition de la deuxième cohorte de peupliers. Le sapin baumier, trouvé seulement dans 4 des sites (S-1917, $n = 3$, S-1907, $n = 16$, S-1906, $n = 1$, et S-1821, $n = 15$), s'est établi plus tardivement (fig. 5) et présente une faible croissance en hauteur (fig. 6). Dans un des peuplements (S-1821), certains sapins et bouleaux à papier montrent une remontée de croissance entre 120 et 160 après feu.

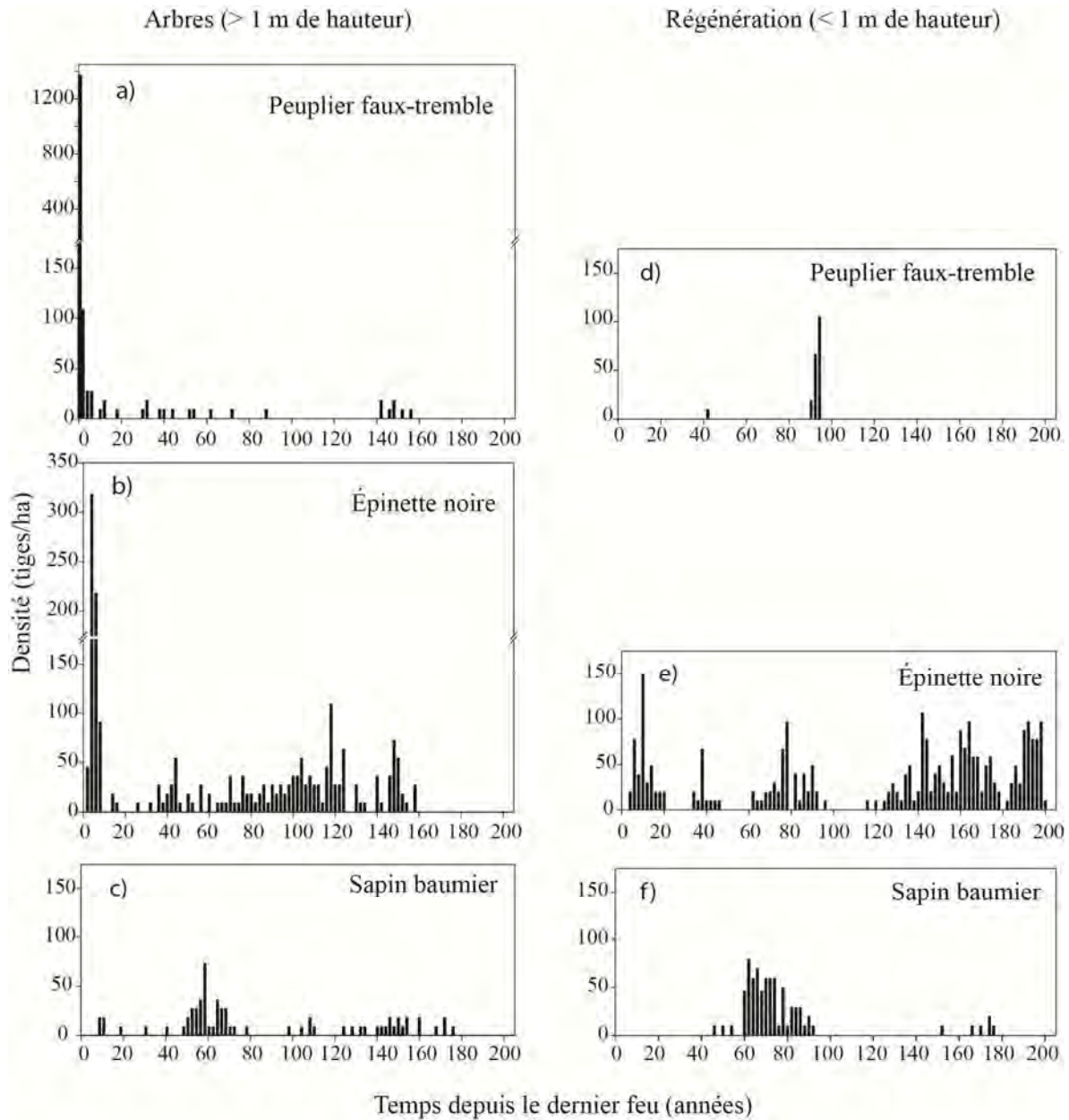


Figure 5. Date d'établissement des espèces exprimées en temps écoulé depuis le dernier feu ($n = 11$ sites). La densité a été estimée seulement avec les individus dont les sections transversales à la base (0 m) avaient le centre. Noter que l'échelle verticale de l'axe des y est la même pour tous les graphiques jusqu'à 150 tiges/ha; au-delà de cette valeur, les graphiques ont différentes échelles verticales.

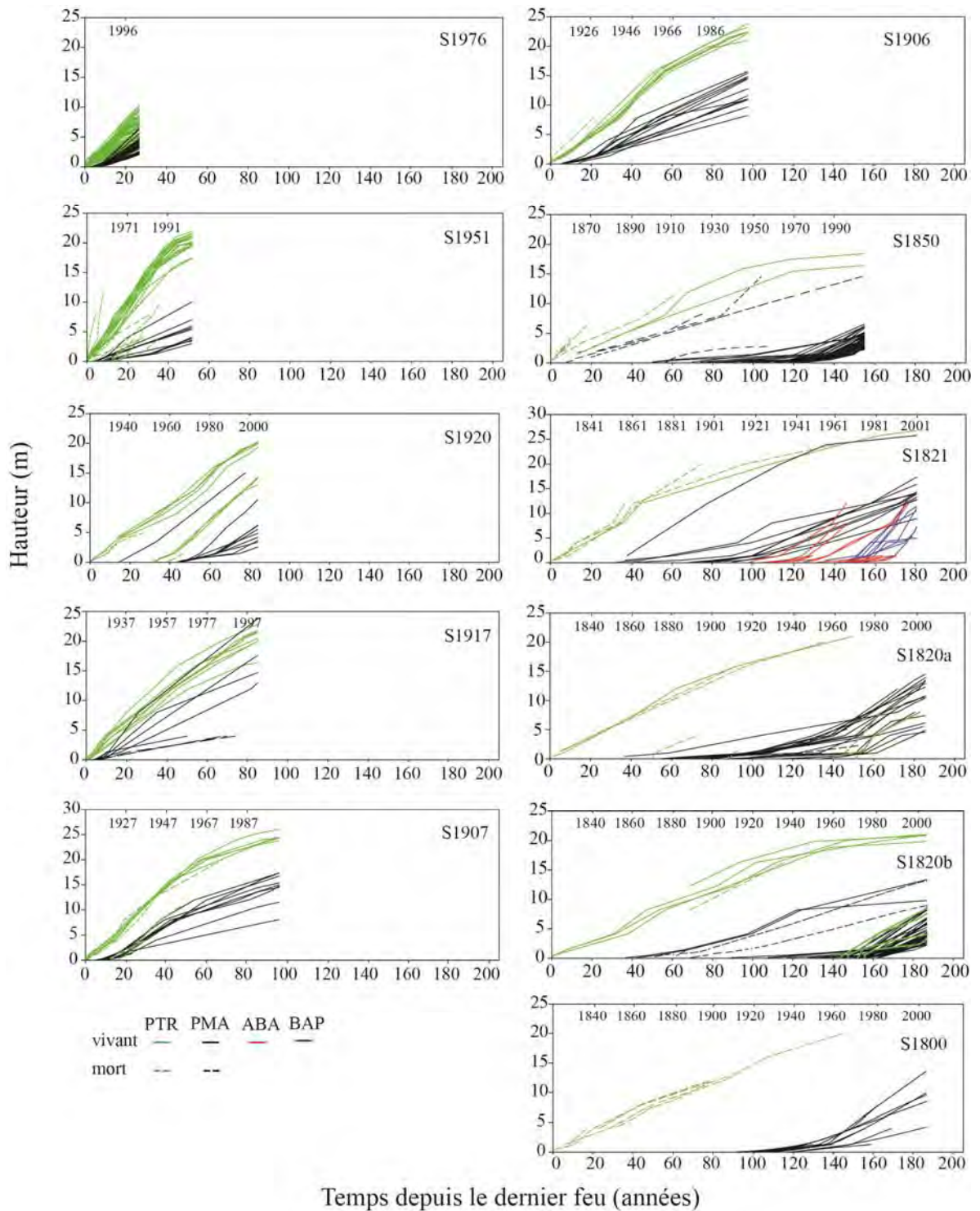


Figure 6. Analyses de tige de toutes les espèces en fonction du temps écoulé depuis le dernier feu. Les années calendaires correspondantes sont indiquées pour chaque site sur un deuxième axe des x. PTR = peuplier faux-tremble; PMA = épinette noire; ABA = sapin baumier; BPA = bouleau à papier.

Mortalité

Les dates de mortalité du peuplier faux-tremble sont présentées en fonction de l'âge des arbres individuels ainsi qu'en fonction de l'année calendaire (fig. 7). Lorsqu'exprimée en termes d'âge des arbres, la mortalité du peuplier est associée à deux phases : une première phase de mortalité entre 18 et 50 ans, ce qui suggère une auto-éclaircie, et une deuxième phase après 130 ans, ce qui suggère une augmentation du taux de sénescence des arbres. Cependant, la mortalité du peuplier semble être majoritairement liée à des dates particulières (années calendaires) telles que 1986-1988 et 1998-2000, qui correspondent à des périodes de chutes de croissance radiale dans plusieurs sites (fig. 8) et à des épidémies documentées de la livrée des forêts. Les épinettes noires semblent susceptibles de mourir, peu importe leur âge. Pourtant, la mortalité est synchrone, avec un pic entre 1983 et 1989 (fig. 7).

Croissance radiale

Dans tous les sites, le peuplier faux-tremble montre des chutes récurrentes de la croissance radiale (fig. 8). Ces chutes de croissance coïncident avec les périodes connues d'épidémies de la livrée des forêts (*Malacosoma disstria* Hbn.) dans la région d'étude (Cooke et Lorenzetti 2006; Huang *et al.* 2008). Plusieurs de ces chutes de croissance (ex : les années 1980-1981) semblent synchrones avec la mortalité du peuplier faux-tremble (fig. 8, histogrammes) et sont associées à la présence de cernes blancs, qui sont une caractéristique anatomique spécifique à la défoliation chez le peuplier (Hogg et Schwarz 1999; Sutton et Tardif 2005).

On observe également des chutes de croissance chez l'épinette noire qui correspondent avec les périodes connues d'épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans la région (Jardon *et al.* 2003). Ces chutes de croissance étaient parfois suivies de pics de mortalité de l'épinette noire (S-1820-1 et S-1850).

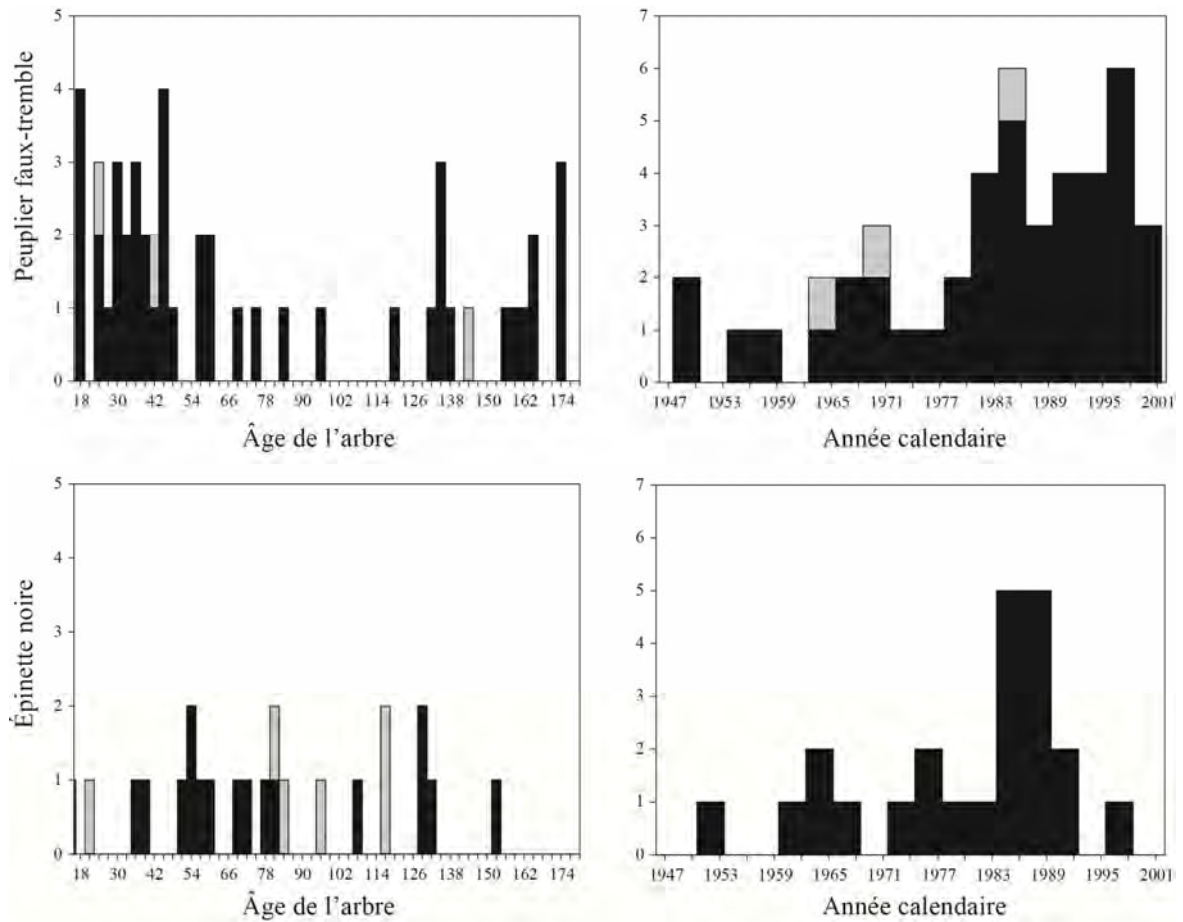


Figure 7. Distribution de la mortalité du peuplier faux-tremble et de l'épinette noire (nombre de tiges dans tous les 11 sites combinés) en fonction de leur âge (panneaux de gauche) et des années de mort (panneaux de droite). Les colonnes grises sont des individus avec une date de mort incertaine, étant donné que l'écorce n'était pas présente.

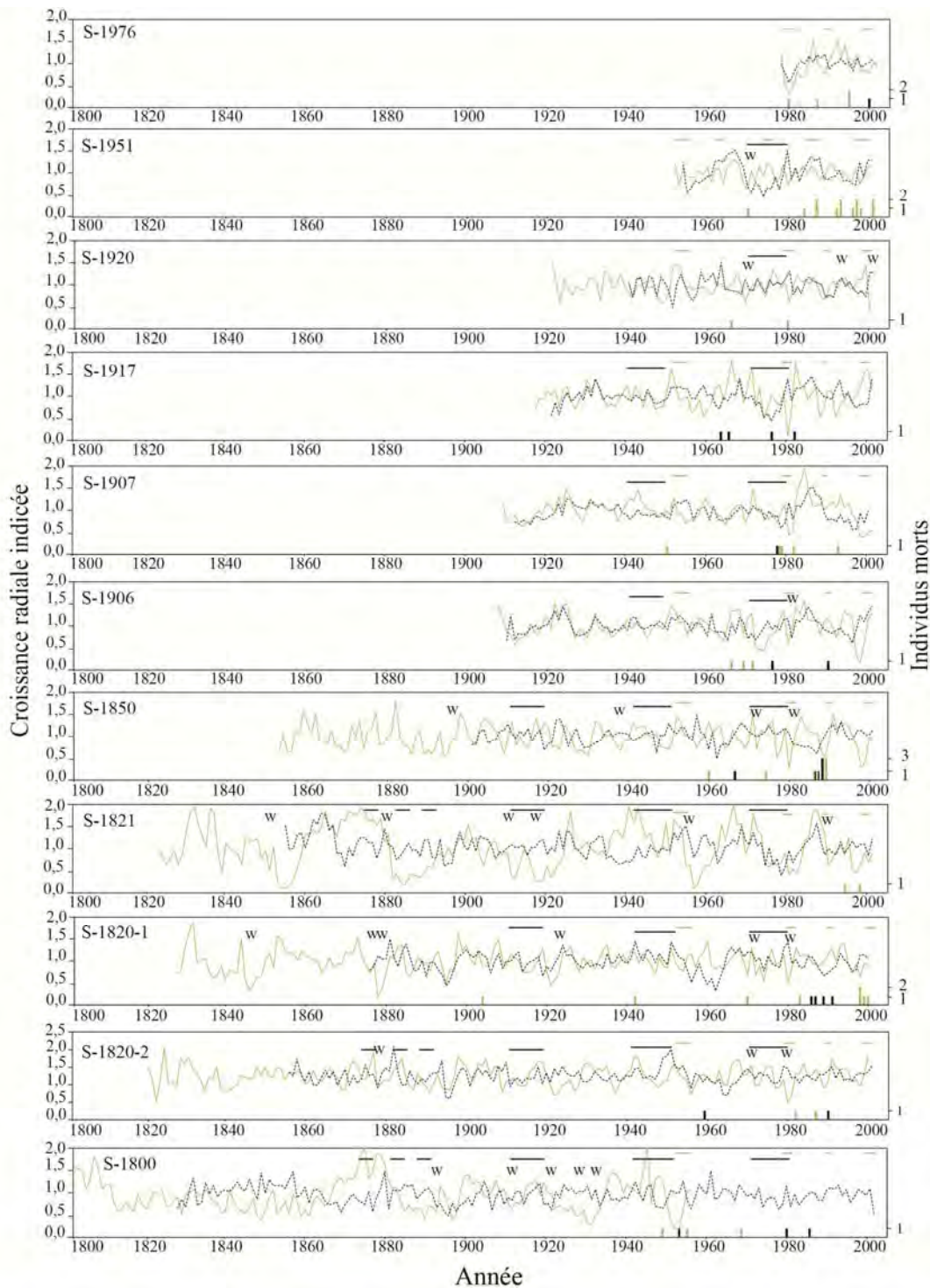


Figure 8. Croissance radiale indicée du peuplier faux-tremble (vert) et de l'épinette noire (noir pointillé). Seuls les arbres vivants ont été utilisés pour confectionner les courbes sauf pour le site S-1800 qui n'avait aucun arbre vivant. Les lignes horizontales représentent les épidémies documentées de la livrée des forêts (vert) et de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (noir). Les histogrammes au bas de chaque graphique représentent les dates de mortalité (fig. 7) du peuplier faux-tremble (vert) et de l'épinette noire (noir). W = cernes blancs observés sur les échantillons de peuplier faux-tremble.

Discussion

La succession forestière peut être influencée par les interactions entre les espèces telles que la facilitation, la tolérance et l'inhibition, ainsi que par les perturbations secondaires. Dans cette étude, nous avons décrit la succession des peuplements dominés par le peuplier faux-tremble vers des peuplements dominés par l'épinette noire dans la forêt boréale en utilisant une approche combinée de chronoséquence et de reconstitutions dendrochronologiques. L'utilisation de ces deux approches a permis de quantifier de façon robuste la dynamique des peuplements dans la succession.

Le peuplier faux-tremble et l'épinette noire s'établissent immédiatement après feu, mais le peuplier domine rapidement la canopée jusqu'à environ 100-150 ans, après quoi il commence à mourir. Les épinettes déjà établies montrent alors une croissance en hauteur accrue et deviennent dominantes. La végétation de sous-bois et l'épaisseur de la matière organique changent également en fonction de l'âge des sites : les jeunes peuplements ont une flore de peupleraies et un humus mince alors que les vieux peuplements ont une flore de pessière et une épaisse couche de matière organique au sol. Ces différents changements se produisent tous entre 100 et 150 ans environ (tableau 2). La convergence des résultats issus de l'approche de chronoséquence et de ceux issus des reconstitutions dendrochronologiques témoigne de la robustesse des résultats. À la lumière de ces résultats, nous pouvons revoir les hypothèses posées plus tôt.

Tableau 2. Résumé du moment de la transition des peuplements dominés par le peuplier faux-tremble vers des peuplements dominés par l'épinette noire selon deux approches.

Approche	Moment de la transition (années après le feu)	Figures
<i>Chronoséquence</i>		
Surface terrière et densité des arbres	100-150	1, 2
Végétation de sous-bois	100 +	3
Épaisseur de la couche organique	100 +	4
<i>Reconstitutions dendrochronologiques</i>		
Mortalité (peuplier faux-tremble)	130 +	7
Remontées de croissance en hauteur (épinette noire)	120-150	6

Établissement post-incendie des arbres

Conformément à notre première hypothèse, le peuplier faux-tremble et l'épinette noire s'établissent en même temps après feu. Il semble donc que la présence de l'épinette noire en sous-couvert, et son accession tardive à la canopée sont causées principalement par la différence de croissance entre les deux espèces. Cependant, il y a aussi un envahissement graduel, de plus basse densité, sous le couvert du tremble. L'établissement rapide des deux espèces après incendie indique que ces espèces étaient probablement déjà présentes avant le feu (Viereck 1983). L'exposition du sol minéral après un feu sévère est favorable à la germination de l'épinette noire dans les trois premières années après feu (St-Pierre *et al.* 1992) ainsi qu'à la régénération par drageonnement du peuplier faux-tremble. Bien que le peuplier puisse se reproduire de façon sexuée, il semble que c'est surtout par drageonnement que la régénération s'est produite (fig. 6). La mort des arbres stimule la production de drageons à partir des méristèmes latents situés le long de ses racines latérales (Schier *et al.* 1985; Lavertu *et al.* 1994).

L'établissement de la plupart des peupliers faux-tremble et des épinettes noires s'observe de 0 à 5 ans après feu avec une densité de 1500 tiges/ha pour le peuplier faux-tremble et

d'environ 370 tiges/ha pour l'épinette noire. Nous observons également un établissement de peuplier faux-tremble et d'épinette noire plusieurs années après feu, probablement lié aux perturbations secondaires, mais avec une faible abondance. Le sapin baumier apparaît quelques années après feu (fig. 5). Cette espèce viendrait donc probablement d'îlots non brûlés, près du site de feu, composés d'arbres ayant des graines viables. La distance entre les îlots non brûlés et le peuplement brûlé pourrait expliquer le temps d'établissement de cette espèce (Galipeau *et al.* 1997).

Dans les peuplements les plus vieux, nous observons un délai entre la date de feu, déterminée à l'aide d'une carte des feux (Bergeron *et al.* 2004), et la date d'établissement des épinettes (fig. 6). Ce délai est probablement causé par l'épaisseur de la couche organique accumulée au sol qui est plus importante dans les sites plus vieux (fig. 4) et qui contribue à la sous-estimation de l'âge des épinettes noires lorsque celles-ci sont échantillonnées au niveau du sol organique (Black et Bliss 1980; St-Pierre *et al.* 1992; DesRochers et Gagnon 1997). Ce délai ne s'observe pas chez le peuplier puisque les drageons qui poussent après feu peuvent avoir une hauteur de plus d'un mètre dès la première année de croissance (Peterson et Peterson 1992).

Croissance et transition peuplier faux-tremble – épinette noire

L'épinette noire, étant semi-tolérante à l'ombre, croît lentement pendant plusieurs années (fig. 1 et 6) sous le couvert du peuplier faux-tremble, qui lui est caractérisé par une croissance juvénile rapide, mais avec une moindre longévité. La mort des peupliers produit donc l'ouverture de la strate dominante, ce qui favorise la croissance en hauteur des épinettes noires et leur accession à la canopée (fig. 6). Ces résultats coïncident avec d'autres études (Harper *et al.* 2002; Harper *et al.* 2005) où la transition de composition de la canopée des espèces pionnières vers l'épinette noire a été estimée entre 100 et 140 ans.

L'ouverture de la canopée a d'importantes conséquences sur les sols et la flore de sous-bois (Fenton et Bergeron 2006). Dans les peuplements dominés par le peuplier faux-tremble, la litière feuillue favorise le cycle des éléments nutritifs, produisant un sol riche et favorisant la croissance des plantes herbacées. En même temps, la chute annuelle des feuilles inhibe la croissance des mousses hypnacées (Fenton *et al.* 2005; Légaré *et al.* 2005). La mort du

peuplier réduit d'abord la transpiration du peuplement, ce qui augmente l'humidité des sols. La diminution de la chute annuelle de feuilles réduit le retour des nutriments au sol et le cycle des éléments nutritifs, tout en permettant à une plus grande quantité de lumière d'atteindre la strate inférieure. Ces nouvelles conditions humides et éclairées permettent aux mousses hypnacées de s'établir. La chute de plus en plus importante d'aiguilles des conifères, qui augmentent en importance, ainsi que la présence des mousses réduisent également le recyclage des nutriments, la disponibilité des éléments nutritifs et la décomposition de la matière organique, ce qui résulte en une accumulation de la matière organique au sol (Flanagan et Van Cleve 1983). L'accumulation d'une épaisse couche de matière organique avec le temps sans feu engendre en retour le refroidissement et l'augmentation de l'humidité du sol qui favorisent d'autant plus la présence des mousses, et ultimement des sphaignes (Van Cleve et Viereck 1981; Bonan 1992) : c'est le processus de paludification (Légaré *et al.* 2005; Fenton et Bergeron 2006).

Les changements de la composition de la canopée (fig. 1 et 2), de la flore de sous-bois (fig. 3) et de l'épaisseur de matière organique au sol (fig. 4) se produisent tous entre 100 et 150 ans après feu : les peuplements de 100 ans sont clairement dominés par le peuplier alors qu'à 150 ans, la majorité d'entre eux sont morts et ont laissé la place à l'épinette noire. L'absence de sites âgés entre 100 et 150 ans dans la chronoséquence ne permet pas de voir si ces changements sont graduels ou abrupts, s'ils sont synchrones ou non, et dans quel ordre ils se présentent. Il nous est donc impossible de tester l'hypothèse 2 qui propose que l'accumulation de la matière organique favorise la colonisation graduelle par les mousses hypnacées et accélère le processus de raréfaction du peuplier faux-tremble.

Contrairement à la situation décrite par Cumming *et al.* (2000), où le peuplier poussait sur des sites bien drainés en absence d'épinette noire, notre région d'étude est caractérisée par une abondance d'épinette noire, un sol argileux relativement compact et un long cycle de feu qui permettent la paludification (Lecomte *et al.* 2006), ce qui résulte en un changement de dominance du peuplier faux-tremble vers l'épinette noire. Le cycle de feu favorise donc l'incidence des perturbations secondaires dans cette forêt comme les épidémies sévères et

récurrentes de la livrée des forêts. Elles jouent un rôle essentiel dans la succession forestière de ces peuplements mixtes en accélérant leur transition (Moulinier *et al.* 2013).

Certains peupliers faux-trembles recrutés entre 140 et 160 ans après feu forment une deuxième cohorte alors que les peuplements sont passés sous la dominance de l'épinette noire (fig. 5 : S-1820-1 et S-1820-2). Cette cohorte ne pourra probablement pas parvenir à remplacer l'épinette noire comme espèce dominante la canopée en raison de la faible disponibilité de lumière (Perala 1990) et de l'épaisseur importante de la couche organique au sol de ces vieux peuplements. Dans ces nouvelles conditions de sol, la régénération par semis du peuplier faux-tremble est peu probable (Schier *et al.* 1985) et il semblerait que cette deuxième cohorte soit recrutée plutôt par drageonnement que par graines à cause de la mort des peupliers entre 100 et 150 ans et de l'ouverture de la canopée.

Mortalité du peuplier faux-tremble : sénescence vs. perturbations secondaires

Les causes de la mortalité du peuplier faux-tremble et l'âge à lequel elle survient ne sont pas bien documentés. On considère généralement que la mortalité du peuplier se produit entre 60 et 80 ans et est causée par la sénescence (Kneeshaw et Bergeron 1998; Pothier *et al.* 2004). Cependant, de récentes études dans la région montrent l'importance des perturbations, particulièrement des épidémies de la livrée des forêts, sur la mortalité du peuplier faux-tremble (Moulinier *et al.* 2011; 2013). Nous avons posé l'hypothèse que la défoliation par la livrée des forêts favorisait la transition vers l'épinette noire. Cette hypothèse serait supportée par nos données si la mortalité du peuplier était synchrone avec certaines années particulières. Au contraire, si la mortalité était plutôt synchrone avec l'âge des arbres, cela indiquerait que la mortalité du peuplier est causée par la sénescence plutôt que par des perturbations.

Nos résultats montrent que la mortalité du peuplier semble être majoritairement liée à des dates particulières (années calendaires) telles que 1986-1988 et 1998-2000 (fig. 7), qui correspondent à des périodes de chutes de croissance radiale (fig. 8). Plusieurs indications laissent croire que la mortalité serait causée par les épidémies de la livrée des forêts. Les réductions de croissance radiale de 1 à 3 ans coïncident avec la durée des épidémies de la livrée des forêts et correspondent avec leurs dates d'apparition dans la région (Cooke et

Lorenzetti 2006; Huang *et al.* 2008). De plus, ces réductions précèdent souvent des pics de mortalité de peuplier faux-tremble (fig. 6). Enfin, nous avons également noté la présence de nombreux cernes blancs dans la première année des chutes de croissance. Ces cernes de faible densité sont une caractéristique anatomique spécifique à la défoliation, qu'elle soit naturelle ou artificielle (Hogg et Schwarz 1999; Sutton et Tardif 2005). Nos données supportent donc l'hypothèse 3.

Bien que la mortalité soit surtout synchrone avec des années particulières, elle est aussi associée à l'âge des arbres : les arbres meurent préférentiellement avant 50 ans, probablement par auto-éclaircie, ou après 130 ans (fig. 7). Cependant, la présence de vieux peupliers faux-tremble, de plus de 150 ans dans la canopée (fig. 6), montre que la longévité de cette espèce dans la forêt boréale est supérieure à celle du début de la sénescence (Bergeron 2000).

Les épidémies de la livrée des forêts, en causant l'ouverture de la canopée de peuplier, favorisent ainsi la transition des peuplements dominés par le peuplier vers des peuplements dominés par l'épinette, comme indiqué dans la troisième hypothèse.

Conclusion

Les données des changements de la surface terrière (peuplier vs. épinette noire, vivant vs. mort), de la densité (tiges/ha) ainsi que les données de l'établissement en fonction du temps écoulé depuis le dernier feu montrent que la succession forestière peut être expliquée par l'interaction entre les espèces, spécifiquement par le mécanisme de tolérance. La dominance du peuplier faux-tremble dans les peuplements modifie graduellement l'environnement et le rend moins approprié pour son propre recrutement; ces changements semblent par contre avoir peu d'effets sur le recrutement de l'épinette noire. Le changement de dominance des peuplements a lieu avec le dépérissement ou la mort de la première cohorte de peuplier faux-tremble, ce qui libère l'espace et les ressources pour l'épinette noire. Par contre, nos données ne nous permettent pas de vérifier si les changements de la flore de sous-bois et de l'épaisseur de la couche organique au sol sont causés par l'interaction entre les espèces. La mortalité causée par les épidémies de la livrée des forêts montre finalement l'importance des perturbations naturelles dans la succession forestière étudiée (fig. 9).

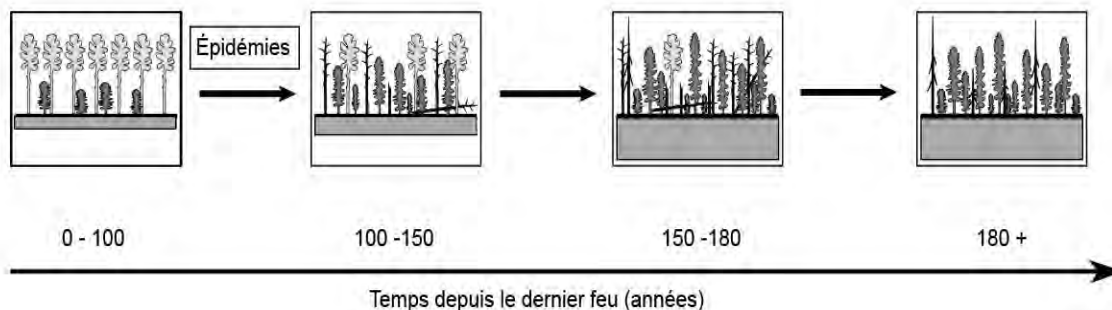


Figure 9. Modèle conceptuel de la dynamique des peuplements de peuplier faux-tremble dans la forêt boréale mixte de l'ouest du Québec en fonction du temps depuis le dernier feu. Dans l'intervalle sans feu, les épidémies de la livrée de forêt et l'accumulation de la couche de matière organique (couche grise sous les arbres) entraînent la transition des peuplements dominés par le peuplier faux-tremble vers les peuplements dominés par l'épinette noire.

Bibliographie

- Bergeron, Y. (2000). "Species and Stand Dynamics in the Mixed Woods of Quebec's Southern Boreal Forest." Ecology **81**(6): 1500-1516.
- Bergeron, Y. et D. Charron (1994). "Postfire stand dynamics in a southern boreal forest(Quebec): A dendroecological approach." Ecoscience. **1**(2): 173-184.
- Bergeron, Y. et M. Dubuc (1988). "Succession in the southern part of the Canadian boreal forest." Vegetatio **79**(1-2): 51-63.
- Bergeron, Y., S. Gauthier, M. Flannigan et V. Kafka (2004). "Fire Regimes at the Transition between Mixedwood and Coniferous Boreal Forest in Northwestern Quebec." Ecology **85**(7): 1916-1932.
- Bergeron, Y., S. Gauthier, V. Kafka, P. Lefort et D. Lesieur (2001). "Natural fire frequency for the eastern Canadian boreal forest: consequences for sustainable forestry." Canadian Journal of Forest Research **31**(3): 384-391.
- Black, R. A. et L. C. Bliss (1980). "Reproductive Ecology of Picea Mariana (Mill.) BSP., at Tree Line Near Inuvik, Northwest Territories, Canada." Ecological Monographs **50**(3): 331-354.
- Bonan, G. B. (1992). Soil temperature as an ecological factor in boreal forests. A systems analysis of the global boreal forest. C. U. Press. Cambridge 126-143.
- Carleton, T. J. et P. F. Maycock (1978). "Dynamics of the boreal forest south of James Bay." Canadian Journal of Botany **56**(9): 1157-1173.
- Connell, J. H. et R. O. Slatyer (1977). "Mechanisms of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organization." The American Naturalist **111**(982): 1119-1144.
- Cook, E. R. et L. A. Kairiukstis (1990). Methods of dendrochronology: applications in the environmental sciences, Springer.
- Cooke, B. J. et F. Lorenzetti (2006). "The dynamics of forest tent caterpillar outbreaks in Québec, Canada." Forest Ecology and Management **226**(1-3): 110-121.
- Cumming, S. G., F. K. A. Schmiegelow et P. J. Burton (2000). "Gap dynamics in boreal aspen stands: is the forest older than we think?" Ecological Applications **10**(3): 744-759.
- DesRochers, A. et R. Gagnon (1997). "Is ring count at ground level a good estimation of black spruce age?" Canadian Journal of Forest Research **27**(8): 1263-1267.
- Dix, R. L. et J. M. A. Swan (1971). "The roles of disturbance and succession in upland forest at Candle Lake, Saskatchewan." Canadian Journal of Botany **49**(5): 657-676.
- Fenton, N., N. Lecomte, S. Légaré et Y. Bergeron (2005). "Paludification in black spruce (Picea mariana) forests of eastern Canada: Potential factors and management implications." Forest Ecology and Management **213**(1-3): 151-159.
- Fenton, N., M. Simard et Y. Bergeron (2009). "Emulating natural disturbances: the role of silviculture in creating even-aged and complex structures in the black spruce boreal forest of eastern North America." Journal of Forest Research **14**(5): 258-267.
- Fenton, N. J. et Y. Bergeron (2006). "Facilitative succession in a boreal bryophyte community driven by changes in available moisture and light." Journal of Vegetation Science **17**(1): 65-76.

- Flanagan, P. W. et K. Van Cleve (1983). "Nutrient cycling in relation to decomposition and organic-matter quality in taiga ecosystems." Canadian Journal of Forest Research **13**(5): 795-817.
- Frelich, L. E. et P. B. Reich (1995). "Spatial Patterns and Succession in a Minnesota Southern-Boreal Forest." Ecological Monographs **65**(3): 325-346.
- Fritts, H. (1976). "Tree rings and climate, 567 pp." Academic, San Diego, Calif.
- Galipeau, C., D. Kneeshaw et Y. Bergeron (1997). "White spruce and balsam fir colonization of a site in the southeastern boreal forest as observed 68 years after fire." Canadian Journal of Forest Research **27**(2): 139-147.
- Gauthier, S., L. De Grandpré et Y. Bergeron (2000). "Differences in forest composition in two boreal forest ecoregions of Quebec." Journal of Vegetation Science **11**(6): 781-790.
- Harper, K. A., Y. Bergeron, P. Drapeau, S. Gauthier et L. De Grandpré (2005). "Structural development following fire in black spruce boreal forest." Forest Ecology and Management **206**(1-3): 293-306.
- Harper, K. A., Y. Bergeron, S. Gauthier et P. Drapeau (2002). "Post-fire development of canopy structure and composition in black spruce forests of Abitibi, Québec: a landscape scale study." Silva Fennica **36**(1): 249-263.
- Hogg, E. H. et A. G. Schwarz (1999). Tree-ring analysis of declining aspen stands in west-central Saskatchewan, Northern Forestry Centre.
- Holmes, R. L. (1983). "Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement." Tree-Ring Bull **44**: 69-75.
- Huang, J.-G., J. Tardif, B. Denneler, Y. Bergeron et F. Berninger (2008). "Tree-ring evidence extends the historic northern range limit of severe defoliation by insects in the aspen stands of western Quebec, Canada." Canadian Journal of Forest Research **38**(9): 2535-2544.
- Jardon, Y., H. Morin et P. Dutilleul (2003). "Périodicité et synchronisme des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette au Québec." Canadian Journal of Forest Research **33**(10): 1947-1961.
- Johnson, E. A. (1992). Fire and vegetation dynamics. Cambridge, Cambridge University Press.
- Jones, J. R. et N. V. DeByle (1985). soils. Aspen: Ecology and management in the western United States
- N. V. DeByle et R. P. Winokur. Fort Collins, Colo., U.S. Dept. of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station: 65-70.
- Kneeshaw, D. D. et Y. Bergeron (1998). "Canopy Gap Characteristics and Tree Replacement in the Southeastern Boreal Forest." Ecology **79**(3): 783-794.
- Lavertu, D., Y. Mauffette et Y. Bergeron (1994). "Effects of stand age and litter removal on the regeneration of *Populus tremuloides*." Journal of Vegetation Science **5**(4): 561-568.
- Lecomte, N. et Y. Bergeron (2005). "Successional pathways on different surficial deposits in the coniferous boreal forest of the Quebec Clay Belt." Canadian Journal of Forest Research **35**(8): 1984-1995.
- Lecomte, N., M. Simard, N. Fenton et Y. Bergeron (2006). "Fire severity and long-term ecosystem biomass dynamics in coniferous boreal forests of eastern Canada." Ecosystems **9**(8): 1215-1230.

- Légaré, S., D. Paré et Y. Bergeron (2005). "Influence of aspen on forest floor properties in black spruce-dominated stands." Plant and Soil **275**(1-2): 207-220.
- Morin, H. et D. Laprise (1990). "Histoire récente des épidémies de la Tordeuse des bourgeons de l'épinette au nord du lac Saint-Jean (Québec): une analyse dendrochronologique." Canadian Journal of Forest Research **20**(1): 1-8.
- Moulinier, J., F. Lorenzetti et Y. Bergeron (2011). "Gap dynamics in aspen stands of the Clay Belt of northwestern Quebec following a forest tent caterpillar outbreak." Canadian Journal of Forest Research **41**(8): 1606-1617.
- Moulinier, J., F. Lorenzetti et Y. Bergeron (2013). "Effects of a Forest Tent Caterpillar Outbreak on the Dynamics of Mixedwood Boreal Forests of Eastern Canada." Ecoscience **20**(2): 182-193.
- Oechel, W. C. et K. Van Cleve (1986). The Role of Bryophytes in Nutrient Cycling in the Taiga. Forest Ecosystems in the Alaskan Taiga. K. Van Cleve, F. S. Chapin, III, P. W. Flanagan, L. A. Viereck et C. T. Dyrness, Springer New York. **57**: 121-137.
- Payette, S. et L. Rochefort (2001). Écologie des tourbières du Québec-Labrador. Québec.
- Perala, D. A. (1990). *Populus tremuloides*. Silvics of North America. F. S. U.S. Dept. of Agriculture. Washington, D. C., USA. **2**: 555-569.
- Peterson, E. B. et N. M. Peterson (1992). "Ecology, management, and use of aspen and balsam poplar in the prairie provinces, Canada."
- Pothier, D., F. Raulier et M. Riopel (2004). "Ageing and decline of trembling aspen stands in Quebec." Canadian Journal of Forest Research **34**(6): 1251-1258.
- Ricklefs, R. E. et G. L. Miller (2005). Écologie, De Boeck Supérieur.
- Roberts, M. R. et C. J. Richardson (1985). "Forty-one years of population change and community succession in aspen forests on four soil types, northern lower Michigan, U.S.A." Canadian Journal of Botany **63**(9): 1641-1651.
- Robitaille, A. et J.-P. Saucier (1998). Paysages régionaux du Québec méridional. Québec, Qc.
- Royama, T. (1984). "Population Dynamics of the Spruce Budworm *Choristoneura fumiferana*." Ecological Monographs **54**(4): 429-462.
- Saucier, J. P., P. Grondin, A. Robitaille, C. Gosselin, P. Morneau, P. J. H. Richard, J. Brisson, L. Sirois, A. Leduc, H. Morin, É. Thiffault, S. Gauthier, C. Lavoie et S. Payette (2009). Écologie forestière. É. MultiMonde: 165-316.
- Schier, G. A., J. R. Jones et R. P. Winokur (1985). Vegetative regeneration Aspen: ecology and management in the western United States. N. V. DeByle et R. P. Winokur. Fort Collins, Colorado, United States Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station: 29-33.
- Simard, M., N. Lecomte, Y. Bergeron, P. Y. Bernier et D. Paré (2007). "Forest Productivity Decline Caused by Successional Paludification of Boreal Soils." Ecological Applications **17**(6): 1619-1637.
- St-Pierre, H., R. Gagnon et P. Bellefleur (1992). "Régénération après feu de l'épinette noire (*Picea mariana*) et du pin gris (*Pinus banksiana*) dans la forêt boréale, Québec." Canadian Journal of Forest Research **22**(4): 474-481.
- Sutton, A. et J. Tardif (2005). "Distribution and anatomical characteristics of white rings in *Populus tremuloides*." IAWA J **26**(2): 221-238.
- Sutton, A. et J. C. Tardif (2007). "Dendrochronological reconstruction of forest tent caterpillar outbreaks in time and space, western Manitoba, Canada." Canadian Journal of Forest Research **37**(9): 1643-1657.

- Van Cleve, K., L. Oliver, R. Schlentner, L. A. Viereck et C. T. Dyrness (1983). "Productivity and nutrient cycling in taiga forest ecosystems." Canadian Journal of Forest Research **13**(5): 747-766.
- Van Cleve, K. et L. Viereck (1981). Forest Succession in Relation to Nutrient Cycling in the Boreal Forest of Alaska. Forest Succession. D. West, H. Shugart et D. Botkin, Springer New York: 185-211.
- Veillette, J. J. (1994). "Evolution and paleohydrology of glacial Lakes Barlow and Ojibway." Quaternary Science Reviews **13**(9-10): 945-971.
- Viereck, L. A. (1983). The effects of fire in black spruce ecosystems of Alaska and Northern Canada. The role of fire in circumpolar ecosystems. J. W. Sons. New York: 201-220.
- Witter, J. A. (1979). "The forest tent caterpillar (Lepidoptera: Lasiocampidae) in Minnesota: a case history review." The Great Lakes Entomologist **12**(4): 191-198.