

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

MÉMOIRE PRÉSENTÉ À  
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À CHICOUTIMI  
COMME EXIGENCE PARTIELLE  
DE LA MAÎTRISE EN RESSOURCES RENOUVELABLES

PAR  
ROBIN DUCHESNEAU  
B. Sc. en Biologie

**DYNAMIQUE SPATIO-TEMPORELLE DE GERMINATION ET DE  
SURVIE D'UNE COHORTE DE SEMIS DE SAPIN BAUMIER (*ABIES  
BALSAMEA* (L.) MILL.) EN ZONE BORÉALE**

JUILLET 1997



### Mise en garde/Advice

Afin de rendre accessible au plus grand nombre le résultat des travaux de recherche menés par ses étudiants gradués et dans l'esprit des règles qui régissent le dépôt et la diffusion des mémoires et thèses produits dans cette Institution, **l'Université du Québec à Chicoutimi (UQAC)** est fière de rendre accessible une version complète et gratuite de cette œuvre.

Motivated by a desire to make the results of its graduate students' research accessible to all, and in accordance with the rules governing the acceptance and diffusion of dissertations and theses in this Institution, the **Université du Québec à Chicoutimi (UQAC)** is proud to make a complete version of this work available at no cost to the reader.

L'auteur conserve néanmoins la propriété du droit d'auteur qui protège ce mémoire ou cette thèse. Ni le mémoire ou la thèse ni des extraits substantiels de ceux-ci ne peuvent être imprimés ou autrement reproduits sans son autorisation.

The author retains ownership of the copyright of this dissertation or thesis. Neither the dissertation or thesis, nor substantial extracts from it, may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

## RÉSUMÉ

Suite à la forte année semencière de 1995, le suivi démographique d'une cohorte de semis de sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill) a été effectué afin de caractériser et quantifier les processus qui contrôlent le recrutement dans quatre banques de semis des sapinières naturelles situées près du 50<sup>e</sup> parallèle dans la zone boréale du nord du Québec. De façon générale, la distribution des graines correspondait aux patrons spatiaux d'abondance des nouveaux émergents. Toutefois, les patrons spatiaux d'abondance des individus ayant survécu après les deux premières saisons estivales ne correspondaient plus à ceux des graines. La nature des lits de germination s'est avérée le critère principal selon lequel on pouvait expliquer le succès de l'établissement initial. Le groupe de lits de germination classé comme étant le plus favorable pour la survie comportait la sphaigne associée ou non au bois en décomposition et le bois en décomposition. Jusqu'à 37,5% des semis ayant germé sur ces lits ont survécu jusqu'à la fin de la période d'échantillonnage. Parmi les quatre sites étudiés, la banque de semis ayant l'environnement lumineux le plus éclairé possédait le meilleur taux de survie final, ainsi qu'une plus grande surface totale de microsites favorables. De plus, si dans les années à venir le taux de mortalité des nouvelles recrues se comporte de façon similaire à celui des individus déjà installés depuis un certain temps, les résultats de cette étude suggèrent que les fortes années semencières sont responsables d'un certain renouvellement des banques de semis du sapin baumier.

## REMERCIEMENTS

Si ce n'était de l'entraide que j'ai reçue de la part des collègues de travail du laboratoire d'écologie végétale, cet ouvrage aurait été sans doute moindre. L'apprentissage des nouvelles techniques informatiques et statistiques fut une difficulté contournable grâce à la patience et à l'encouragement des ces derniers. Je tiens également à remercier mon directeur de recherche, Hubert Morin, pour son professionnalisme et ses judicieux conseils lors de la rédaction de ce mémoire. Pour l'équilibre moral, c'est ma compagne Isabelle Lesage que je dois remercier: "Merci beaucoup Isa ..."! Finalement, la réalisation de ce projet de recherche a été possible grâce à l'aide financière et au support logistique du Consortium de recherche sur la forêt boréale commerciale.

## TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ .....	ii
REMERCIEMENTS.....	iii
TABLE DES MATIÈRES.....	iv
LISTE DE TABLEAUX.....	v
LISTE DES FIGURES.....	vi
CHAPITRE I: INTRODUCTION .....	1
CHAPITRE II: MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	7
3.1 RÉGION ÉTUDIÉE .....	8
3.2 TERMINOLOGIE.....	11
3.2 PLUIE DE GRAINES.....	12
3.3 ÉMERGENCE DES SEMIS.....	12
3.4 ENVIRONNEMENT LUMINEUX.....	13
3.5 ANALYSES STATISTIQUES.....	14
CHAPITRE III: RÉSULTATS.....	17
4.1 CARACTÉRISTIQUES DES SAPINIÈRES .....	18
4.2 PLUIE DE GRAINES.....	20
4.3 DÉMOGRAPHIE DES SEMIS.....	22
4.4 LES MICROSITES FAVORABLES .....	26
4.5. L'ENVIRONNEMENT LUMINEUX.....	28
4.7. DYNAMIQUE DES BANQUES DE SEMIS .....	30
CHAPITRE IV: DISCUSSION.....	32
CHAPITRE V: CONCLUSIONS.....	39
RÉFÉRENCES .....	43

## LISTE DE TABLEAUX

- Tableau I: Caractéristiques écologiques des quatre sites à l'étude.....11
- Tableau II: Moyenne calculée de l'abondance de la pluie de graines, de l'émergence et de la survie du sapin baumier, ainsi que le pourcentage de la densité du flux photonique photosynthétisant (%DFPP) pour les quatre sites étudiés.....18
- Tableau III: Superficie occupée par les différents lits de germination dans les 32 sous-quadrats pour les quatre sites à l'étude .....19
- Tableau IV: Coefficients de corrélation de Pearson ( $r$ ) de l'abondance entre les patrons de graines estimées et le recrutement (à l'échelle du sous-quadrat). .....25

**LISTE DES FIGURES**

Figure 1: Localisation de la région étudiée.....	10
Figure 2: Corrélogramme de l'indice "I de Moran".....	21
Figure 3: Dynamique de germination et mortalité des semis de sapin baumier cumulé pour les quatres sites. ....	22
Figure 4: Courbes de survie des cohortes de semis de sapin baumier dans les quatre sites.....	24
Figure 5: Indice relatif de la qualité des lits de germination.....	27
Figure 6: Distribution du pourcentage de survie calculé pour les classes de pourcentage de DFPP.....	28
Figure 7: Relation entre la longueur de la première pousse apicale et le pourcentage moyen journalier de DFPP chez les émergents de la cohorte de 1995.....	29
Figure 8: Abondance des semis (0-25cm) de sapin baumier sans (a) et avec (b) la cohorte d'émergent de 1995, dans les quatre banques de semis sous couvert.....	31

**CHAPITRE I**

**INTRODUCTION**

Les résultats d'études effectuées dans les forêts de sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) du Nouveau Brunswick (Morris 1963; MacLean 1984; Baskerville 1975), de l'Ontario (Blais 1954; Ghent *et al.* 1957) et dans la zone boréale du nord du Québec (Morin 1990, 1994) ont confirmé l'hypothèse proposée par Baskerville (1975) qui stipule que les épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana* (Clem.)) (TBE) et les forêts de sapin baumier peuvent former un système cyclique autorégulateur interdépendant relativement stable à long terme.

Le mécanisme cyclique qui permettrait à la régénération préétablie de sapin de se développer aux dépens des sapins matures serait basé sur une stratégie de reproduction bien adaptée du sapin et sur la récurrence des épidémies (MacLean 1988). En effet, les sapinières possèdent généralement une importante banque de semis capable de survivre pendant de longues périodes sous couvert et d'éviter les dommages causés par une épidémie de TBE. Il a également été démontré que les semis étaient capables de croître rapidement suite à l'ouverture du milieu (Ruel et Huot 1993) et à une disponibilité accrue de la lumière (Parent et Messier 1995).

Malgré les études sur les mécanismes de régénération des forêts de sapin baumier suite aux épidémies de TBE (Ghent *et al.* 1957; Osawa 1994; Kneeshaw et Bergeron 1996) et aux coupes forestières (Hatcher 1960, 1964; Ruel 1992), très peu d'informations proviennent d'études sur la banque de semis des sapinières naturelles situées autour du 50-51<sup>e</sup> parallèle (Morin 1990, 1994).

Or, récemment, 14 banques de semis situées dans cette région ont été caractérisées afin de mieux comprendre les conditions et mécanismes qui permettent l'établissement et la survie des semis suite aux épidémies de TBE (Morin et Laprise 1997). Toutefois, d'importantes questions sur le recrutement d'individus dans ces banques de semis demeurent.

Harper (1977) et Grubb (1977) ont suggéré que les principaux événements qui contrôlent le recrutement de nouveaux individus dans une population végétale surviennent dans la période entourant la dispersion des graines, la germination et l'établissement initial des nouveaux émergents. L'environnement immédiat de ces nouveaux émergents serait d'une importance cruciale afin de mieux comprendre le recrutement d'individus suite à la dissémination naturelle des graines.

Depuis que Harper *et al.* (1961) ont élaboré le concept de microsites favorables (safe-sites), plusieurs auteurs ont tenté d'identifier les facteurs principaux qui contrôlent la germination et l'établissement initial d'individus issus de graines. Parmi les facteurs étudiés, on retrouve l'effet de la densité immédiate des voisins (Fowler 1988; Taylor et Aarssen 1989), des divers lits de germination (Groot 1988; Oswald et Neuenschwander 1993; Fleming et Mossa 1994; Szweczyk et Szwagrzyk 1996), des conditions abiotiques (Houle 1992), de la prédation (Schupp 1988; Whelan *et al.* 1990), ainsi que de la lumière (Li *et al.* 1994).

D'autres auteurs ont tenté de synthétiser les aspects fonctionnels du recrutement dans l'écologie des populations végétales (Schupp et Fuentes 1995; Houle 1995), et en sont venus à la conclusion qu'il y a complexité dans les processus entre la dispersion et le recrutement. Les difficultés proviennent, entre autres, des exigences écologiques des espèces étudiées, des variations annuelles climatiques et de production de graines, de l'instabilité des microsites à demeurer favorable à travers le temps ainsi que de l'interdépendance des facteurs limitant le recrutement. Il a également été signalé que le choix d'une bonne échelle spatio-temporelle d'observation était important et posait des difficultés, et que les forces sélectives qui contrôlent la dynamique des populations végétales sont variables selon les divers stades de développement (Fowler 1988; Eriksson et Ehrlen 1992; Houle 1994).

De plus, les modèles concernant l'efficacité de la dispersion des graines en relation avec la disponibilité des microsites favorables (Janzen 1970; Connell 1971; Hubell 1980; Green 1980,1983; Geritz *et al.* 1984) sont presque tous basés sur l'hypothèse suivante: la survie des individus est meilleure s'ils se retrouvent à une certaine distance de l'arbre mère. En effet, la prédation ainsi que l'attaque des divers pathogènes et la compétition intraspécifique diminueront de façon proportionnelle à la distance entre l'individu et le semencier. Or, l'exactitude de ces modèles développés surtout en forêt tropicale (ou en bordure d'une forêt tempérée) demeure incertaine lorsque qu'il y a un chevauchement des pluies de graines, ce qui est le cas dans les forêts boréales de faible diversité (Houle 1992).

Une question fondamentale concernant à la fois ces modèles et hypothèses demeure: qu'est-ce qui limite le recrutement dans les populations végétales et quels sont les divers processus démographiques qui se succèdent depuis la dissémination de la graine jusqu'à la reproduction de l'adulte ?

Cette étude sur le recrutement d'individus issus de graines dans les banques de semis de sapin baumier dans des sapinières naturelles s'inscrit à l'intérieur d'un projet de recherche à long terme sur les mécanismes de régénération et d'évolution des peuplements forestiers boréaux après épidémies et chablis. L'étude de Morin et Laprise (1997) déjà effectuée dans 14 sapinières boréales a permis d'établir les structures d'âge des semis dans ces peuplements et de démontrer qu'il existait une grande similitude entre les banques de semis. L'hypothèse émise par ces auteurs pour expliquer cette observation est que la banque des semis s'installe et pousse jusqu'à une certaine grosseur correspondant à environ 20 cernes de croissance, puis stagne. Toutefois, ils soulignent la possibilité qu'un renouvellement ou "turnover" survienne également.

L'objectif principal de cette étude est de caractériser une cohorte d'émergents issus de graines, selon une dynamique spatio-temporelle de germination et de survie.

D'une façon plus spécifique, il sera question:

- (a) de vérifier s'il existe des correspondances entre les patrons spatiaux d'abondance des graines et la distribution spatiale des nouveaux émergents, et les individus ayant survécu les deux premières saisons estivales,
- (b) d'identifier et qualifier les microsites (lits de germination et environnement lumineux),
- (c) de mesurer la croissance apicale des nouveaux émergents en fonction de la lumière.

Étant donné qu'au printemps en forêt boréale les lits de germination sont généralement saturés d'eau (effet de la fonte des neiges), nous nous attendons à ce que l'abondance et la distribution spatiale des graines contrôlent directement les patrons d'abondance des nouveaux émergents dans les banques de semis sous couvert.

Nous posons également l'hypothèse que le concept de microsites favorables peut s'exprimer à travers la nature des divers lits de germination. Nous pensons que leurs capacités de rétention de l'eau serait, vraisemblablement, la caractéristique par laquelle on pourrait expliquer le succès de l'établissement initial de nouveaux émergents issus de graine.

## **CHAPITRE II**

### **MATÉRIEL ET MÉTHODES**

### 3.1 RÉGION ÉTUDIÉE

Cette étude a été effectuée dans quatre placettes-échantillons permanentes situées près du 50<sup>e</sup> parallèle (72°35'; 49°48'), à une centaine de kilomètres au nord du Lac Saint-Jean (figure 1). Selon la carte des régions écologiques de Thibault (1987), cette région se situe dans la zone boréale, dans le domaine de la pessière noire à mousse (#12b). Le secteur est dominé par des peuplements de *Picea mariana* (Mill.) BSP comportant plusieurs vastes îlots d'*Abies balsamea* (L.) Mill.. La végétation de ces sapinières se compare à celle de la zone de la sapinière à bouleau blanc (Grandtner 1966). Les données climatiques pour cette région proviennent de la station météorologique de Chibougamau, située sensiblement à la même latitude de la région étudiée. La température moyenne annuelle est de -0,7°C (de -19,4°C en janvier à 15,8°C en juillet), la moyenne annuelle des précipitations sous forme de pluie est de 65,1 cm et de 356,6 cm sous forme de neige (Environnement Canada 1992).

Les sapinières étudiées sont constituées de peuplements vierges d'*Abies balsamea* (L.) Mill. qui n'ont pas subi de coupes forestières et n'ont pas été protégées des épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (TBE). Le choix des quatre sapinières a été effectué selon des regroupements basés sur leurs structures d'âge, leurs courbes de croissance et la relation écologique de ces deux paramètres avec les épidémies de la TBE (Morin 1994). De cette façon, trois quadrats de 20m x 20m ont été positionnés dans une sapinière à structure d'âge équiennne unimodale associée à l'épidémie ayant sévi autour de 1944-1953 (LI26), dans deux sapinières associées à l'épidémie de 1909-1923 (LI23 et

LI24), et un autre dans une sapinière à structure d'âge bimodale associée aux deux épidémies successives de 1909-1923 et 1944-1953 (LI20) (tableau I).

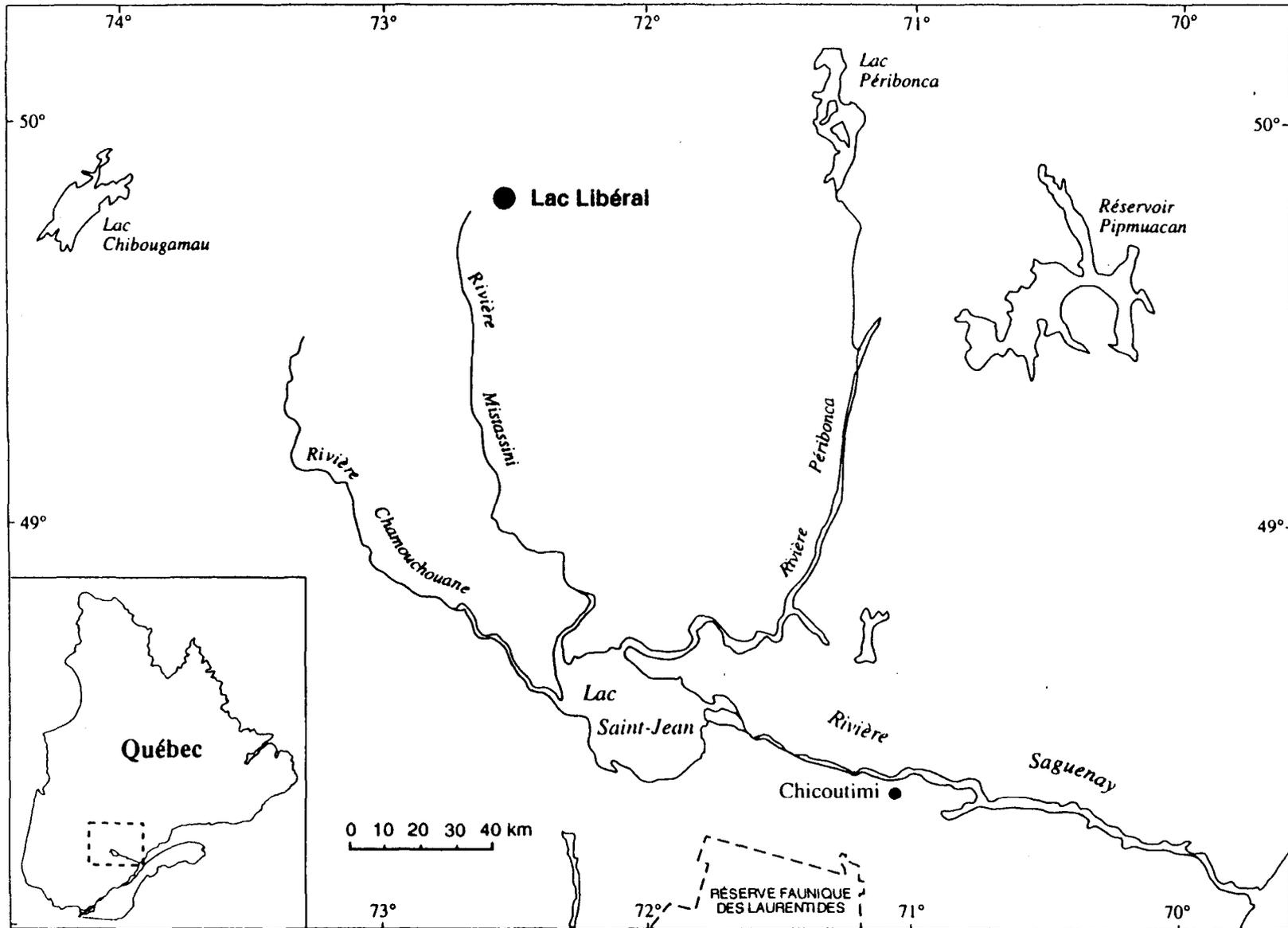


Figure 1: Localisation de la région étudiée

Tableau I: Caractéristiques écologiques des quatre sites à l'étude (modifié de Morin et Laprise 1997)

	Site LI20	Site LI23	Site LI24	Site LI26
Année moyenne d'établissement des arbres	1922	1841	1883	1934
Épidémie d'origine	1909-1923 1944-1953	1909-1923	1909-1923	1944-1953
Structure d'âge	bimodale	unimodale	unimodale	unimodale
Densité totale (tiges/ha)	7600	1675	2475	17150
Densité de sapin baumier (tiges/ha)	7300	1475	2325	16400
Surface terrière sapin baumier (%)	80	86	76	91

### 3.2 TERMINOLOGIE

Harper *et al.* (1961) ont proposé le terme "safe site" (microsite favorable) afin de décrire un endroit propice à la germination et à l'établissement. Toutefois, plusieurs endroits peuvent s'avérer propice à la régénération. Ainsi, il est possible de classer de tels microsites selon leur degré d'efficacité (probabilité de germination et de survie). Dans cette étude, le terme favorable n'implique pas un jugement antérieur de la qualité d'un microsite; un microsite favorable est simplement un lieu où la survie des semis s'est avérée être relativement meilleure. Le terme établissement initial fait allusion à la population de semis ayant survécu deux saisons estivales après la germination.

### 3.3 PLUIE DE GRAINES

Vingt-cinq trappes à graines de 23,5 cm de diamètre ont été systématiquement positionnées à l'intérieur des quatre quadrats. Les trappes ont été fabriquées à partir de chaudières en acier galvanisé et recouvertes d'un grillage (maille de 12mm) afin d'empêcher la prédation par les rongeurs. Un tissu a été placé à l'intérieur afin de capter les graines. Quatre récoltes (22 sept., 6 et 20 oct. 1994, et 5 juin 1995) ont été effectuées afin de dénombrer les semences disséminées lors de la période allant de l'automne 1994 jusqu'au printemps 1995. Puisqu'il est généralement admis que le sapin baumier ne possède pas une banque de graines persistante dans le sol (Thomas et Wein 1985; Houle et Payette 1991), les semences distribuées dans cette fenêtre temporelle constituaient, en somme, la ressource première pour la germination de la cohorte de semis ayant émergé au printemps 1995. De plus, une étude préalable sur la germination *in vivo* des graines de sapin baumier récoltées dans nos sites, a déterminé un pourcentage de germination de 35% (communication personnelle (H. Morin)).

### 3.4 ÉMERGENCE DES SEMIS

Afin d'effectuer le suivi démographique de la cohorte de nouveaux émergents, trente-deux sous-quadrats de 60cm x 60cm ont été systématiquement disposés en quinconce à l'intérieur de chaque quadrat de 400m<sup>2</sup>. De cette façon, chaque sous-quadrat se situait à environ un mètre d'une trappe à graines. Le recensement de la population d'émergent a été effectué à toutes les deux

semaines du début juin à la mi-novembre pour les années 1995 et 1996. La mortalité d'un individu a été déclarée lorsque celui-ci était disparu ou retrouvé en décomposition avancée au sol. Ceci a permis de déterminer le pourcentage de semis ayant survécu à la fin de la période d'échantillonnage, soit:

$$\% \text{ survie} = (\text{nb. semis survivant} / \text{nb. semis total ayant germé}) \times 100.$$

Les semis ont été cartographiés et associés aux divers lits de germination sur lesquels ils se trouvaient. La superficie occupée par chaque lit de germination a été établie par évaluation visuelle. De plus, la longueur de la première pousse apicale a été mesurée pour chaque semis ayant survécu à la fin de la saison de croissance de l'année 1996.

Les divers lits de germination ont été classés de façon à couvrir toutes les associations possibles que l'on retrouvait sur le sol forestier rencontré soit, la litière, le bois décomposé, le bois non décomposé, les mousses hypnacées sur la litière, le bois décomposé ou non décomposé, ainsi que la sphaigne sur la litière, sur le bois décomposé ou non décomposé. Le bois était considéré en décomposition si l'on pouvait y enfoncer un doigt jusqu'à 3 à 5 cm de profondeur.

### **3.5 ENVIRONNEMENT LUMINEUX**

L'environnement lumineux a été déterminé selon la méthode élaborée par Messier et Puttonen (1995) et Parent et Messier (1995). Des lectures instantanées ( $Q_0$ ) à main levée, prises au centre de chaque sous-quadrat à 15

cm du sol, ont été effectuées à l'aide d'un senseur Quantum Li-190SB (LI-COR Inc., États-Unis) lors d'une journée complètement nuageuse. Un second senseur, prenant des données en continu, a été placé dans un site ouvert adjacent afin de déterminer la lumière incidente ( $Q_i$ ). Le pourcentage de la densité du flux photonique photosynthétisant (%DFPP) représente la proportion moyenne journalière de lumière incidente reçue en chaque point sous le couvert végétal et est obtenu de la façon suivante:  $\%DFPP = (Q_o/Q_i) \times 100$ . Les lectures ont été faites à la mi-août 1996.

### **3.6 ANALYSES STATISTIQUES**

La distribution spatiale de la pluie de graines dans les quatre sapinières a été évaluée par le coefficient d'autocorrélation "I de Moran" (Legendre et Fortin 1989). Ce coefficient représente, en quelque sorte, l'équivalent spatial d'un coefficient de corrélation de Pearson puisqu'il varie de -1 à +1, et que la valeur représentant l'absence significative d'autocorrélation spatiale se situe près de zéro (Oden et Sokal 1986). Le coefficient de corrélation "I de Moran" est calculé avec des classes de distance entre les centroïdes des trappes à graines. Les valeurs obtenues par classe de distance se représentent graphiquement sur un corrélogramme. Le tracé du corrélogramme permet d'évaluer l'échelle des agrégats (Legendre et Legendre 1984). L'intervalle de classe utilisé pour les quatre sites était de 5 mètres.

Des coefficients de corrélation linéaire de Pearson ( $r$ ) ont été calculés afin de vérifier s'il y avait une correspondance entre les patrons d'abondance des graines estimés à l'échelle des sous-quadrats et l'abondance de semis émergents et survivants à la fin de la période d'échantillonnage. La quantité de graines estimée dans un sous-quadrat a été calculée à partir de la quantité de graines retrouvées dans la trappe la plus proche ( $\approx 1$  mètre). Les coefficients de Pearson, ainsi que les valeurs de probabilités des coefficients, ont été calculés à l'aide du logiciel Systat 5.2 (1992).

Afin de déterminer si certains lits de germination étaient de meilleure qualité pour l'émergence des semis, l'analyse de conformité d'une distribution observée à une distribution théorique "test-G" a été utilisée (Sokal et Rohlf 1981). La distribution théorique, formulée comme hypothèse extrinsèque, a été déterminée à partir du nombre de graines estimées sur la surface totale de chaque lit de germination. Cette estimation a été effectuée à partir de l'abondance des graines dénombrées précédemment dans les trappes à graines.

Le "test-G" a également été utilisé afin de vérifier si certains lits de germination étaient de meilleure qualité pour l'établissement initial des semis. Cette fois, les distributions confrontées dans l'analyse représentaient le nombre de semis morts et survivants sur chaque lits. De cette manière, il était possible de vérifier si les proportions se ressemblaient. Lorsque l'écart entre les répartitions était trop élevé pour être attribué aux fluctuations d'échantillonnage, l'approche par comparaison simultanée de plusieurs échantillons (STP: Simultaneous Test

Procédure, Sokal et Rohlf 1981) a été utilisée afin de déterminer quels groupes d'échantillons étaient homogènes et quels groupes étaient significativement différents des autres.

Les analyses de variance à un et deux critères ont été retenues afin de comparer les moyennes du pourcentage de DFPP, du nombre de graines, du nombre de semis émergents et survivants, du nombre de semis survivants en fonction de 8 classes de lumière (déterminé selon la règle de Sturge, Scherrer 1984), et de la longueur de la pousse apicale en fonction du type de lit de germination et de trois classes de pourcentage de DFPP (0 - 20; 20 - 40; 40 - +) pour chaque site. Lorsque nécessaire, des analyses de comparaisons multiples de Tukey ont permis de regrouper les moyennes lorsqu'elles étaient déclarées significativement différentes.

Suite à une transformation logarithmique, un modèle de régression linéaire a été utilisé pour expliquer la relation entre la longueur de la pousse apicale et le pourcentage de DFPP.

Toutes les analyses statistiques ont été effectuées sur le logiciel Systat (1992) à l'exception de l'analyse d'autocorrélation spatiale qui a été effectuée à l'aide du progiciel "R" de Legendre et Vaudor (1991).

**CHAPITRE III**

**RÉSULTATS**

#### 4.1 CARACTÉRISTIQUES DES SAPINIÈRES

Les caractéristiques de dispersion, d'émergence et de survie sont présentées au tableaux II. Le tableau III indique la superficie occupée par les différents lits de germination dans les quatre sites à l'étude. Des différences significatives entre les moyennes sont observées pour: le nombre de graines / m<sup>2</sup>, le nombre de semis total / m<sup>2</sup> émergents au printemps 1995, le nombre de semis / m<sup>2</sup> ayant survécu jusqu'à l'automne 1996, ainsi que le pourcentage de DFPP entre les quatre sites.

Tableau II: Moyenne calculée de l'abondance de la pluie de graines, de l'émergence et de la survie du sapin baumier, et pourcentage de la densité du flux photonique photosynthétisant (%DFPP) pour les quatre sites étudiés (moyennes calculées à partir des 32 sous-quadrats).

	Site LI20	Site LI23	Site LI24	Site LI26
Graines / m <sup>2</sup> (Aut.94 - Prin.95)	4747 <sup>a</sup>	4593 <sup>a</sup>	1115 <sup>b</sup>	6192 <sup>c</sup>
Émergents 1995 / m <sup>2</sup>	170 <sup>a</sup>	47 <sup>b</sup>	33 <sup>b</sup>	324 <sup>c</sup>
Survivants 1996 / m <sup>2</sup>	23 <sup>a</sup>	5 <sup>b</sup>	6 <sup>b</sup>	15 <sup>c</sup>
% DFPP	6,04 <sup>a</sup>	11,17 <sup>b</sup>	37,00 <sup>c</sup>	2,83 <sup>a</sup>

(les lettres identiques signifient qu'il n'y a pas de différences significatives au niveau des moyennes.)

Les moyennes du pourcentage de DFPP se sont avérées significativement différentes pour trois des quatre sites. Ainsi, les quatre banques de semis représentaient trois environnements lumineux distincts, soit: un site fermé (LI26), deux sites intermédiaires (LI20; LI23) et un site ouvert (LI24). Dans le tableau III le terme "mousses" indique l'ensemble des mousses hypnacées retrouvées sur le sol.

Tableau III: Superficie occupée par les différents lits de germination dans les 32 sous-quadrats pour les quatre sites à l'étude.

Lits	Site LI20 (m <sup>2</sup> )	Site LI23 (m <sup>2</sup> )	Site LI24 (m <sup>2</sup> )	Site LI26 (m <sup>2</sup> )
A: Sphaignes+mousses sur bois décomposé	0	0	0,15	0
B: Sphaignes sur sol	0,3	0	1,86	0,02
C: Bois décomposé	0,29	0,02	0,22	0,07
D: Sphaignes sur bois décomposé	0	0	0,21	0
E: Mousses sur bois décomposé	1,43	1,08	1,36	3,26
F: Sphaignes+mousses au sol	0,06	0	0,18	0,15
G: Mousses sur roche	0,36	0,97	0	0
H: Mousses sur bois non décomposé	0,23	0,18	0,12	0,23
I: Mousses sur sol	8,45	8,94	5,69	6,32
J: Sol (litière)	0,33	0,17	0,81	1,42
K: Bois non décomposé	0	0,13	0,91	0,03
Z: Improductif	0,07	0,03	0,01	0,02
<b>Total</b>	<b>11,52</b>	<b>11,52</b>	<b>11,52</b>	<b>11,52</b>

## 4.2 PLUIE DE GRAINES

La pluie de graines associée à l'émergence de la cohorte de 1995 variait de 1115 à 6192 graines/m<sup>2</sup>.

Les corrélogrammes associés aux analyses d'autocorrélation sont présentés à la figure 2. Les coefficients "I de Moran" n'étaient pas significatifs ( $p > 0,05$ ) pour aucune des classes de distance. De plus, les courbes ne présentent pas de fluctuations majeures. Ainsi, les corrélogrammes indiquent qu'il n'y a pas de structure spatiale contagieuse dans les patrons d'abondance des graines distribuées lors de la période allant de l'automne 1994 jusqu'au printemps 1995.

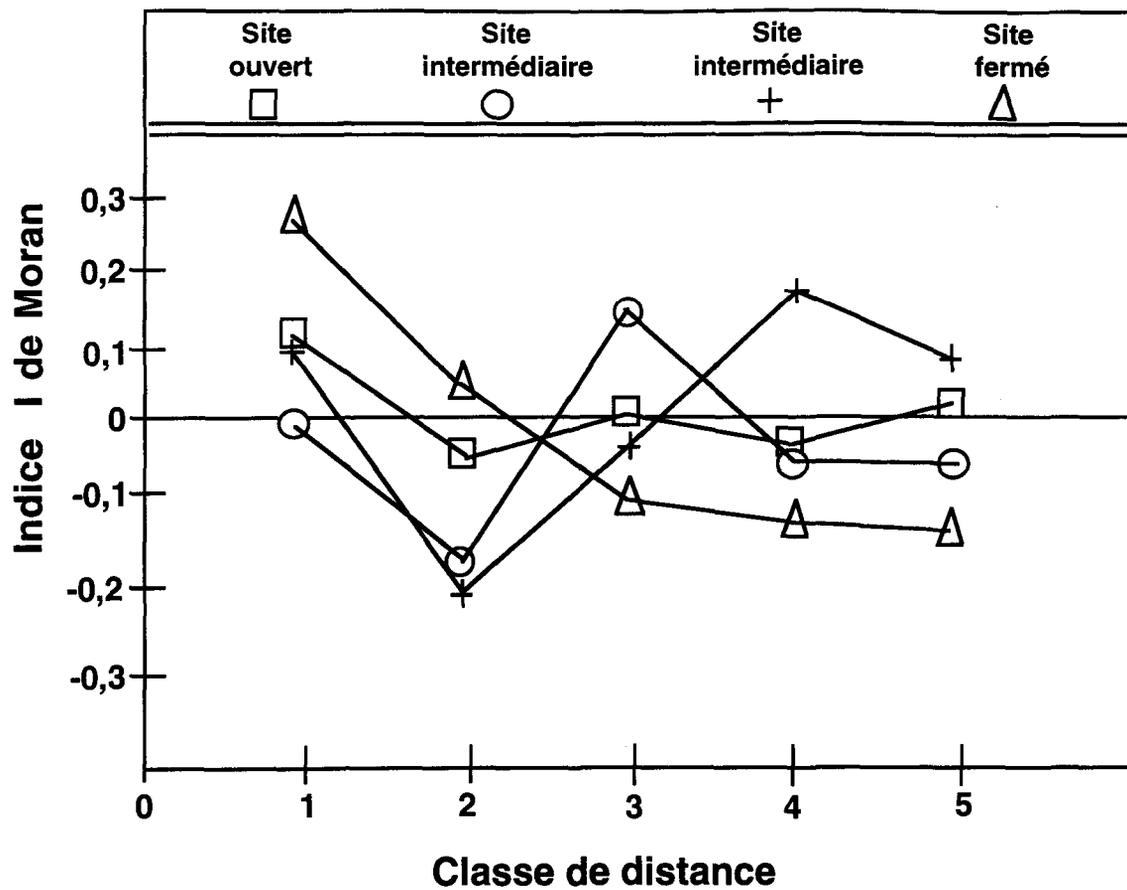


Figure 2: Corrélogrammes de l'indice "I de Moran" (les coefficients calculés ne sont pas significativement différents de zéro pour aucune des classes de distance ( $p > 0,05$ )).

### 4.3 DÉMOGRAPHIE DES SEMIS

Le suivi démographique a permis de mettre en évidence la dynamique de germination et de mortalité de la cohorte de semis de sapin baumier (figure 3). Pour les quatre sites, l'abondance maximale de semis germés a eu lieu le 3 juillet 1995, alors que la plus grande mortalité se situait le 14 août 1995. Puisque le suivi démographique n'a pu être réalisé pour la période hivernale, l'abondance de la mortalité des semis a été cumulée et rapportée au printemps 1996.

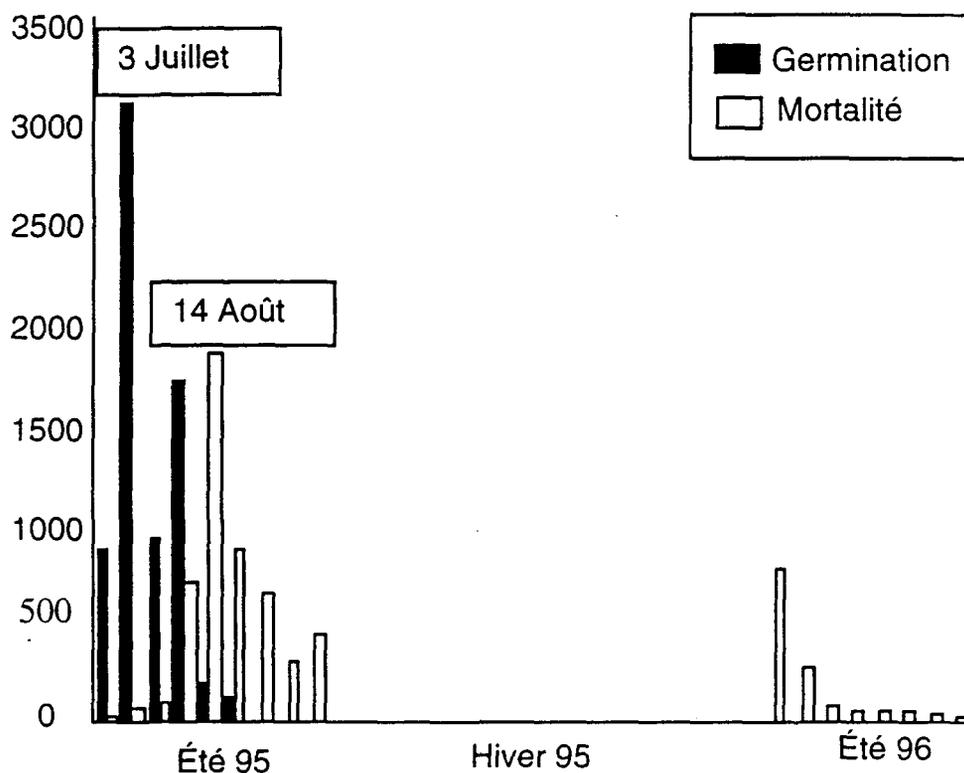


Figure 3: Dynamique de germination et de mortalité des semis de sapin baumier pour les quatre sites.

Les courbes de survie des quatre cohortes de semis démontrent une même tendance, soit une mortalité rapide immédiatement après la période de germination suivie d'une diminution de la mortalité avec le temps (figure 4). Les pourcentages de survie ont été calculé en rapportant le nombre de semis observé (à une certaine date suivant la fin de la période d'émergence) sur le nombre total d'émergent. La fin de la germination représente le moment où aucune émergence n'a pu être observé sur le terrain. L'analyse de proportion de  $\chi^2$  effectuée à la dernière date du suivi démographique démontre qu'il y a une différence significative ( $p < 0,001$ ) entre les pourcentage de survie pour le site ouvert (LI24), les sites intermédiaires (LI20 et LI23 qui ne sont pas significativement différents entre eux) et le site fermé (LI26). Les poucentage de survie, à cette dernière date, étaient de 18,18 %, 13,53 %, 10,64% et 4,63 %, respectivement.

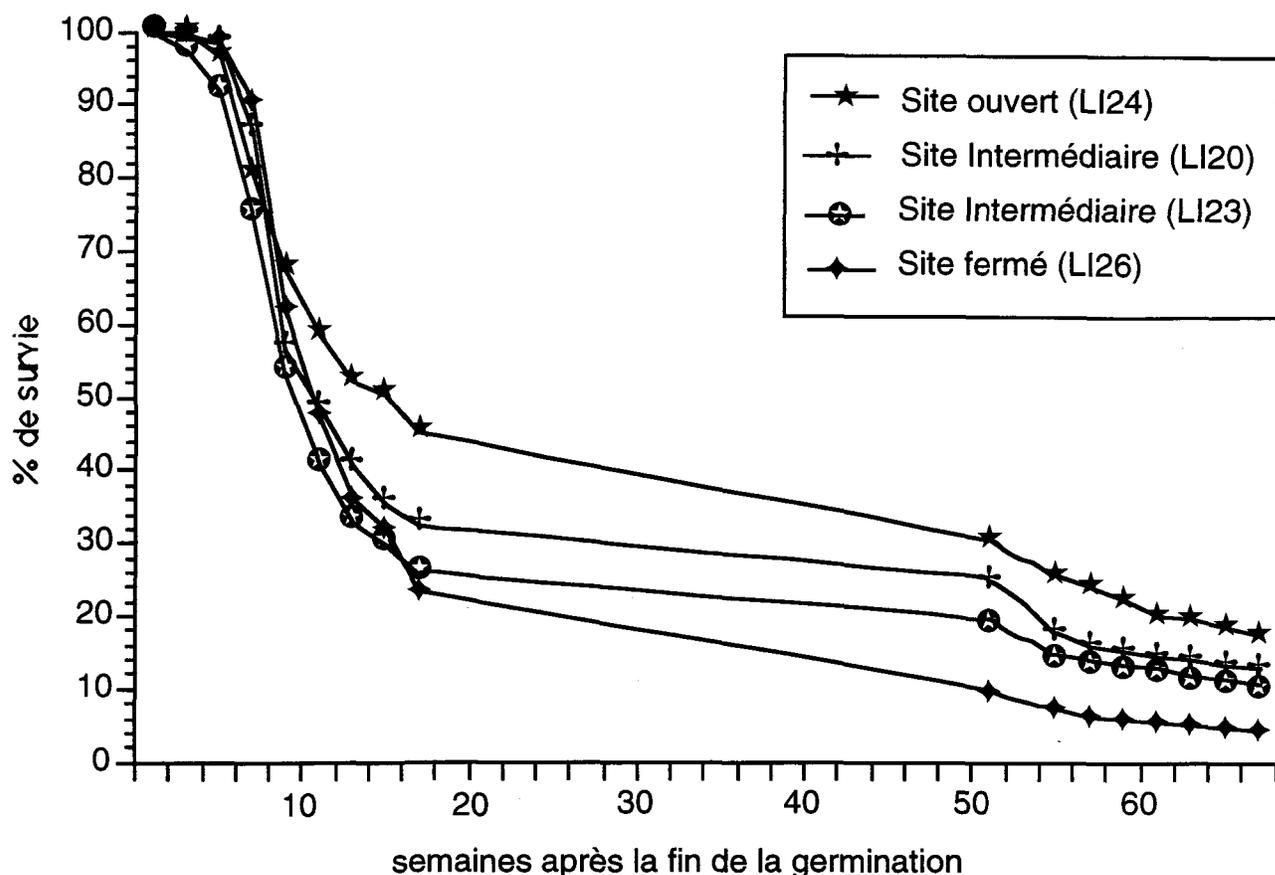


Figure 4: Courbes de survie des cohortes de semis de sapin baumier dans les quatre sites (n.b. les courbes débutent à 99.5%, car il y avait une certaine mortalité avant la fin de la période d'émergence.)

Les relations d'abondance entre le nombre de graines estimées et le recrutement sont déterminées à l'échelle des sous-quadrats et représentent le degré de correspondance entre les deux variables pour chaque site. La notion de correspondance fait référence à une corrélation positive significative entre la distribution des graines dans un sous-quadrat et le nombre de semis ayant germé et/ou survécu dans ce même lieu. Les coefficients de corrélation de Pearson ( $r$ ) sont présentés au tableau IV et représentent l'intensité de la relation linéaire calculée à partir des 32 sous-quadrats. Pour la germination, il y a une

relation significative de moyenne intensité dans trois des quatre sites, soit les deux sites intermédiaires (LI20 et LI23) et le site fermé (LI26). Cette relation s'estompe avec le temps, puisque seul un site intermédiaire (LI23) a conservé une relation significative entre les patrons spatiaux d'abondance des graines et l'abondance des semis survivants à la fin de la période d'échantillonnage (établissement initial).

Tableau IV: Coefficients de corrélation de Pearson (r) entre le nombre de graines estimées et le recrutement (à l'échelle du sous-carré).

<b>Stade de développement</b>	<b>Site ouvert (LI24)</b>	<b>Site intermédiaire (LI20)</b>	<b>Site intermédiaire (LI23)</b>	<b>Site fermé (LI26)</b>
Germination	0,081	0,459***	0,571***	0,447*
Établissement initial	0,394	0,173	0,519**	0,258

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

#### 4.4 LES MICROSITES FAVORABLES

Les deux analyses de conformité des distributions effectuées pour la germination et l'établissement initial ont réfuté l'hypothèse de départ selon laquelle la distribution théorique est conforme à la distribution observée ( $p < 0,001$ ). L'approche par comparaison simultanée de plusieurs échantillons (STP: Simultaneous Test Procedure, Sokal et Rohlf 1981) a permis de déterminer quels groupes d'échantillons étaient homogènes et quels étaient significativement différents des autres (figure 5). Les variations des pourcentages de survie sont très faibles pour la germination des semis. La sphaigne sur le sol constituait le meilleur microsite. Huit pourcent des graines qui sont tombées sur ce type de lit ont germé. Les mousses associées à la roche et/ou au bois non décomposé ainsi que le bois non décomposé au sol forment un regroupement statistiquement semblable et représentent les lits de germination les moins favorables. En effet, seulement 0,7 %, 1,17 % et 1,85 % des graines tombées sur ces lits ont réussi à germer.

Le procédé de regroupement des lits selon leur qualité relative, en ce qui concerne l'établissement initial, a permis de réaliser trois groupes significativement distincts. Le groupe de lits de germination classé comme étant le plus favorable pour la survie comporte principalement les sphaignes associées ou non au bois en décomposition, et le bois en décomposition. Ainsi, 23 à 37,5 % respectivement des semis ayant germé sur ces lits ont survécu jusqu'à la fin de la période d'échantillonnage.

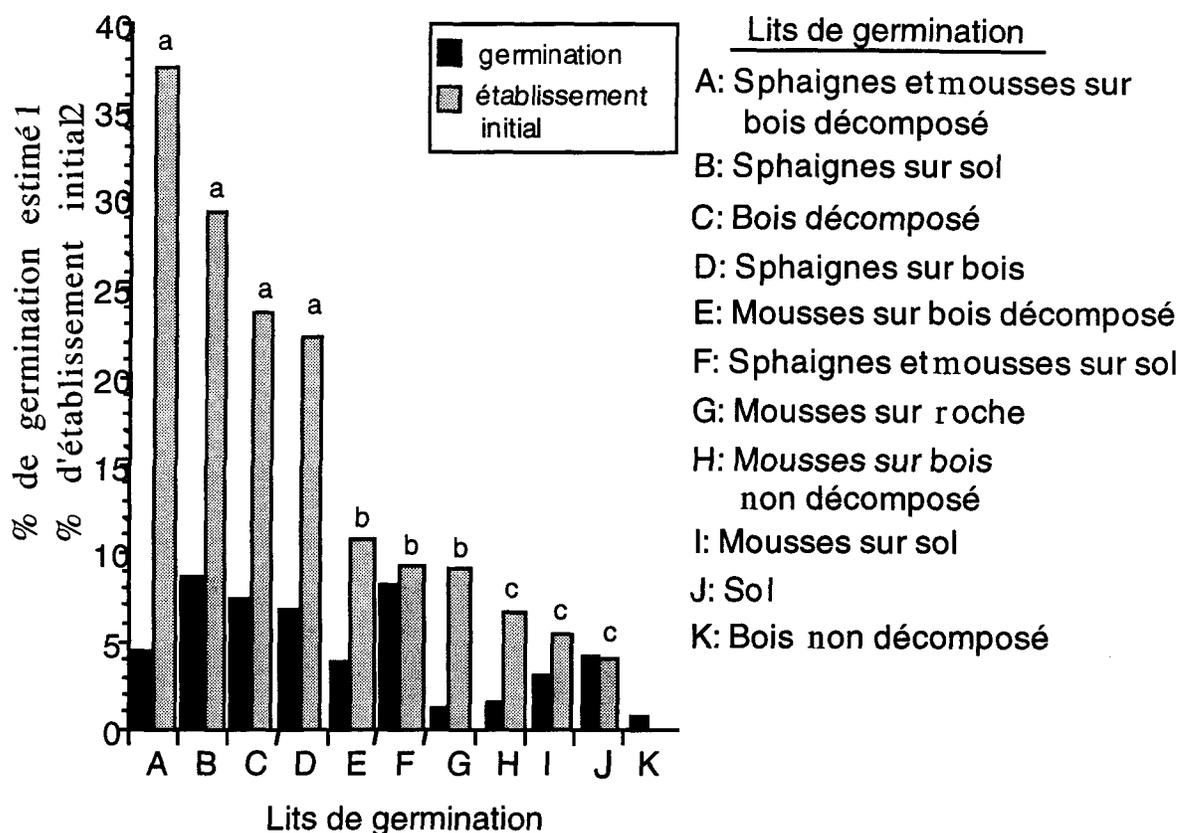


Figure 5: Indice relatif de la qualité des lits de germination (1: % du nombre d'émergents / nombre graines estimées, et 2: % du nombre semis survivants / nombre émergents; les lettres identiques indiquent les groupes où les pourcentages ne sont pas significativement différents ( $p < 0,001$ )).

#### 4.5. L'ENVIRONNEMENT LUMINEUX

Après avoir regroupé les 128 mesures de pourcentage de DFPP en 8 classes, il a été possible de déterminer le pourcentage de survie des semis associé à celles-ci (figure 6). L'analyse de variance, suivie d'une analyse de comparaisons multiples de Tukey, ont permis de déterminer que les deux classes extrêmes de lumière (0-7,3 et 51,1-58,4) présentaient une survie significativement inférieure aux autres.

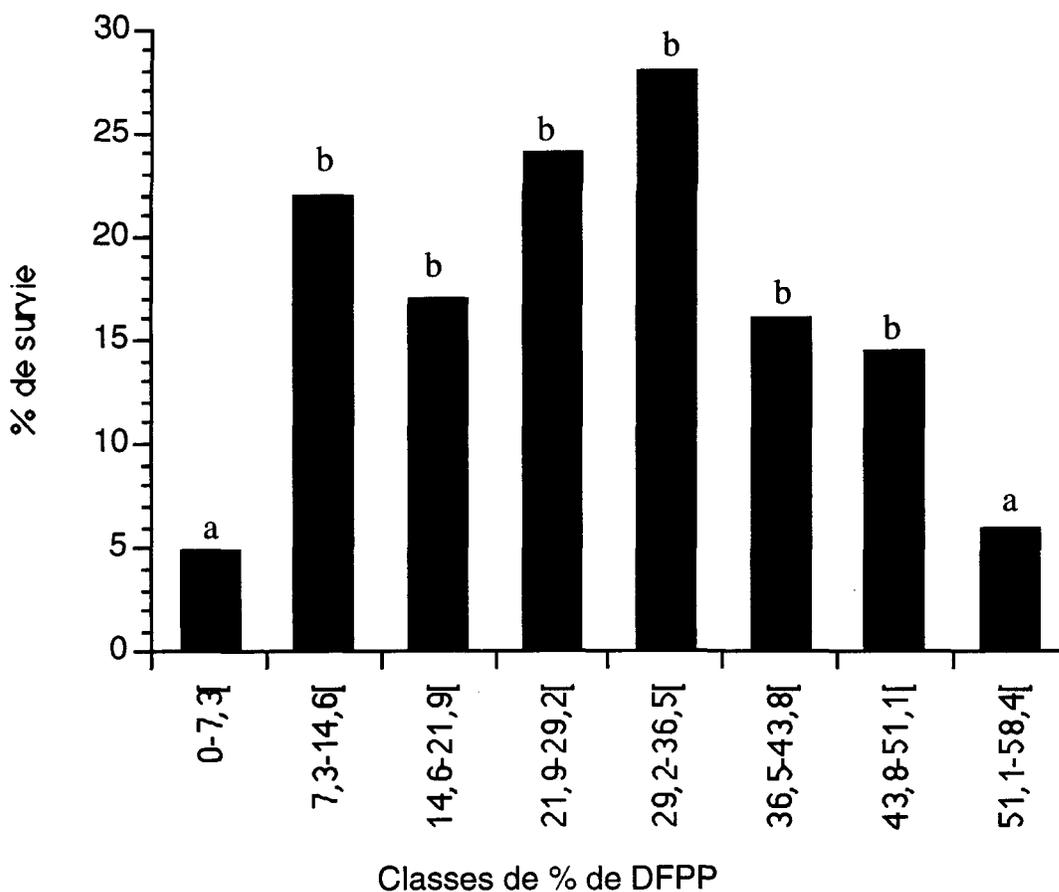


Figure 6: Distribution du pourcentage de survie calculé pour les classes de pourcentage de DFPP (les lettres identiques indique les groupes où les pourcentages de survie ne sont pas significativement différents ( $p < 0,001$ )).

La relation entre la longueur de la pousse apicale et le pourcentage moyen journalier de DFPP est représentée à la figure 7. Ce n'est qu'à la deuxième saison de croissance que le bourgeon apical a débourré et que la longueur de la pousse apicale a pu être mesurée. Ainsi, la longueur totale de la première pousse apicale que produit un semis en conditions naturelles est significativement corrélée ( $R^2=0,31$ ;  $p<0,001$ ) avec la DFPP mesurée. Cependant, entre 1,56 et 15% de DFPP, la longueur de la pousse apicale ne semble pas être fortement influencée par la DFPP. Ce n'est qu'au delà de 15% de DFPP que l'on peut voir la relation entre les paramètres étudiés.

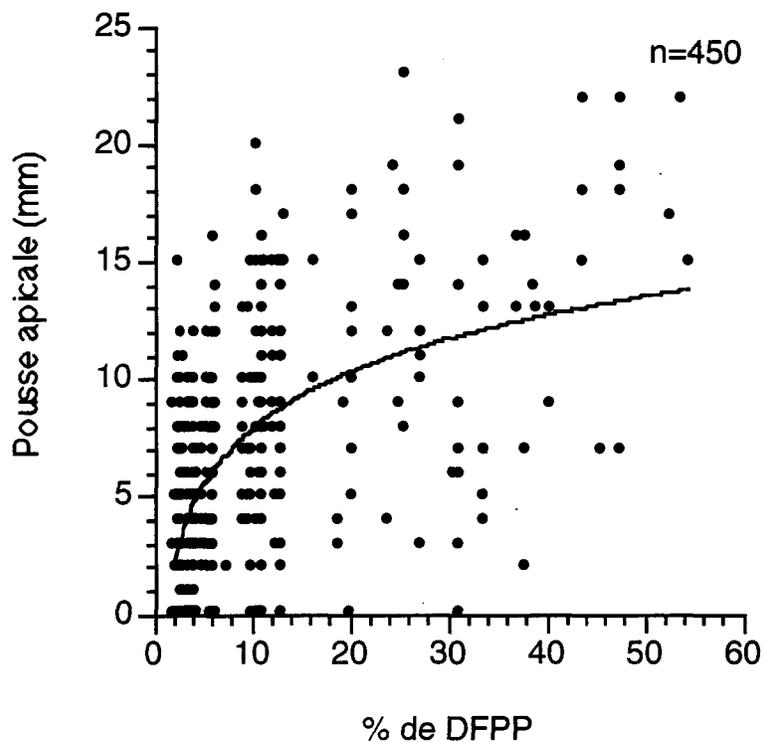


Figure 7: Relation entre la longueur de la première pousse apicale et le pourcentage moyen journalier de DFPP chez les émergents de la cohorte de 1995 ( $y= 3,46 \ln(x) + 0,0051$  :  $R^2=0,31$   $p<0,001$ ).

L'analyse de variance à deux critères a également signalé l'importance de l'environnement lumineux pour la croissance de la pousse apicale. La moyenne des longueurs des pousses était significativement différente ( $p < 0,001$ ) et supérieure pour la classe 40-60 % de DFPP. Par contre, les moyennes des pousses n'étaient pas significativement différentes selon les divers lits de germination ( $p = 0,24$ ).

#### **4.7. DYNAMIQUE DES BANQUES DE SEMIS**

Les figures 8a et 8b montrent l'abondance des semis de sapin baumier (0-25cm.) dans les banques de semis. La figure 8a représente l'évolution des populations lorsque l'on ne considère pas les nouvelles recrues issues de la cohorte de 1995. La mortalité est faible et suit une même tendance pour les quatre sites. Par contre, si l'on considère le recrutement (figure 8b), la dynamique des banques de semis se modifie considérablement. On assiste ainsi à une augmentation importante du nombre d'individus dans les populations la première année, puis à une diminution la deuxième année. De cette manière, le nombre de semis est passé de: 69 à 314 pour le site LI20, 144 à 176 pour le site LI23, 12 à 76 pour le site LI24, et 93 à 216 pour le site LI26. Ces variations correspondent à des gains (en 1996) de 22 %, 43 %, 16 % et 43 % respectivement.

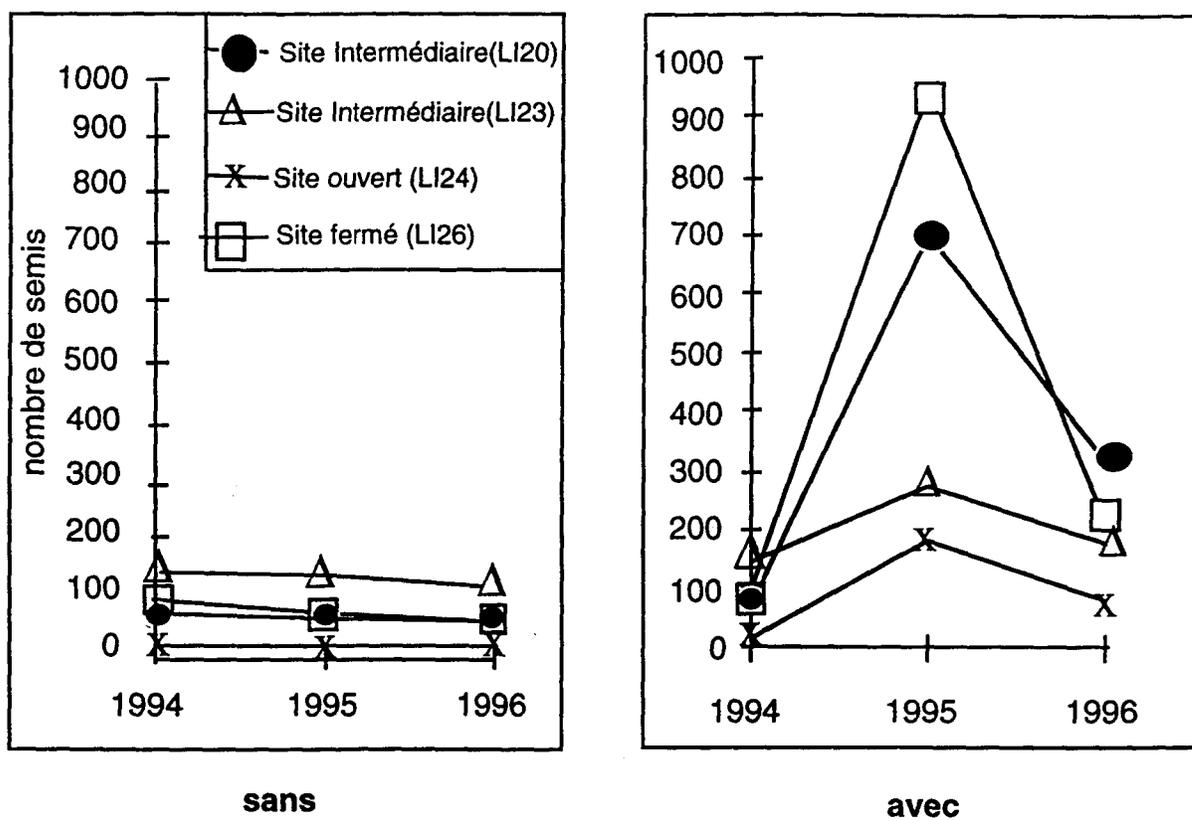


Figure 8: Abondance des semis (0-25cm) de sapin baumier sans (a) et avec (b) la cohorte d'émergent de 1995, dans les quatre banques de semis sous couvert.

**CHAPITRE IV**

**DISCUSSION**

L'abondance de graines disséminées dans la période allant de l'automne 1994 jusqu'au printemps 1995 variait de 1115 à 6192 graines/m<sup>2</sup> pour les quatre sites. Ces résultats indiquent que la production de graines dans les sapinières échantillonnées correspondait à une bonne année semencière. En effet, pour une période couvrant 37 années, Ghent (1958) a retrouvé une moyenne annuelle de production de graines de 1950 graines/m<sup>2</sup> pour les bonnes années.

Les analyses d'autocorrélation spatiale ont démontré qu'il n'y avait pas d'agrégation spatiale au niveau des patrons d'abondance des graines. Ceci signifie que, pour un intervalle de distance de 5 mètres, la distribution des graines était aléatoire. Ces résultats peuvent être expliqués par le fait que l'étude se déroulait dans des segments de la forêt où l'on observait une grande quantité de semenciers uniformément distribués. Toutefois, certaines études ont démontré que l'abondance des graines de conifères pouvait diminuer en fonction de la distance depuis l'arbre mère quand la densité est plus faible (Geritz *et al.* 1984; Filion et Morin 1996).

Les courbes de la dynamique temporelle de germination et de mortalité démontrent que les quatre cohortes ont évolué d'une façon similaire à travers le temps. La germination et la mortalité semblent être circonscrites à l'intérieur de deux fenêtres temporelles bien précises: la première associée au printemps pour la germination et la seconde associée au début des conditions d'extrême chaleur estivale rencontrées par les plantules, ce qui a pour effet d'augmenter la mortalité. Ces observations appuient les études antérieures qui ont démontré que la température et la disponibilité en eau des lits de germination sont des

nombre de semis qui germent dans un environnement où l'eau n'est pas un facteur limitant au printemps.

Par contre, trois groupes significativement distincts de lits de germination sont mis en évidence lors des analyses effectuées sur les proportions d'individus ayant survécus à la fin de la période d'échantillonnage (figure 4). Le meilleur groupe était constitué de quatre lits reconnus comme étant des indicateurs de l'humidité du sol et ayant une bonne capacité de retenir l'eau, c'est-à-dire les sphaignes associées ou non au bois en décomposition, et le bois en décomposition (Arnott 1968). La présence de tels lits de germination sont d'autant plus importants pour le sapin baumier puisqu'il ne semble posséder que très peu de mécanismes pour compenser le stress hydrique causé par les périodes d'assèchements intenses (Thomas et Wein 1984). De plus, ces auteurs ont trouvé qu'en bas âge, le sapin était largement restreint aux sols continuellement humides. Les résultats de Szewczyk et Szwagvzyk (1996) ont également démontré que le bois en décomposition créait de meilleures opportunités pour la régénération du sapin baumier. Ils conclurent que ce lit de germination pouvait significativement influencer la composition des espèces retrouvées dans les peuplements mixtes.

Le dispositif expérimental utilisé dans cette étude ne permettait pas de vérifier si le groupe de "bons lits de germination" se distribuait selon un gradient lumineux, parce que la surface d'échantillonnage couvrant les 32 sous-quadrats n'était pas assez importante. Par contre, nous savons que la banque de semis la plus éclairée (LI24) possédait une plus grande surface totale de ces lits, et que la banque de semis la moins éclairée (LI26) en possédait moins (tableau II). Nous

savons également que la banque de semis la plus éclairée présentait un meilleur taux de survie que la banque la moins éclairée. Ainsi, ces observations semblent indiquer qu'il existe une certaine relation entre la disponibilité lumineuse, la distribution des "bons lits de germination" et le succès éventuel de l'établissement initial d'individus issus de graines. Cependant, aucune étude n'a été effectuée sur les effets synergiques de ces différents facteurs. Il est également possible que le degré d'impact de la tbe influence le % de survie des semis. Ainsi, un milieu où la tbe a eu le plus d'impact sera plus éclairé et possédera plus de bois décomposé au sol. Toutefois, cette étude n'a pas quantifié d'une façon directe le degré d'impact.

Le lien observé entre l'environnement lumineux et le faible taux de survie du site fermé (LI26) s'exprime également à travers les résultats présentés à la figure 6. En effet, on observe une faible survie des individus dans la plus petite classe de lumière (0-7,3 %DFPP). Par contre, la faible survie significative de la dernière classe de lumière (51,1 - 58,4 %DFPP) suggère qu'au delà d'un certain seuil de lumière, la survie des nouveaux émergents diminue. Ces résultats supportent ceux de McLaren et Janke (1996) qui démontrent qu'une fermeture de 40 à 80 % de la canopée est bénéfique pour la germination et la survie des jeunes semis.

L'analyse de régression effectuée sur la longueur de la première pousse apicale en fonction du pourcentage moyen journalier de DFPP suggère que l'environnement lumineux est en partie responsable de la croissance des pousses apicales. Toutefois, la relation est très faible et n'est apparente que

pour les 15 % de DFPP et plus. Très peu d'études ont été effectuées sur la croissance de la première pousse apicale du sapin baumier en forêt naturelle. Toutefois, les expériences de Logan (1969) ont démontré qu'un minimum de 10% d'irradiation solaire était nécessaire pour le bon développement des semis de sapin baumier âgés de 9 années. Similairement, Osawa (1994) a trouvé qu'une ouverture de 20% de la canopée produisait des jeunes semis de taille significativement supérieure.

Le suivi démographique de quatre cohortes d'émergents de sapin baumier a permis d'établir le taux de recrutement d'individus dans les banques de semis sous couvert. Les résultats suggèrent que le recrutement, suite à une forte année semencière, demeure limité. L'entrée de nouvelles recrues dans les banques de semis a modifié la dynamique de ces populations, de façon à ce que l'on observe une augmentation du nombre total d'individus et non un dépérissement des banques de semis (figures 8a et 8b). Cependant, il demeure possible que le taux de mortalité de ces nouvelles recrues dans les années à venir puisse différer de celui des individus déjà installés sous couvert depuis plusieurs années.

**CHAPITRE V**

**CONCLUSIONS**

Les patrons spatiaux d'abondance des graines disséminées lors de la période allant de l'automne 1994 jusqu'au printemps 1995 correspondaient généralement à la distribution des plantules émergents au printemps 1995. Par contre, ces relations d'interdépendance tendaient à disparaître rapidement dans le temps. Ainsi, après deux saisons estivales, la distribution des graines ne correspondait plus à la distribution d'abondance spatiale des plantules.

Les résultats de cette étude supportent la thèse que les forces sélectives qui contrôlent la dynamique des populations végétales varient selon les stades spécifiques de développement. De plus, la présence ou l'absence de correspondance entre les patrons de dissémination des graines et le recrutement des individus qui parviendront à l'âge de la maturité ne donne que peu d'information sur les relations de cause-à-effet qui existent entre les deux phénomènes (Schupp et Fuentes 1995).

La survie des nouveaux émergents, deux années après la germination, s'est avérée être meilleure dans la banque de semis recevant le plus de lumière. À l'inverse, le succès était moindre dans la banque la moins éclairée. Ainsi, nous avons posé comme hypothèse que l'environnement lumineux dans les banques de semis (mesure indirecte de la densité des peuplements), pouvait être relié d'une certaine façon à la distribution des lits de germination (qualité générale des sites), et éventuellement au succès de l'établissement initial d'individus issus de graines.

Les deux facteurs principaux contrôlant les processus démographiques au stade de la germination étaient la disponibilité et la distribution des graines. La nature des divers lits de germination n'influçait pas la distribution des nouveaux émergents mais contrôlait l'abondance spatiale des individus retrouvés après les deux premières saisons estivales.

Ainsi, le concept de microsites favorables peut s'exprimer à travers la nature des divers lits de germination. Leur capacité de rétention de l'eau serait, vraisemblablement, la caractéristique par laquelle on pourrait expliquer le succès de l'établissement initial de nouveaux émergents issus de graines. L'accumulation de bois en décomposition s'est avéré être un facteur important dans le recrutement d'individus dans les banques de semis du sapin baumier.

Les résultats de cette étude suggèrent également que l'apport de nouveaux individus dans les banques de semis sous couvert a modifié leur structure de façon à ce que l'on observe une augmentation des populations et non une diminution dans les banques de semis. Si, dans les années à venir, le taux mortalité des ces recrues se comporte de façon similaire à celui des individus déjà installés depuis un certain temps, on pourra penser que les fortes années semencières sont responsables d'un certain renouvellement des banques de semis du sapin baumier.

Finalement, l'interaction entre les multiples facteurs écologiques qui contrôlent le succès de l'établissement d'individus issus de graines représente une difficulté incontournable lorsqu'on effectue des études de dynamique de

population en forêt naturelle. Bien que les résultats de cette étude ont permis de caractériser certains aspects fonctionnels du recrutement, d'autres études sont nécessaires afin de comprendre comment les patrons de recrutement évoluent à travers le temps. Éventuellement, il serait souhaitable de considérer les divers processus démographiques qui se succèdent depuis la dissémination de la graine jusqu'à la reproduction de l'adulte pour bien comprendre la dynamique de régénération des banques de semis du sapin baumier.

**RÉFÉRENCES**

- Arnott, J.T. 1973. Germination and seedling establishment. *Dans* Proceeding of Direct Seeding symposium, sept. 1973. Éd. J.H. Cayford. Service canadien des forêts, publication no. 1339, pp. 55-66.
- Baskerville, G. 1975. Spruce budworm-super sylviculturist. *For. Chron.* **51**: 4-6.
- Blais, J.R. 1954. The recurrence of spruce budworm infestation in the past century in the lac Seul area of northwestern Ontario. *Ecology* **35**: 62-71.
- Connell, J.H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. *Dans* Dynamics of populations, P.J. den Boer et G.R. Gradwell (éd.). Center for agricultural publication and documentation, Wageningen. pp: 298-312
- Côté, S., et Bélanger. 1991. Variations de la régénération préétablie dans les sapinières boréales en fonction de leurs caractéristiques écologiques. *Can. J. For. Res.* **21**: 1779-1795.
- Environnement Canada 1992. Sommaire météorologique mensuel, Chibougamau-Chapais, Serv. Envir. Atmos., Gouv. du Can., janvier-décembre 1992.
- Eriksson, O. et Ehrlén, J. 1992. Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations. *Oecologia* **91**: 360-364.
- Filion, J. et Morin, H. 1996. Distribution spatiale de la régénération de l'épinette noire 8 ans après un feu en forêt boréale (Québec). *Can. J. For. Res.* **26**: 601-610.
- Fleming, R.L. et Mossa, D.S. 1994. Direct seeding of black spruce in northwestern Ontario: Seedbed relationships. *For. Chron.* **70** (2): 151-158.

- Fowler, N.L. 1988. What is a safe site?: Neighbor, Litter, Germination date, and Patch effects. *Ecology* **64** (4): 947-961.
- Grandtner, M.M. 1966. La végétation forestière du Québec méridional. Les Presses de l'Université Laval, Québec, pp: 219-220.
- Geritz, S.A.H., de Jong, T.J. et Klinkhamer, P.G.L. 1984. The efficacy of dispersal in relation to safe site area and seed production. *Oecologia* **62**: 219-221.
- Ghent, A.W. 1958. Studies of regeneration in forest stands devastated by the spruce budworm II. Age height growth, and related studies of balsam fir seedlings. *For. Sci.* **4**: 135-146.
- Ghent, A.W., Fraser, D.A. et Thomas, J.B. 1957. Studies of regeneration in forest strands devastated by the spruce budworm I. Evidence of trends in forest succession during the first decade following budworm devastation. *For. Sci.* **3**: 184-208.
- Green, D.S. 1980. The aerodynamics and dispersal of ash, tuliptree, and maple samaras. PhD. dissertation, Princeton Univ.
- Green, D.S. 1983. The efficacy of dispersal in relation to safe site density. *Oecologia* **56**: 356-358.
- Groot, A. 1988. Methods for estimating seedbed receptivity and for predicting seedling stoking and density in broadcast seeding. *Can. J. For. Res.* **18**: 1541-1559.
- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.* **52**: 107-145.
- Harper, J.L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, Londres, Angleterre.

- Harper, J.L., Clatworthy, J.N., McNaughton, I.H. et Sagar, G.R. 1961. The evolution of closely related species living in the same area. *Evolution* **15**: 209-227.
- Hatcher, R.J. 1960. Croissance du sapin baumier après une coupe rase dans le Québec. Min. du Nord Can. et des Ress. nat., Mém. tech. no 87.
- Hatcher, R.J. 1964. Balsam fir advance growth after cutting in Quebec. *For. Chron.* **40**: 86-92.
- Hett, J.M., et Loucks, O.L. 1977. Age structure models of balsam fir and eastern hemlock. *Journal of ecology* **64**: 1029-1044.
- Houle, G. 1992. The reproductive ecology of *Abies balsamea*, *Acer saccharum* and *Betula alleghaniensis* in the Tantaré Ecological Reserve, Québec. *Journal of ecology* **80**: 611-623.
- Houle, G. 1995. Seed dispersal and seedling recruitment: The missing link (s). *Écoscience* **2** (3): 238-244.
- Houle, G. et Payette, S. 1991. Seed dynamics of *Abies balsamea* and *Acer saccharum* in a deciduous forest of northeastern North America. *Amer. J. Bot.* **78** (7): 895-905.
- Janzen, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am. Nat.* **104**: 501-528.
- Kneeshaw, D.D. et Bergeron, Y. 1996. Ecological factors affecting the abundance of advance regeneration in Quebec's southwestern boreal forest. *Can. J. For. Res.* **26**: 888-898.
- Legendre, P. et Fortin, M.J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*. **80**: 107-138.

- Legendre, L. et Legendre, P. 1984. *Écologie numérique. Tome 2. La structure des données écologiques.* Les Presses de l'Université du Québec, Québec.
- Legendre, P. et Vaudor, A. 1991. *Le progiciel R. Analyse multidimensionnelle, analyse spatiale.* Département des sciences biologiques, Université de Montréal, Montréal.
- Li, X.L. et Burton, P.J. 1994. Interactive effects of light and stratification on the germination of some British Columbia conifers. 1994. *Can. J. Bot.* **72**: 1635-1646.
- Logan, K.T. 1969. Growth of tree seedling as affected by light intensity. IV. Black spruce, white spruce, balsam fir, and eastern white cedar. *Can. For. Serv. Dep. Fish For. Publ. no.1256.*
- MacLean, D.A. 1984. Effects of spruce budworm outbreaks on the productivity and stability of balsam fir forests. *For. Chron.* **60**: 273-279.
- MacLean, D.A. 1988. Effects of spruce budworm outbreaks on vegetation, structure, and succession of balsam fir forests of Cape Breton Island, Canada. *Dans Plant form and vegetation structure*, M.J.A. Werger, P.J.M. Van Der Aart, H.J. Daring, and J.T.A. Verhoeven. (éd.) SPB Academic Publishing, The Hagues, Netherlands. pp. 253-261.
- McLaren, B.E. et Janke, R.A. 1996. Seedbed and canopy cover effects on balsam fir seedling establishment in Isle Royale National Park. *Can. J. For. Res.* **26**: 782-793.
- Messier, C. et Puttonen, P. 1995. Spatial and temporal variation in the light environment of developing Scots pine stands: the basis for a quick and efficient method of characterizing light. *Can. J. For. Res.* **25**: 343-354.

- Morin, H. 1990. Analyse dendroécologique d'une sapinière issue d'un chablis dans la zone boréale, Québec. *Can. J. For. Res.* **20**: 1753-1758.
- Morin, H. 1994. Dynamics of balsam fir forests in relation to spruce budworm outbreaks in the Boreal Zone of Quebec. *Can. J. For. Res.* **24**: 730-741.
- Morin, H. et Laprise, D. 1997. Seedling bank dynamics in boreal balsam fir forests. *Can. J. For. Res.* *Sous presse*.
- Morris, R.F. 1963. The dynamics of epidemic spruce budworm populations. *Mem. Entomol. Soc. Can.* **31**: 430-460.
- Oden, N.L. et Sokal, R.R. 1986. Directional autocorrelation: an extension of spatial correlograms to two dimensions. *Systematic Zoology*, **35**: 608-617.
- Osawa, A. 1994. Seedling responses to forest canopy disturbance following a spruce budworm outbreak in Maine. *Can. J. For. Res.* **24**: 850-859.
- Oswald, B.P. et Neuenschwander, L.F. 1993. Microsite variability and safe site description for western larch germination and establishment. *Bull. Torr. Bot. Club.* **120** (2): 148-156.
- Parent, S. et Messier, C. 1995. Effets d'un gradient de lumière sur la croissance en hauteur et la morphologie de la cime du sapin baumier régénéré naturellement. *Can. J. For. Res.* **25**: 878-885.
- Parent, S. et Messier, C. 1996. A simple and efficient method to estimate microsite light availability under a forest canopy. *Can. J. For. Res.*, **26**: 151-154.
- Place, I.C.M. 1995. The influence of seedbed conditions in the regeneration of spruce and balsam fir. *Canada Dept. North. Aff.* **177**: 87.

- Ruel, J.C. 1992. Impact de la compétition exercée par le framboisier (*Rubus idaeus* L.) et les feuillus de lumière sur la croissance du sapin (*Abies balsamea* (L.) Mill.) en régénération. *Can. J. For. Res.* **22**: 1408-1416.
- Ruel, J.C. et Huot, M. 1993. Impact de la tordeuse des bourgeons de l'épinette sur la régénération des sapinières après coupe à blanc. *For. Chron.* **69**: 63-172.
- Scherrer, B. 1984. Biostatistique. Gaëtan Morin éditeur, Boucherville.
- Schupp, E.W. 1988. Seed and early seedling predation in the understory and in treefall gaps. *Oikos* **51**: 71-78.
- Schupp, E.W. et Fuentes, M. 1995. Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Écoscience* **2** (3): 267-275.
- Schupp, E.W., Howe, H.F., Augspurger, C.K. et Levey, D.J. 1989. Arrival and survival in tropical treefall gaps. *Ecology* **70**: 562-564.
- Sokal, R.R., et Rohlf, F.J. 1981. Biometry. W.H. Freeman and Co., New York.
- Systat. 1992. Statistics. 5e éd. Systat Inc., Evanston.
- Szewczyk, J. et Szwagrzyk, J. 1996. Tree regeneration on rotten wood and on soil in old-growth stand. *Vegetatio* **122**: 37-46.
- Taylor, K.M. et Aarssen L.W. 1989. Neighbor effects in mast year seedlings of *Acer Saccharum*. *Amer. J. Bot.* **76** (4): 546-554.
- Thibault, M. 1987. Les régions écologiques du Québec méridional. Deuxième approximation. Carte. Service de la recherche. Min. de l'énergie et des ressources, Québec.

Thomas, P.A., et Wein, R.W. 1985. Delayed emergence of four conifer species on postfire seedbeds in eastern Canada. *Can. J. For. Res.* **15**: 727-729.

Whelan, C.J., Willson, M.F., Tuma, C.A. et Souza-Pinto, I. Spatial and temporal patterns of postdispersal seed predation. *Can. J. Bot.* **69**: 428-436.