

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

COMPOSITION DE LA BANQUE DE SEMENCES
LE LONG D'UN GRADIENT DE SUCCESSION
AU SUD-OUEST DE LA FORÊT BORÉALE QUÉBÉCOISE

MÉMOIRE
PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR
CAROLE-LYNE RATEL

NOVEMBRE 1996





Cégep de l'Abitibi-Témiscamingue
Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue

Mise en garde

La bibliothèque du Cégep de l'Abitibi-Témiscamingue et de l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue a obtenu l'autorisation de l'auteur de ce document afin de diffuser, dans un but non lucratif, une copie de son œuvre dans Depositum, site d'archives numériques, gratuit et accessible à tous.

L'auteur conserve néanmoins ses droits de propriété intellectuelle, dont son droit d'auteur, sur cette œuvre. Il est donc interdit de reproduire ou de publier en totalité ou en partie ce document sans l'autorisation de l'auteur.

REMERCIEMENTS

Au terme d'un long et fastidieux voyage dans le dédale des études supérieures, je tiens à remercier particulièrement tous ceux de mon entourage qui sont apparus et disparus au cours de ces années de maîtrise. Naturellement, je remercie premièrement ma mère, "celle qui est pas du monde", qui m'a encouragée et empêchée de sombrer dans la "folie" à maintes reprises ainsi que mon frère qui est toujours là pour moi. Ensuite, vient mon directeur Yves Bergeron qui m'a laissé beaucoup de liberté lors de cette expérience. Malgré mes hauts et mes bas, il n'a jamais perdu confiance en moi. Je ne peux oublier ma co-directrice, Francine Tremblay, qui a toujours su alléger l'atmosphère lors de nos diverses réunions.

Je remercie également les gens suivants pour leur support technique en commençant par mes aides de terrain, Stéphane Rhéault et Caroline Chouinard avec qui j'ai passé de bons moments dans le bois de l'Abitibi; Sadek Ahras qui s'est montré très patient à compter avec moi la multitude de petites graines durant les quatre mois d'un été splendide, passés à l'intérieur d'un laboratoire frigorifié et sans fenêtres; Alain Larouche du département de Géographie de l'Université de Montréal sans qui je n'aurais jamais pu identifier mes graines inconnues; Alain Leduc, le grand manitou des statistiques, qui a été très patient avec moi lors de ses explications.

Je ne saurais terminer ces remerciements sans accorder une attention toute particulière à mes ami(e)s du 10^e avec qui j'ai partagé beaucoup et j'ai nommé France, Jacques, Louis et Marty et plusieurs autres que je ne peux énumérer car la liste serait longue. Et également, tous mes amis extérieurs à ce domaine qui, de temps à autre, se sont payé ma tête avec le titre de mon projet.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	ii
TABLE DES MATIÈRES	iii
LISTE DES FIGURES	v
LISTE DES TABLEAUX	vii
RÉSUMÉ	viii
CHAPITRE I	
INTRODUCTION GÉNÉRALE	2
1.1 La banque de semences	3
1.2 Effets des perturbations sur la banque de semences	5
1.3 Objectifs et hypothèses	8
CHAPITRE II	
EFFET DU TEMPS ÉCOULÉ DEPUIS LA DERNIÈRE PERTURBATION SUR LA COMPOSITION DE LA BANQUE DE SEMENCES AU SUD-OUEST DE LA FORÊT BORÉALE QUÉBÉCOISE	10
2.1 Introduction	11
2.2 Matériel et méthodes	14
2.2.1 Description du territoire étudié	14
2.2.2 Échantillonnage sur le terrain	16
2.2.3 Traitements en serre	17
2.2.4 Tamisage des sols	17
2.2.5 Analyses statistiques	18
2.3 Résultats	19
2.3.1 Identification des espèces à banque de semences persistante	19

2.3.2	Effet de la lumière	21
2.3.3	Effet du temps écoulé depuis le dernier feu.....	21
2.3.4	Dynamique des espèces de la banque de semences persistante	27
2.3.5	Relation entre les espèces en forêt et dans la banque	35
2.4	Discussion	37
2.4.1	Caractéristiques de la banque de semences	37
2.4.2	Stratégies des espèces persistantes dans la banque de semences ...	40
2.5	Conclusion	46
RÉFÉRENCES DE L'ARTICLE		47
CONCLUSION GÉNÉRALE		55
RÉFÉRENCES		57

LISTE DES FIGURES

Figure		Page
2.1	Carte du Lac Duparquet montrant les transects (en ligne épaisse) et les différentes aires de feu.....	15
2.2	Nombre moyen de graines germées par échantillon de sol dans les horizons organique et minéral en fonction de deux intensités lumineuses (100% et 25% de lumière).....	22
2.3	Nombre total d'espèces herbacées et arbustives avec banques de semences persistante ou transitoire, échantillonnées en serre en fonction du temps écoulé depuis le dernier feu.....	23
2.4	Nombre total de semis d'espèces herbacées et arbustives provenant de graines et de rhizomes, dénombrés en serre en fonction du temps écoulé depuis le dernier feu.....	25
2.5	Nombre total d'espèces herbacées et arbustives intolérantes et tolérantes à l'ombre échantillonnées en serre en fonction du temps écoulé depuis le dernier feu.....	26
2.6	Nombre total de semis d'espèces herbacées et arbustives intolérantes et tolérantes à l'ombre provenant de graines, dénombrés en serre en fonction du temps écoulé depuis le dernier feu ainsi que les droites de régression correspondantes.....	28

Figure		Page
2.7	Fréquences moyennes d'apparition sur le terrain et en serre ainsi que le nombre total de semis et de graines pour <i>Corydalis sempervirens</i> et <i>Fragaria americana</i> en fonction du temps écoulé depuis le dernier feu	29
2.8	Fréquences moyennes d'apparition sur le terrain et en serre ainsi que le nombre total de semis et de graines pour <i>Geranium bicknellii</i> et <i>Diervilla lonicera</i> en fonction du temps écoulé depuis le dernier feu	30
2.9	Fréquences moyennes d'apparition sur le terrain et en serre ainsi que le nombre total de semis et de graines pour <i>Ranunculus abortivus</i> en fonction du temps écoulé depuis le dernier feu	31
2.10	Fréquences moyennes d'apparition sur le terrain et en serre ainsi que le nombre total de semis, de graines et de graines viables pour <i>Polygonum cilinode</i> et <i>Sambucus pubens</i> en fonction du temps écoulé depuis le dernier feu	32
2.11	Fréquences moyennes d'apparition sur le terrain et en serre ainsi que le nombre total de semis, de graines et de graines viables pour <i>Prunus pensylvanica</i> en fonction du temps écoulé depuis le dernier feu	33
2.12	Fréquences moyennes d'apparition sur le terrain et en serre ainsi que le nombre total de semis et de graines pour <i>Carex</i> spp. et <i>Rubus idaeus</i> en fonction du temps écoulé depuis le dernier feu	34

LISTE DES TABLEAUX

Tableau		Page
2.1	Différence des fréquences d'espèces herbacées et arbustives pour l'ensemble des peuplements, calculées à partir de la fréquence moyenne d'apparition sur le terrain (quadrats 1-m ²) moins la fréquence moyenne d'apparition en serre (sur 552 échantillons de sol). On y retrouve également le nombre de graines non-germées retrouvées dans les 376 sols tamisés et la fréquence moyenne correspondante. La tolérance à l'ombre des espèces est aussi indiquée.....	20
2.2	Coefficients de similarité de Steinhaus entre les fréquences d'apparition sur le terrain et celles dans la banque de semences pour l'ensemble des espèces en fonction du temps écoulé depuis le dernier feu (années)	36

RÉSUMÉ

La dynamique de la forêt boréale est contrôlée par des perturbations naturelles. Suite à la destruction de la végétation par un feu ou une épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana*), la banque de semences est un des facteurs clés assurant la régénération naturelle. Le but de ce projet est d'évaluer l'effet du type de perturbations (feu ou épidémie d'insectes) et du temps écoulé depuis la dernière perturbation sur la composition de la banque de semences, le long d'un gradient de succession. L'importance des espèces intolérantes à l'ombre dans la banque de semences devrait diminuer plus le temps écoulé depuis le dernier feu est grand. La formation de trouées dans les sites de plus de 123 ans après feu, suite aux épidémies de tordeuse, permettrait le recrutement périodique et l'augmentation successive des espèces tolérantes à l'ombre dans la banque de semences. En milieu contrôlé, nous avons testé l'hypothèse que la germination des espèces mieux adaptées aux petites trouées (tolérantes à l'ombre) serait favorisée sous un traitement de 25% de lumière comparativement à 100% de lumière. Des échantillons de sols ont été prélevés dans huit sites où sont survenus des feux de grande importance entre 1760 et 1964. Ils ont ensuite été mis en serre et soumis à des traitements afin de reproduire l'effet lumineux associé à deux types de perturbations, un feu (100% lumière) et une trouée (25% lumière) sur la germination des graines. Les résultats indiquent que le nombre d'espèces ainsi que l'abondance de celles-ci dans la banque ne subissent pas de variations importantes dans le temps bien que de légères fluctuations entre les feux soient présentes. Aucune espèce, même dans celles qualifiées de tolérantes à l'ombre, ne semble mieux adaptée pour germer sous un couvert où la quantité de lumière est plus faible. Certains patrons attendus dans l'énoncé des hypothèses ne s'observent pas au niveau de la communauté mais plutôt lors de l'étude individuelle de quelques espèces. *Geranium bicknellii* est la seule espèce qui, par sa banque de semences, possède une adaptation réelle au feu. L'établissement dans les sites de *Corydalis sempervirens*, *Ranunculus abortivus*, *Diervilla lonicera* et *Carex* spp. est tributaire d'un intervalle très court entre les feux. *Polygonum cilinode*, *Prunus pensylvanica* et *Sambucus pubens* colonisent à nouveau les sites après feu grâce à leur maintien prolongé dans la banque ou par la dispersion des graines par les oiseaux et petits mammifères. *Rubus idaeus*, une espèce polyvalente, produira une imposante banque de semences, peu importe que le type de perturbation soit un feu, une coupe ou une trouée.

CHAPITRE I

INTRODUCTION GÉNÉRALE

CHAPITRE I

INTRODUCTION GÉNÉRALE

En Amérique du Nord, les perturbations à grande échelle jouent un rôle majeur dans la détermination de la structure de la forêt et de la composition des espèces (Pickett et White, 1985). Le feu est le plus important facteur contrôlant la dynamique de la forêt boréale (Heinselman, 1981; Johnson, 1979; Wein et MacLean, 1983) et doit être considéré comme un processus écologique normal (Rowe et Scotter, 1973; Wright et Heinselman, 1973). Outre le feu, les épidémies d'insectes (Blais, 1983; Morin, Laprise et Bergeron, 1993) et autres types d'ouvertures de la canopée provoquées par la chute d'arbres (Oliver, 1981; Poulson et Platt, 1989) sont également des éléments perturbateurs ayant un impact important sur la mosaïque végétale locale.

Les espèces herbacées et arbustives retrouvées en majorité sur le sol en forêt boréale possèdent des caractéristiques morphologiques et reproductrices influençant leur réponse aux perturbations (Ingersoll et Wilson, 1990). Généralement, les premières espèces qui s'établiront après une perturbation sont les espèces dites opportunistes. Elles produisent un très grand nombre de graines facilement transportées par le vent et sont intolérantes à l'ombre. D'autres espèces se développent principalement en formant des rhizomes, des rejets de racines ou de souches (régénération végétative). Les espèces arbustives en font généralement partie. Enfin, seulement quelques espèces dépendent d'une réserve de graines dans le sol s'accumulant entre les perturbations (Archibold, 1989). Contrairement aux autres types de forêts, la banque de semences en forêt boréale n'est pas très importante. En effet, plusieurs études effectuées à différentes latitudes montrent une diminution du nombre de graines retrouvées dans le sol plus la latitude s'approche du cercle polaire (Johnson, 1975; Livingston et Allesio, 1968; Olmstead et Curtis, 1947; Oosting et

Humphreys, 1940). Cette diminution dans la banque touche surtout les espèces herbacées car elles exploitent davantage cette stratégie de reproduction (banque de semences) que les arbres. Une période de croissance plus courte dans les régions plus au nord occasionne cette baisse du nombre de graines. La courte période de croissance sélectionnera les graines qui vont germer rapidement lorsque les conditions sont favorables afin que les semis puissent s'établir avant la fin de l'été. Le temps que la graine résidera dans le sol sera donc influencé par cette nécessité de profiter pleinement de ce court laps de temps (Johnson, 1975).

1.1 La banque de semences

Une banque de semences est constituée par toute graine viable présente sous ou à la surface du sol, ou associée à la litière du sol (Roberts, 1981). Elle représente une source continue de graines potentiellement capables de remplacer une plante adulte empêchant ainsi l'extinction de populations végétales (Kalisz, 1991; Roberts, 1991). Généralement, la banque est continuellement enrichie par l'apport aérien de graines (Thompson et Grime, 1979). C'est pourquoi la banque est perçue comme un facteur clé assurant la régénération des communautés après une perturbation (Archibold, 1979; Egler, 1954; Livingston et Allesio, 1968; Marks, 1974; Moore et Wein, 1977) et elle joue un rôle crucial dans la dynamique des populations végétales.

La banque de semences possède une dimension spatiale et temporelle ainsi qu'une distribution verticale et horizontale reflétant les mécanismes de dissémination et mouvements subséquents des graines dans le sol (Hills et Morris, 1992). Thompson et Grime (1979) ont montré que les espèces d'herbacées et d'arbres ont une gamme variée de types de banque de semences, basée principalement sur la stratégie de survie des espèces. La germination, la dormance ainsi que le temps et la durée de production des graines sont les facteurs jouant un rôle dans la classification des banques de semences. Elles sont généralement divisées en deux catégories, transitoire et persistante. Le qualificatif transitoire implique que la production de graines d'une année sera morte ou aura germé avant l'entrée de nouvelles graines dans la banque. On parle donc de graines viables moins d'un an. La catégorie appelée persistante comprend les graines viables plus d'un an et généralement de plus petite taille que celles du type transitoire (Thompson et Grime, 1979). Le cerisier de Pennsylvanie (*Prunus pensylvanica* L.),

une espèce à banque persistante, fait toutefois exception à cette règle, avec ses graines pouvant atteindre 9 mm de diamètre. Les espèces habituellement retrouvées dans la banque de semences sont les espèces pionnières et de début de succession plutôt que les espèces pérennes, caractéristiques des stades plus matures (Harper, 1977; Oosting et Humphreys, 1940). En effet, les espèces pionnières, étant intolérantes à l'ombre, nécessitent pour la germination et la survie, la pleine lumière retrouvée dans les sites récemment perturbés. Elles produisent de grosses quantités de petites graines à longévité élevée contrairement aux espèces de forêt mature qui produisent de très petites quantités de grosses graines à longévité courte (Harper, 1977; Houle et Phillips, 1988; Huston et Smith, 1987). Les graines d'espèces tolérantes à l'ombre sont habituellement plus grosses (Salisbury, 1942). En effet, pour assurer un bon taux de germination en couvert fermé, l'embryon de ces graines nécessite beaucoup plus de "nourriture" (Bierzzychudek, 1982). Certaines espèces pionnières, comme *Rubus idaeus* (Granström, 1982) et *Prunus pensylvanica* (Marks, 1974), présentes habituellement dans le sous-bois des jeunes stades de succession, seront cependant retrouvées, à cause de la grande longévité de leurs graines, dans le sol des forêts matures.

Thompson et Grime (1979) ont divisé les catégories transitoire et persistante en quatre types distincts. Les types I et II sont transitoires tandis que les types III et IV sont persistants. Le type I est composé de graminées annuelles et pérennes retrouvées dans les régions sèches ou perturbées et capables de germination immédiate. Dans le type II, on retrouve les herbacées annuelles et pérennes colonisant les trouées au printemps. Les herbacées annuelles et pérennes germant surtout en automne et qui maintiennent une petite banque de semences persistante font partie du type III. Enfin, le type IV comprend les espèces herbacées et arbustives annuelles et pérennes possédant une importante banque de semences persistante. Cavers (1983) a démontré que la banque de semences d'une espèce peut être du type "transitoire" dans un habitat et du type "persistante" dans un autre.

La dynamique de la banque de semences est influencée par plusieurs facteurs, comprenant l'espèce et l'abondance de la source de graines, la dispersion, la prédation par les petits mammifères, oiseaux, insectes (Harper, 1977; Louda, 1989) et la mortalité des graines par les maladies causées par les champignons et enfin le type et les

conditions du sol (Simpson, Leck et Parker, 1989). Les espèces pionnières spécialisées dans la colonisation de sites récemment perturbés peuvent adopter une stratégie de dispersion soit spatiale ou temporelle. Dans le second cas, on retrouvera les espèces avec une banque de semences contenant des graines caractérisées par une longue période de dormance. Ces graines attendent des conditions favorables à leur germination qui surviendront lors de la perturbation (Fenner, 1985).

Une particularité importante de la stratégie des banques de semences est la période de temps pendant laquelle la graine demeurera viable dans le sol (Fenner, 1985). Des études sur la germination des graines ont montré que la quantité de graines viables tend à diminuer exponentiellement avec le temps des jeunes stades successionnels aux plus vieux (Froud-Williams, Chancellor et Drennan, 1983; Johnson, 1975; Roberts et Feast, 1973; Thompson, 1978). Ce taux de perte de viabilité sera encore plus grand si le sol est sujet à des perturbations (Frank et Safford, 1970; Whipple, 1978).

1.2 Effets des perturbations sur la banque de semences

Le feu ainsi que les épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette sont deux perturbations d'ordre naturel qui donnent à la forêt boréale l'allure d'une mosaïque de stades successionnels différents. Allumés naturellement par la foudre, les feux en forêt boréale sont généralement des feux de couronne, de très forte intensité, ou bien des feux de surface sévères qui détruisent de vastes étendues de forêt (Heinselman, 1981).

Les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*Choristoneura fumiferana*) sont les plus importantes perturbations causées par des insectes dans l'est de l'Amérique du Nord en raison de leur étendue et leur sévérité. Trois épidémies ont eu lieu au 20^e siècle, autour de 1910, 1940 et 1970, et ont ravagé respectivement 10, 25 et 57 millions d'hectares (Blais, 1983). Ces épidémies durent plusieurs années et sont très destructrices. Elles sont, plus particulièrement, associées au stade mature (peuplement de sapins-épinettes) (Blais, 1959).

Le type de perturbation agira donc différemment sur le recrutement des espèces de la banque de semences. Un feu détruit la litière accumulée sur le sol forestier, réduit l'épaisseur des horizons organiques de surface (Van Wagner, 1983) et élimine les

espèces compétitrices déjà présentes avant la perturbation (Archibold, 1989; Keddy *et al.*, 1989). Il permet donc le recrutement de toutes les espèces pionnières. Les ouvertures du couvert forestier provoquées par les épidémies d'insectes permettent à plus de lumière d'atteindre le sol et stimulent la germination des graines (MacLean, 1988). Cependant, seulement le recrutement de certaines espèces sera favorisé sous ces conditions. Souvent, celles-ci seront plutôt des espèces de forêt mature qui se doivent d'être tolérantes à l'ombre (Venable et Brown, 1988). En effet, la quantité de lumière filtrée sous le couvert forestier d'une trouée moyenne est d'environ 25% (Smith, Knapp et Reiners, 1989).

L'intensité de la perturbation influencera la contribution de la banque de semences pour la régénération de la végétation future (Morgan et Neuenschwander, 1988; Pratt, Black et Zamora, 1984). Un feu de faible intensité détruira une grande proportion de graines mais plusieurs graines plus en profondeur dans l'horizon organique pourront recoloniser le site. Et même si tout l'horizon organique est brûlé par un feu de forte intensité, un nombre appréciable de graines présentes dans l'horizon minéral sera capable de germer (Moore et Wein, 1977). Au Québec, la sévérité des épidémies d'insectes créera des trouées plus ou moins grandes dans la forêt. Dans les petites trouées isolées, le faible niveau de lumière atteignant le sol permettra le recrutement des espèces tolérantes à l'ombre présentes dans la banque de semences. Seules les herbacées et arbustes tolérants à l'ombre pourront s'installer sous la canopée (Poulson et Platt, 1989), tandis qu'une grande trouée, avec un niveau de lumière plus élevé, permettra la germination d'un plus grand nombre d'espèces.

L'intervalle de temps entre les perturbations joue aussi un rôle important sur la régénération par graines dans la plupart des communautés végétales. Dans des environnements sujets à de fréquentes perturbations, la banque de semences permet aux espèces de courte durée de vie et intolérantes à l'ombre de survivre entre les perturbations (Morgan et Neuenschwander, 1988). Tandis que les communautés où les perturbations sont peu fréquentes possèdent une faible quantité de graines viables dans le sol (Frank et Safford, 1970; Whipple, 1978).

Le potentiel de germination des graines sera influencé par plusieurs facteurs physiques. L'influence de la perturbation sur le succès de germination des espèces de la banque de semences semble dépendre surtout de la profondeur des graines dans le

sol (Granström, 1986). Les différents horizons (litière, organique, minéral) du sol ne possèdent pas la même dynamique. La majorité des graines de la banque se retrouve dans les premiers centimètres de l'horizon organique (Archibold, 1989; Houle et Payette, 1990; Moore et Wein, 1977). Elles sont exposées aux conditions favorables pour la germination telle que la lumière, la température plus chaude et la présence d'oxygène et germent donc plus rapidement. Les graines enfouies dans le sol minéral demeurent viables plus longtemps car elles sont moins sujettes aux prédateurs présents à la surface du sol et aux nombreux pathogènes de l'horizon organique (Houle et Payette, 1990). Pour que la germination s'effectue, les graines doivent être exposées à des conditions environnementales spécifiques qui interagissent souvent entre elles. Une concentration élevée de CO₂ (Wesson et Wareing, 1967), un manque de lumière (Strickler et Edgerton, 1976) et d'humidité (Grime et Jeffrey, 1965), une basse température (Tubbs, 1965) inhiberont la germination des graines en général.

Pour une composition végétale donnée, les variations dans les conditions du sol tel que la texture, le pH et autres conditions physiques influencent la persistance des graines de la banque (Archibold, 1989; Schafer et Chilcote, 1970). Le type géomorphologique (couplet dépôt-drainage) influence la diversité et l'abondance des espèces herbacées, arbustives et arborescentes de la banque. Les sols argileux contiennent habituellement plus de graines que les tills car une aération insuffisante et une baisse de la température du sol semblent préserver les graines plus longtemps (Milton, 1944).

Plusieurs études ont déjà démontré que dans les forêts matures et non-perturbées, la composition des espèces présentes dans la banque ne correspond habituellement pas à celle de la végétation au sol (Johnson, 1975; Kellman, 1970; Livingston et Allessio, 1968; Marquis, 1975; Olmsted et Curtis, 1947; Oosting et Humphreys, 1940; Strickler et Edgerton, 1976). Toutefois, dans des habitats fréquemment perturbés, elle est généralement similaire (Fenner, 1985). Puis, au fur et à mesure que le peuplement prend de l'âge, elle diverge (Pratt, Black et Zamora, 1984; Whipple, 1978).

1.3 Objectifs et hypothèses

La banque de semences persistante des espèces herbacées et arbustives sera principalement considérée lors de cette étude car elle représente un mécanisme de survie pour les espèces retrouvées dans des régions sujettes à des perturbations périodiques, comme dans la forêt boréale.

Tel que décrit ci-haut, le type de perturbation, en raison de son influence sur la dimension des trouées, aura vraisemblablement des conséquences sur la composition de la régénération. En effet, la quantité de lumière atteignant le sol de la forêt est différente, que l'on soit dans un site où a eu lieu un feu ou bien dans une trouée. De ce fait, le succès de germination des diverses espèces de graines de la banque le sera également.

Plusieurs auteurs ont également démontré que l'âge d'un peuplement forestier influence la densité et la diversité des graines retrouvées dans la banque. Or, il serait intéressant de voir comment une perturbation causée par les épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette dans les peuplements âgés modifiera la composition de la banque.

Les objectifs de ce projet sont premièrement d'examiner l'effet du temps depuis la dernière perturbation (feu ou épidémie d'insectes) sur la composition de la banque de semences en comparant cette dernière avec la végétation actuelle. De plus, nous comparerons expérimentalement l'effet de l'intensité lumineuse associée à deux types de perturbations, un feu (100% lumière) et une trouée (25% de lumière) sur la germination des graines. Dans un troisième temps, la dynamique de quelques espèces herbacées et arbustives et d'une espèce arborescente possédant une banque de semences persistante sera caractérisée selon le gradient de succession.

Les hypothèses sont les suivantes:

- 1) Un intervalle de temps plus grand écoulé depuis le dernier feu entraînera une diminution du nombre et de l'abondance des espèces herbacées et arbustives intolérantes à l'ombre dans la banque.

2) La formation de trouées suite à une épidémie de la tordeuse des bourgeons de l'épinette dans les forêts plus susceptibles (plus de 123 ans après feu) permettra le recrutement périodique d'espèces tolérantes à l'ombre qui viendront enrichir la banque de semences.

3) La lumière retrouvée dans les trouées (traitement 25% de lumière) favorisera davantage la germination des espèces tolérantes à l'ombre de la banque alors que les espèces intolérantes à l'ombre germeront en plus grand nombre sous le traitement 100% lumière.

4) Plus le temps écoulé depuis le dernier feu est grand, plus la similarité entre la composition végétale dans le sous-bois et celle dans la banque sera faible.

Ces hypothèses permettront de caractériser l'évolution de la banque de semences suivant un gradient de peuplements d'âges différents. De plus, une étude plus détaillée de la dynamique de quelques espèces retrouvées dans la banque de semences permettra de mieux comprendre les réponses spécifiques de chaque espèce le long d'un gradient de succession.

Une bonne compréhension de la dynamique de la banque de semences dans différents peuplements de composition variée peut aider à prédire la tendance successionnelle de ces peuplements lorsqu'une perturbation survient. Elle permet l'identification de peuplements dans lesquels l'approvisionnement en graines pourrait limiter ou même empêcher l'apparition de certaines espèces tout en identifiant les espèces pouvant causer des problèmes de compétition pour les semis d'arbres suite à une coupe forestière.

Le chapitre II du mémoire est rédigé sous forme d'article en vue de sa publication dans une revue scientifique. Il sera suivi d'une conclusion générale reprenant les conclusions énoncées dans l'article.

CHAPITRE II

**EFFET DU TEMPS ÉCOULÉ DEPUIS LA DERNIÈRE
PERTURBATION SUR LA COMPOSITION DE LA BANQUE DE
SEMENCES AU SUD-OUEST DE LA FORÊT BORÉALE QUÉBÉCOISE**

CHAPITRE II

2.1 Introduction

Lorsque la végétation d'un site est modifiée par une perturbation tel qu'un feu, une coupe ou une épidémie d'insectes, une ouverture ou une trouée plus ou moins grande est créée. À l'intérieur de cette éclaircie, la composition végétale peut être renouvelée de trois façons: principalement par la germination de graines viables déjà présentes dans le site perturbé (Egler, 1954), par le développement de rejets végétatifs, et finalement par la germination de graines provenant de l'extérieur du site perturbé (Granström, 1986b; Kellman, 1974; Moore et Wein, 1977).

La régénération de la forêt par la banque de semences dépend considérablement de la fréquence des perturbations (Grubb, 1976; Miles, 1974; Milthorpe, 1961). Au fur et à mesure que le temps s'écoule depuis la dernière perturbation, la banque de semences varie en quantité et en composition. Les communautés où les perturbations sont peu fréquentes possèdent une faible quantité de graines viables dans le sol appartenant surtout aux espèces semi-tolérantes et tolérantes à l'ombre (Frank et Safford, 1970; Rowe, 1983; Whipple, 1978). De Grandpré, Gagnon et Bergeron (1993) ont démontré que chez les peuplements plus vieux caractérisés par une dominance d'*Abies balsamea* dans la canopée et une diminution des espèces feuillues, on observe également une baisse de la richesse, la diversité et l'équitabilité des strates herbacée et arbustive. Dans les sites fréquemment perturbés, la banque est plus importante et est composée principalement d'espèces pionnières (Hall et Swaine, 1980; Hopkins et Graham, 1983; Kellman, 1974; Liew, 1973).

Plusieurs études ont déjà démontré que dans les forêts matures et non-perturbées, la composition des espèces présentes dans la banque ne correspond habituellement pas à celle de la végétation au sol (Johnson, 1975; Kellman, 1970; Livingston et Alessio, 1968; Marquis, 1975; Olmsted et Curtis, 1947; Oosting et Humphreys, 1940; Strickler et Edgerton, 1976). Toutefois, dans des habitats

fréquemment perturbés, elle est généralement similaire (Fenner, 1985). Puis, au fur et à mesure que le peuplement prend de l'âge, elle diverge (Pratt, Black et Zamora, 1984; Whipple, 1978).

Au sud-est de la forêt boréale canadienne, la structure et la composition des forêts sont régies par le feu et par les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette (Heinselman, 1981; Johnson, 1979; Pickett et White, 1985; Rowe et Scotter, 1973; Wein et MacLean, 1983). Au sud de la forêt boréale, le cycle de feu plus long permet souvent, lors d'une succession naturelle, une transition dans la composition des espèces (Bergeron et Dansereau, 1993). Les jeunes peuplements sont dominés par des feuillus. Les peuplements intermédiaires sont constitués d'un mélange d'espèces feuillues et de conifères suivis par des peuplements âgés dominés par des conifères tels *Abies balsamea* et *Thuja occidentalis* (Bergeron et Dubuc, 1989). Au cours du dernier siècle, trois épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette se sont produites dans la région étudiée, affectant surtout les peuplements mixtes et de conifères issus de feux anciens. Bergeron *et al.* (1995) ont démontré que l'impact des épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette est d'autant plus grand que les peuplements sont établis depuis une longue période après le feu car ces derniers sont constitués de sapins baumiers matures. De plus, ces derniers sont l'hôte préféré de la tordeuse des bourgeons de l'épinette.

Les feux et les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette, ainsi que leurs intensités (Morgan et Neuenschwander, 1988; Pratt, Black et Zamora, 1984), agiront différemment sur le recrutement des espèces de la banque de semences. Un feu détruit la litière accumulée sur le sol forestier, réduit l'épaisseur des horizons organiques de surface (Van Wagner, 1983) et élimine les espèces compétitrices déjà présentes avant la perturbation (Archibold, 1989; Keddy *et al.*, 1989). Il facilite donc la germination des graines du sol et également l'envahissement par des graines de l'extérieur (Hill et Stevens, 1981). Si un feu est de faible intensité, il détruira une grande proportion de graines mais plusieurs graines plus en profondeur dans l'horizon organique pourront recoloniser le site. Même si tout l'horizon organique est brûlé par un feu de forte intensité, un nombre appréciable de graines présentes dans le sol minéral seront en mesure de germer (Moore et Wein, 1977). Quant aux épidémies d'insectes, elles provoquent des ouvertures dans le couvert forestier et augmentent ainsi

la quantité de lumière au sol ce qui stimule la germination des graines (MacLean, 1988). Au Québec, la sévérité des épidémies de la tordeuse crée des trouées plus ou moins grandes dans la forêt. Il s'en suit une différence dans la quantité de lumière parvenant au sol. Dans les petites trouées isolées, le faible niveau de lumière atteignant le sol permettra surtout le recrutement des espèces tolérantes à l'ombre présentes dans la banque de semences et ces espèces domineront ensuite la strate herbacée (Poulson et Platt, 1989). Tandis qu'une très grosse trouée, offrant un niveau de lumière plus élevé, favorisera la germination d'une plus grande diversité d'espèces.

Les objectifs de ce projet sont d'examiner l'effet du temps écoulé depuis la dernière perturbation (feu ou épidémie d'insectes) sur la composition de la banque de semences en forêt boréale, le long d'un gradient de succession. Comme la richesse des strates herbacée et arbustive diminue plus la forêt vieillit, nous suggérons premièrement que les espèces intolérantes à l'ombre soient moins nombreuses dans la banque plus le temps écoulé depuis le dernier feu est considérable. Il en sera de même pour la quantité de graines dans la banque. La formation de trouées dans les peuplements âgés de 123 ans et plus, suite aux épidémies de tordeuse, permettrait le recrutement périodique d'espèces tolérantes à l'ombre et de ce fait, entraînerait une augmentation de l'abondance des espèces dans la banque de semences. En conditions expérimentales, nous avons testé l'hypothèse voulant que certaines espèces soient mieux adaptées à des trouées de petites dimensions. Ainsi, leur germination serait favorisée sous un traitement avec 25% de lumière (Smith, Knapp et Reiners, 1989). Alors que la germination des espèces adaptées au feu et intolérantes à l'ombre serait favorisée sous un traitement pleine lumière. Enfin, la similarité entre la composition végétale du sous-bois et celle de la banque de semences divergera plus le temps augmente depuis le dernier feu. Car bien que les espèces intolérantes à l'ombre se maintiennent dans la banque, elles disparaissent néanmoins du sous-bois à cause du couvert forestier qui se referme.

2.2 Matériel et méthodes

2.2.1 Description du territoire étudié

Les sites d'échantillonnage sont situés dans la région du Lac Duparquet, en Abitibi, dans le nord-ouest du Québec (figure 2.1). Le Lac Duparquet fait partie de la ceinture d'argile du nord de l'Ontario et du Québec, une grande région physiographique qui est née de l'extension maximale des lacs proglaciaires Barlow et Ojibway (Vincent et Hardy, 1977).

La station météorologique la plus proche est située à La Sarre, à 35 km au nord du Lac Duparquet. La température annuelle moyenne est de 0,8°C et les précipitations totales annuelles s'élèvent à 856,8 mm (calculées pour la période allant de 1961 à 1990). Même si des périodes de gel peuvent survenir durant toute l'année, la période moyenne annuelle sans gel est de 64 jours (Environnement Canada, 1993). Le Lac Duparquet, situé à l'extrémité sud de la forêt boréale, est inclus dans l'aire du domaine climacique de la sapinière à bouleau blanc (Richard, 1980), et l'on y observe la dominance de *Abies balsamea* (L.) Mill., *Picea mariana* (Mill.) B.S.P. et *Betula papyrifera* Marsh. avec la présence de *Populus tremuloides* Michx. et *Picea glauca* (Moench) Voss (Rowe, 1972). Le territoire d'étude est caractérisé par une topographie alternant entre des plaines argileuses et des petites collines rocheuses recouvertes de tills remaniés par les eaux du Lac Ojibway (Bergeron *et al.*, 1983).

Le type de végétation varie selon les dépôts de surface et les stades de succession (Bergeron et Dubuc, 1989). Le type géomorphologique échantillonné dans le cadre de cette étude est l'argile à drainage modéré. Sur l'argile, les jeunes stades successionnels (<100 ans) sont dominés par *Populus tremuloides* et les stades intermédiaires (100-200 ans) par *Abies balsamea*, *Betula papyrifera* et *Picea glauca* tandis qu'en fin de succession (>200 ans), on retrouve *Abies balsamea* et *Thuja occidentalis* L. (Bergeron, 1991).

Le feu (Bergeron, 1991; Dansereau et Bergeron, 1993) et les épidémies de tordeuse de bourgeons de l'épinette (Bergeron *et al.*, 1995; Blais, 1983; Morin, Laprise et Bergeron, 1993) sont les éléments perturbateurs naturels, ayant un impact très

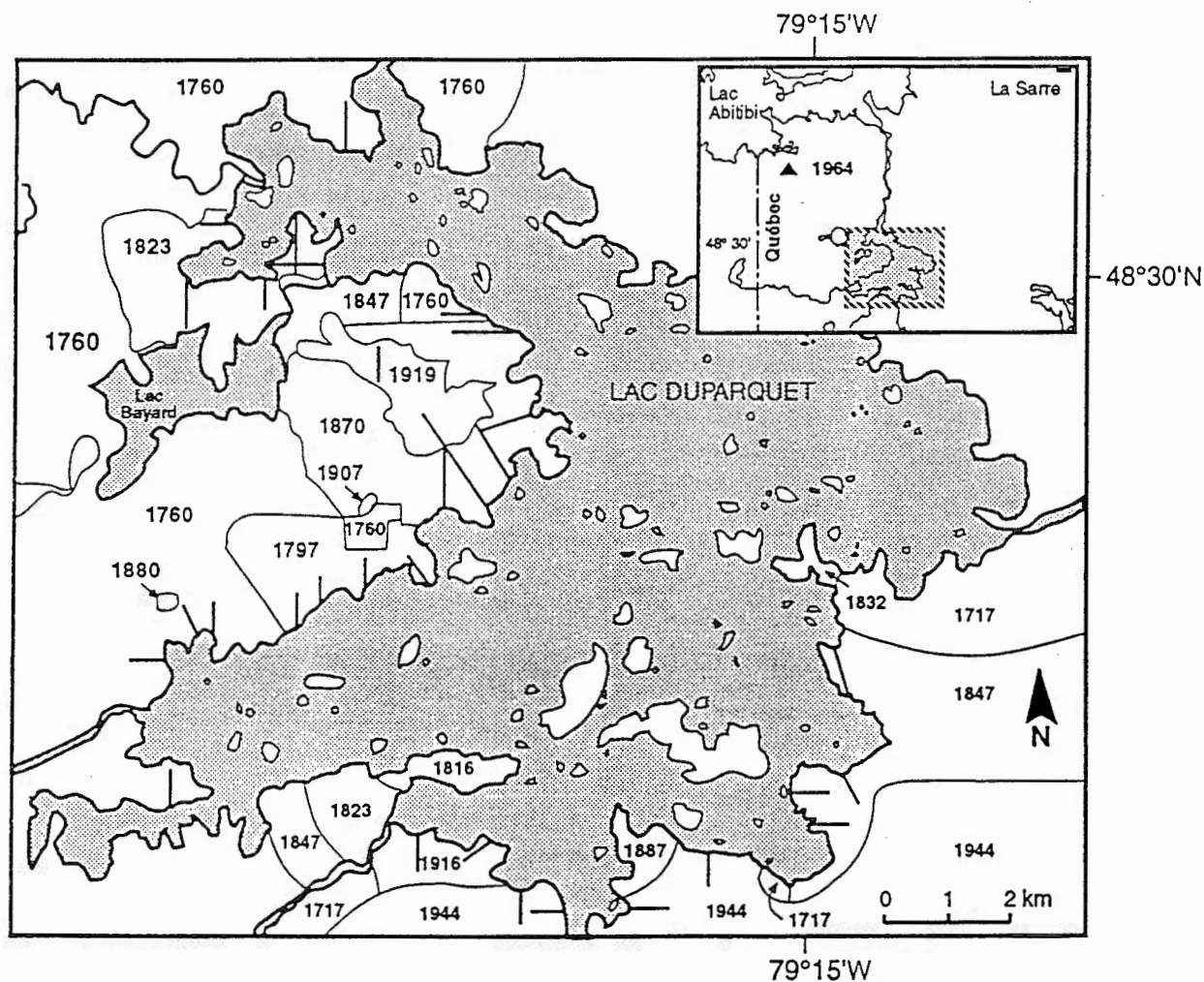


Figure 2.1 Carte du Lac Duparquet montrant les transects (en ligne épaisse) et les différentes aires de feu. Le feu ayant eu lieu en 1964 est localisé à environ dix kilomètres au nord du lac (voir dans l'encadrement) (Tiré de Bergeron *et al.*, 1995).

important sur la mosaïque végétale locale. À l'aide d'un décompte de cicatrices de feux et de l'estimation de l'âge des forêts par une étude dendroécologique, Dansereau et Bergeron (1993) et Bergeron (1991) ont effectué la reconstitution historique et la cartographie des feux dans la région du Lac Duparquet depuis les 300 dernières années. Ils ont établi que le cycle de feu est estimé à 63 ans avant 1870 et plus grand que 99 ans après 1870. Depuis les cent dernières années, trois épidémies de tordeuses des bourgeons de l'épinette ont eu lieu entre 1970 et 1987, entre 1930 et 1950 et entre 1919 et 1929 (Morin, Laprise et Bergeron, 1993). Les forêts utilisées pour fins d'études ont été épargnées par les coupes forestières ou toute autre perturbation anthropique.

2.2.2 Échantillonnage sur le terrain

De l'ensemble des feux importants survenus dans cette région, huit ont été retenus pour l'étude. Sept ont eu lieu autour du lac (en 1760, 1797, 1823, 1847, 1870, 1916 et 1944). Le plus récent en 1964 se trouve à une dizaine de kilomètres au nord du lac (figure 2.1). Lors d'une étude précédente de Bergeron *et al.* (1995), la composition et les caractéristiques abiotiques avaient fait l'objet d'un échantillonnage dans 624 quadrats répartis le long de 3 à 4 transects d'environ 1 km, par année de feu. Quatre quadrats de 16m x 16m sur argile à drainage modéré ont été choisis aléatoirement dans chaque année de feu, si possible sur des transects différents. Dix échantillons de sol de 10 cm x 10 cm et 10 cm de profondeur ont été récoltés aléatoirement dans chaque quadrat, pour un total de 320 échantillons. Le prélèvement des sols ayant eu lieu à la fonte des neiges, soit du 18 mai au 3 juin 1993, la banque de semences devait donc exclure toute nouvelle production de graines de l'année (Schiffman et Johnson 1992). Les graines à l'intérieur des sols avaient donc traversé une période de stratification durant l'hiver et étaient prêtes à germer (Whipple 1978). Sur le terrain, lorsque cela était possible, les sols ont été séparés en horizons organique et minéral et déposés à l'intérieur de contenants de 10 cm x 10 cm x 8 cm, pour un total de 640 échantillons (276-organique, 276-minéral, 88-non séparés). Au mois de juillet, des relevés de végétation des strates herbacée et arbustive ont été faits dans dix micro-quadrats de 1m², à l'endroit même où les échantillons de sol avaient été prélevés. Seulement une espèce arborescente, *Prunus pensylvanica* L., a été incluse dans l'étude

et sa fréquence d'apparition provient des relevés de la strate arborescente effectués en 1992 (Bergeron *et al.*, 1995) pour l'ensemble des quadrats.

2.2.3 Traitements en serre

Les échantillons de sols récoltés sur le terrain ont été transférés en serre, dans un environnement uniforme et nous avons suivi l'émergence des semis (Kellman, 1970; Oosting et Humphrey, 1940; Strickler et Edgerton, 1976; Whipple, 1978). Les échantillons ont été maintenus en serre du début juin à la fin août à une température moyenne de 25°C, une humidité relative moyenne de 80% et une photopériode moyenne de 15 heures de lumière. Les sols étaient arrosés matin et soir à l'aide d'un brumisateur et ce, pendant une demi-heure. La surface des échantillons de sols a été tournée régulièrement de façon à favoriser la germination des graines plus en profondeur.

Les échantillons ont été répartis aléatoirement dans quatre blocs à l'intérieur de la serre. Ensuite, chaque bloc a été séparé en deux afin de les soumettre aux traitements simulant l'effet lumineux de deux types de perturbation. Un filtre ne laissant passer que 25% de la lumière (env. 496 $\mu\text{mole}/\text{m}^2/\text{s}$) a été placé sur la moitié des échantillons de chaque bloc afin de simuler l'effet lumineux d'une trouée petite à moyenne de forêts de conifères (Smith, Knapp et Reiners, 1989). L'autre moitié des échantillons a été exposée à la pleine lumière (env. 2 056 $\mu\text{mole}/\text{m}^2/\text{s}$) afin de simuler l'effet lumineux suite à un feu. Les semis émergeant des sols ont été identifiés à l'espèce lorsque la croissance était assez avancée pour permettre une bonne identification. Une fois identifiés, les semis étaient dénombrés, arrachés hebdomadairement durant les trois mois qu'a duré l'expérience et classés dans les catégories provenant soit de graines ou soit de rhizomes.

2.2.4 Tamisage des sols

Du mois de septembre 1993 au mois d'avril 1994, les sols étaient conservés à la noirceur, dans une chambre froide. Ils ont ensuite été mis à sécher afin de pouvoir déterminer le poids sec de chacun. Durant l'été 94, 376 échantillons ont été choisis aléatoirement afin de répartir équitablement 12 échantillons/feux pour chaque type

d'horizon (organique et minéral) et pour chaque traitement lumière (100% et 25%). Les sols ont été tamisés afin de récolter et compter les graines qui n'avaient pas germé. Pour les horizons organiques, seulement le tiers de chaque échantillon a été tamisé et le nombre de graines a ensuite été estimé pour l'échantillon entier. Pour les horizons minéraux, la totalité de l'échantillon a été tamisée. Des tamis en laiton de 20,3 cm de diamètre, avec des mailles de 2 mm, 1 mm, 600 μ m et 125 μ m, ont permis de séparer l'échantillon de sol en quatre fractions remplies de graines. Les échantillons étaient préalablement rincés à l'eau. Ensuite, chaque tamis était examiné sous un binoculaire et les graines récoltées à l'aide d'un pinceau humide. Des tests de viabilité au chlorure de tétrazolium (Grabe, 1970) ont été effectués sur *Polygonum cilinode*, *Prunus pensylvanica* et *Sambucus pubens* car chez ces espèces, un nombre important de graines était demeuré dans le sol comparativement à la quantité ayant germé.

2.2.5 Analyses statistiques

Un test de khi-carré a permis de comparer les distributions du nombre d'espèces végétales (persistantes, transitoires, intolérantes et tolérantes à l'ombre) et du nombre de semis provenant de graines à des distributions théoriques et ce, en fonction du temps écoulé depuis le dernier feu. L'abondance dans le temps pour les semis d'espèces intolérantes et tolérantes à l'ombre a été vérifiée par une analyse de régression. Une analyse de variance de rangs (test de Kruskal-Wallis), effectuée avec le logiciel SAS (SAS Institute, 1985), a été utilisée pour comparer le nombre moyen de graines germées en serre pour les deux horizons entre les deux traitements. La fréquence des valeurs de chaque échantillon égales à zéro étant très élevée, les données ont été analysées à l'aide de tests de comparaison non-paramétriques. Ce test a été appliqué sur l'ensemble des espèces ainsi que sur chaque espèce individuellement. Les espèces identifiées en forêt mais dont aucune graine n'a germé en serre ont été omises lors des analyses sur la germination. Les fréquences sur le terrain pour chaque espèce herbacée et arbustive, à l'exception de *Prunus pensylvanica*, sont basées sur la présence-absence de l'espèce dans dix micro-quadrats. Elles étaient transformées en pourcentage et ensuite une moyenne des transects par feu était calculée. La fréquence en serre était calculée pareillement mais à partir des échantillons récoltés dans ces mêmes micro-quadrats. Étant une espèce arborescente, la fréquence sur le terrain de *Prunus*

pensylvanica était indiquée par 100% si présent dans le quadrat et 0% si absent. Une moyenne des transects par feu était ensuite calculée. Les fréquences d'apparition dans la banque et celles sur le terrain pour l'ensemble des espèces dans les huit différents sites ont été comparées à l'aide du coefficient de similarité de Steinhaus (S_{17}) (Legendre et Legendre, 1984).

2.3 Résultats

Soixante-deux espèces ont été identifiées sur le terrain pour l'ensemble des sites échantillonnés (tableau 2.1). Des semis de seulement 39 espèces ont été dénombrés dans les échantillons de sols mis en serre. Quatre espèces, soit *Corydalis sempervirens* (L.) Pers., *Fragaria americana* (Porter) Britton, *Geranium bicknellii* Britton et *Salix discolor* Mühl., absentes dans le sous-bois, ont germé en serre.

2.3.1 Identification des espèces à banque de semences persistante

Le tableau 2.1 dresse la liste des espèces en ordre décroissant suivant la différence entre la fréquence d'apparition sur le terrain et celle en serre. Les espèces retrouvées en bas de liste avec de faibles fréquences et des fréquences négatives indiquent que la fréquence dans la banque est plus importante que celle sur le terrain. La quantité de graines non-germées retrouvées dans le sol pour les mêmes espèces (*Prunus pensylvanica* - 448, *Sambucus pubens* Michx. - 111, *Polygonum cilinode* Michx. - 465, *Carex* spp. - 1737, *Diervilla lonicera* Mill. - 495 et *Rubus idaeus* L. - 6753) confirme leur importance dans la banque de semences. *Ranunculus abortivus* L. avec seulement quatre graines non-germées fait également partie de ce groupe. Elles sont reconnues pour produire une banque de semences persistante de même que *Geranium bicknellii*, *Corydalis sempervirens* et *Fragaria americana* (Archibold, 1989; Granström, 1986a; Harrington, 1972; Marks, 1974; Mladenoff, 1990; Whitney, 1986). L'absence de graine dans le sol pour ces trois espèces s'explique par le fait que la totalité des graines a germé en serre. Les espèces suivantes, *Salix discolor*, *Epilobium glandulosum* Lehm., *Lactuca serriola* L. et *Petasites palmatus* (Ait.) Gray, même si elles sont situées en bas de liste, sont exclues du groupe car ce sont des espèces à banque de semences transitoire (Archibold, 1989; Brinkman, 1974;

Tableau 2.1. Différence des fréquences d'espèces herbacées et arbustives pour l'ensemble des peuplements, calculées à partir de la fréquence moyenne d'apparition sur le terrain (quadrats 1-m²) moins la fréquence moyenne d'apparition en serre (sur 552 échantillons de sol). On retrouve également le nombre de graines non-germées retrouvées dans les 376 sols tamisés et la fréquence moyenne correspondante. La tolérance à l'ombre des espèces est aussi indiquée (lorsque connue).

ESPÈCES	Différence de fréquence terrain-banque	Total de graines non-germées dans la banque	Fréquence de graines non-germées dans la banque	Tolérance à l'ombre
<i>Acer spicatum</i>	53.9	75	10.7	Intolérant
<i>Aralia nudicaulis</i>	40.2	0	0	Tolérant
<i>Clintonia borealis</i>	35.6	2	0.4	Tolérant
<i>Trientalis borealis</i>	32.4	0	0	Tolérant
<i>Mitella nuda</i>	32.0	0	0	Tolérant
<i>Rubus pubescens</i>	30.1	0	0	Tolérant
<i>Linnaea borealis</i>	29.0	0	0	Tolérant
<i>Maianthemum canadense</i>	25.1	0	0	Intolérant
<i>Streptopus roseus</i>	18.9	0	0	
<i>Aster macrophyllus</i>	17.9	0	0	Tolérant
<i>Corylus cornuta</i>	16.5	0	0	Intolérant
<i>Galium triflorum</i>	16.0	0	0	Tolérant
<i>Viola</i> spp.	15.8	2009	60.2	Tolérant
<i>Lonicera canadensis</i>	15.6	0	0	
<i>Cornus canadensis</i>	14.8	0	0	Tolérant
<i>Taxus canadensis</i>	13.8	12	1.9	Tolérant
<i>Pyrola asarifolia</i>	13.1	0	0	Tolérant
<i>Galium asprellum</i>	12.0	0	0	Tolérant
<i>Ribes triste</i>	11.3	0	0	Tolérant
<i>Pyrola elliptica</i>	9.1	0	0	Tolérant
<i>Ribes lacustre</i>	8.8	0	0	Tolérant
<i>Dryopteris spinulosa</i>	7.8	0	0	Tolérant
<i>Athyrium filix-femina</i>	6.9	0	0	Tolérant
<i>Dryopteris disjuncta</i>	6.4	0	0	Semi-tolérant à tolérant
<i>Ribes glandulosum</i>	6.0	0	0	
<i>Viburnum edule</i>	6.0	0	0	Semi-tolérant à tolérant
<i>Coptis groenlandica</i>	5.3	0	0	Semi-tolérant
<i>Actaea rubra</i>	5.1	0	0	
<i>Rosa acicularis</i>	5.1	0	0	Intol. à semi-tolérant
<i>Mertensia paniculata</i>	4.8	0	0	
<i>Impatiens capensis</i>	4.2	11	0.9	
<i>Sorbus americana</i>	3.1	0	0	
<i>Vaccinium angustifolium</i>	3.1	0	0	Intolérant
<i>Oxalis montana</i>	2.4	0	0	
<i>Viburnum trilobe</i>	2.4	0	0	
<i>Solidago canadensis</i>	2.0	0	0	Intolérant
<i>Dryopteris phegopteris</i>	1.9	0	0	Tolérant
<i>Alnus rugosa</i>	1.7	18	1.6	Tolérant
<i>Goodyera repens</i>	1.7	0	0	Tolérant
<i>Vaccinium myrtilloides</i>	1.6	0	0	Intolérant
<i>Trillium cernuum</i>	1.1	0	0	
<i>Actaea alba</i>	0.8	0	0	
<i>Epilobium angustifolium</i>	0.7	0	0	Intolérant
<i>Prunus pennsylvanica</i> *	0.6	448	36.1	Intolérant
<i>Sambucus pubens</i> *	0.5	111	10.4	Tolérant
<i>Amelanchier arborea</i>	0.4	0	0	
<i>Thalictrum pubescens</i>	0.4	0	0	
<i>Circaea alpina</i>	0.4	0	0	Tolérant
<i>Botrychium virginianum</i>	0.3	0	0	
<i>Cirna latifolia</i>	0.3	0	0	
<i>Cornus stolonifera</i>	0.3	8	0.8	Semi-tolérant à tolérant
<i>Polygonum cilinode</i> *	0.3	465	20.3	Intolérant
<i>Petasites pulmutus</i>	0.3	0	0	Tolérant
<i>Lactuca scariola</i>	0.0	0	0	Intolérant
<i>Ranunculus abortivus</i> *	-0.6	4	0.5	Intolérant
<i>Fragaria americana</i> *	-1.3	0	0	Intolérant
<i>Corydalis sempervirens</i> *	-1.6	0	0	Intolérant
<i>Epilobium glandulosum</i>	-7.8	0	0	Intolérant
<i>Carex</i> spp. *	-7.9	1737	36.5	Tolérant
<i>Salix discolor</i>	-7.9	0	0	Intolérant
<i>Geranium bicknellii</i> *	-10.1	0	0	Intolérant
<i>Diervilla lonicera</i> *	-11.3	495	17.6	Tolérant
<i>Rubus idaeus</i> *	-11.3	6753	61.5	Intol. à semi-tolérant

* Espèces avec banque de graines persistante

Harrington, 1972). Pour *Salix discolor*, sa présence dans le sol s'explique par une dispersion hâtive des graines car, chez cette espèce, les processus de floraison et de maturation des fruits s'effectuent avant l'apparition des feuilles, dispositions favorables à la dispersion très tôt de graines aigrettées (Marie-Victorin, 1964). Les graines d'*Epilobium glandulosum*, présentes dans le site, dataient de la production de l'année précédente car il était encore trop tôt au mois de mai pour l'apparition de cette herbacée dans le sous-bois. L'absence de *Lactuca serriola* et la faible fréquence de *Petasites palmaris* (0,3) s'expliquent par des fréquences sur le terrain et dans le sol quasi égales.

2.3.2 Effet de la lumière

Pour l'ensemble des espèces, l'analyse de variance de rang sur le nombre moyen de graines germées par échantillon de sol en fonction de deux intensités lumineuses, ne montre aucune différence significative entre le traitement 100% lumière et celui à 25% de lumière ($p=0,1938$), que les horizons minéraux et organiques soient pris séparément ou combinés (figure 2.2). De plus, même si le résultat s'avère non-significatif, on peut toutefois remarquer que les échantillons d'horizon organique contiennent un nombre moyen de graines germées légèrement plus élevé que les échantillons d'horizon minéral (figure 2.2). Lorsque les espèces sont analysées individuellement, le pourcentage de germination est significativement plus élevé sous le traitement 100% lumière pour *Geranium bicknellii* ($p=0,0358$), *Ranunculus abortivus* ($p=0,0473$) et *Salix discolor* ($p=0,0001$), alors qu'aucune espèce ne germe mieux sous le traitement 25% lumière ($P>0,05$).

2.3.3 Effet du temps depuis le dernier feu

Espèces transitoires vs persistantes

La richesse en espèces est plus élevée dans le site de 29 ans après feu et décroît légèrement jusqu'à celui de 146 ans après feu, passant de 26 à 16 espèces (figure 2.3). La présence en plus grand nombre des espèces transitoires dans les trois plus vieux sites hausse le nombre total d'espèces à 24 dans le site de 170 ans et 21 pour ceux de 196 et 233 ans après feu. Quant aux espèces à banque de semences persistante, la richesse pour chacun des sites varie peu, passant de 11 espèces pour le plus jeune site à

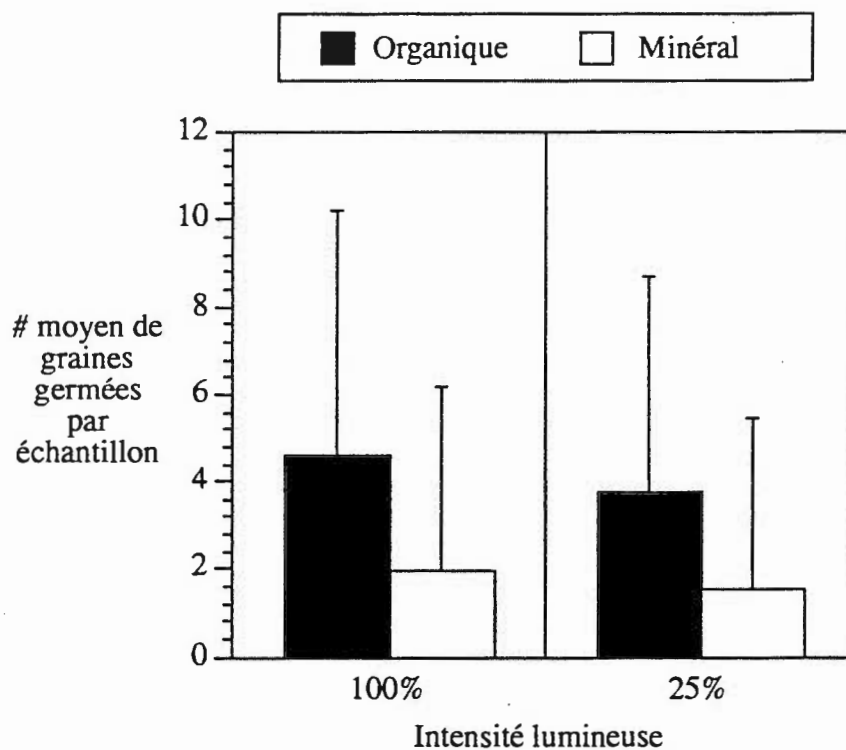


Figure 2.2. Nombre moyen de graines germées par échantillon de sol dans les horizons organique et minéral en fonction de deux intensités lumineuses (100% et 25% de lumière). Aucune différence significative n'est observée entre les traitements ($p=0,1938$).

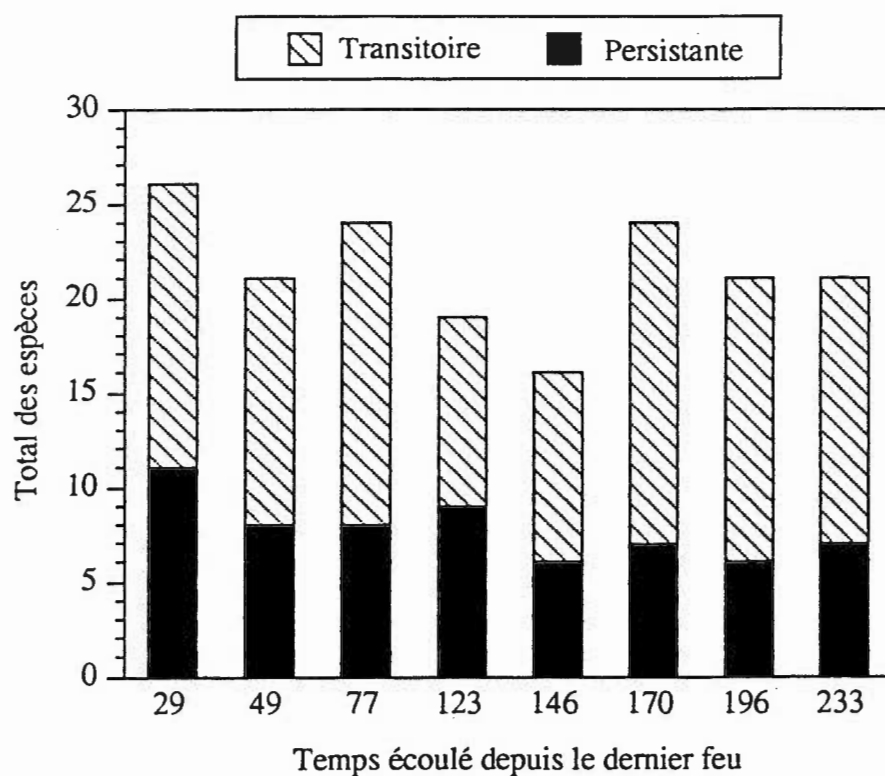


Figure 2.3. Nombre total d'espèces herbacées et arbustives avec banques de semences transitoire et persistante échantillonnées en serre en fonction du temps écoulé depuis le dernier feu.

7, pour le plus vieux. À l'exception du site de 123 ans, les espèces à banque de semences transitoire sont toujours plus nombreuses que celles à banque de semences persistante. Les tests de khi-carré, effectués sur les espèces transitoires, persistantes et sur le total des deux, montrent une répartition non significativement différente à travers les classes pour chacun des cas ($p > 0,05$).

Graines vs rhizomes

La quantité la plus élevée de semis provenant de graines est observée en début de succession (figure 2.4). Le test de khi-carré révèle que la quantité de graines dans le site de 29 ans après feu est plus élevée que la valeur prévue par la distribution théorique. Quant à eux, les sites de 77, 146 et 196 ans après feu obtiennent des valeurs au-dessous de celles de la distribution théorique. Le site de 29 ans contient le plus grand nombre de semis provenant de graines, soit 437. Ce nombre décline jusqu'au site intermédiaire de 146 ans où il est le plus bas, avec 34 semis. Dans les sites de 170, 196 et 233 ans après feu, les quantités de semis augmentent respectivement à 200, 101 et 140. À l'exception du site de 146 ans, les semis provenant de graines surpassent toujours en quantité ceux provenant de rhizomes. On peut supposer que les rhizomes ont été endommagés lors de la collecte des échantillons de sol, réduisant ainsi le nombre de semis provenant de rhizomes.

Espèces intolérantes vs tolérantes à l'ombre

À la suite de la répartition des espèces selon leur tolérance à l'ombre (Archibold, 1989; Dansereau, 1957; Harrington, 1972; Rowe et Scotter, 1973; Whitney, 86), on observe que la quantité d'espèces tolérantes à l'ombre surpasse dans les huit sites celle des espèces intolérantes à l'ombre (figure 2.5). Les tests de khi-carré effectués sur les espèces intolérantes et tolérantes à l'ombre ne montrent, dans les deux cas, aucune différence significative ($p > 0,05$) selon une distribution théorique pour chaque classe. En effet, la quantité d'espèces intolérantes dans sept de ces huit classes ne varie qu'entre six et deux tandis que celle des espèces tolérantes varie entre 15 et 20. Contrairement aux autres sites, la banque de semences du site de 146 ans après feu ne contient aucune espèce intolérante. Les résultats montrant le nombre de semis d'espèces intolérantes et tolérantes à l'ombre indiquent que, peu importe le temps écoulé depuis le dernier feu, les espèces tolérantes à l'ombre se retrouvent en plus

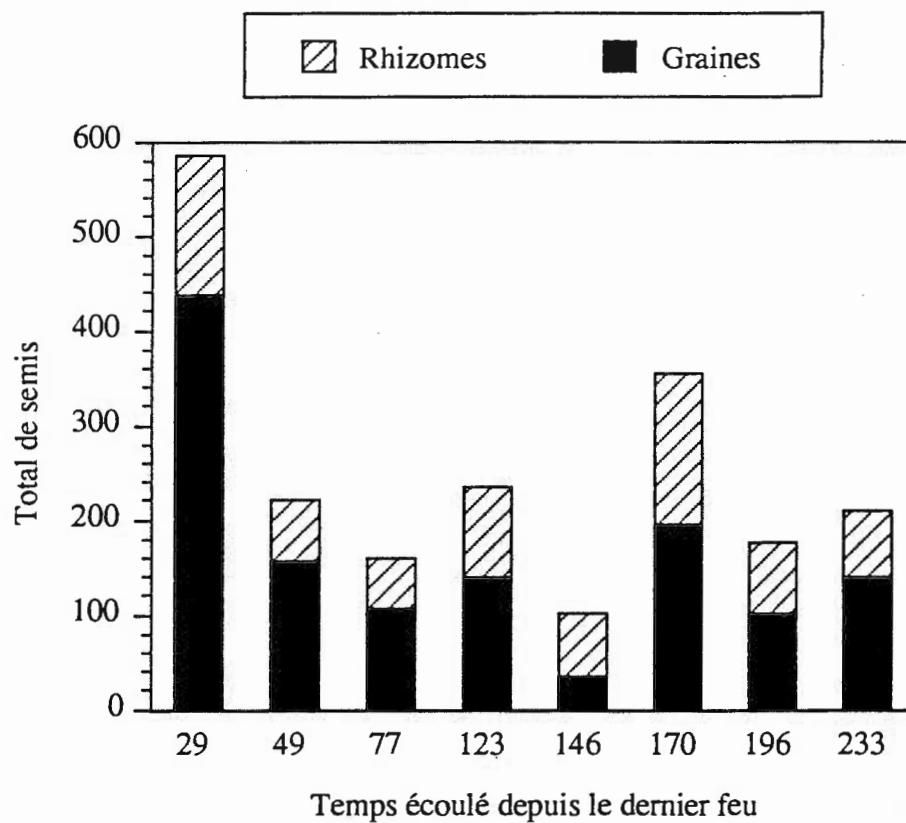


Figure 2.4. Nombre total de semis d'espèces herbacées et arbustives provenant de graines et de rhizomes dénombrés en serre en fonction du temps écoulé depuis le dernier feu.

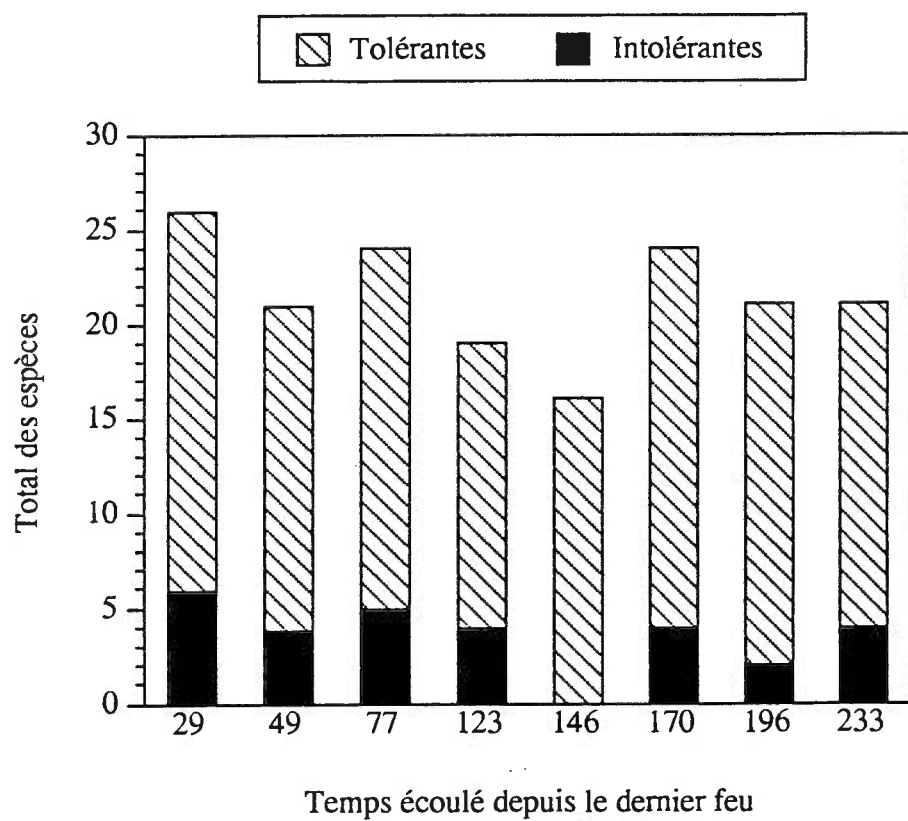


Figure 2.5. Nombre total d'espèces herbacées et arbustives tolérantes et intolérantes à l'ombre échantillonnées en serre en fonction du temps écoulé depuis le dernier feu.

grand nombre dans la banque de semences que les espèces intolérantes (figure 2.6).

Également pour les espèces intolérantes et tolérantes à l'ombre, les droites de régression ne montrent pas une diminution significative du nombre de semis plus le temps écoulé depuis le dernier feu augmente (figure 2.6). Dans le cas des espèces intolérantes, le vieux site de 170 ans après feu contient le nombre le plus élevé de semis, soit 32, se rapprochant ainsi du plus jeune site qui compte 27 semis. Une légère augmentation des semis d'espèces tolérantes est également observée 170 ans après feu mais c'est le plus jeune site qui contient le plus grand nombre de semis, soit 410.

2.3.4 Dynamique des espèces de la banque de semences persistante

La dynamique en forêt des espèces à banque de semences persistante varie considérablement selon l'espèce. Pour *Corydalis sempervirens* et *Fragaria americana* bien qu'elles soient absentes des quadrats échantillonnés, on retrouve néanmoins des graines viables dans la banque de semences (figure 2.7). Dans le cas de *Geranium bicknellii*, également absente des quadrats échantillonnés, l'abondance de graines augmente avec le temps écoulé depuis le dernier feu, à l'exception des sites de 146, 196 et 233 ans après feu. Le même phénomène se produit pour *Diervilla lonicera*. (figure 2.8). Les sites d'âge intermédiaire de 123 et 170 ans sont ceux où *Diervilla lonicera* compte le plus de graines au total ainsi que de semis (graines viables).

N'apparaissant qu'en fréquence très faible, *Ranunculus abortivus* n'est retrouvée, tant sur le terrain que dans la banque, que dans les deux plus jeunes sites (figure 2.9). La présence dans le sol de *Polygonum cilinode* et *Sambucus pubens* est beaucoup plus importante que leur présence dans le sous-bois (figure 2.10). Pour *Prunus pensylvanica*., sa fréquence d'apparition sur le terrain surpasse généralement celle dans le sol (figure 2.11). Cependant, pour les trois espèces, la fréquence dans la banque tend à diminuer dans les sites plus âgés. À l'exception des graines de *Sambucus pubens* toutes non-viables, une très faible quantité de graines était viable pour *Polygonum cilinode* et *Prunus pensylvanica*. (figures 2.10, 2.11). Suite une diminution graduelle de la fréquence dans la banque pour *Carex* spp. et *Rubus idaeus* du plus jeune site aux sites intermédiaires, ces mêmes fréquences ont tendance à augmenter dans les sites de 170 et 233 ans après feu (figure 2.12). Il en est de même pour la fréquence d'apparition sur le terrain, sauf dans le cas de *Carex* spp..

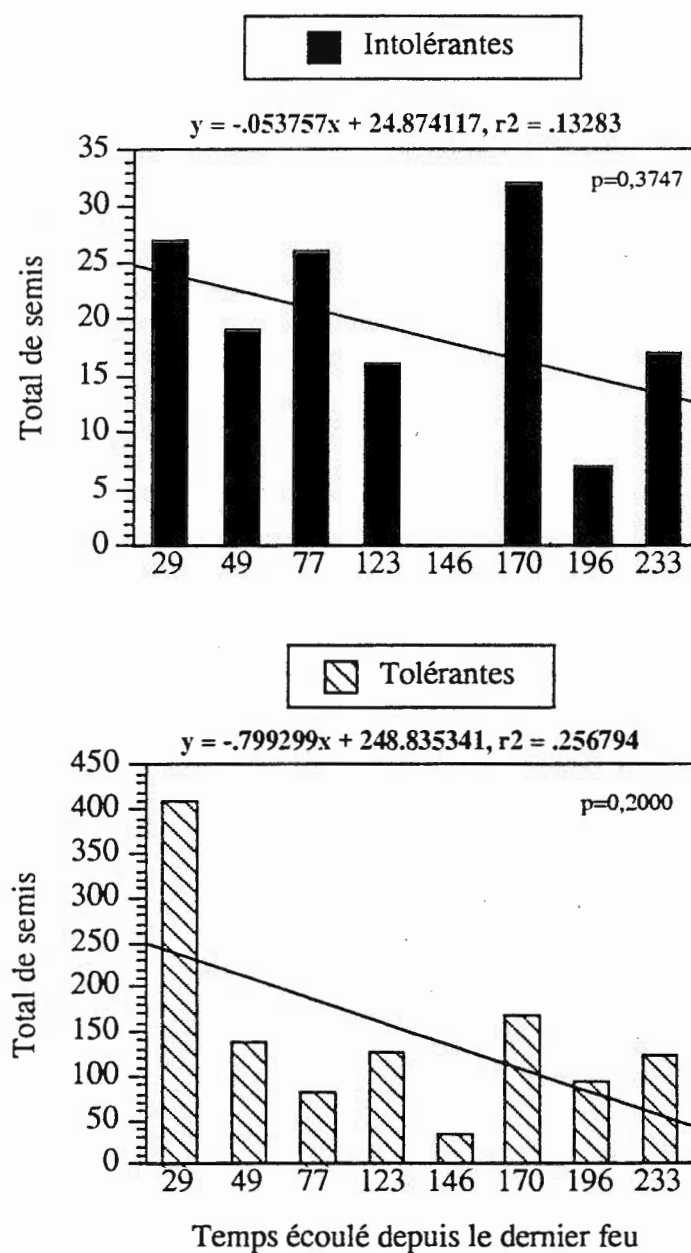


Figure 2.6. Nombre total de semis d'espèces herbacées et arbustives intolérantes et tolérantes à l'ombre provenant de graines, dénombrés en serre en fonction du temps écoulé depuis le dernier feu ainsi que les droites de régression correspondantes.

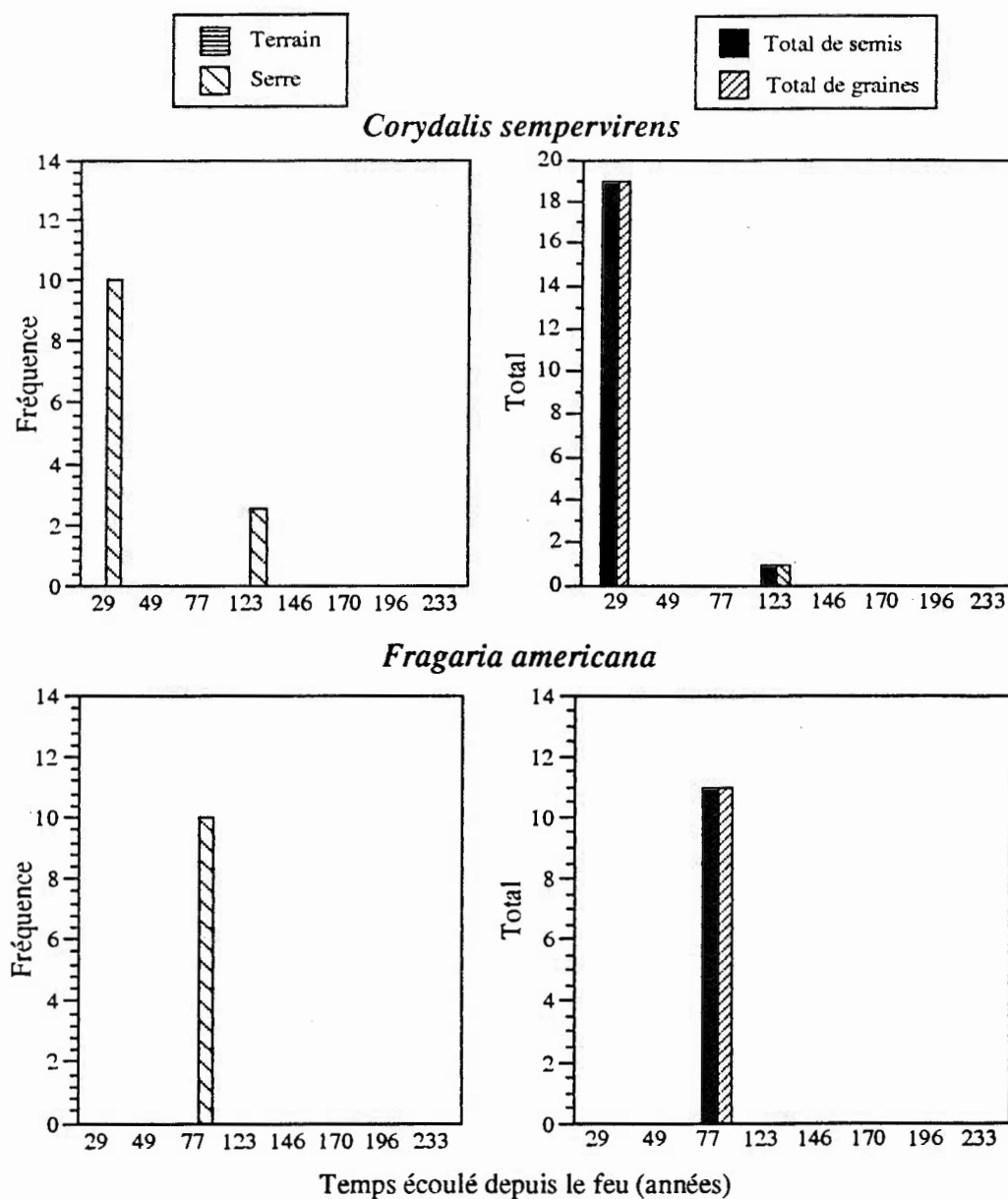


Figure 2.7. Fréquences moyennes d'apparition sur le terrain et en serre (graphique de gauche) ainsi que le nombre total de semis et de graines (graphique de droite) pour *Corydalis sempervirens* et *Fragaria americana* en fonction du temps écoulé depuis le feu.

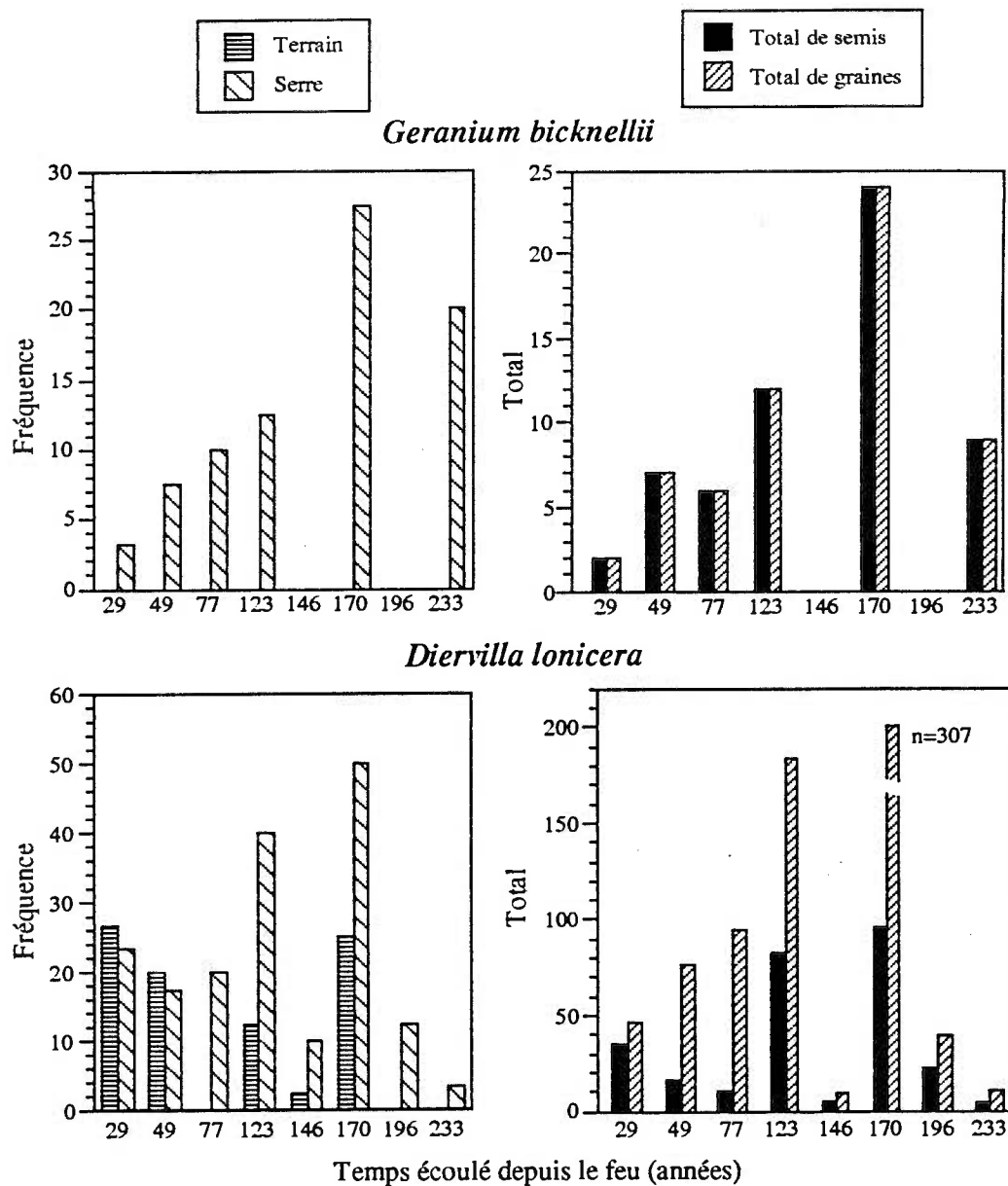


Figure 2.8. Fréquences moyennes d'apparition sur le terrain et en serre (graphique de gauche) ainsi que le nombre total de semis et de graines (graphique de droite) pour *Geranium bicknellii* et *Diervilla lonicera* en fonction du temps écoulé depuis le dernier feu.

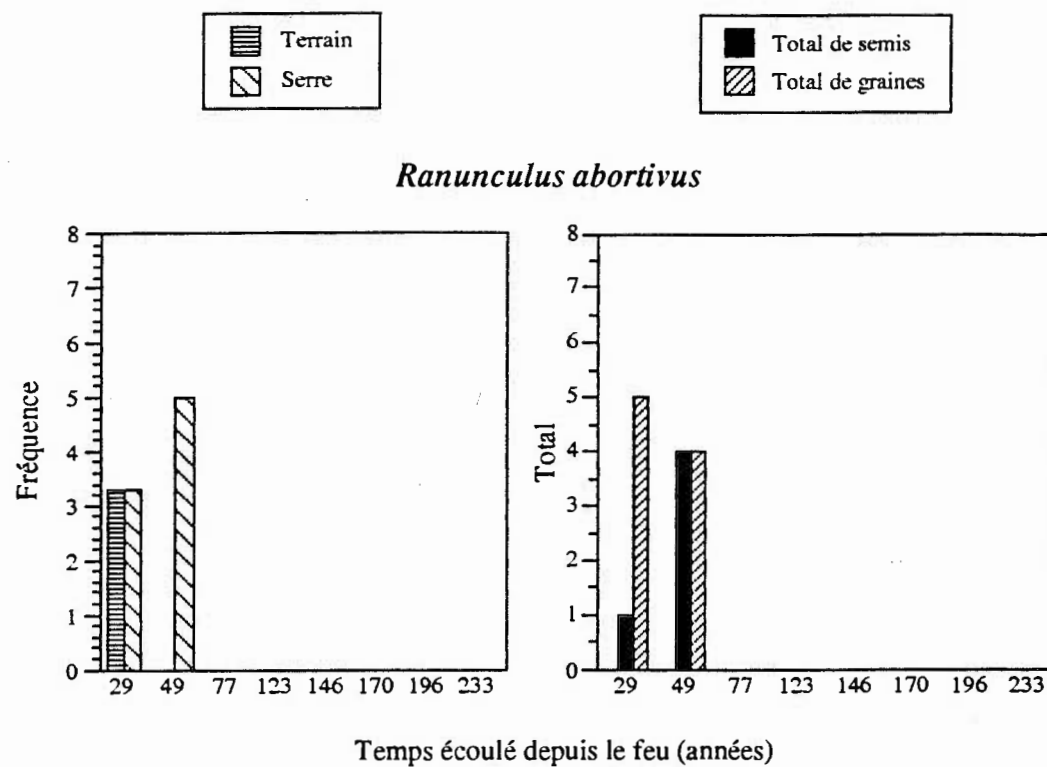


Figure 2.9. Fréquences moyennes d'apparition sur le terrain et en serre (graphique de gauche) ainsi que le nombre total de semis et de graines (graphique de droite) pour *Ranunculus abortivus* en fonction du temps écoulé depuis le dernier feu.

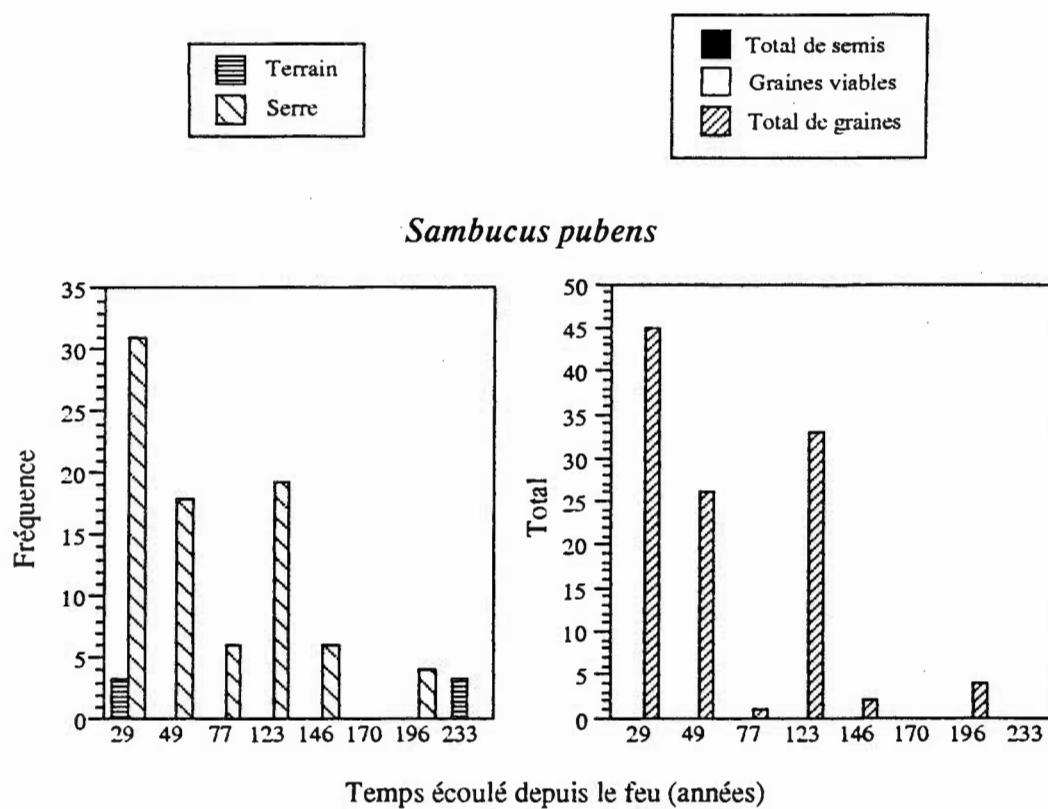


Figure 2.10. Fréquences moyennes d'apparition sur le terrain et en serre (graphique de gauche) ainsi que le nombre total de semis, de graines et de graines viables (graphique de droite) pour *Sambucus pubens* en fonction du temps écoulé depuis le dernier feu.

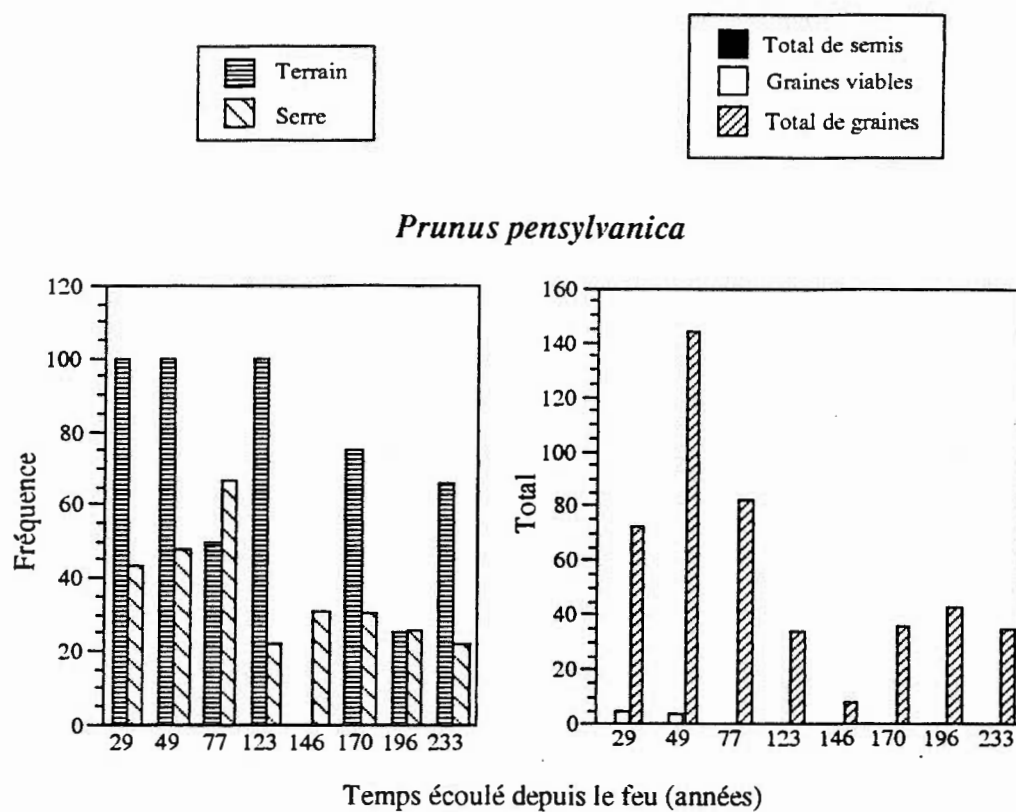


Figure 2.11. Fréquences moyennes d'apparition sur le terrain et en serre (graphique de gauche) ainsi que le nombre total de semis, de graines et de graines viables (graphique de droite) pour *Prunus pensylvanica* en fonction du temps écoulé depuis le dernier feu.

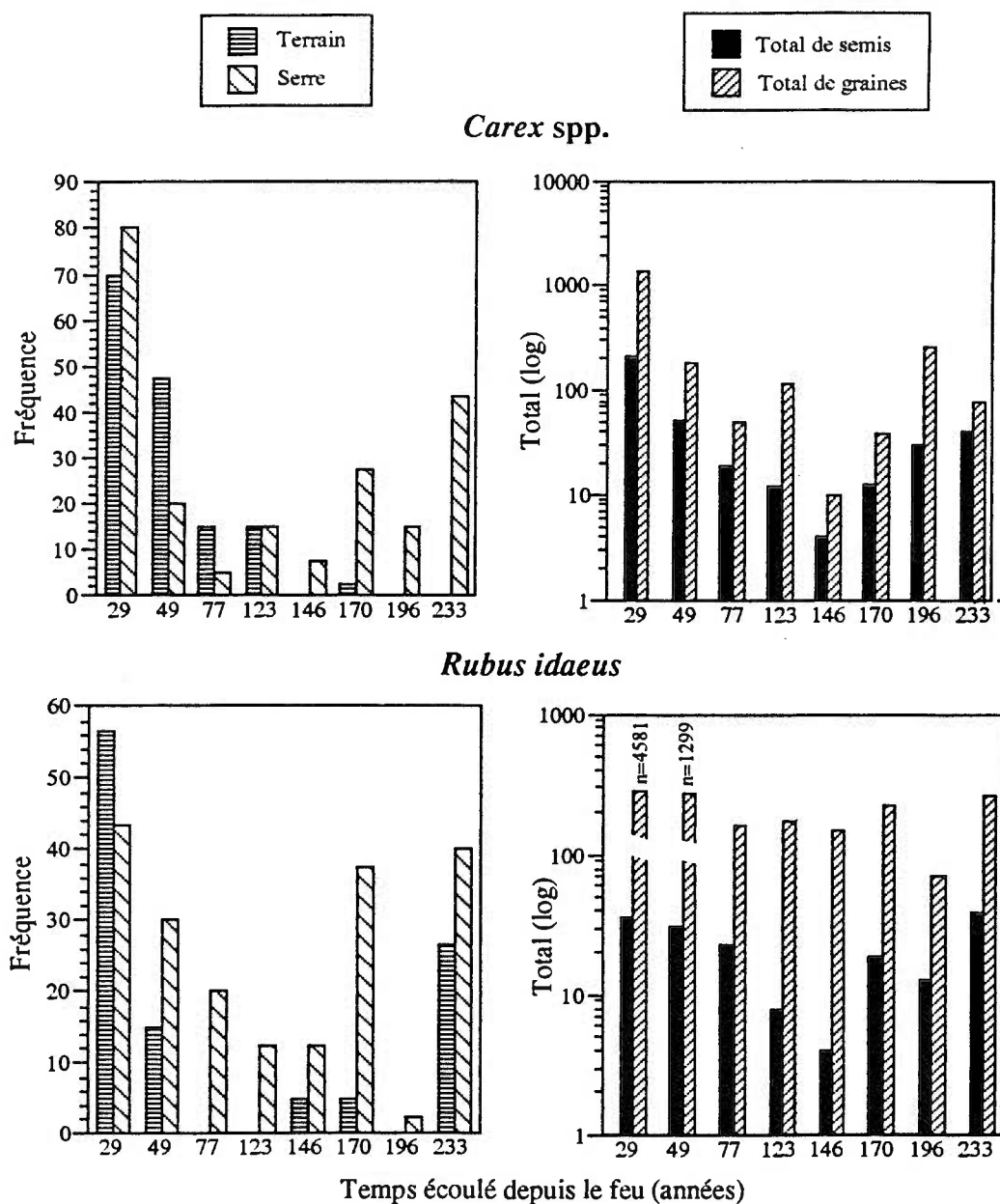


Figure 2.12. Fréquences moyennes d'apparition sur le terrain et en serre (graphique de gauche) ainsi que le nombre total de semis et de graines (graphique de droite avec l'axe y en échelle log) pour *Carex* spp. et *Rubus idaeus* en fonction du temps écoulé depuis le dernier feu.

Comparativement au nombre total de graines dans la banque, la proportion de graines viables (total de semis) pour *Carex* spp. et *Rubus idaeus* est plus élevée dans les peuplements de 170 ans et plus.

2.3.5 Relation entre les espèces en forêt et dans la banque

La similarité entre la végétation actuelle des peuplements étudiés et les graines enfouies dans le sol fluctue le long du gradient de succession (tableau 2.2). Même si le coefficient de similarité n'atteint que 49%, la plus forte ressemblance s'observe en début de succession, dans le plus jeune site (29 ans). Pour les sites suivants de 49 et 77 ans après feu, les espèces de sous-bois correspondent de moins en moins à celles de la banque. Ceci est particulièrement vrai pour le site de 77 ans après feu, avec seulement 24% de similarité. Toutefois, ce coefficient augmente légèrement à partir des sites d'âge intermédiaire de 123 et 146 ans après feu (34 et 36% respectivement) pour atteindre 45% dans celui de 170 ans après feu. Finalement, les deux plus vieux sites de 196 et 233 ans après feu obtiennent des coefficients respectifs de 35% et 41%.

Tableau 2.2. Coefficients de similarité de Steinhaus entre les fréquences d'apparition sur le terrain et celles dans la banque de semences pour l'ensemble des espèces en fonction du temps écoulé depuis le dernier feu (années)

Temps écoulé depuis le dernier feu	Coefficient de similarité de Steinhaus
29	0,49
49	0,31
77	0,24
123	0,34
146	0,36
170	0,45
196	0,35
233	0,41

2.4 Discussion

2.4.1 Caractéristiques de la banque de semences

Dans les forêts matures et non perturbées, la composition des espèces présentes dans la banque ne correspond habituellement pas avec celle de la végétation au sol (Johnson, 1975; Kellman, 1970; Livingston et Allessio, 1968; Marquis, 1975; Olmsted et Curtis, 1947; Oosting et Humphreys, 1940; Strickler et Edgerton, 1976). Nous observons toutefois ce phénomène dans le site de 29 ans après feu avec un coefficient de similarité maximal de 49%. Trente espèces, présentes en forêt, étaient absentes de la banque de semences dans ce site. Lors de l'étude d'une chronoséquence de communautés forestières tempérées au sud du Japon, Nakagoshi (1984) obtient une moyenne de 40% de similarité dans des peuplements dont l'âge varie de 15 à 41 ans. Il n'obtient pas de coefficient supérieur à 50% et celui-ci atteint une valeur moyenne de 30% dans des sites n'ayant pas subi de perturbations majeures depuis 240 ans.

Au début de la succession, les espèces feuillues offrent les conditions de lumière et de température au sol favorisant la croissance des espèces de sous-bois (De Grandpré, Gagnon et Bergeron, 1993). Nous observons une similarité plus forte en début de succession car les espèces de lumière sont présentes dans la forêt et produisent généralement une banque de semences alors que les espèces d'ombre se reproduisent surtout par voie végétative. Les forêts, occupant des sites où le dernier feu origine de 77 ans et plus, sont caractérisées par des peuplements mixtes à des peuplements de conifères (Bergeron et Dansereau, 1993). Au printemps, lors du début de la période de croissance végétale, la lumière pénètre moins dans le sous-bois de ces forêts que dans les forêts décidues (Foster & King, 1986). Conséquemment, le site de 77 ans après feu présente la similarité la plus faible car les espèces héliophiles encore abondantes dans la banque de semences sont absentes dans le sous-bois. La similarité augmente de nouveau quelque peu et demeure constante par la suite car ce sont maintenant les espèces sciaphiles qui sont présentes en forêt et qui ont enrichi la banque de semences.

La plupart des espèces avec banque de semences, persistante et transitoire, font partie des espèces dites pionnières, de début de succession ou intolérantes à l'ombre (Pickett et McDonnell, 1989). Elles sont habituellement plus abondantes dans les

jeunes peuplements et leur présence diminue plus la succession avance. En comparant les espèces dans la banque, que ce soit entre persistante et transitoire ou entre intolérante et tolérante à l'ombre, la diminution attendue quant au nombre d'espèces le long du gradient n'apparaît pas clairement. L'absence d'un patron clair dans les premières années après feu s'expliquerait par la persistance dans la banque des espèces intolérantes, celles-ci étant présentes en nombre comparable dans les quatre plus jeunes sites (29, 49, 77 et 123 ans après feu). Nous observons mieux l'effet de la diminution dans le temps lorsque l'on compare l'abondance des graines dans la banque. On observe alors une chute importante du nombre de semis provenant de graines du site feuillu de 29 ans après feu vers celui de 49 ans. Contrairement à ce qui était prévu, cette baisse est attribuable aux espèces tolérantes à l'ombre et non aux espèces intolérantes. On remarque cependant une diminution progressive de l'abondance des intolérantes à partir des jeunes sites jusqu'aux sites intermédiaires. Leur proportion dans la banque des jeunes sites par rapport à celle des tolérantes est toutefois très faible. Bref, le patron final montre donc dans le temps une baisse plus marquée dans l'abondance des espèces de la banque de semences que dans le nombre d'espèces dénombrées.

Les forêts occupant des sites où le dernier feu répertorié est de plus de 123 ans sont essentiellement constituées de peuplements matures de sapins et d'épinettes (Bergeron et Dansereau, 1993). De tels peuplements sont plus susceptibles aux épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette. En effet, cet insecte se nourrit principalement des aiguilles de sapin baumier mature (Blais, 1983). Lors d'une épidémie, le couvert forestier est réduit, suite à la défoliation et la mortalité des arbres, permettant à plus de lumière d'atteindre le sol ce qui stimule donc la croissance de la végétation (MacLean, 1988). Lors de la dernière épidémie (1970 à 1987), en moyenne plus de 50% des sapins sont morts et l'on estime que les deux épidémies du vingtième siècle ont été aussi sévères (Bergeron *et al.*, 1995; Morin, Laprise et Bergeron, 1993). Cela permet donc l'établissement de semis d'espèces provenant de la banque ou envahissant de l'extérieur (Hill et Stevens, 1981; Houle, 1991). Une fois établies, les espèces de sous-bois fleurissent, produisent des fruits donnant des graines qui enrichissent de nouveau la banque de semences. Les trouées assez grandes permettent l'établissement d'espèces colonisatrices de sites perturbés (Fenner, 1985).

Comme l'énonçait la seconde hypothèse, on devrait donc s'attendre à une augmentation du nombre et de l'abondance d'espèces tolérantes ou même intolérantes à l'ombre dans la banque des sites plus âgés attaqués par la tordeuse. À l'encontre de cette augmentation prévue, la variation de la richesse des espèces le long du gradient n'est pas importante. Même si, après leur déclin dans les sites de 123 et 146 ans après feu, on assiste à une légère augmentation des espèces tolérantes à l'ombre à partir de 170 ans après feu, le nombre d'intolérantes s'établissant surtout ou uniquement après feu ne varie pratiquement pas et ce sont les mêmes espèces que celles rencontrées dans les peuplements feuillus. L'augmentation de la quantité de lumière dans les trouées occasionnées par les épidémies ne permet donc pas le recrutement de nouvelles espèces intolérantes. Cependant, en terme d'abondance, les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette permettent l'enrichissement de la banque de semences car le site de 170 ans après feu montre une augmentation de la quantité de graines d'espèces intolérantes et tolérantes à l'ombre dans le sol. On peut donc supposer que l'épidémie dans ce site a provoqué la formation de trouées assez grandes permettant l'arrivée au sol d'une quantité élevée de lumière favorisant la germination d'espèces intolérantes. Comme l'avait déjà observé MacLean (1988), lors d'épidémies d'insectes, le couvert d'arbustes et de certaines espèces d'herbacées augmente, permettant l'enrichissement de la banque. À l'intérieur de ces espèces, le nombre d'espèces à banque de semences persistante ou transitoire ne montre pas de patron constant de variation dans le temps bien que des fluctuations entre les feux soient présentes. Certains patrons attendus dans l'énoncé des hypothèses ne sont pas vérifiés au niveau de la communauté mais plutôt lors de l'étude individuelle de quelques espèces comme *Carex* spp., *Diervilla lonicera* et *Rubus idaeus*. Nous en discuterons plus loin lorsque nous ferons l'analyse de la stratégie des espèces.

Dans une vieille forêt décidue du Michigan, Poulson et Platt (1989) ont observé que les espèces tolérantes à l'ombre dominaient dans le sous-bois d'une petite trouée isolée causée par un arbre renversé. Les résultats de leur étude démontrent que parmi ces espèces, aucune ne semble mieux adaptée pour germer sous des quantités de lumière plus faibles, créées par des arbres renversés ou d'épidémies d'insectes de moindre importance. Nos essais réalisés en serre montrent également que le traitement avec 25% de lumière ne favorise pas la germination des espèces tolérantes à l'ombre.

Toutefois, pour *Geranium bicknellii*, *Ranunculus abortivus* et *Salix discolor*, trois espèces intolérantes à l'ombre et s'établissant après une perturbation, des taux de germination supérieurs ont été obtenus en pleine lumière.

Pour l'ensemble des résultats, on observe de grandes variations d'un site à l'autre et plus spécifiquement pour celui de 146 ans après feu (feu de 1847), où les résultats sont les plus bas. Ce phénomène pourrait être attribué à des différences dans la sévérité de chacun des feux. De plus, dans des vieux peuplements, l'occurrence de feux plus intenses, comme ce fut peut-être le cas du feu de 1847, occasionnerait la disparition de l'épaisse couche d'humus (Johnson, 1992), causant ainsi la disparition de plusieurs espèces. De Grandpré, Gagnon et Bergeron (1993) ont observé une baisse de la diversité et de l'abondance des espèces de sous-bois dans ce site ayant brûlé en 1847 (site de 146 ans). Bien entendu, cela affecte également la composition de la banque de semences.

2.4.2 Stratégies des espèces persistantes dans la banque de semences

De tous les facteurs pouvant influencer la composition de la banque de semences, l'intervalle de temps depuis le dernier feu joue, en forêt boréale, un rôle primordial sur la plupart des espèces herbacées et arbustives. Les communautés, où l'intervalle entre les perturbations est long, verront le contenu en graines viables dans le sol diminuer (Frank et Safford, 1970; Whipple, 1978). Or, dans ces communautés, lorsqu'une perturbation surviendra, la régénération se fera surtout à partir d'espèces envahissant par graines de l'extérieur et à partir de rhizomes (Granström, 1986b). Dix espèces ont été réparties en cinq groupes en se basant sur la dynamique de leur banque de semences ainsi que leur présence dans la végétation actuelle le long du gradient de succession.

Le premier groupe comprend les espèces *Corydalis sempervirens* et *Ranunculus abortivus* qui envahissent rapidement un site après feu (Rowe et Scotter, 1973). Leur présence dans la banque des jeunes sites (29 et 49 ans après feu) confirme cette particularité. Intolérantes à l'ombre, ces espèces possèdent une banque de semences persistante, cependant leurs graines ne semblent pas demeurer viables très longtemps (Archibold, 1989). Par conséquent, à moins d'un intervalle très court entre les feux,

permettant ainsi aux graines viables de germer lors de la perturbation, les adultes ne pourront se maintenir dans une forêt où les feuillus laissent progressivement la place à un peuplement mixte. Leur stratégie dépend du réensemencement à distance à partir de peuplements jeunes ou d'habitats ouverts.

Une seule espèce, *Geranium bicknellii* Britt., fait partie de la seconde catégorie. Celle-ci est une espèce dépendante du feu car elle doit s'établir en pleine lumière (Ahlgren, 1960; Rowe et Scotter, 1973). De plus, la chaleur intense d'un feu favorise la germination de ses graines (Abrams et Dickmann, 1984; Granström et Schimmel, 1993). Ahlgren (1960) indique également que la reproduction chez cette plante se fait uniquement à partir de graines. Une petite quantité de graines de *Geranium bicknellii* fut retrouvée dans la plupart des sites déjà brûlés, y compris celui de plus de 230 ans même si aucun plant n'était présent en forêt. Ahlgren (1979a) a trouvé une quantité importante de graines de *Geranium bicknellii* dans le sol d'une forêt de pin rouge du Minnesota âgée de 270 ans. Toutefois, aucune n'avait produit de semis. Plus récemment, en 1983, dans une forêt de l'Alaska, l'occurrence d'un feu a permis à des graines de *Geranium* de germer après une dormance de plus de 150 ans (Juday, 1985). Nos résultats ainsi que les références ci-dessus tendent à démontrer que les graines de *Geranium bicknellii* sont effectivement viables sur plus de 230 ans. *Geranium bicknellii* est la seule des espèces étudiées qui semble réellement adaptée aux feux par l'entremise de sa banque de semences. Celle-ci peut subsister en faible quantité, même dans un régime où l'intervalle de temps entre les feux est très long.

L'augmentation observée dans l'abondance et la fréquence de *Geranium bicknellii*, et cela jusqu'à 170 après feu, semble difficile à expliquer à première vue. En effet, comme l'espèce apparaît uniquement après feu, sa fréquence et son abondance devraient décroître avec le temps écoulé depuis le dernier feu. Cependant, suite à une décroissance marquée des feux aux 19^{ième} et 20^{ième} siècle (Bergeron et Archambault, 1993), l'intervalle entre deux feux successifs s'accroît à mesure que l'on passe des feux anciens aux feux plus récents. Par exemple, alors qu'il s'est écoulé près de 200 ans entre le feu de 1964 et le feu précédent de 1760, seulement 63 ans se sont passés entre les feux de 1823 et 1760 (Dansereau et Bergeron, 1993; Bergeron, données non-publiées). Il semble donc que le patron observé répond plus à une diminution de l'abondance de l'espèce dans la banque de semences lorsque l'intervalle entre les feux

est long, qu'à une diminution qui soit liée au temps écoulé depuis le dernier feu. Le phénomène s'expliquerait par une mortalité très basse jusqu'aux intervalles très longs et par une capacité insuffisante de l'espèce à réapprovisionner massivement, après feu, la banque de semences, dans les cas où la densité de départ est faible. La diminution observée au-delà de 170 ans après feu semble appuyer l'hypothèse de l'effet néfaste d'un accroissement de l'intervalle entre les feux. À l'exception des sites de 29 et 49 ans après feu, où les graines provenaient de l'horizon organique, celles des quatre autres sites étaient retrouvées en plus grand nombre dans l'horizon minéral. Cela renforce l'hypothèse de l'intervalle puisque les graines situées dans l'horizon minéral y séjournent depuis plus longtemps.

Dans le troisième groupe, le genre *Carex* ainsi que *Diervilla lonicera* se reproduisent principalement par voie végétative bien que ces espèces possèdent aussi une banque de semences persistante (Ahlgren, 1960). La durée de vie des graines du genre *Carex* peut varier de 45 à 100 ans (Harrington, 1972), selon les espèces. La persistance des graines de *Diervilla lonicera* est d'environ 42 ans, selon Livingston et Allesio (1968). Leur absence dans les peuplements de conifères (196 et 233 ans après feu) montre que ces deux espèces ont de la difficulté à se maintenir par voie végétative dans les forêts fermées. Ahlgren (1979b) a remarqué le même phénomène pour les *Carex*, dans une étude dans la forêt du Minnesota. De plus, une étude de Schoen (1977) dans le nord du Michigan note que les arbustes de *Diervilla lonicera* sont plus abondants dans les régions ayant été coupées ou brûlées depuis 30 à 50 ans. La présence de ces espèces dans la banque de semences des jeunes peuplements est liée à la présence de plants matures sur le terrain. L'ensoleillement très élevé au printemps dans les peuplements mixtes permet la germination des graines et ainsi le renouvellement constant des plants. Même en l'absence de plants matures de *Carex*, la réserve de graines viables est importante dans les vieux sites. Si une perturbation survient dans ceux-ci, *Carex* spp. comptera sur la banque de semences pour envahir de nouveau. Tout comme *Carex* spp., la présence de plants adultes de *Diervilla lonicera* semble limitée aux peuplements feuillus et mixtes. Elle n'apparaît que sporadiquement dans les peuplements de conifères car, au fur et à mesure que le couvert forestier devient dense, les arbustes au sol ne peuvent se maintenir et la banque de semences en vient à disparaître. Finalement, la longévité des graines de *Diervilla lonicera* et des

espèces de *Carex* retrouvées en forêt boréale est trop courte pour être adaptée uniquement aux feux. Les espèces tolérantes à l'ombre seront présentes tout le temps dans la forêt et dans la banque de semences. Cette dernière sert à prolonger leur présence dans les peuplements trop ombragés mais elles disparaîtront éventuellement si les intervalles entre les feux sont trop longs.

Le quatrième groupe inclut *Prunus pensylvanica*, *Polygonum cilinode* et *Sambucus pubens*. L'étude de Marks (1974) sur *Prunus pensylvanica*, espèce pionnière propre aux sites perturbés en forêt boréale, a permis d'établir plusieurs faits concernant la dynamique de cette espèce. Peu d'études aussi détaillées ont cependant été réalisées sur *Polygonum cilinode* et *Sambucus pubens* (Denslow, 1987; Mladenoff, 1990). Ces trois espèces envahissent un site suite à une perturbation à partir de leur banque de semences. *Prunus pensylvanica* est la seule espèce arborescente de la présente étude dont les graines sont dormantes, cette stratégie étant plus fréquemment adoptée par les espèces herbacées (Livingston et Allesio, 1968). Les graines de cerisier demeurent dans l'humus pour de longues périodes (jusqu'à 50 ans ou plus après la mort des arbres). Elles proviennent d'arbres anciennement établis sur le site et elles sont dispersées par gravité (Marks, 1974). Comme un seul arbre suffit à enrichir considérablement la banque de semences (1,300 fruits/arbre/année) (Marks, 1974), ceci peut donc expliquer la présence de graines dans tous les sites. Cependant, aucune graine de *Prunus pensylvanica* n'a germé et seulement une quantité minime de graines était viable dans les sites de 29 et 49 ans après feu. Marquis (1975) a signalé la diminution sur le terrain du cerisier dans les forêts de plus de 70 ans. La faible présence de *Prunus pensylvanica* dans la banque des sites plus âgés suggère que les trouées créées par le vent ou les épidémies de la tordeuse ne sont pas suffisantes pour lui permettre de se régénérer dans le sous-bois et réenrichir la banque de semences. Ceci peut dépendre principalement de la grandeur de la trouée. Comme le soulignait Marks (1975), les espèces intolérantes à l'ombre coloniseront les trouées assez grandes (plus de 0,2 ha), là où la lumière, l'humidité, les éléments nutritifs ainsi que la compétition sont temporairement favorables pour une croissance rapide. Leur intolérance à l'ombre les pousse à croître aussi rapidement que les autres espèces compétitrices.

Polygonum cilinode et *Sambucus pubens* possèdent à peu près la même dynamique de banque de semences le long du gradient de succession. On observe une diminution des graines dans la banque avec le temps écoulé depuis le dernier feu. Ici encore, le phénomène des épidémies de tordeuse a pu contribuer à l'établissement des espèces dans le sous-bois et à l'enrichissement de la banque de semences. Selon Harrington (1972), la longévité des graines du genre *Polygonum* peut varier de 16 à 50 ans selon les espèces. Sur des sols peu brûlés, *Polygonum cilinode*, se reproduisant principalement par graine, semble être incapable de faire la compétition aux autres espèces se reproduisant par voie végétative et a besoin de conditions de pleine lumière pour survivre (Ahlgren, 1960). Or, le traitement en serre, ne reproduisant que l'effet lumineux d'un feu et les sols n'étant pas brûlé, ne recréait probablement pas les conditions optimales pour la germination de *Polygonum cilinode*.

Dans une étude de Saint-Louis *et al.* (1995, rapport préliminaire), où l'émergence de semis a été suivie pour une deuxième année sur des doubles d'échantillons, la présence de semis des trois espèces de ce groupe a été observée. Dans le cas de *Prunus pensylvanica*, quelques graines ont germé dans l'ensemble des peuplements à l'exception de celui de 196 ans. Le processus de germination pour *Prunus pensylvanica* est complexe et comporte deux phases. La première nécessite le vieillissement de l'endocarpe, une augmentation de la perméabilité à l'eau et à l'oxygène par des moyens physiques. La seconde implique une réaction de la graine à l'environnement modifié, amenant à la levée de la dormance de l'embryon en réponse au changement des éléments du sol perturbé (Marks, 1974). Les conditions en serre n'étaient probablement pas optimales pour la levée de la dormance et la germination des graines de *Prunus* ce qui pourrait expliquer que celles-ci ont germé la deuxième année. Dans le cas de *Polygonum cilinode*, le retrait, la première année, des semis des autres espèces aurait pu contribuer à réduire la compétition et stimuler la germination la deuxième année.

Mladenoff (1990) démontre que *Sambucus pubens* peut être retrouvé dans les forêts matures et dans les trouées. Toutefois, cette espèce ne germe pas abondamment sous un couvert forestier fermé. *Sambucus pubens* préfère s'établir dans les trouées ou bordures de forêts où la lumière permet une forte production de fruits et stimule la germination de ses graines (Denslow, 1987). Cette espèce sera plus abondante et

produira plus de fruits dans les trouées causées par un arbre déraciné (Denslow, 1987; Mladenoff, 1990). Il est donc surprenant de ne pas retrouver plus d'adultes en forêt, surtout dans les peuplements de conifères. La longévité des graines pouvant être d'environ 100 ans (Harrington, 1972), l'absence de graines viables est également étonnante. Finalement, ce groupe inclut donc des espèces qui, suite à leur présence en forêt en très basse densité, doivent leur retour après feu à un maintien dans la banque de semences. Elles peuvent aussi possiblement envahir de nouveau les sites où elles sont absentes de la banque de semences par des agents de dispersion comme les oiseaux ou petits mammifères (Denslow, 1987; Herrera et Jordano, 1981; Marks, 1974). Leur faible présence suite aux perturbations par la tordeuse semble démontrer qu'un très long intervalle entre les feux limite beaucoup leur capacité à se maintenir en forêt. Le cerisier (*Prunus pensylvanica*) n'est d'ailleurs pas une espèce abondante après les coupes de vieux peuplements de conifères (Harvey et Bergeron, 1989).

La dernière catégorie comprend *Rubus idaeus* L., une espèce intolérante à l'ombre (Dansereau, 1957). C'est un arbuste qui envahit abondamment durant les quatre premières années les sites perturbés par le feu, les coupes à blanc ou les trouées (Flaccus, 1959). Persistant rarement plus de 10 ans sur le terrain, il est très rare de le rencontrer à l'extérieur de grandes trouées (Withney, 1986). Cependant, les graines de cette espèce possèdent une longévité d'environ 100 ans (Harrington, 1972). Sa présence dans la banque de semences est plus influencée par la présence des trouées causées par les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette que par l'intervalle entre les feux. On retrouve des graines partout dans la banque et, à l'exception des sites de 170 et 233 ans après feu, la quantité diminue plus le temps augmente après feu. Les épidémies de tordeuse dans les vieux peuplements favorisent le retour de *Rubus idaeus* dans la strate arbustive et dans la banque. La dernière épidémie qui s'est terminée en 1987 explique l'existence de plants adultes dans la plus vieille forêt. Comparativement au nombre initial de graines dans le sol, nos résultats démontrent que la viabilité des graines est plus élevée dans les vieux peuplements ce que nous permet de suggérer que l'arrivée de celles-ci dans la banque de semences soit plus récente. *Rubus idaeus* profite rapidement des ouvertures en forêt, la germination des graines étant favorisée par un changement du rapport rouge:rouge lointain de la lumière (Jennings et Tulloch, 1965). La germination peut également être favorisée par une

augmentation des nitrates dans le sol (Jobidon, 1993), consécutive à une perturbation. En conclusion, contrairement aux autres espèces de la banque de semences, *Rubus idaeus* est bien adapté à produire une imposante banque de semences peu importe le type de perturbations.

2.5 Conclusion

En examinant individuellement les espèces herbacée et arbustive de la banque, on peut remarquer que le temps écoulé depuis le dernier feu influence essentiellement l'abondance de ces espèces. Toutefois, cet effet ne se manifeste pas sur la richesse des espèces. Un intervalle de temps très long entre les feux pourrait amener à la disparition d'espèces incapables de se maintenir en absence de perturbation. En forêt boréale, il semble cependant que la majorité des espèces étudiées soient capables de se maintenir dans la banque et cela, surtout à cause de la présence de perturbations secondaires, comme les épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette. Se produisant dans les peuplements mixtes et de conifères, celles-ci occasionnent une augmentation de la lumière au sol, favorisant la germination des graines présentes dans le sol forestier. *Carex* spp., *Diervilla lonicera*, *Prunus pensylvanica*, *Polygonum cilinode*, *Sambucus pubens* et *Rubus idaeus* profiteront de ces ouvertures de la canopée pour enrichir la banque de semences. Cependant, la diminution de *Geranium bicknellii* conséquente à un intervalle de plus en plus long entre les feux suggère une dépendance plus stricte de cette espèce au feu. Sa présence dans les coupes forestières assure néanmoins son maintien dans le paysage.

RÉFÉRENCES DE L'ARTICLE

- Abrams, M.D. et D.J. Dickmann. 1984. "Apparent Heat Stimulation of Buried Seeds of *Geranium bicknellii* on Jack Pine Sites in Northern Lower Michigan". *The Michigan Botanist*, vol. 23, p. 81-88.
- Ahlgren, C.E. 1960. "Some Effects of Fire on Reproduction and Growth of Vegetation in Northeastern Minnesota". *Ecology*. Vol. 41, no 3, p. 431-445.
- Ahlgren, C.E. 1979a. "Emergent Seedlings on Soil from Burned and Unburned Red Pine Forest". *Minnesota Forest Research*. Note 273, 3 p.
- Ahlgren, C.E. 1979b. "Buried Seed in the Forest Floor of the Boundary Waters Canoe Area". *Minnesota Forest Research*. Note 271, 4 p.
- Archibold, O.W. 1989. "Seed Banks and Vegetation Processes in Coniferous Forests". In: *Ecology of Soil Seed Banks*, Éd. par M. Alessio Leck, V.T. Parker et R.L. Simpson, p. 107-122, Toronto: Academic Press.
- Bergeron, Y. 1991. "The Influence of Lake and Mainland Landscapes on the Fire Regime of the Boreal Forest". *Ecology*. Vol. 72, no 6, p. 1980-1992.
- Bergeron, Y. et S. Archambault. 1993. "Decreasing Frequency of Forest Fires in the Southern Boreal Zone of Québec and its Relation to Global Warming since the End of the 'Little Ice Age'". *The Holocene*. Vol. 3, p. 255-259.
- Bergeron, Y. et P.-R. Dansereau. 1993. "Predicting the Composition of Canadian Southern Boreal Forest in Different Fire Cycles". *Journal of Vegetation Science*. Vol. 4, p. 827-832.
- Bergeron, Y. et M. Dubuc. 1989. "Succession in the Southern Part of the Canadian Boreal Forest". *Vegetatio*. Vol. 79, p. 51-63.
- Bergeron, Y., A. Bouchard, P. Gangloff et C. Camiré. 1983. "La classification écologique des milieux forestiers de la partie ouest des cantons d'Hébertcourt et de Roquemaure, Abitibi, Québec". Études écologiques sous la direction de Miroslav M. Grandtner. Québec (Qué.): Laboratoire d'Écologie forestière de l'Université Laval. 169 p.
- Bergeron, Y., A. Leduc, H. Morin et C. Joyal. 1995. "Balsam Fir Mortality Following the Last Spruce Budworm Outbreak in Northwestern Quebec". *Canadian Journal of Forest Research*. Vol. 25, no 8, p. 1375-1384.

- Blais, J.R. 1983. "Trends in the Frequency, Extent, and Severity of Spruce Budworm Outbreaks in Eastern Canada". *Canadian Journal of Forest Research*. Vol. 13, p. 539-547.
- Brinkman, K.A. 1974. "Salix L." *United States Department of Agriculture, Agriculture Handbook*. 450, p. 746-750.
- Dansereau, P. 1957. "Biogeography: An Ecological Perspective". New York: Ronald Press.
- Dansereau, P.-R. et Y. Bergeron. 1993. "Fire History in the Southern Boreal Forest of Northwestern Quebec". *Canadian Journal of Forest Research*. Vol. 23, no 1, p. 25-32.
- De Grandpré, L., D. Gagnon et Y. Bergeron. 1993. "Changes in the Understory of the Canadian Southern Boreal Forest after Fire". *Journal of Vegetation Science*. Vol. 4, p. 803-810.
- Denslow, J.S. 1987. "Fruit Removal Rates from Aggregated and Isolated Bushes of the Red Elderberry, *Sambucus pubens*". *Canadian Journal of Botany*. Vol. 65, p. 1229-1235.
- Egler, F.E. 1954. "Vegetation Science Concepts I: Initial Floristic Composition, a Factor in Old Field Vegetation Development". *Vegetatio*. Vol. 4, p. 412-417.
- Environnement Canada. 1993. *Canadian climate normals 1961-90: Canadian climate program*. Downsview (Ont.): Service Environnement Atmosphérique.
- Fenner, M. 1985. *Seed Ecology*. Londres: Chapman and Hall, 151 p.
- Flaccus, E. 1959. "Revegetation of Landslides in the White Mountains of New Hampshire". *Ecology*. Vol. 40, p. 692-703.
- Foster, D.R. et G.A. King. 1986. "Vegetation Pattern and Diversity in S.E. Labrador, Canada: *Betula papyrifera* (Birch) Forest Development in Relation to Fire History and Physiography". *Journal of Ecology*. Vol. 74, p. 465-483.
- Frank, R.M. et L.O. Safford. 1970. "Lack of Viable Seeds in the Forest Floor after Clearcutting". *Journal of Forestry*. Vol. 68, p. 776-778.
- Grabe, D.F. 1970. *Tetrazolium Testing Handbook for Agricultural Seeds*. Contribution No. 29 to the handbook on seed testing. Association of official seed analysts, 62 p.
- Granström, A. 1986a. "Emergent Seedlings from the Soil of a Variety of Swedish Forests". Chap. in *Dissertation of Seed banks in Forest Soils and their Role in Vegetation Succession after Disturbance*, p. 1-12. Umeå (Sweden): Sveriges Lantbruksuniversitet.

- Granström, A. 1986b. "Plant Colonization at two Forest Sites after Clear-felling and Experimental Disturbance of the Soil". Chap. in *Dissertation of Seed banks in Forest Soils and their Role in Vegetation Succession after Disturbance*, p. 1-57. Umeå (Sweden): Sveriges Lantbruksuniversitet.
- Granström, A. et J. Schimmel. 1993. "Heat Effects on Seeds and Rhizomes of a Selection of Boreal Forest Plants and Potential Reaction to Fire". *Oecologia*. Vol. 94, p. 307-313.
- Grubb, P.J. 1976. "A Theoretical Background to the Conservation of Ecologically Distinct Groups of Annuals and Biennials in the Chalk Grassland Ecosystem". *Biological Conservation*. Vol. 10, p. 53-76.
- Hall, J.B. et M.D. Swaine. 1980. "Seed Stocks in Ghanaian Forest Soils". *Biotropica*. Vol. 12, p. 256-263.
- Harrington, J.F. 1972. "Seed Storage and Longevity". In *Seed Biology*, Éd. par T.T. Kozlowski, Vol. 3, p. 145-245. New York: Academic Press.
- Harvey, B. et Y. Bergeron. 1989. "Site Patterns of Natural Regeneration Following Clear-cutting in Northwestern Quebec". *Canadian Journal of Forest Research*. Vol. 19, p. 1458-1469.
- Heinselman, M.L. 1981. "Fire and Succession in the Conifer Forests of Northern North America". In *Forest Succession: Concepts and Application*, Éd. par D.C. West, H.H. Shuggart et D.B. Botkin, p. 374-406. New York: Springer-Verlag.
- Herrera, C.M., et P. Jordano. 1981. "*Prunus mahleb* and Birds: The High Efficiency Seed Dispersal System of a Temperate Fruiting Tree". *Ecological Monographs*. Vol. 51, p. 203-218.
- Hill, M.O., et P.A. Stevens. 1981. "The Density of Viable Seed in Soils of Forest Plantations in Upland Britain". *Journal of Ecology*. Vol. 69, p. 693-709.
- Hopkins, M.S., et A.W. Graham. 1983. "The Species Composition of Soil Seed Banks Beneath Lowland Tropical Rainforests in North Queensland". *Australia, Biotropica*. Vol. 15, p. 90-99.
- Houle, G. 1991. "Regenerative Traits of Tree Species in a Deciduous Forest of Northeastern North America". *Holarctic Ecology*. Vol. 14, p. 142-151.
- Jennings, D.L., et B.M.M. Tullock. 1965. "Studies on Factors Which Promote Germination of Raspberry Seeds". *Journal of Experimental Botany*. Vol. 16, p. 329-340.
- Jobidon, R. 1993. "Nitrate Fertilization Stimulates Emergence of Red Raspberry (*Rubus idaeus* L.) under Forest Canopy". *Fertilizer Research*. Vol. 36, p. 91-94.

- Johnson, E.A. 1975. "Buried Seed Populations in the Subarctic Forest East of Great Slave Lake, Northwest Territories". *Canadian Journal of Botany*. Vol. 53, p. 2933-2941.
- Johnson, E.A. 1979. "Fire Recurrence in the Subarctic and its Implications of Vegetation Composition". *Canadian Journal of Botany*. Vol. 57, p. 1374-1379.
- Johnson, E.A. 1992. *Fire and Vegetation Dynamics - Studies from the North American Boreal Forest*. Cambridge studies in Ecology. Cambridge: Cambridge University Press.
- Juday, G.P. 1985. "The Rosie Creek Fire". *Agroborealis*. Vol. 17, no 1, p. 11-20.
- Keddy, P.A., I.C. Wisheu, B. Shipley, et C. Gaudet. 1989. "Seed Banks and Vegetation Management for Conservation toward Predictive Community Ecology". In *Ecology of Soil Seed Banks*, Éd. par M.A. Leck, V.T. Parker et R.L. Simpson, p. 347-364. Toronto:Academic Press.
- Kellman, M.C. 1970. "The Viable Seed Content of Some Forest Soils in Coastal British Columbia". *Canadian Journal of Botany*. Vol. 48, p. 1383-1385.
- Kellman, M.C. 1974. "The Viable Weed Seed Content of Tropical Agricultural Soils". *Journal of Applied Ecology*. Vol. 11, p. 669-677.
- Legendre, L. et P. Legendre. 1984. *Le traitement multiple des données écologiques*. T. 1 de *Écologie numérique*. Québec:Presses de l'Université du Québec.
- Liew, T.C. 1973. "Occurrence of Seeds in Virgin Forest Top Soil with Particular Reference to Secondary Species in Sabah". *Malaysian Forestry*. Vol. 36, p. 185-193.
- Livingston, R.B., et M.L. Allesio. 1968. Buried and Viable Seed in Successional Field and Forest Stands, Harvard Forest, Massachusetts". *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. Vol. 95, p. 58-69.
- MacLean, D.A. 1988. "Effects of Spruce Budworm Outbreaks on Vegetation, Structure, and Succession of Balsam Fir Forests on Cape Breton Island, Canada". In *Plant Form and Vegetation Structure*, Éd. par M.J.A. Werger, P.J.M. van der Aart, H.J. During et J.T.A. Verhoeven, p. 253-261. The Hague: SPB Academic Publishing.
- Marie-Victorin, Frère. 1964. *La Flore Laurentienne*. Montréal: Presses de l'Université de Montréal, 927 p.
- Marks, P.L. 1974. "The Role of Pin Cherry (*Prunus pensylvanica* L.) in the Maintenance of Stability in Northern Hardwood Ecosystems". *Ecological Monographs*. Vol. 44, no 1, p. 73-88.

- Marks, P.L. 1975. "On the Relation Between Extension Growth and Successional Status of Deciduous Trees of the Northeastern United States". *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. Vol. 102, no 4, p. 172-177.
- Marquis, D.A. 1975. "Seed Storage and Germination under Northern Hardwood Forests". *Canadian Journal of Forest Research*. Vol. 5, p. 478-484.
- Miles, J. 1974. "Effects of Experimental Interference with Stand Structure on Establishment of Seedlings in Callunetum". *Journal of Ecology*. Vol. 62, p. 675-687.
- Milthorpe, F.L. (éd.). 1961. *Mechanisms in Biological Competition*., SEB Symposium 15. Cambridge: Cambridge University Press.
- Mladenoff, D.J. 1990. "The Relationship of the Soil Seed Bank and Understory Vegetation in Old-growth Northern Hardwood-hemlock Treefall Gaps". *Canadian Journal of Botany*. Vol. 68, p. 2714-2721.
- Moore, J.M., et R.W. Wein. 1977. "Viable Seed Populations by Soil Depth and Potential Site Recolonization after Disturbance". *Canadian Journal of Botany*. Vol. 55, p. 2408-2412.
- Morgan, P., et L.F. Neuenschwander. 1988. "Seed-bank Contributions to Regeneration of Shrub Species after Clear-cutting and Burning". *Canadian Journal of Botany*. Vol. 66, p. 169-172.
- Morin, H., D. Laprise, et Y. Bergeron. 1993. "Chronology of Spruce Budworm Outbreaks near Lake Duparquet, Abitibi Region, Quebec". *Canadian Journal of Forest Research*. Vol. 23, p. 1497-1506.
- Nakagoshi, N. 1984. "Buried Viable Seed Populations in Forest Communities on the Hiba Mountains, southwestern Japan". *J. Sci. Hiroshima Univ., Ser. B, Div. 2*, Vol. 19, p. 1-56.
- Olmstead, N., et J.O. Curtis. 1947. "Seeds of the Forest Floor". *Ecology*. Vol. 28, p. 49-52.
- Oosting, H.J., et M.E. Humphreys. 1940. "Buried Viable Seeds in a Successional Series of Old Fields and Forest Soils". *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. Vol. 67, p. 253-273.
- Pickett, S.T.A., et M.J. McDonnell. 1989. "Seed Bank Dynamics in Temperate Deciduous Forest". In *Ecology of Soil Seed Banks*, Éd. par M.A. Leck, V.T. Parker et R.L. Simpson, p. 123-147. New York: Academic Press.
- Pickett, S.T.A., et P.S. White. 1985. "Patch Dynamics: A Synthesis". Chap. in *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, p. 371-384. New York: Academic Press.

- Poulson, T.L., et W.J. Platt. 1989. "Gap Light Regime Influence Canopy Tree Diversity". *Ecology*. Vol. 70, p. 553-555.
- Pratt, D.W., R.A. Black, et B.A. Zamora. 1984. "Buried Viable Seed in a Ponderosa Pine Community". *Canadian Journal of Botany*. Vol. 62, p. 44-52.
- Richard, P. 1980. "Histoire postglaciaire de la végétation au sud du lac Abitibi, Ontario et Québec". *Géographie physique et quaternaire*. Vol. 34, no 1, p. 77-94.
- Rowe, J.S. 1972. *Forest Regions of Canada*. Ottawa: Environment Canada.
- Rowe, J.S. 1983. "Concepts of Fire Effects on Plant Individuals and Species". In *The Role of Fire in Northern Circumpolar Ecosystems*, Éd. par R.W. Wein et D.A. MacLean, Scope 18, p. 135-154. New York: Wiley.
- Rowe, J.S., et G.W. Scotter. 1973. "Fire in the Boreal Forest". *Quaternary Research*. Vol. 3, p. 444-464.
- Saint-Louis, S., C.-L. Ratel, F. Tremblay et Y. Bergeron. 1995. "Évaluation de l'importance du réservoir de graines en fonction de l'âge des peuplements et du type géomorphologique". In *Rapport d'étape sur la Dynamique naturelle de la sapinière boréale et ses implications sur la stratégie de protection des forêts*, sous la dir. de L. De Grandpré et Y. Bergeron, pp. 83-106. Montréal: GREF, Université du Québec à Montréal.
- SAS Institute. 1985. *SAS User's Guide: Statistics*, version 6 edition, Cary (NC).
- Schiffman, P.M., et W.C. Johnson. 1992. "Sparse Buried Seed Bank in a Southern Appalachian Oak Forest Implications for Succession". *American Midland Naturalist*. Vol. 127, no 2, p. 258-267.
- Schoen, D.J. 1977. "Floral Biology of *Diervilla lonicera* (Caprifoliaceae)". *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. Vol. 104, no 3, p. 234-240.
- Smith, W.K., A.K. Knapp, et W.A. Reiners. 1989. "Penumbral Effects on Sunlight Penetration in Plant Communities". *Ecology*. Vol. 70, no 6, p. 1603-1609.
- Strickler, G.S., et P.J. Edgerton. 1976. "Emergent Seedlings from Coniferous Litter and Soil in Eastern Oregon". *Ecology*. Vol. 57, p. 801-807.
- Van Wagner, C.E. 1983. "Fire Behaviour in Northern Conifer Forest and Shrublands". In *The Role of Fire in Northern Circumpolar Ecosystems*, Éd. par R.W. Wein et D.A. MacLean, Scope 18, p. 65-80. New York: Wiley.
- Vincent, J.S., et L. Hardy. 1977. "L'évolution et l'extinction des lacs glaciaires Barlow et Ojibway en territoire québécois". *Géographie physique et quaternaire*. Vol. 31, p. 357-372.

- Wein, R.W., et D.A. MacLean. 1983. *The Role of Fire in the Northern Circumpolar Ecosystems*. New York: Wiley.
- Whipple, S.A. 1978. "The Relationship of Buried, Germinating Seeds to Vegetation in an Old-growth Colorado Subalpine Forest". *Canadian Journal of Botany*. Vol. 56, p. 1505-1509.
- Whitney, G.G. 1986. "A Demographic Analysis of *Rubus idaeus* and *Rubus pubescens*". *Canadian Journal of Botany*. Vol. 64, p. 2916-2921.

CONCLUSION GÉNÉRALE

CONCLUSION GÉNÉRALE

Depuis la fin du 19^e siècle où l'on a établi l'existence de graines viables enfouies dans le sol, les banques de graines ont fait l'objet de plusieurs études. En forêt boréale, l'interaction entre deux types de perturbations naturelles, le feu et les épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette, influencera grandement la composition végétale de la mosaïque forestière, créant ainsi une hétérogénéité des peuplements. Lors d'une perturbation, la banque de semences assure la régénération des communautés végétales (Livingston et Allesio, 1968). L'intervalle de temps depuis la dernière perturbation ainsi que le type de perturbation influencent considérablement la dynamique des espèces persistantes de la banque de semences et chaque espèce réagira différemment selon ses caractéristiques morphologiques et reproductrices.

Notre étude nous a permis de mettre en évidence que les trouées provoquées par les épidémies de tordeuses permettent le maintien de certaines espèces dans la banque de semences même longtemps après que le temps depuis le dernier feu les aient potentiellement éliminées. Cependant, elles ne semblent avoir aucune influence sur le recrutement de nouvelles espèces dans l'ensemble de la banque. En effet, le nombre d'espèces dans la banque ne subit pas de variations importantes dans le temps bien que de légères fluctuations entre les feux soient présentes. Les épidémies permettent toutefois l'enrichissement de la banque de semences car la quantité de graines d'espèces intolérantes et tolérantes à l'ombre augmente dans le sol. Enfin, aucunes espèces, même celles qualifiées de tolérantes à l'ombre, ne semblent mieux adaptées pour germer sous un couvert où la quantité de lumière est plus faible.

La stratégie de chaque espèce persistante de la banque de semences le long d'un gradient de succession est différente. Pour la majorité des espèces étudiées, l'intervalle de temps depuis le dernier feu est le facteur déterminant. Dans cette étude, les espèces ont été regroupées suivant les ressemblances au niveau de la dynamique de la banque de semences en terme d'adaptations. *Geranium bicknellii* est la seule espèce qui, par sa

banque de semences, possède une adaption réelle au feu. Ses graines peuvent subsister dans le sol, en faible quantité, même dans un régime où l'intervalle de temps entre les feux est très long. *Corydalis sempervirens* et *Ranunculus abortivus* envahissent à distance et proviennent de peuplements jeunes ou d'habitats ouverts. L'établissement dans les sites est donc tributaire d'un intervalle très court entre les feux. *Diervilla lonicera* et *Carex* spp. sont des espèces influencées entre autres par la composition végétale présente en forêt. La banque de semences leur permet de se maintenir dans les peuplements ombragés où leur abondance s'accroît suite à des épidémies de tordeuse des bourgeons de l'épinette. Cependant, la longévité des graines n'est pas suffisante pour que ces espèces soient adaptées à de longs intervalles entre les feux. L'avant-dernier groupe comprend les espèces (*Polygonum cilinode*, *Prunus pensylvanica* et *Sambucus pubens*) qui colonisent à nouveau les sites après feu soit grâce à leur maintien prolongé dans la banque, soit par la dispersion des graines par les oiseaux et petits mammifères. Finalement, le framboisier (*Rubus idaeus*), espèce polyvalente produira une imposante banque de semences, peu importe que le type de perturbation soit un feu, une coupe ou une trouée.

La similarité entre la végétation actuelle et celle dans la banque de semences concorde avec celles d'autres études en forêt boréale. Elle est généralement faible et ne dépasse pas un coefficient de 0,49.

Finalement, il est donc essentiel, dans une perspective de gestion saine des ressources forestières de bien comprendre les mécanismes impliqués dans la régénération des populations d'arbres. Une bonne compréhension de la dynamique de la banque de semences en forêt pourrait constituer un outil permettant de mieux prévoir la succession végétale suite à une perturbation. Elle permet l'identification de peuplements dans lesquels l'approvisionnement en graines pourrait limiter ou même empêcher l'apparition de certaines espèces tout en identifiant les espèces pouvant causer des problèmes de compétition aux semis d'arbres suite à une coupe forestière. Il faut toutefois prendre en considération que chaque espèce végétale réagira face aux différentes perturbations selon sa dynamique propre.

RÉFÉRENCES

- Archibold, O.W. 1979. "Buried Viable Propagules as a Factor in Postfire Regeneration in Northern Saskatchewan". *Canadian Journal of Botany*. Vol. 57, p. 54-58.
- Archibold, O.W. 1989. "Seed Banks and Vegetation Processes in Coniferous Forests". In *Ecology of Soil Seed Banks*, Éd.par M.Allessio Leck, V.T. Parker, et R.L. Simpson, pp. 107-122. Toronto: Academic Press.
- Bierzzychudek, P. 1982. "Life Histories and Demography of Shade-tolerant Temperate Forest Herbs: A Review". *New Phytologist*. Vol. 90, p. 757-776.
- Blais, J.R. 1959. "Spruce Budworm Outbreaks and the Climax of the Boreal Forest in Eastern North America". In *41st Rep. Quebec Society for the Protection of Plants*, pp. 69-75.
- Blais, J.R. 1983. "Trends in the Frequency, Extent, and Severity of Spruce Budworm Outbreaks in Eastern Canada". *Canadian Journal of Forest Research*. Vol. 13, p. 539-547.
- Cavers, P.B. 1983. "Seed Demography". *Canadian Journal of Botany*. Vol. 61, p. 3578-3590.
- Egler, F.E. 1954. "Vegetation Science Concepts I: Initial Floristic Composition, a Factor in Old Field Vegetation Development". *Vegetatio*. Vol. 4, p. 412-417.
- Fenner, M. 1985. *Seed Ecology*. Londres: Chapman and Hall, 151 p.
- Frank, R.M. et L.O. Safford. 1970. "Lack of Viable Seeds in the Forest Floor after Clearcutting". *Journal of Forestry*. Vol. 68, p. 776-778.
- Froud-Williams, R.J., R.J. Chancellor, et D.S.H. Drennan. 1983. "Influence of Cultivation Regime upon Buried Weed Seeds in Arable Cropping Systems". *Journal of Applied Ecology*. Vol. 20, p. 199-208.
- Granström, A. 1982. "Seed Banks in Five Boreal Forest Stands Originating Between 1810 and 1963". *Canadian Journal of Botany*. Vol. 60, p. 1815-1821.
- Granström, A. 1986. "Plant Colonization at two Forest Sites after Clear-felling and Experimental Disturbance of the Soil". Chap. in *Dissertation of Seed banks in Forest Soils and their Role in Vegetation Succession after Disturbance*, p. 1-57. Umeå (Sweden): Sveriges Lantbruksuniversitet.

- Grime, J.P., et D.W. Jeffrey. 1965. "Seedling Establishment in Vertical Gradients of Sunlight". *Journal of Ecology*. Vol. 53, p. 621-642.
- Harper, J.L. 1977. *Population Biology of Plants*. London: Academic Press.
- Heinselman, M.L. 1981. "Fire and Succession in the Conifer Forests of Northern North America". In *Forest Succession: Concepts and Application*, Éd. par D.C. West, H.H. Shuggart et D.B. Botkin, p. 374-406. New York: Springer-Verlag.
- Hills, S.C., et D.M. Morris. 1992. "The Function of Seed Banks in Northern Forest Ecosystems: A Literature Review". *Forest Research Information Paper* No. 107, 25 p. Ontario Ministry of Natural Resources.
- Houle, G., et S. Payette. 1990. "Seed Dynamics of *Betula alleghaniensis* in a Deciduous Forest of Northern East North America". *Journal of Ecology*. Vol. 78, no 3, p. 677-690.
- Houle, G., et D.L. Phillips. 1988. "The Soil Seed Bank of Granite Outcrop Plant Communities". *Oikos*. Vol. 52, p. 87-93.
- Huston, M., et T. Smith. 1987. "Plant Succession: Life History and Competition". *American Naturalist*. Vol. 130, p. 168-198.
- Ingersoll, C.A., et M.V. Wilson. 1990. "Buried Propagules in an Old-growth Forest and their Response to Experimental Disturbances". *Canadian Journal of Botany*. Vol. 68(, no 5, p. 1156-1162.
- Johnson, E.A. 1975. "Buried Seed Populations in the Subarctic Forest East of Great Slave Lake, Northwest Territories". *Canadian Journal of Botany*. Vol. 53, p. 2933-2941.
- Johnson, E.A. 1979. "Fire Recurrence in the Subarctic and its Implications of Vegetation Composition". *Canadian Journal of Botany*. Vol. 57, p. 1374-1379.
- Kalisz, S. 1991. "Experimental Determination of Seed Bank Age Structure in the Winter Annual *Collinsia verna*". *Ecology*. Vol. 72, p. 575-585.
- Keddy, P.A., I.C. Wisheu, B. Shipley, et C. Gaudet. 1989. "Seed Banks and Vegetation Management for Conservation toward Predictive Community Ecology". In *Ecology of Soil Seed Banks*, Éd. par M.A. Leck, V.T. Parker et R.L. Simpson, p. 347-364. Toronto: Academic Press.
- Kellman, M.C. 1970. "The Viable Seed Content of Some Forest Soils in Coastal British Columbia". *Canadian Journal of Botany*. Vol. 48, p. 1383-1385.
- Livingston, R.B., et M.L. Allesio. 1968. Buried and Viable Seed in Successional Field and Forest Stands, Harvard Forest, Massachusetts". *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. Vol. 95, p. 58-69.

- Louda, S.M. 1989. "Predation in the Dynamics of Seed Regeneration". In *Ecology of soil seed banks*, Éd. par M.A. Leck, V.T. Parker, et R.L. Simpson, pp.25-52. Toronto: Academic Press.
- MacLean, D.A. 1988. "Effects of Spruce Budworm Outbreaks on Vegetation, Structure, and Succession of Balsam Fir Forests on Cape Breton Island, Canada". In *Plant Form and Vegetation Structure*, Éd. par M.J.A. Werger, P.J.M. van der Aart, H.J. During et J.T.A. Verhoeven, p. 253-261. The Hague: SPB Academic Publishing.
- Marks, P.L. 1974. "The Role of Pin Cherry (*Prunus pensylvanica* L.) in the Maintenance of Stability in Northern Hardwood Ecosystems". *Ecological Monographs*. Vol. 44, no 1, p. 73-88.
- Marquis, D.A. 1975. "Seed Storage and Germination under Northern Hardwood Forests". *Canadian Journal of Forest Research*. Vol. 5, p. 478-484.
- Milton, W.E.J. 1944. "The Buried Viable-seed Content of a Midland Calcareous Clay Soil". *Empirical Journal of Experimental Agriculture*. Vol. 11, p. 155-167.
- Moore, J.M., et R.W. Wein. 1977. "Viable Seed Populations by Soil Depth and Potential Site Recolonization after Disturbance". *Canadian Journal of Botany*. Vol. 55, p. 2408-2412.
- Morgan, P., et L.F. Neuenschwander. 1988. "Seed-bank Contributions to Regeneration of Shrub Species after Clear-cutting and Burning". *Canadian Journal of Botany*. Vol. 66, p. 169-172.
- Morin, H., D. Laprise, et Y. Bergeron. 1993. "Chronology of Spruce Budworm Outbreaks near Lake Duparquet, Abitibi Region, Quebec". *Canadian Journal of Forest Research*. Vol. 23, p. 1497-1506.
- Oliver, C.D. 1981. "Forest Development in North America Following Major Disturbances". *Forest Ecology and Management*. Vol. 3, p. 153-168.
- Olmstead, N., et J.O. Curtis. 1947. "Seeds of the Forest Floor". *Ecology*. Vol. 28, p. 49-52.
- Oosting, H.J., et M.E. Humphreys. 1940. "Buried Viable Seeds in a Successional Series of Old Fields and Forest Soils". *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. Vol. 67, p. 253-273.
- Pickett, S.T.A., et P.S. White. 1985. "Patch Dynamics: A Synthesis". Chap. in *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, p. 371-384. New York: Academic Press.
- Poulson, T.L., et W.J. Platt. 1989. "Gap Light Regime Influence Canopy Tree Diversity". *Ecology*. Vol. 70, p. 553-555.

- Pratt, D.W., R.A. Black, et B.A. Zamora. 1984. "Buried Viable Seed in a Ponderosa Pine Community". *Canadian Journal of Botany*. Vol. 62, p. 44-52.
- Roberts, H.A. 1981. "Seed Banks in Soil". *Advances in Applied Biology*. Vol. 6, p. 1-56.
- Roberts, H.A. 1991. "Genetic Conservation Seed Banks". *Biological Journal of the Linnean Society*. Vol. 43, p. 23-29.
- Roberts, H.A., et P.M. Feast. 1973. "Emergence and Longevity of Seeds of Annual Weeds in Cultivated and Undisturbed Soil". *Journal of Applied Ecology*. Vol. 10, p. 133-143.
- Rowe, J.S., et G.W. Scotter. 1973. "Fire in the Boreal Forest". *Quaternary Research*. Vol. 3, p. 444-464.
- Salisbury, E.J. 1942. *The Reproductive Capacity of Plants*. Londres: Bell.
- Schafer, D.E., et D.O. Chilcote. 1969. "Factors Influencing Persistence and Depletion in Buried Seed Populations I. A Model for Analysis of Parameters of Buried Seed Persistence and Depletion". *Crop Science*. Vol. 9, p. 417-419.
- Simpson, R.L., M. Allesio Leck, et V.T. Parker. 1989. "Seed Banks: General Concepts and Methodological Issues". In *Ecology of Soil Seed Banks*, Éd. par M.A. Leck, V.T. Parker, R.L. Simpson, p.3-9. Toronto: Academic Press.
- Smith, W.K., A.K. Knapp, et W.A. Reiners. 1989. "Penumbral Effects on Sunlight Penetration in Plant Communities". *Ecology*. Vol. 70, no 6, p. 1603-1609.
- Strickler, G.S., et P.J. Edgerton. 1976. "Emergent Seedlings from Coniferous Litter and Soil in Eastern Oregon". *Ecology*. Vol. 57, p. 801-807.
- Thompson, K. 1978. "The Occurrence of Buried Viable Seeds in Relation to Environmental Gradients". *Journal of Biogeography*. Vol. 5, p. 425-430.
- Thompson, K., et J.P. Grime. 1979. "Seasonal Variation in the Seed Banks of Herbaceous Species in Ten Contrasting Habitats". *Journal of Ecology*. Vol. 67, p. 893-921.
- Tubbs, C.H. 1965. "Influence of Temperature and Early Spring Conditions on Sugar Maple and Yellow Birch Germination in Upper Michigan". *United States Forest Service, Research Note*, LS-72.
- Van Wagner, C.E. 1983. "Fire Behaviour in Northern Conifer Forest and Shrublands". In *The Role of Fire in Northern Circumpolar Ecosystems*, Éd. par R.W. Wein et D.A. MacLean, Scope 18, p. 65-80. New York: Wiley.

- Venable, D.L., et J.S. Brown. 1988. "The Selective Interactions of Dispersal, Dormancy and Seed Size as Adaptations for Reducing Risk in Variable Environments". *American Naturalist*. Vol. 131, no 3, p. 360-384.
- Wein, R.W., et D.A. MacLean. 1983. *The Role of Fire in the Northern Circumpolar Ecosystems*. New York: Wiley.
- Wesson, G., et P.F. Wareing. 1967. "Light Requirements of Buried Seeds". *Nature*. Vol. 213, p. 600-601.
- Whipple, S.A. 1978. "The Relationship of Buried, Germinating Seeds to Vegetation in an Old-growth Colorado Subalpine Forest". *Canadian Journal of Botany*. Vol. 56, p. 1505-1509.
- Wright, H.E. Jr., et M.L. Heinselman. 1973. "The Ecological Role of Fire in Natural Conifer Forests of Western and Northern North America". *Quaternary Research*. Vol. 3, p. 317-328.