

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS	II
REMERCIEMENTS	III
RÉSUMÉS.....	IV
LISTE DES TABLEAUX.....	viii
LISTE DES FIGURES	ix
1.0 Introduction générale.....	1
1.1 La forêt boréale	1
1.2 La forêt boréale et les feux de forêts	1
1.3 Origine de l'ouverture des peuplements d'épinette noire au Québec	3
1.4 Influence du tapis de lichens sur la régénération de l'épinette noire	3
1.6 Objectifs	5
CHAPITRE 1	6
ÉTABLISSEMENT ET CROISSANCE DE <i>PICEA MARIANA</i> LE LONG D'UNE CHRONOSÉQUENCE APRÈS FEU DANS LA FORÊT BORÉALE NORDIQUE.....	6
Résumé	6
1.0 Introduction	7
2.0 Matériel et méthodes.....	10
2.1 L'aire d'étude	10
2.2 Sélection des sites d'étude.....	11
2.3 Dispositif expérimental	11
2.4 Analyses statistiques	12
3.0 Résultats et discussion.....	13
3.1 Description des sites.....	13
3.2 Germination des graines et établissement initial des germes.....	14
3.2.1 Influence du drainage et des substrats.....	14
3.2.2 Influence des traitements.....	15
3.2.3 Influence de la sévérité du feu.....	17
3.3 Croissance initiale des germes et des semis d'épinette noire.....	17
3.3.1 Azote foliaire des semis.....	17
3.3.2 Croissance initiale des germes	18
3.3.3 Croissance des semis.....	19

4.0 Conclusion.....	20
5.0 Remerciements	20
6.0 Références	22
CHAPITRE 2	38
EFFET PHYSIQUE DU TAPIS DE LICHENS SUR LA GERMINATION, L'ÉTABLISSEMENT ET LA CROISSANCE DE <i>PICEA MARIANA</i>.....	38
Résumé	38
1.0 Introduction	39
2.0 Matériel et méthode	41
2.1 L'aire d'étude	41
2.2 Sélection du site d'étude	42
2.3 Dispositif expérimental	42
2.4 Conditions environnementales des substrats de germination.....	43
2.5 Ouverture des fentes de dessiccation	44
2.6 Percolation des graines.....	44
2.7 Analyses statistiques	45
3.0 Résultats	46
3.1 Influence des substrats sur la germination des graines, l'établissement et la croissance des germes d'épinette noire	46
3.2 Influence des conditions environnementales sur la germination des graines et l'établissement des germes d'épinette noire.....	46
3.3 Ouverture des fentes de dessiccation	47
3.4 Percolation des graines.....	48
4.0 Discussion.....	48
4.1 Influence des substrats sur la germination des graines et l'établissement des germes d'épinette noire.....	48
4.2 Croissance des germes d'épinette noire	49
4.3 Influence des conditions climatiques sur la germination des graines et l'établissement des germes d'épinette noire	50
4.4 Influence des conditions climatiques sur les fentes de dessiccation	51
5.0 Conclusion.....	52
6.0 Remerciements	52
7.0 Références.....	53
2.0 Conclusion générale.....	64

2.1 Influence du drainage et des substrats sur la germination, l'établissement et la croissance de l'épinette noire.....	64
2.2 Influence du feu sur la germination, l'établissement et la croissance de l'épinette noire....	65
2.3 Influence du changement climatique sur la germination, l'établissement et la croissance de l'épinette noire.....	66
3.0 Références	66

LISTE DES TABLEAUX

Chapitre 1

Tableau 1. Fréquence relative (%) des substrats de germination retrouvés dans les milieux bien drainés et des milieux mal drainés des sites de l'étude.....33

Chapitre 2

Tableau 1. Germination et mortalité des germes d'épinette noire selon les substrats de germination observés entre 17 juillet et le 7 août 2004.....58

LISTE DES FIGURES

Chapitre 1

Figure 1. Suivi démographique (2001-2004) de la germination et de l'établissement des germes de l'épinette noire dans les milieux bien drainés et mal drainés dans une chronoséquence après feux.....	34
Figure 2. Concentration en azote des tissus foliaires des semis témoins récoltés en 2004 dans une chronoséquence après feux. La ligne solide (y_1) correspond aux milieux bien drainés et aux milieux mal drainés sévèrement brûlés en 1998 ou 2001.La ligne pointillée (y_2) correspond aux milieux bien drainés et aux mal drainés légèrement brûlés en 1998 et 2002.....	365
Figure 3. Biomasse en 2004 des germes d'épinette noire dans les milieux bien drainés et mal drainés dans une chronoséquence après feux.....	376

Figure 4. Biomasses racinaire, caulinaire et foliaire des semis d'épinette noire récoltées en 2004 dans les milieux bien drainés et mal drainés dans une chronoséquence après feux.....	357
--	-----

Chapitre 2

Figure 1. Nombre de germinations et de mortalités de semis observées dans les placettes de recensements quotidiens à l'été 2004 : (a) entre le 197 et le 219 ^{ième} jour sur le sol minéral, (b) entre le 202 et 219 ^{ième} jour dans les fentes de dessiccation. N.B. Aucun germe ne c'est établi sur le lichen dans les parcelles de recensements.....	59
Figure 2. Longueur de l'hypocotyle des germes récoltés dans les placettes de prélèvement sur les trois substrats de germination.....	60
Figure 3. Températures journalières et précipitations enregistrées entre le 180 et le 219 ^{ième} jour de 2004.....	61
Figure 4. Températures journalières moyennes (°C) enregistrées entre le 186 et le 217 ^{ième} jour de 2004 pour les trois types de substrats de germination : (a) à 5 cm sous la surface du sol minéral, à 5 cm sous la surface du tapis lichénique et à 5 cm sous la surface des fentes de dessiccation (b) au centre (4 cm), à la base (0 cm) et sous la surface (-5 cm) du tapis lichénique.....	62
Figure 5. Suivi de l'ouverture des fentes de dessiccation dans la pessière à lichen le 9 juillet 2004.....	63

1.0 Introduction générale

1.1 La forêt boréale

La forêt boréale forme un important biome terrestre occupant près de 26% des forêts mondiales (Janz 1992). On la retrouve entre le 48^e et le 60^e degrés de latitude nord où elle forme un vaste anneau circumpolaire presque continu de 10 000 km. On y retrouve des forêts principalement composées de conifères. Par exemple, l'épinette noire (*Picea mariana*), le pin gris (*Pinus banksiana*) et le sabin baumier (*Abies balsamea*) dominent en Amérique du Nord. Au Québec, la forêt boréale se subdivise en trois grandes zones: la toundra forestière, la pessière à lichens et la forêt continue ou commerciale. La toundra forestière, qui marque la transition entre la zone boréale et la zone arctique, est située dans la partie septentrionale du biome. Plus au sud, on rencontre la pessière à lichens, l'un des écosystèmes les plus répandus en Amérique du Nord (Hare et Ritchie 1972; Payette 1992) entre le 52^e et le 55^e degrés de latitude nord. Finalement, la section méridionale du biome correspond à la forêt boréale continue ou commerciale.

1.2 La forêt boréale et les feux de forêts

Au Québec, le cycle de feux varie entre 50 et 250 ans selon un gradient est-ouest (Rowe et Scotter 1973; Bergeron 1991; Johnson 1992; Desponts e Payette 1992; Payette 1992; Dansereau et Bergeron 1993; Gauthier et al. 2000). La dynamique de régénération forestière dans le nord de la forêt boréale est principalement régie par un cycle de feu d'environ 100 ans (Payette et al. 1989a; St-Pierre *et al.* 1991; Parisien et Sirois, 2003). Les feux de forêts et l'épinette noire constituent respectivement un processus et une espèce clef, tous deux à l'origine de la structure et du fonctionnement de la forêt boréale nord américaine (Heinselman 1981; Payette et Gagnon 1985; Payette *et al.* 1989a; Shugart et al. 1992; Johnson 1992; Parisien et Sirois 2003). L'épinette

noire a la capacité de se régénérer grâce à ses cônes semi-sérotineux (Dix et Swan, 1971; Zasada 1971). La chaleur produite par les feux provoque l'ouverture des cônes, favorisant ainsi la dispersion d'une grande quantité de graines dans l'environnement. En forêt boréale, les feux brûlent rarement la forêt entièrement et uniformément. La superficie des incendies est très variable couvrant de petites superficies jusqu'à des milliers de km². Il en résulte une mosaïque de végétation brûlée à divers moments et selon divers degrés de sévérité, induisant un assemblage de peuplement d'âge, de taille et de compositions végétales différents. De plus, l'influence des conditions climatiques, de la topographie, de la végétation et des coupes feux naturels permettent à certaine zone de forêt d'échapper aux feux (Rowe et Scotter 1973; Foster 1983, Van Wagner 1983). Les arbres survivants pourront ainsi permettre une régénération périphérique des surfaces incendiées en déclenchant une phase active de régénération par graines (Elmqvist et al. 2001).

Le feu est la principale source de déforestation de la forêt boréale subarctique menant à l'expansion de la toundra forestière. Actuellement, plusieurs peuplements denses d'épinette noire évoluent vers des peuplements ouverts ou sont progressivement remplacés par une autre espèce comme le pin gris qui est mieux adaptée à des intervalles de feux courts (Cogbill 1985; Lavoie et Sirois 1998). Généralement, un court intervalle de feux ne permet pas aux arbres de produire une nouvelle banque de graines viables dans les cônes sérotineux (Payette 1992; LeGoff et Sirois 2004) et entraîne ainsi une mauvaise régénération post incendiaire. Toutefois, dans la perspective d'un réchauffement climatique favorisant la reproduction sexuée de l'épinette noire et diminuant le cycle de feux, nous devrions observer une afforestation des sites non régénérés, restreignant ainsi l'expansion de la toundra forestière.

1.3 Origine de l'ouverture des peuplements d'épinette noire au Québec

L'origine des pessières ouvertes est une problématique sur laquelle les chercheurs se penchent depuis plusieurs années. On sait que ce phénomène est le résultat d'une mauvaise régénération post-incendiaire et que sa recrudescence à l'Holocène supérieur est à l'origine de la toundra forestière (Payette et Gagnon 1985; Gagnon et Payette 1985; Sirois et Payette 1991). Quelques mécanismes responsables de ce phénomène ont été proposés. Parmi ceux-ci, un intervalle de feu trop court ne permettrait pas aux arbres de produire une banque de graines viables suffisante pourraient être à l'origine de cette formation forestière (Payette 1992; LeGoff et Sirois 2004). De plus, la régénération de ces peuplements est étroitement corrélée à un gradient thermique nord-sud (Sirois et Payette 1991; Lescop-Sinclair et Payette 1995) et serait particulièrement sensible à l'interaction feu-climat (Gagnon et Payette 1985; Sirois et Payette 1991; Sirois et al. 1994; Weber et Flannigan 1997; Arseneault et Payette 1997b; Lavoie et Sirois 1998; Payette et al. 2001). Plus au sud, l'interaction entre deux perturbations en rafale (feux, insectes défoliateurs, coupes forestières) serait à l'origine de ce phénomène (Lavoie et Sirois 1998; Payette et al. 2000; Payette et Delwaide 2003).

1.4 Influence du tapis de lichens sur la régénération de l'épinette noire

Plusieurs études ont mentionné les difficultés de régénération de l'épinette noire en forêt boréale (Sirois et Payette 1989, 1991; Sirois et al. 1994; Riverin et Gagnon 1996; Lavoie et Sirois 1998, Arsenault 1992; 1997a; 1997b; Payette et Delwaide 2003). Le tapis de lichens semble être un des obstacles majeurs à l'établissement et à la croissance des semis (Allen 1929; Maikawa et Kershaw 1976; Kershaw 1978; Cowles 1982; Auclair 1983; Foster 1985; Morneau et Payette 1989; Sirois 1993). Plusieurs hypothèses ont été proposées à l'effet que le tapis de lichens agirait comme une barrière physique (Morneau et Payette 1989; Maikawa et Kershaw 1976; Kershaw

1978). La sécrétion de substances allélopathiques par les lichens et les éricacées pourrait également inhiber la germination et la croissance des semis (Brown et Mikola 1974; Fisher 1979; Zhu et Mallik 1994; Inderjit et Mallik 1997, 2002; Yamasaki *et al.* 1998; Zamfir 2000; Wallstedt *et al.* 2002).

1.6 Objectifs

Le premier volet de cette étude concerne la germination, l'établissement et la croissance de l'épinette noire située dans le domaine de la pessière noire à lichen au Québec. Nous avons examiné l'effet d'une augmentation des précipitations neigeuses et pluviales sur la germination, l'établissement et la croissance de l'épinette noire sur les substrats de germination le long d'une chronoséquence après feux. Ce dispositif expérimental nous a permis de suivre l'évolution spatio-temporelle de la régénération de l'épinette noire soumise à un changement climatique simulé.

Actuellement, peu d'études ont abordé les effets physiques que pourrait engendrer la présence du tapis de lichens sur la régénération de l'épinette noire. Par conséquent, le second volet de cette étude consiste à démontrer que le lichen agit comme une barrière physique sur la germination, l'établissement et la croissance des germes d'épinette noire.

CHAPITRE 1

ÉTABLISSEMENT ET CROISSANCE DE *PICEA MARIANA* LE LONG D'UNE CHRONOSÉQUENCE APRÈS FEU DANS LA FORÊT BORÉALE NORDIQUE

JOHNSON, Dave^{1,2}, SIROIS, Luc^{1,2}, GAGNON, Réjean³

¹Centre d'Études Nordiques, ²Université du Québec à Rimouski, 300 Allée des Ursulines, Rimouski, Qc, Canada G5L 3A1 ³Université du Québec à Chicoutimi, 555, boulevard de l'Université, Chicoutimi, Qc, G7H 2B1.

Résumé

Dans la perspective d'un réchauffement climatique favorisant l'augmentation des précipitations neigeuses et pluviales, nous avons suivi l'évolution spatio-temporelle de la germination, de l'établissement et de la croissance de *Picea mariana* dans le domaine de la pessière noire à lichen au Québec. Cette étude a été effectuée à l'intérieur de sites brûlés en 1941, 1973, 1983, 1989, 1998 ou 2001. Dans chaque site, nous avons sélectionné un milieu bien drainé et un milieu mal drainé où cinq réplicats de 100 graines viables d'une part et de cinq semis de 10 cm de hauteur d'autre part ont été exposés à des traitements simulant un accroissement des précipitations neigeuses ou pluviales. Le suivi des graines, des germes et des semis a été effectué entre 2001 et 2004. Les résultats montrent que la germination est significativement plus élevée dans les milieux mal drainés que dans les milieux bien drainés ($P < 0.0001$). Toutefois, si les sphaignes sont considérées comme un excellent lit de germination, elles s'avèrent être un substrat inadéquat pour la croissance des semis. Ces observations reflètent bien la structure actuelle de la toundra forestière où les massifs forestiers sont principalement distribués dans les sites humides. L'accroissement des précipitations a eu un effet bénéfique sur le nombre d'individus dans les milieux bien drainés des sites brûlés en 1973, 1983 ou 1998 ($P \leq 0.0338$). De plus, nous avons constaté que la sévérité du feu joue un rôle primordial dans la régénération de l'épinette noire immédiatement après feu. Le nombre de germe est significativement plus élevé dans le milieu mal drainé légèrement brûlé en 2001 que dans tous les autres sites de la chronoséquence ($P < 0.0001$). La croissance des semis dans le milieu bien drainé et mal drainé sévèrement brûlé en 2001 s'est avérée significativement supérieure à tous les autres sites ($P \leq 0.0003$).

Mots-clés : Établissement, croissance, *Picea mariana*, feu, pessière à lichen

1.0 Introduction

Les feux de forêts et l'épinette noire constituent respectivement un processus et une espèce clef, tous deux à l'origine de la structure et du fonctionnement de la forêt boréale nord américaine (Heinselman 1981; Payette et Gagnon 1985; Payette *et al.* 1989a; Shugart *et al.* 1992; Johnson 1992; Parisien et Sirois 2003). En effet, l'épinette noire a la capacité de se régénérer grâce à ses cônes semi-sérotineux (Dix et Swan, 1971; Zasada 1971). La chaleur produite par les feux provoque l'ouverture des cônes, dispersant ainsi une grande quantité de graines dans l'environnement. En forêt boréale, les feux brûlent rarement la forêt entièrement et uniformément. Il en résulte une mosaïque de végétation brûlée à divers moments et selon divers degrés de sévérité. Plusieurs zones de forêt sont épargnées après feu et les arbres survivants permettent une régénération périphérique des surfaces incendiées en déclenchant une phase active de régénération par graines (Elmqvist *et al.* 2001).

La dynamique de régénération des peuplements d'épinette noire est influencée par de nombreux facteurs opérationnels avant, pendant et après feu. La densité initiale de la forêt (Payette *et al.* 1989b; Sirois et Payette 1991; Duchesne et Sirois 1995; Filion et Morin 1996; MacFarlane *et al.* 2000), la taille et le diamètre des arbres qui déterminent le potentiel du réservoir de graines (Greene et Johnson 1999), la durée des intervalles de feux (Heinselman 1981; Cogbill 1985; Lavoie et Sirois 1998; Legoff et Sirois 2004), la succession de perturbations (Payette *et al.* 2000; Payette et Delwaide 2003), le comportement des feux (Zasada 1979; Sirois 1993; Johnson et Gutsell 1993; Bessie et Johnson 1995; Weber et Flannigan 1997; Turner *et al.* 1997; Arseneault 2001; Kemball *et al.* 2006), les conditions climatiques (Lavoie et Sirois 1998; Greene *et al.* 1999; Sirois 2000; Selas *et al.* 2002), ainsi que la qualité des lits de germination

(Jeglum 1981; Zasada 1986; Zasada et al. 1992; St-Pierre *et al.* 1992; Duchesne et Sirois, 1995) jouent tous des rôles primordiaux dans le succès de régénération.

Plusieurs études ont mentionné les difficultés de régénération de l'épinette noire en forêt boréale (Sirois et Payette 1989, 1991; Sirois *et al.* 1994; Riverin et Gagnon 1996; Lavoie et Sirois 1998, Arseneault et Payette 1992; 1997a; 1997b; Payette et Delwaide 2003). L'origine des pessières ouvertes est une problématique sur lequel les chercheurs se penchent depuis plusieurs années. On sait que ce phénomène est induit par une mauvaise régénération post-incendiaire et que sa recrudescence à l'Holocène supérieur est à l'origine de la Toundra Forestière (Payette et Gagnon 1985; Gagnon et Payette 1985; Sirois et Payette 1991). Quelques mécanismes responsables de la déforestation au Québec nordique ont été proposés. Parmi ceux-ci, un intervalle de feu trop court ne permettrait pas aux arbres de produire une banque de graines viables suffisante (Payette 1992; LeGoff et Sirois 2004). De plus, à ces latitudes, la somme thermique annuelle de degrés-jours serait insuffisant pour permettre la maturation des embryons qui requiert entre 800 et 940 degrés-jours (Sirois et al. 1999; Sirois 2000). D'ailleurs, la régénération de ces peuplements est étroitement corrélée à un gradient thermique nord-sud (Sirois et Payette 1991; Lescop-Sinclair et Payette 1995) et serait particulièrement sensible à l'interaction feu-climat (Gagnon et Payette 1985; Sirois et Payette 1991; Sirois et al. 1994; Weber et Flannigan 1997; Lavoie et Sirois 1998; Payette et al. 2001).

Après feu, les conditions climatiques jouent un rôle déterminant sur l'établissement et la croissance des semis de l'épinette noire. Des précipitations suffisantes et bien réparties sont un facteur déterminant dans le succès de la germination et la survie des germes, car l'épinette noire est l'une des espèces de conifères boréaux la plus sensible au stress hydrique (Black et Bliss 1980; Heinselman 1981; Jeglum 1974, 1979, 1981; Thomas et Wein 1985a, b; Roberts et Dumbroff 1986; Buxton *et al.* 1985; Bernier 1993; Duchesne et Sirois 1995). La couverture

nivale peut également jouer un rôle majeur dans la protection du feuillage et des bourgeons contre la dessiccation occasionnée par le froid (Boivin et Bégin 1997; Colombo *et al.* 2003) et la période suivant immédiatement la fonte des neiges s'avère idéale pour la germination (Gagnon 1966).

Le feu induit de profonds changements sur la composition végétale et sur les substrats de germination. La recolonisation des espèces lichéniques et muscinales s'effectue principalement au cours des 15 premières années après feu et des changements dans la composition végétale s'opèrent jusqu'à 100 ans après feu (Taylor *et al.* 1987; Morneau et Payette 1989). Les sites les plus favorables à l'installation des semis seraient les sols minéraux surmontés ou non d'une fine couche d'humus (Zasada 1983; Viereck 1983; Thomas et Wein 1985; Zasada *et al.* 1992; Charron et Greene 2002; Greene *et al.* 2004; Wang and Kemball 2005a) et ceux constitués d'une épaisse couche d'humus humide (Jeglum 1981, 1984; Groot et Adams 1994;). Les sites où l'on retrouve des mousses intactes ou brûlées, des lichens et des arbustes, seraient nettement moins favorables à l'installation des semis (Viereck et Johnston 1990; Greene et Johnson 1998), exception faite de la sphaigne humide (Jeglum 1975, 1981; Groot et Adams 1994). Les surfaces modérément à sévèrement brûlées seraient considérées favorables à la germination des graines et à la survie des semis (Zasada *et al.* 1983). Toutefois, les surfaces sévèrement brûlées n'offrent pas toujours d'excellents lits de germination, car la faible teneur en humidité qu'ils contiennent pourrait nuire à la survie des semis (Kemball *et al.* 2006).

Dans cette étude nous avons examiné l'effet d'une augmentation des précipitations sur des graines et des semis d'épinette noire le long d'une chronoséquence après feux. Ce dispositif expérimental a permis de suivre l'évolution spatio-temporelle de la régénération de l'épinette noire soumise à un changement climatique simulé.

2.0 Matériel et méthodes

2.1 L'aire d'étude

L'aire d'étude se situe dans la région de la Baie James au Québec ($53^{\circ}35' N$, $77^{\circ}38' W$).

Les sites sélectionnés sont situés à la limite Nord de la forêt boréale dans le domaine de la pessière noire à lichen (taïga) qui constitue une bande d'environ 300 km de largeur entre la pessière à mousse et la toundra forestière. Ce territoire appartient au Bouclier canadien Précambrien (Stockwell et al. 1968) et on y retrouve des dépôts sablonneux-loameux sur les collines (till grossier et dépôts fluvioglaciaires) et des dépôts sablonneux-argileux sous les tourbières dans les dépressions. Le couvert forestier est principalement composé par l'épinette noire, espèce ubiquiste pour un large spectre de conditions stationnelles, et par le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.), espèce associée aux milieux bien drainés caractérisés par des dépôts secs comme les terrasses. La dynamique de régénération forestière dans le nord de la forêt boréale est principalement régie par un cycle de feu d'environ 100 ans (Payette et al., 1989a; Parisien et Sirois, 2003).

Le climat de type continental froid est grandement influencé par les baies de James et d'Hudson. Pour la période de référence 1961-1990, la période sans gel s'étend de la mi-juin à la mi-septembre et le nombre moyen de degrés jours $\geq 5^{\circ}C$ est de 862. Les températures annuelles moyennes se situent à $-3,5^{\circ}C$ avec un maximum en juillet de $13,7^{\circ}C$ et un minimum en janvier de $-23,2^{\circ}C$. Les précipitations annuelles moyennes enregistrées sur le territoire avoisinent 679 mm, dont 271 mm tombent sous forme de neige (40%) (Environnement Canada 2007).

2.2 Sélection des sites d'étude

Une carte de l'historique des feux (Couturier et St-Martin 1990) et une reconnaissance régionale ont permis de localiser des sites incendiés en 1941, 1973, 1983, 1989, 1998 ou 2001. La détermination de l'année du dernier feu pour chacun des sites a été confirmée à l'aide de sections transversales prélevées à la base des arbres cicatrisés par le dernier feu. Dans chacun des sites incendiés nous avons sélectionné un milieu bien drainé et un milieu mal drainé. Les feux plus récents portaient encore les traces permettant d'inférer la sévérité du feu. Ainsi, une distinction plus nette dans les sites légèrement brûlés versus sévèrement brûlés a été effectuée pour les milieux mal drainés des sites incendiés en 1998 ou 2001. On retrouve les milieux bien drainés sur des collines rocheuses qui constituent des environnements secs à mésiques et les milieux mal drainés dans des dépressions tourbeuses (tourbières). Dans les aires récemment incendiées en 1998 ou 2001, nous avons pu distinguer un milieu légèrement brûlé caractérisé par une combustion superficielle de l'horizon organique et un second milieu sévèrement brûlé caractérisé par une combustion en profondeur de l'horizon organique. Dans chaque milieu, la fréquence relative des substrats de germination fut évaluée sur un point à tous les 0,5 m sur cinq transects de 20 m espacés de 2 m. L'épaisseur de la matière organique résiduelle a été mesurée à l'aide d'une sonde pédologique à tous les 4 m.

2.3 Dispositif expérimental

Un plan d'expérience à trois facteurs croisés avec réPLICATION (année de feu, drainage et traitement) a permis de déterminer l'influence relative de chacune de ces variables sur la germination, la survie et la croissance des germes et des semis d'épinette noire. Pour simuler une augmentation des précipitations neigeuses, une clôture à neige fut installée dans chacun des milieux bien drainés et des milieux mal drainés des sites incendiés (Neige). Pour simuler une

augmentation des précipitations pluviales, des arrosages hebdomadaires de 250 ml par placette ont été effectuées au cours des mois de juin, juillet et août (Pluie). À l'intérieur des clôtures à neige, des arrosages ont également été effectués afin d'induire une augmentation combinée des précipitations neigeuses et pluviales (Neige et Pluie). De plus, un témoin consistait à laisser les graines et les semis aux conditions environnantes (Témoin). Finalement, des placettes vides ont permis de contrôler l'apport des graines provenant de semenciers adjacents aux sites d'étude. Pour chacun des traitements, nous avons établis cinq réplicats dans les milieux bien drainés et cinq autres réplicats dans les milieux mal drainés de chacun des sites incendiés. Cinq réplicats de 100 graines viables et cinq réplicats de cinq semis furent installées. Les ensemencements ont été effectués à partir de graines locales et les semis ont été produits à partir de graines locales semées dans des récipients de 126 cavités contenant chacune un volume de 25 cm³ de substrat. La germination, la survie et la croissance des germes et des semis ont été effectué entre 2001 et 2004. Afin de faciliter les recensements, les graines et les semis ont été disposés dans un rayon de 10 cm autour d'une tige d'acier galvanisée. Les recensements étaient réalisés au début et à la fin de la période de croissance. En 2004, les semis ont été récoltés afin de déterminer leurs biomasses sèches racinaire, caulinaire et foliaire. La concentration en azote des semis témoins a été déterminée à partir de sous échantillons de tissus foliaires (3 mg) et fut analysée à l'aide d'un Perkin-Elmer 2400 CHN Elemental analyzer.

2.4 Analyses statistiques

Le nombre de germes d'épinette noire a fait l'objet d'une analyse de variances (ANOVA) à mesures répétées (recensements périodiques) à trois facteurs (année de feu, drainage et traitement) suivi d'un test de Student sur les estimés (Logiciel SAS). Une transformation racine

cubique ($\sqrt[3]{x}$) des données a permis de rencontrer les conditions de normalité des résidus et d'homoscédasticité. La biomasse totale des germes et la biomasse racinaire, caulinaire et foliaire des semis ont fait l'objet de l'approche de Conover à trois facteurs (année de feu, drainage et traitement) suivi d'un test de comparaison multiple de Tukey. La teneur en azote foliaire des semis témoins a été soumise à une ANOVA à deux facteurs (année de feu et drainage) suivi d'un test de comparaison multiple de Tukey. Nous avons également fait des régressions linéaires simples pour déterminer le lien entre l'année du feu et la teneur en azote foliaire. Une transformation logarithmique ($\text{Log}_{10}(x+0.1)$) a été effectuée sur les données afin de répondre aux conditions d'application de ces analyses (Logiciel Systat 10.0).

3.0 Résultats et discussion

3.1 Description des sites

L'épaisseur de la couche organique résiduelle des milieux bien drainés (0,6 à 3,3 cm) était nettement inférieure à celle retrouvée dans les milieux mal drainés (35,5 à >100 cm). Les substrats de germination des sites bien drainés étaient principalement constitués par un tapis de *Cladonia spp.* et par la matière organique brûlée alors qu'en milieux mal drainés on retrouvait surtout de la sphaigne et de la litière d'éricacées (*Ledum groenlandicum*, *Vaccinium angustifolium* et *Kalmia angustifolia* et *Kalmia polifolia*) (Tableau 1). Les substrats des milieux mal drainés sévèrement brûlés en 1998 ou 2001 étaient principalement composés de matière organique brûlée, de lichen brûlé et de sphaignes brûlées alors que ceux des milieux mal drainés légèrement brûlés étaient composés de sphaignes roussies.

3.2 Germination des graines et établissement initial des germes

3.2.1 Influence du drainage et des substrats

Le drainage des sols et la nature des substrats de germination ont une influence marquée sur la germination des graines et l'établissement des germes. Le nombre de germes est significativement plus élevé dans les milieux mal drainés que dans les milieux bien drainés pour chaque année de la chronoséquence après feu ($P < 0.0001$ dans chaque cas, sauf dans le milieu mal drainé sévèrement brûlé en 2001 où $P = 0.0181$ (Fig. 1)). Il appert que les sphaignes retrouvées dans les milieux mal drainés conservent des teneurs en humidité optimales pour la germination des graines (Jeglum 1975; Ohlson and Zackrisson 1992; Groot and Adams 1994), bien qu'une certaine variabilité à cet égard soit associée à la densité des colonies de sphaignes (Jeglum 1979; Ohlson and Zackrisson 1992).

Au contraire, aucun des substrats communément retrouvés dans les sites bien drainés ne s'est avéré un bon substrat pour la germination. Nos résultats suggèrent que le tapis de lichens développé dans les plus vieux sites (1941, 1973 ou 1983) agit comme une barrière ayant une incidence majeure sur l'établissement des germes (Allen 1929; Cowles 1982; Sirois 1993; Houle et Filion 2003). D'autre part, dans les sites bien drainés plus récemment brûlés (1989, 1998 ou 2001) la matière organique brûlée et le lichen brûlé se sont également avérés de mauvais substrats de germination. Toutefois, nous avons observé que l'établissement des germes dans les milieux bien drainés s'est produit à l'intérieur d'anfractuosités sur le sol minéral et dans les fentes de dessiccation.

3.2.2 Influence des traitements

Les résultats suggèrent qu'un accroissement des précipitations, qu'elles soient neigeuses ou pluviales, a favorisé la germination et l'établissement de l'épinette noire dans plusieurs sites. Dans les milieux bien drainés des sites brûlés en 1973, 1983 ou 1998, les effets combinés des précipitations neigeuses et pluviales ont augmenté significativement le nombre de germes comparativement aux précipitations pluviales seules ($P \leq 0.0233$) et au traitement témoin ($P < 0.0001$). Dans les milieux bien drainés des sites brûlés en 1973 ou 1998, les précipitations neigeuses seules sont associées à une augmentation significative du nombre de germes comparativement au traitement témoin ($P \leq 0.0078$). De plus, dans le milieu bien drainé du site brûlé en 1998, l'effet d'un enneigement accru sur le nombre de germes s'est avéré significativement plus prononcé que l'effet d'un accroissement des précipitations pluviales seules ($P = 0.0338$) (Fig. 1).

Nos résultats démontrent une plus grande variabilité des effets des traitements sur le nombre de germes dans les milieux mal drainés. Effectivement, dans les milieux mal drainés des sites brûlés en 1983 ou 1998 légèrement brûlé, les précipitations neigeuses seules sont associées à une augmentation significative du nombre de germes comparativement à l'effet combiné des précipitations neigeuses et pluviales ($P \leq 0.0339$), à celui des précipitations pluviales seules ($P \leq 0.0094$) et du traitement témoin ($P < 0.0001$). Par contre, dans le milieu mal drainé du site brûlé en 1973, ce sont les précipitations pluviales seules qui eurent le plus d'effet comparativement aux précipitations neigeuses seules ($P = 0.005$), à l'effet combiné des précipitations neigeuses et pluviales ($P < 0.0001$) et au traitement témoin ($P = 0.0240$). Finalement, dans le milieu mal drainé du site brûlé en 1989 c'est l'effet combiné des précipitations neigeuses et pluviales qui fût

le plus prononcé comparativement aux précipitations neigeuses seules ($P < 0.0001$), aux précipitations pluviales seules ($P = 0.0026$) et au traitement témoin ($P = 0.0496$) (Fig. 1).

Le milieu mal drainé légèrement brûlé en 2001 a soutenu un plus grand nombre de germes que les autres sites bien drainés et mal drainés de toutes les autres années de la chronoséquence en condition de traitements similaires ($P \leq 0.0198$). Toutefois, l'effet combiné des précipitations neigeuses et pluviales dans le milieu mal drainé légèrement brûlé en 2001 s'est avéré non significativement différent d'avec les milieux mal drainés des sites brûlés en 1942, 1973, 1983 ou 1998 ($P \geq 0.2259$) (Fig. 1). L'absence de compétition végétale dans le milieu légèrement brûlé en 2001 a probablement été favorable aux germes qui ont profité davantage de la disponibilité des nutriments suite au feu (Zasada et al. 1983; Van Cleve and Viereck 1981; Viereck 1983).

Des conditions défavorables à la germination des graines et l'établissement des germes peuvent retarder la régénération des brûlis (Arnott 1973, Sirois et Payette 1991). Les feux de forêt entraînent de profondes modifications des propriétés physiques des substrats qui peuvent être associés à une augmentation du stress hydrique chez les semis (Black et Bliss 1980; Jeglum 1974, 1979, 1981; Thomas et Wein 1985a, b; Roberts et Dumbroff 1986; Buxton *et al.* 1985; Bernier 1993; Duchesne et Sirois 1995). L'accumulation supplémentaire de neige induite par les clôtures à neige a vraisemblablement permis de diminuer la vulnérabilité des germes au stress hydrique. Effectivement, lors de printemps tardifs, nous avons observé des accumulations de neige plus importantes au pourtour des clôtures à neige. Les résultats de cette étude corroborent d'autres études affirmant un effet bénéfique des précipitations sur la germination et la croissance des germes (Gagnon 1966, Jeglum 1979).

3.2.3 Influence de la sévérité du feu

Les résultats démontrent que la sévérité du feu a joué un rôle primordial sur la germination des graines dans le milieu mal drainé brûlé en 2001. Le nombre de germe est nettement plus faible dans le milieu mal drainé sévèrement brûlé que dans le milieu mal drainé légèrement brûlé ($P < 0.0001$) (Fig. 1). Dans ce dernier, les sphaignes, qui constituent l'essentiel du substrat de germination, étaient seulement roussies et ont vraisemblablement conservé des teneurs en humidité suffisantes pour permettre la germination des graines. Les milieux mal drainés sévèrement brûlés en 1998 ou 2001, où l'on retrouve principalement du lichen brûlé, de la matière organique brûlée et des sphaignes carbonisées, s'avèrent être de mauvais substrats de germination (Fig. 1). Le noircissement des substrats sévèrement brûlés aurait pu favoriser l'absorption des rayons solaires, le réchauffement et l'assèchement plus rapide des lits de germination qui auraient vraisemblablement défavorisé la germination et à la survie des semis (Kimmins 1987; Kemball *et al.* 2006).

3.3 Croissance initiale des germes et des semis d'épinette noire

3.3.1 Azote foliaire des semis

La combustion d'une partie de la végétation et de la litière remet en circulation une quantité appréciable de nutriments (Van Cleve et Viereck 1981). Les résultats démontrent que plus un feu est récent plus grande sera la quantité d'azote présente dans les tissus foliaires. L'analyse des tissus foliaires des semis témoins a démontré également un pourcentage en azote significativement plus élevé dans les milieux sévèrement brûlés des sites brûlés en 1998 ($P = 0.004$) et de 2001 ($P = <0.001$) comparativement au site brûlé en 1941 (Fig. 2). Dans ces sites récemment brûlés, l'absence des lichens et de compétition végétale séquestrant les éléments

nutritifs essentiels à la croissance de l'épinette noire, pourraient expliquer ces résultats (Fisher 1979).

3.3.2 Croissance initiale des germes

Dans les milieux bien drainés, aucun traitement n'a entraîné d'effet significatif sur la biomasse totale moyenne des germes, quoiqu'une certaine tendance en ce sens soit suggérée par les milieux bien drainés des sites brûlés en 1973, 1983, 1989 ou 1998 dans lesquels l'effet d'un accroissement des précipitations semble être associé à une biomasse plus élevée des germes (Fig. 3). Il est possible que cet apport supplémentaire d'humidité induit par la fonte des neiges au printemps a probablement eu un effet bénéfique sur la croissance des germes d'épinette noire qui sont vulnérables au stress hydrique (Gagnon 1966, Black et Bliss 1980; Thomas et Wein 1985a, b; Roberts et Dumbroff 1986; Buxton *et al.* 1985; Bernier 1993; Duchesne et Sirois 1995).

Dans le milieu mal drainé légèrement brûlé en 2001, la biomasse totale moyenne des germes est significativement supérieure aux milieux mal drainés des sites brûlés en 1941 ($P \leq 0.032$) ou 1973 ($P < 0.001$) pour tous les traitements (Fig. 3). Dans le milieu mal drainé sévèrement brûlé en 2001, les effets des précipitations neigeuses et de la combinaison des précipitations neigeuses et pluviales ont significativement augmenté la biomasse des germes comparativement aux mêmes traitements dans les milieux mal drainés des sites brûlés en 1941, 1973, 1983, 1989 ou 1998 ($P \leq 0.027$) (Fig. 3). Les sphaignes du milieu mal drainé sévèrement brûlé en 2001 ont vraisemblablement perdu leurs propriétés à conserver l'eau de sorte que les germes de ce site ont davantage répondu aux effets de ces traitements. Dans tous les autres sites mal drainés de la chronoséquence, le taux de croissance en hauteur de la sphaigne étant parfois

supérieur à celui des germes, nous avons retrouvé des germes demeurés emprisonnés dans la sphaigne (Hörnberg et al. 1997).

3.3.3 Croissance des semis

Les résultats de notre étude suggèrent que la biomasse moyenne des semis est significativement supérieure dans les feux plus récents et que la sévérité des incendies joue également un rôle primordial sur la croissance des semis de l'épinette noire (Fig. 4). Effectivement, les biomasses moyennes racinaires, caulinaires et foliaires des semis plantés dans le feu de 2001, sont significativement supérieures à toutes celles des autres sites et ce pour les deux conditions de drainage ($P \leq 0.0003$) (Fig. 3). Dans tous les sites de la chronoséquence, aucun traitement n'a effet significatif sur la croissance des semis. Dans les milieux bien drainés le taux moyen de mortalité est de 9 % comparativement à 10 % dans les milieux mal drainés (2001 à 2004). La mortalité des semis pourrait être attribuable à la transplantation des semis engendrant un stress hydrique, conséquence de la faible surface de contact racine-sol (Burdett *et al.* 1984; Grossnickle 1988a, b). Le faible taux de croissance des semis observé dans les sites brûlés en 1941, 1973, 1983, 1989 ou 1998 pourrait être expliqué par la présence des lichens et des éricacées qui produiraient des substances chimiques causant des modifications des sols en inhibant directement ou indirectement la croissance d'autres espèces environnantes (Brown et Mikola 1974; Fisher 1979; Zhu *et al.* 1994; Yamasaki *et al.* 1998, 2002; Inderjit et Mallik 1997, 2002; Wallstedt *et al.* 2002). Ces substances affecteraient la symbiose entre les mycorhizes et le système racinaire de l'épinette noire en diminuant la disponibilité des nutriments et de l'humidité (Moore 1922; Duddridge *et al.* 1980). Les mousses, les sphaignes et les éricacées retrouvées dans les milieux mal drainés peuvent également engendrer une compétition pour les nutriments induisant une plus faible croissance des semis d'épinette noire (Van Cleve and Alexander 1981;

Zackrisson et al. 1997; Lavoie et al. 2005). Dans les milieux bien drainés des sites brûlés en 1942, 1973 ou 1983, l'absorption de l'eau et de certains nutriments par les lichens pourrait produire une sécheresse physiologique entraînant une diminution de croissance des semis (Brown et Mikola 1974; Kershaw 1977; Fisher 1979).

4.0 Conclusion

Les résultats de la présente étude démontrent que la régénération de la forêt boréale nordique s'effectue principalement dans les milieux mal drainés. Toutefois, si les sphaignes sont considérées comme un excellent lit de germination, elles s'avèrent être un substrat inadéquat pour la croissance des germes. Nous avons également observé un contraste entre les conditions défavorables d'établissement des sites bien drainés et des conditions de croissance favorables de ces mêmes sites et vice versa pour les sites mal drainés. Ces résultats reflètent bien la problématique de déforestation actuelle de la forêt boréale nordique. Les difficultés de régénération post incendiaire sont observées lors de la germination des graines et de l'établissement des germes même si les sites offrent des conditions favorables à la croissance des semis. Dans la perspective d'un réchauffement climatique favorisant un accroissement des précipitations neigeuses ou pluviales, nous devrions alors observer une afforestation naturelle des sites bien drainés actuellement non régénérés.

5.0 Remerciements

Cette étude a été financée par le Fonds Québécois de la Recherche sur la Nature et les Technologies (FQRNT), le Centre d'Études Nordiques (CEN), le programme de Formation

Scientifique dans le Nord (PFSN) du ministère des Affaires Indiennes et du Nord Canadien, le Consortium de Recherche sur la Forêt Boréale Commerciale et la fondation Gérard D. Lévesque par l'octroi d'une bourse d'excellence. Nous aimerais remercier Alain Caron pour les analyses statistiques, Diane Bérubé pour les analyses d'azote foliaire et Geneviève Faille, Dominique Auger, Amélie Gilbert, Simon Côté, Danielle Lemire, Delphine Duros, Geneviève Larrivée et Kary Proteau pour leur assistance sur le terrain et en laboratoire.

6.0 Références

- Allen, A.E. 1929. Influence of *Cladonia* ground cover on the establishment of seedlings. *Ecology*. **10**: 354-355.
- Arnott, J.T., 1973. Germination and seedling establishment. In Direct seedling symposium. Edited : J.H. Cayford. 55-66p. Can. For. Ser. Publ. N° 1339.
- Arseneault, D., et Payette, S. 1992. A postfire shift from lichen-spruce to lichen-tundra vegetation at treeline. *Ecology*. **73**: 1067-1081.
- Arseneault D., et Payette, S. 1997a. Landscape change following deforestation at the arctic tree line in Quebec, Canada. *Ecology*. **78**: 693-706.
- Arseneault D., et Payette, S. 1997b. Reconstruction of millennial forest dynamics from tree remains in asubarctic tree line peatland. *Ecology*. **78**: 1873-1883.
- Arseneault, D. 2001. Impact of fire behaviour on postfire forest development in a homogeneous boreal landscape. *Can. J. For. Res.* **31**: 1367-1374.
- Bernier, P. Y. 1993. Comparing natural and planted black spruce seedlings. I. Water relations and growth. *Can. J. For. Res.* **23**: 2427-34.
- Bessie W.C., et Johnson, E.A. 1995. The relative importance of fuels and weather on fire behaviour in subalpine forests. *Ecology*. **76**: 747-762.
- Black, R.A., et Bliss, L.C. 1980. Reproductive ecology of *Picea mariana* (Mill) at the tree line near Inuvik, Northwest Territories, Canada. *Ecol. Monogr.* **5**: 331-354.

Boivin, S., et Begin, Y. 1997. Development of a black spruce (*Picea mariana*) shoreline stand in relation to snow level variations at Lake Bienville in northern Quebec Can. J. For. Res. **27**: 295-303.

Brown, R.T., et Mikola, P. 1974. The influence of fruticose soil lichens upon the mycorrhizae and seedling growth of forest trees. Acta For. Fenn., 141.

Burdett, A.N., Herring, L.J., et Thompson, C.F. 1984. Early growth of planted spruce. Can. J. For. Res. **14**: 644-651.

Buxton, G.F., Cry, D.R., et Dumbroff, E.B. 1985. Physiological responses of three northern conifers to rapid and slow induction of moisture stress. Can. J. Bot. **63**: 1171-1176.

Charron, I., et Greene D.F. 2002. Post-wildfire seedbeds and tree establishment in the southern mixedwood boreal forest. Can. J. For. Res. **32**: 1607-1615.

Cogbill, C.V. 1985. Dynamics of the boreal forest of the Laurentian highlands, Canada. Can. J. For. Res. **15**: 252-261.

Colombo, S.J., Glerum, C., et Webb, D.P. 2003. Daylength, temperature and fertilization effects on desiccation resistance, cold hardiness and root growth potential of *Picea mariana* seedlings. Ann. For. Sci. **60 (4)**: 307-317.

Couturier, S., et St-Martin, G. 1990. Effet des feux de forêt sur les caribous migrateurs. Ministère des loisirs, de la chasse et de la pêche du Québec, Direction régionale du Nouveau-Québec, Québec.

Cowles, S. 1982. Preliminary results investigating the effect of lichen ground cover on the growth of black spruce. Naturaliste can. **109**: 573-581.

Dix, R.L., et Swan, J.M.A., 1971. The role of disturbance and succession in upland forest at Candle Lake, Saskatchewan. Can. J. Bot. **49**: 657-676.

Duchesne, S., et Sirois, L. 1995. Phase initiale de régénération après feu des populations conifériennes subarctiques. Can. J. For. Res. **25**: 307-318.

Duddridge, L.A., Malibari, A., et Read, D.J. 1980. Structure and function of mycorrhizal rhizomorphs with special reference to their role in water transport. Nature. **287**: 834-836.

Elmqvist, T., Wall, M., Berggren, A. L., Blix, L., Fritioff, S., et Rinman, U. 2001. Tropical forest reorganization after cyclone and fire disturbance in Samoa: remnant trees as biological legacies. Conser. Ecol. **5(2)**: 10

Environnement Canada 2004. Canadian climate normals 1971-2000. Meteorological Service of Canada, http://www.msc.eg.gc.ca/climate_normals.

Fillion, L., et Morin, H. 1996. Distribution de la régénération de l'épinette noire 8 ans après un feu en forêt boréale. Can. J. For. Res. **26**: 601-610.

Fisher, R. F. 1979. Possible Allelopathic Effects of Reindeer-moss (*Cladonia*) on Jack Pine and white Spruce. For. Sci. **25 (2)**: 256-260.

Gagnon, J.D. 1966. Le Lichen *Lecidea Granulosa* constitue un milieu favorable à la germination de l'épinette noire. Naturaliste can. **93**: 89-98.

Gagnon, R., et Payette, S. 1985. Régression holocène du couvert coniférien à la limite des forêts (Québec nordique). Can. J. Bot. **63**: 1213-1225.

Greene, D.F., et Johnson, E.A. 1998. Seed mass and early survivorship of tree species in upland clearings and shelterwoods. Can. J. For. Res. **28**: 1307-1316.

Greene, D.F., et Johnson, E.A. 1999. Modelling recruitment of *Populus tremuloides*, *Pinus banksiana*, and *Picea mariana* following fire mixedwood boreal forest. Can. J. For. Res. **29**: 462-473.

Greene, D.F., Zasada, J.C., Sirois, L., Kneeshaw, D., Morin, H., Charron, I., et Simard, M.-J. 1999. A review of the regeneration dynamics of North American boreal forest tree species. Can. J. For. Res. **29**: 824-839.

Greene, D.F., Noël, J., Bergeron, Y., Rousseau, M., et Gauthier, S. 2004. Recruitment of *Picea mariana*, *Pinus banksiana*, and *Populus tremuloides* across a burn severity gradient following wildfire in the southern boreal forest of Quebec. Can. J. For. Res. **34**: 1845-1857.

Groot, A., et Adams, M.J. 1994. Direct seeding black spruce on peatlands: fifth-year results. For. Chron. **70**: 585-592.

Grossnickle, S.C. 1988a. Planting stress is newly planted jack pine and white spruce: 1. Factors influencing water uptake. Tree physiol. **4**: 71-83.

Grossnickle, S.C. 1988b. Planting stress is newly planted jack pine and white spruce: 2. Changes in tissue water potential components. Tree physiol. **4**: 85-97.

Heinselman, M.L. 1981. Fire intensity and frequency as factors in the distribution and structure of northern ecosystems. In Mooney, H.A. Bonnicksen, T.M., Christensen, N.L., Lotan, J.E., and W.A. Reiners (eds) Fire regimes and Ecosystem Properties. U.S. Forest Service General Technical Report WO-56.

Hörnberg, G., Ohlson, M., et Zackrisson, O. 1997. Influence of bryophytes and microrelief conditions on *Picea abies* seed regeneration patterns in boreal old-growth swamp forests. Can. J. For. Res. **27**: 1015-1023.

Houle, G., et Fillion, L. 2003. The effect of lichen on white spruce seedlings establishment and juvenile growth in a spruce-lichen woodland of subarctic Québec. *Écoscience*. **10**: 80-84.

Inderjit, et Mallik, A. U. 1997. Effects of *Ledum groenlandicum* amendments on soil characteristics and black spruce seedling growth. *Plant Ecol.* **133 (1)**: 29-36.

Inderjit, et Mallik, A. U. 2002. Can *Kalmia angustifolia* interference to black spruce (*Picea mariana*) be explained by allelopathy?, *For. Ecol. Manage.* **160 (1-3)**: 75-84.

Jeglum, J. K. 1974. Relative influence of moisture-aeration and nutrients on vegetation and black spruce growth in northern Ontario. *Can. J. For. Res.* **4**: 114-126.

Jeglum, J.K. 1975. Classification of swamp for forestry purposes. p. 227-238 in Black Spruce Symposium. Dep. Environ., Can. For. Serv., Sault Ste. Marie, Ont. Symp. Proc. 0-P-4.

Jeglum, J. K. 1979. Effects of some seedbed types and watering frequencies on germination and growth of black spruce: a greenhouse study. Canadian Forestry Service, Report O-X-292. Great Lakes Forest Research Centre, Sault Ste. Marie, ON. 33 p.

Jeglum, J. K. 1981. Black spruce seedling growth and nutrition on sphagnum and feather moss peats from a northern Ontario peatland. Canadian Forestry Service, Report O-X-326. Great Lakes Forest Research Centre, Sault Ste. Marie, ON. 20 p.

Jeglum, J.K. 1984. Strip cutting in shallow-soil upland black spruce near Nipigon, Ontario IV. Seedling-seedbed relationships. *Can. For. Ser., Pest Manage. Inst. Sault. Marie, Ont. Info. Rep.* No. O-X-359.

Johnson, E.A. 1992. Fire and vegetation dynamics: studies from the North American boreal forest. Cambridge University Press. 129 p.

Johnson, E.A., et Gutsell, S.L. 1993. Heat budget and fire behavior associated with the opening serotinous cones in two *Pinus* species. *J. Veg. Sci.* **4**: 745-750.

Kemball, K.J., Geoff Wang, G., et Richard Westwood, A. 2006. Are mineral soils exposed by several wildfire better seedbeds for conifer regeneration? *Can. J. For. Res.* **36**: 1943-1950.

Kershaw, K.A. 1977. Studies on lichen-dominated systems. XX. An examination of some aspects of the northern boreal lichen woodlands in Canada. *Can. J. Bot.* **55**: 393-410.

Kimmins, J. P. 1987. *Forest Ecology*. Macmillan Publishing Company, New York. 531p.

Lavoie, L., et Sirois, L. 1998. Vegetation changes caused by recent fires in the northern boreal forest of eastern Canada. *J. Veg. Sci.* **9**: 483-492.

Lavoie, M., Paré, D., Fenton, N., Groot, A., et Taylor, K. 2005. Paludification and management of forested peatlands in Canada: a literature review. *Environ. Rev.* **13**: 12-50.

Le Goff, H., et Sirois, L. 2004. Black spruce and jack pine dynamics simulated under varying fire cycle in the northern boreal forest of Quebec, Canada. *Can. J. For. Res.* **24**: 2399-2409.

Lescop-Sinclair, K., et Payette, S. 1995. Recent advance of the arctic treeline along the eastern coast of Hudson Bay. *J. Ecol.* **83**: 929-936.

MacFarlane, D.W., Edwin, J., Green, E.J., Brunner, A., et Burkhart, H.E. 2000. Population density influences assessment and application of site index. *Can. J. For. Res.* **30**: 1472-1475.

Moore, B. 1922. Humus and root systems in certain northeastern forests in relation to reproduction and competition. *J. For.* **20**: 235-254.

Morneau, C., et Payette, S. 1989. Postfire lichen-spruce woodland recovery at the limit of the boreal forest in northern Québec. *Can. J. Bot.* **67**: 2770-2782.

Ohlson, M., et Zackrisson, O. 1992. Tree establishment and microhabitat relationships in north Swedish peatlands. *Can. J. For. Res.* **22**: 1869-1877.

Parisien, M.-A., et Sirois, L. 2003. Distribution and dynamics of tree species across a fire frequency gradient in the James Bay region of Québec. *Can. J. For. Res.* **33**: 243-256.

Payette, S., et Gagnon, R. 1985. Late Holocene deforestation and tree regeneration in the foret-tundra of Quebec. *Nature*. **313**: 570-572.

Payette, S., Morneau, C., Sirois, L., et Desponts, M. 1989a. Recent fire history of the northern Québec biomes. *Ecology*. **70**: 656-673.

Payette, S., Filion, F., Delwaide, A., et Bégin, Y. 1989b. Reconstitution of tree-line vegetation response to long-term climate change. *Nature*. **341**: 429-432.

Payette, S. 1992. fire as controlling process in the North American boreal forest. *in a Systems Analysis of The Global Boreal Forest*. Cambridge University Press. New York. 144-169 pp.

Payette, S., Bhiry, N., Delwaide, A., et Simard, M. 2000. Origin of the lichen woodland at its southern range limit in eastern Canada: the catastrophic impact of insect defoliators and fire on the spruce-moss forest. *Can. J. For. Res.* **30**: 288-305.

Payette, S., et Delwaide, A. 2003. Shift of conifer boreal forest to lichen-heath parkland caused by successive stand disturbances. *Ecosystems*. **6**: 540-550.

Riverin, S., et Gagnon, R. 1996. Dynamique de la régénération d'une pessière à lichen dans la zone de la pessière noire à mousses, nord du Saguenay-Lac-Saint-Jean (Québec). Can. J. For. Res. **26**: 1504-1509.

Roberts, D.R., et Dumbroff, E.B. 1986. Relationships among drought resistance, transpiration rates, and abscisic acid levels in three northern conifers. Tree Physiol. **1**: 161-167.

St-Pierre, H., Gagnon, R., et Bellefleur, P. 1992. Régénération après feu de l'épinette noire (*Picea mariana*) et du pin gris (*Pinus banksiana*) dans la forêt boréale, Québec. Can. J. For. Res. **22**: 474-481.

Selas, V., Piovesan, G., Adams, J.M., et Bernabei, M. 2002. Climatic factors controlling reproduction and growth of Norway spruce in southern Norway. Can. J. For. Res. **32**: 217-225.

Shugart, H.H., Leeman, R., et Bonan, G.B. 1992. A system analysis of the global boreal forest. Cambridge University Press. New York. 565p.

Sirois, L., et Payette, S. 1989. Postfire black spruce establishment in subarctic and boreal quebec. Can. J. Fos. Res. **19**: 1571-1580.

Sirois, L., et Payette, S. 1991. Reduced postfire tree regeneration along a boreal forest-forest-tundra transect in northern Québec. Ecology. **72**: 619-627.

Sirois, L. 1993. Impact of fire on *Picea mariana* and *Pinus Banksiana* seedlings in subarctic lichen woodlands. J. Veg. Sci. **4**: 795-802.

Sirois , L., Bonan, G.B., et Shugart. H.H. 1994. Development of a simulation model of the forest-tundra transition zone of northeastern Canada. Can. J. For. Res. **24**: 697-706.

Sirois, L. 1995. Initial phase of postfire regeneration in two lichen woodlands of northern Québec. *Écoscience*. **2**: 177-183.

Sirois, L., Bégin, Y., et Parent, J. 1999. Female gametophyte and embryo development of black spruce along a shore-hinterland climatic gradient of recently created reservoir, northern Québec. *Can. J. Bot.* **77**: 61-69.

Sirois, L. 2000. Spatiotemporal variation in black spruce cone and seed crops along a boreal forest-tree line transect. *Can. J. Fos. Res.* **30**: 900-909.

Stockwell, C.H., McGlynn, J.C., Emslie, R.F., Sanford, B.V., Norris, A.W., Donaldson, J.A., Fahrig, W.F., et Currie, K.L. 1968. Géologie du bouclier canadien. Dans *Géologie et resources minérales du Canada. Partie A. Commission Géologique du Canada*, Ottawa.

Taylor, S.J., Carleton, T.J., et Adams, P. 1987. Understory vegetation change in a *Picea mariana* chronosequence. *Vegetatio*. **73**: 63-72.

Thomas, P.A., et Wein, R.W. 1985a. Water availability and the comparative emergence of four conifer species. *Can. J. For. Res.* **63**: 1740-1746.

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

Turner, M.G., Rommes, W.H., Gardner, R.H., et Hardgrove, W.W., 1997. Effects of fire size and pattern on early succession in Yellowstone National Park. *Ecol. Monogr.* **67**: 411-433.

Van Cleve, K., et Viereck, L.A. 1981. Forest succession in relation to nutrient cycling in the boreal forest of Alaska. Pages 185-211 in D.C. West, H.H. Shugart, and D.B. Botkin, eds. *Forest succession: concepts and application*. Springer Verlag, New York, New York, USA.

Van Cleve, K., et Alexander, V. 1981. Nitrogen cycling in tundra and boreal ecosystems. *Ecol. Bull.* **33**: 375-404.

Viereck, L. A. 1983. The effects of Fire in black spruce ecosystems of Alaska and northern Canada. In R.W. Wein and D.A. Maclean, eds. *The role of fire in northern circumpolar ecosystems*. John Wiley and Sons New York. 201-220pp.

Viereck, L. A., et Johnson, W. F. 1990. *Picea mariana* (Mill) B.S.P. Black Spruce. In Burns, R. M. and Honkala, B. H., 1990. *Silvics of North America: 1. Conifers*. Agriculture Handbook 654. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Washington, DC. 1675p.: 227-237.

Wallstedt, A., Coughlan, A., Munson, A.D., Nilsson, M-C., et Margolis, H.A. 2002. Mechanisms of interaction between *Kalmia angustifolia* cover and *Picea mariana* seedlings. *Can. J. For. Res.* **32 (11)**: 2022-2031.

Wang, G.G., et Kembell, K.J. 2005a. Balsam fir and white spruce seedling recruitment in response to understory release, seedbed type, and litter exclusion in trembling aspen stands. *Can. J. For. Res.* **35**: 667-673.

Weber, M.G., et Flannigan, M.D. 1997. Canadian boreal forest ecosystem structure and function in a changing climate: impact on fire regimes. *Envir. Rev.* **5**: 623-637.

Yamasaki, S.H., Fyles, J.W., Egger, K.N., et Titus, B.D. 1998. The effect of *Kalmia angustifolia* on the growth nutrition, and ectomycorrhizal symbiont community of black spruce. *For. Ecol. Manage.* **105**: 197-207.

Yamasaki, S.H., Fyles, J.W., et Titus, B.D. 2002. Interactions among *Kalmia angustifolia*, soil characteristics, and the growth and nutrition of black spruce seedlings in two boreal Newfoundland plantations of contrasting fertility. *Can. J. For. Res.* **3**: 2215-2224.

Zackrisson, O., Nilsson, M.C., Dahlberg, A., et Jäderlund, A. 1997. Interference mechanisms in conifer-*Ericaceae*- Feathermoss communities. *Oikos.* **77:** 209-220.

Zasada, J. C. 1971. Natural regeneration of interior Alaska forests-seed, seedbed, and vegetative reproduction considerations. In Proceeding, Fire in the Northern Environment Symposium, Fairbanks, Alaska. Edited by C. W. Slaughter, R. J. Barney, and G.M. Hansen. USDA Forest Service, Pacific Northwest Experiment Station, Portland, OR. pp 231-246.

Zasada, J.C. 1979. Quantity and quality of dispersed seeds. *In* Ecological Effects of the Wickersham Dome Fire Near Fairbanks, Alaska. General Technical Report PNW-90. United States Forest Service, Portland, Oregon, USA. 45-50pp.

Zasada, J.C., Norum, R.A., Van Veldhuizen, R.M., et Teutsch, C.E. 1983. Artificial regeneration of trees and tall shrubs in experimentally burned upland black spruce – feathermoss stands in Alaska. *Can. J. For. Res.* **13:** 903-913.

Zasada, J.C. 1986. Natural regeneration of trees and tall shrubs on forest site in interior Alaska. In Forest Ecosystems in the Alaskan Taiga, ed. K. VanCleve, F.S. Chapin, P. W. Flanagan, L. A. Viereck and C. T. Dyrness, pp. 44-73. New York: Springer-Verlag.

Zasada, J.C., Sharik, T.L., et Nygren, M. 1992. The reproductive process in boreal forest trees. *In* A systems analysis of the global boreal forest. Edited by H.H. Shugart, R., Leemans, and G.B. Bonan, Cambridge University Press, Cambridge, U.K. pp. 85-125.

Zhu, H., et Mallik, A. U. 1994. Interactions between *{Kalmia}* and black spruce: isolation and identification of allelopathic compounds. *J. Chem. Ecol.* **20:** 407-21.

Tableau 1. Fréquence relative (%) des substrats de germination retrouvés dans les milieux bien drainés et des milieux mal drainés des sites de l'étude.

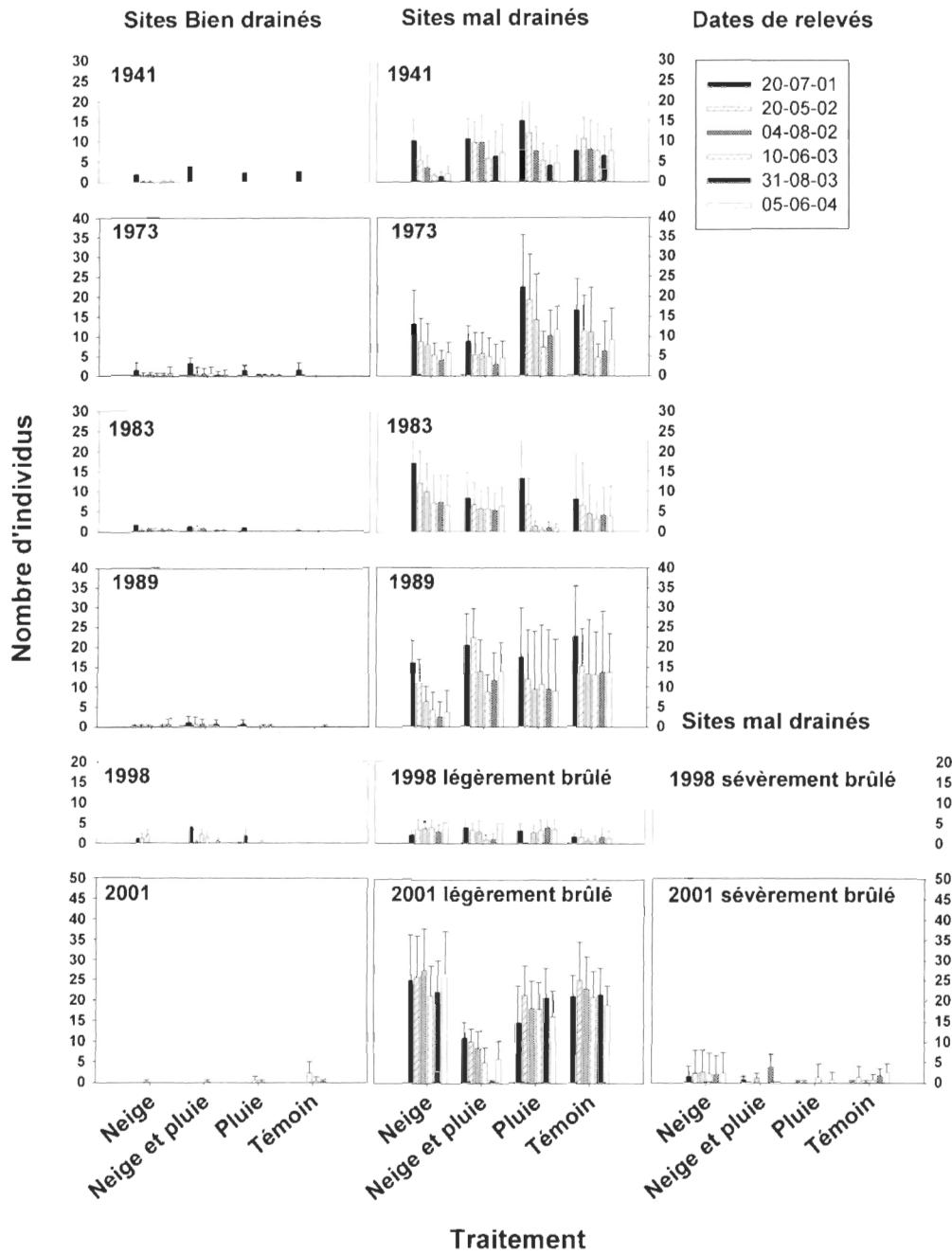


Figure 1. Suivi démographique (2001-2004) de la germination et de l'établissement des germes de l'épinette noire dans les milieux bien drainés et mal drainés dans une chronoséquence après feux.

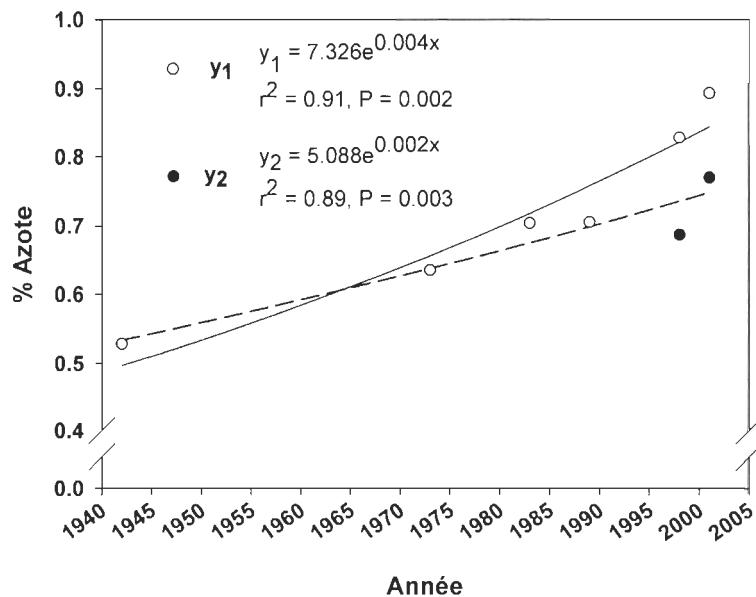


Figure 2. Concentration en azote des tissus foliaires des semis témoins récoltés en 2004 dans une chronoséquence après feux. La ligne solide (y_1) correspond aux milieux bien drainés et aux milieux mal drainés sévèrement brûlés en 1998 ou 2001. La ligne pointillée (y_2) correspond aux milieux bien drainés et aux mal drainés légèrement brûlés en 1998 et 2002.

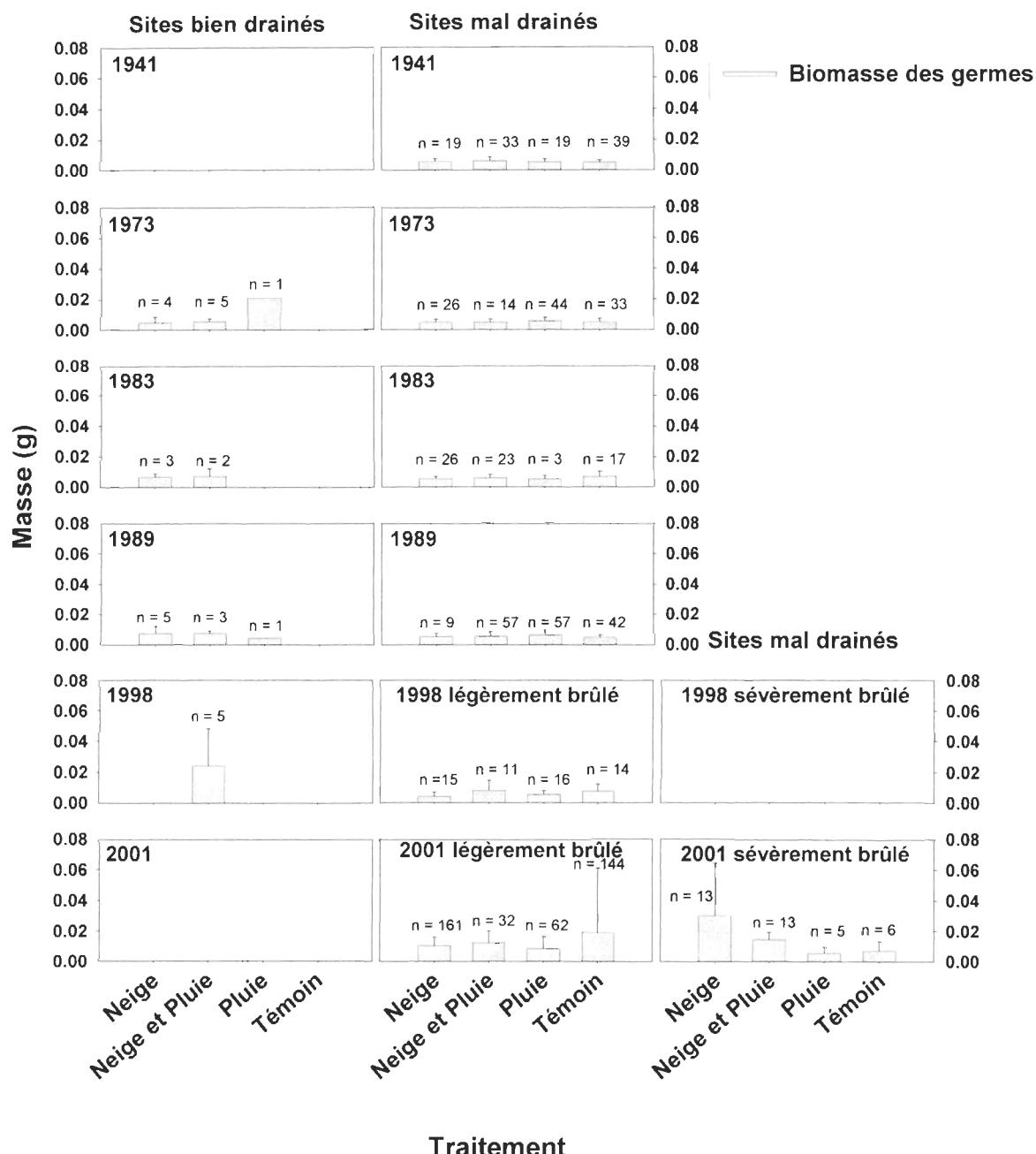


Figure 3. Biomasse en 2004 des germes d'épinette noire dans les milieux bien drainés et mal drainés dans une chronoséquence après feux.

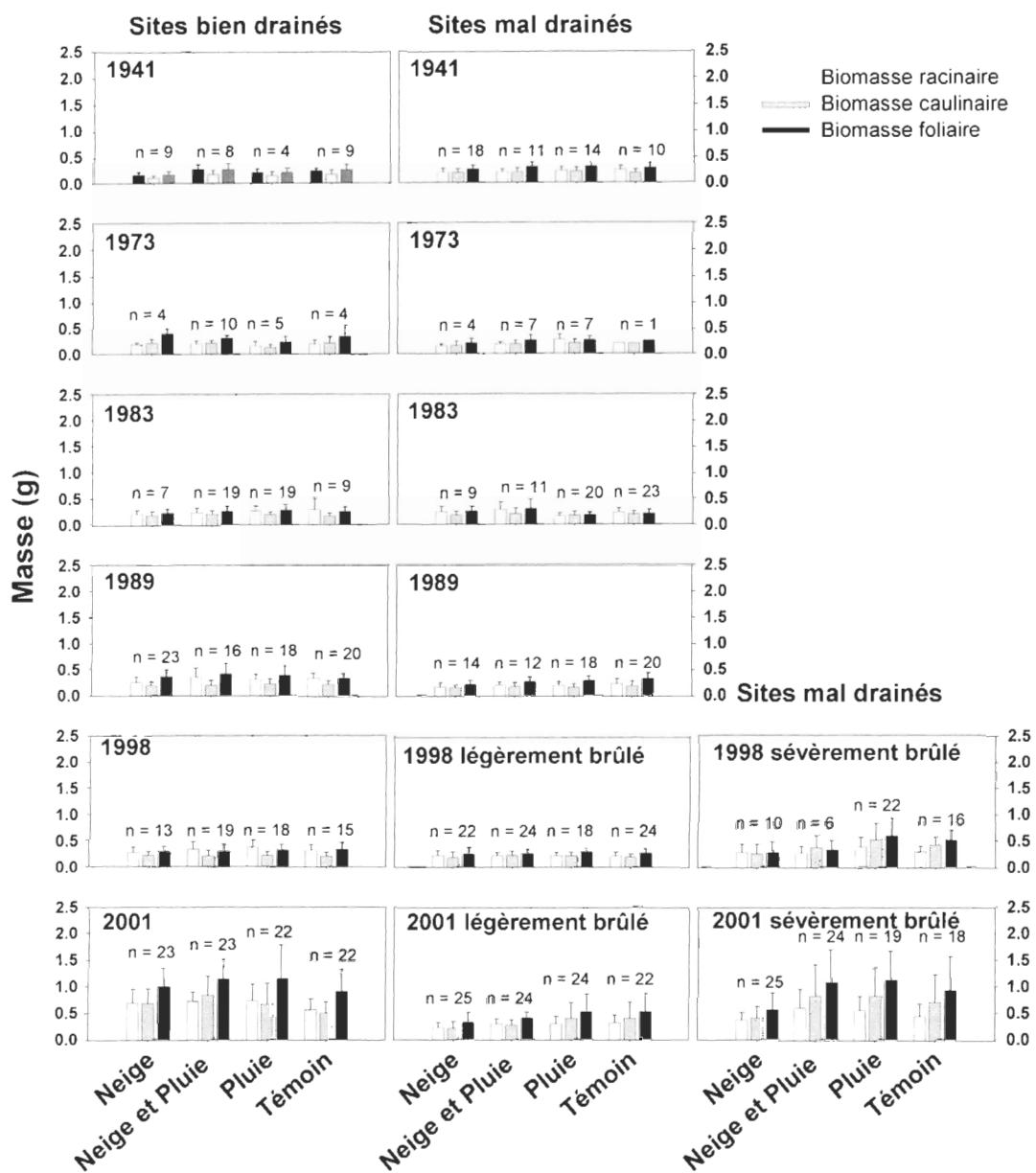


Figure 4. Biomasses racinaire, caulinaire et foliaire des semis d'épinette noire récoltées en 2004 dans les milieux bien drainés et mal drainés dans une chronoséquence après feux.

CHAPITRE 2

EFFET PHYSIQUE DU TAPIS DE LICHENS SUR LA GERMINATION, L'ÉTABLISSEMENT ET LA CROISSANCE DE *PICEA MARIANA*

JOHNSON, Dave^{1,2}, SIROIS, Luc^{1,2}, GAGNON, Réjean³

¹Centre d'études Nordiques, ²Université du Québec à Rimouski, 300 Allée des Ursulines, Rimouski, Qc, Canada G5L 3A1 ³Université du Québec à Chicoutimi, 555, boulevard de l'Université, Chicoutimi, Qc, G7H 2B1.

Résumé

L'objectif de cette étude vise à démontrer que le lichen agit comme une barrière physique sur la germination, l'établissement et la croissance des germes d'épinette noire. Cette étude a été effectuée à l'intérieur d'un site incendié en 1922 où trois types de substrats ont été sélectionnés; le lichen, les fentes de dessiccation et le sol minéral. Cinq réplicats de 150 graines viables par substrat ont permis d'effectuer un recensement quotidien entre le 29 juin et le 8 août et cinq autres réplicats ont permis d'effectuer des prélèvements à la fin de l'été afin de caractériser la croissance en longueur des germes. Les recensements quotidiens ont démontré que la germination des graines et l'établissement des germes étaient significativement plus élevés sur le sol minéral ($n=190$) que dans les fentes de dessiccation ($n=92$) ($P = 0.046$). Le lichen s'est avéré être le pire substrat de germination ($n=0$). Les fentes de dessiccation étaient considérées comme de bon substrats de germination, mais se sont avérées être de mauvais substrats pour la croissance des germes, car les mouvements d'ouverture et de fermetures constamment observées semblaient nuire à la croissance des germes qui demeuraient relativement fragiles. D'ailleurs, lors des prélèvements, les germes retrouvés sur le lichen et dans les fentes de dessiccation étaient plus étiolés que ceux prélevés sur le sol minéral ($P<0.001$). De plus, les résultats ont démontré que le tapis de lichens empêche les graines ailées d'atteindre la base du tapis de lichen ($P < 0.001$).

Mots-clés : Germination, établissement initial, croissance, *Picea mariana*, lichen, fentes de dessiccation, sol minéral, barrière physique

1.0 Introduction

Les pessières ouvertes à lichen, principalement retrouvées dans les régions septentrionales du Québec, sont caractérisés par un épais tapis lichénique dominé par *Cladina stellaris* en compagnie de plusieurs autres espèces (Kershaw 1977; Morneau et Payette 1989). L'ouverture de ces peuplements forestiers résulte d'une mauvaise régénération post incendiaire dont la recrudescence à l'Holocène supérieur serait à l'origine de la toundra forestière actuelle (Payette et Gagnon 1985, Gagnon et Payette 1985; Sirois et Payette 1991). Dans le Nord de la forêt boréale, l'ouverture de ces peuplements forestiers est associé à un cycle de feux récurrent (Kershaw 1976; Auclair 1983; Payette *et al.* 1989a; Payette 1992; Parisien et Sirois 2003) alors que plus au sud, dans le centre de la forêt boréale, l'interaction de deux perturbations en rafale (feux, insectes défoliateurs, coupes forestières) serait à l'origine de ce phénomène (Lavoie et Sirois 1998; Payette *et al.* 2000; Payette et Delwaide 2003). En se dirigeant vers la toundra forestière, limite nordique de l'épinette noire, l'ouverture de ces peuplements forestiers est de plus en plus important (Payette *et al.* 2001) et l'interaction entre le climat et les feux serait un facteur majeur influençant la dynamique de ces peuplements forestiers (Gagnon et Payette 1985; Sirois et Payette 1991; Sirois *et al.* 1994; Weber et Flannigan 1997; Lavoie et Sirois 1998; Payette *et al.* 2001).

Plusieurs études mentionnent les difficultés de régénération de l'épinette noire en forêt boréale (Sirois et Payette 1989, 1991; Riverin et Gagnon 1996; Lavoie et Sirois 1998; Payette *et al.* 2000). Le tapis de lichens est souvent invoqué comme étant l'un des obstacles majeurs à la germination des graines (Allen 1929; Cowles 1982; Sirois 1993;

Houle et Filion 2003) et à la croissance des semis (Brown et Mikola 1974; Kershaw 1977; Fisher 1979).

L'absorption de l'eau et de certains nutriments par les lichens pourrait produire une sécheresse physiologique entraînant une diminution de croissance (Kershaw 1977; Fisher 1979). Toutefois, l'humidité contenue sous le tapis de lichens serait suffisamment élevée pour permettre la germination des graines (Allen 1929). De plus, par temps sec, le tapis de lichen se fend en polygones irréguliers créant des fentes de dessiccation. Ces fentes offriraient des conditions favorables à la germination et à l'établissement des semis d'épinette (Cowles 1982; Sirois 1993).

La sécrétion de substances allélopathiques par les lichens pourrait inhiber la germination et la croissance des semis (Brown et Mikola 1974; Fisher 1979). Toutefois, il est difficile de démontrer les effets des substances allélopathiques en condition naturelle, car plusieurs mécanismes d'interférence peuvent opérer simultanément ou séquentiellement (compétition pour les ressources, immobilisation des nutriments microbiens, dynamique des nutriments, mycorhizes) (Inderjit et Del Moral 1997; Inderjit et Dakshini 1999). Les substances allélopathiques affecteraient la symbiose entre les mycorhizes et le système racinaire de l'épinette noire, diminuant ainsi la disponibilité des nutriments et de l'humidité favorisant la croissance des semis (Moore 1922; Brown et Mikola 1974; Fisher 1979; Duddridge *et al.* 1980; Boyle et Hellenbrand 1991).

Plusieurs hypothèses ont été proposées à l'effet que les lichens agissent comme une barrière chimique ou physique inhibant la germination et la croissance de l'épinette noire dans la forêt boréale. Aucune étude n'a fourni de réponses définitives sur les effets physiques du lichen (Maikawa et Kershaw 1976; Kershaw 1978; Morneau et Payette

1989). Les mécanismes induisant une mauvaise régénération post incendiaire et le maintien des pessières ouvertes sont encore mal documentés. Par conséquent, l'objectif de cette étude vise à évaluer les effets physiques du lichen sur la germination, l'établissement et la croissance des germes d'épinette noire.

2.0 Matériel et méthode

2.1 L'aire d'étude

L'aire d'étude se trouve dans la région de la Baie James au Québec, près de la localité de Radisson ($53^{\circ}35' N$, $77^{\circ}38' W$). Le site d'étude est situé dans le domaine de la pessière à lichen (taïga). Ce territoire appartient au Bouclier Canadien Précambrien (Stockwell et al. 1968) et on y retrouve des dépôts sablonneux-loameux sur les collines (tilt grossier et dépôts fluvioglaciaires) et des tourbières dans les dépressions plus humides. Le couvert forestier est principalement composé par l'épinette noire et par le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.), espèce associée aux milieux bien drainés comme les terrasses sablonneuses. La dynamique de régénération de ces peuplements forestiers est principalement régie par un cycle de feu d'environ 100 ans (Payette et al., 1989a; Parisien et Sirois, 2003).

Le climat de type continental froid est grandement influencé par les baies de James et d'Hudson. La saison de croissance de cette région est approximativement de 120 jours et le nombre moyen de degrés jours de croissance $\geq 5^{\circ}C$ est de 862. Les températures annuelles moyennes se situent à $-3,5^{\circ}C$ avec un maximum en juillet de $13,7^{\circ}C$ et un minimum en janvier de $-23,2^{\circ}C$. La majorité des précipitations annuelles

tombent sous forme liquide (≈ 408 mm) et le reste sous forme solide (≈ 271 mm) (Environnement Canada 2007).

2.2 Sélection du site d'étude

Le site sélectionné pour effectuer les ensemencements expérimentaux devait répondre à différents critères : 1) présence d'un épais tapis de lichen d'un minimum de 15 cm d'épaisseur, 2) dominé par des épinettes noires matures et 3) être bien drainé. L'échantillonnage des données a été effectué aux mois de juin, juillet et août 2004 à l'intérieur d'un site incendiée en 1922 (Pinard 1999).

2.3 Dispositif expérimental

Trois substrats ont été sélectionnés pour effectuer un ensemencement expérimental: le sol minéral, les fentes de dessiccation et le lichen. Pour chacun des substrats, nous avons établi cinq réplicats de 150 graines viables pour effectuer des recensements quotidiens et cinq autres réplicats pour effectuer des prélèvements. Les graines ensemencées le 30 juin 2004 provenaient du lac Duncan récoltées en 2003. Le site étant recouvert par un épais tapis de lichen, 10 morceaux de 1 m² de lichen furent enlevés pour atteindre le sol minéral. Dix fentes de dessiccation furent sélectionnées afin de déterminer l'effet des mouvements d'ouverture et de fermeture sur la germination et l'établissement initial des germes d'épinette noire. Pour faciliter les recensements et les prélèvements, les graines ont été dispersées dans un rayon de 10 cm autour d'une tige d'acier galvanisée. Finalement, cinq placettes vides de 10 cm de rayon ont permis de contrôler l'apport des graines provenant des semenciers adjacents au site de l'étude. Un

grillage en métal galvanisé de 100 cm x 100 cm x15 cm (maille 13 mm) fut installé au-dessus des placettes afin de prévenir la prédation des graines et des germes contre les petits mammifères et les oiseaux. Lors des recensements, les différentes causes de mortalité des germes ont été identifiées (prédation et mortalité naturelle). La germination, l'établissement et la survie des germes d'épinette noire ont fait l'objet de recensements quotidiens entre le 30 juin et le 8 août 2004. Chaque germe fut cartographié dès émergence de l'hypocotyle et la croissance fut considérée comme finale lorsqu'il y avait apparition complète des cotylédons. La mortalité de chaque germe fut notée lorsque les tissus devenaient complètement nécrosés où lorsque la disparition des germes était constatée. Les placettes de lichen et les fentes de dessiccation furent humidifiées avec 25 ml d'eau vaporisée avant chaque relevé quotidien afin d'assouplir les thalles lichéniques et éviter leur fragmentation lors de leur manipulation. Afin d'éviter tous les biais entraîné par ce supplément d'eau sur le taux de germination, le sol minéral fut également humidifié. Le 8 août 2004, les germes ont fait l'objet de prélèvements afin de caractériser leur croissance en longueur en fonction du substrat de germination. La mesure fut prise à l'aide du logiciel OSM3 entre la base de l'hypocotyle et le bourgeon apical sur les images numérisées.

2.4 Conditions environnementales des substrats de germination

La température des substrats fut mesurée à l'aide de trois sondes HOBO placées à 5 cm sous la surface du sol du 6 juillet au 8 août 2004. Afin de caractériser les températures dans le lichen, trois sondes VEMCO ont été placées à 0 cm et trois autres à 4 cm au dessus de la surface du sol du 8 juillet au 8 août 2004. Les deux types de sondes

ont été programmés pour effectuer une lecture toutes les deux heures. Les données climatiques régionales (précipitations (mm) et température ($^{\circ}\text{C}$)) enregistrées entre le 30 juin et le 8 août 2004 provenaient de la station météorologique de la SOPFEU (Radisson) et de la station météorologique de l'aéroport de La Grande Rivière.

2.5 Ouverture des fentes de dessiccation

Dans le site de 1922, cinq fentes de dessiccation supplémentaires furent sélectionnées afin de caractériser leurs mouvements quotidiens. Afin d'entraîner la fermeture complète des fentes de dessiccation, nous avons saturé en eau les cinq fentes et les lichens présents à un mètre de part et d'autre des fentes de dessiccation. La prise de données a été effectuée le 29 juillet 2004 entre 7h00 et 19h00. La progression de l'ouverture des fentes de dessiccation a été notée à toutes les 30 minutes à l'aide d'un pied à coulisse inséré entre la marge de deux polygones de lichens. Trois points de mesure ont été notés le long de chacune des fentes de dessiccation.

2.6 Percolation des graines

Afin de déterminer l'effet du lichen sur la percolation des graines, trois morceaux de lichens de 15x20x10 cm ont été prélevés dans un site incendié en 1922. En laboratoire, nous avons expérimenté l'effet de la présence de l'aile des graines sur la percolation des graines dans le lichen. Cinq réplicats de 100 graines ailées et cinq autres réplicats de 100 graines non ailées ont été dispersées sur chacun des morceaux de lichens afin de dénombrer le nombre de graines atteignant la base du tapis. La même expérience a été effectuée en déposant les morceaux de tapis de lichens sur une plaque agitatrice (Eberbach

corporation) pendant 10 minutes afin d'accentuer le phénomène de percolation des graines.

2.7 Analyses statistiques

Le nombre de germination et la mortalité des germes d'épinette noire ont été comparés entre les substrats (sol minéral et fentes de dessiccation) par le test de Kruskal-Wallis. La longueur des germes a fait l'objet d'une analyse de variance à un facteur (substrat) (ANOVA) suivi d'un test de comparaison multiple de Tukey. Des corrélations de Pearson pas à pas (0 à -10 jours) ont permis de déterminer si les précipitations pluviales, la température journalière et la température sous les substrats (-5 cm) des jours précédents influençait la germination et la mortalité des semis. Les températures enregistrées sous les substrats (-5 cm) ont été comparées à l'aide d'une AVOVA à un facteur (substrats) suivi d'un test de comparaison multiple de Tukey. Les températures enregistrées dans le tapis de lichens ont également été comparées à l'aide d'une AVOVA à un facteur (position des sondes) suivi d'un test de comparaison multiple de Tukey. Une régression multiple a été effectuée pour déterminer l'influence des températures sous (-5 cm), à la base (0 cm) et au centre du tapis de lichens (4 cm) sur l'évolution de l'ouverture des fentes de dessiccation. Finalement, le nombre de graines atteignant la base du tapis de lichens a été comparé par le test de Sheirer-Ray-Hare (Logiciel Systat 10.0).

3.0 Résultats

3.1 Influence des substrats sur la germination des graines, l'établissement et la croissance des germes d'épinette noire

Dans les placettes où les recensements quotidiens ont été effectués, l'établissement des germes est significativement plus élevé sur le sol minéral que dans les fentes de dessiccation ($P = 0.046$) (Fig. 1a et 1b). Aucun germe ne s'est établi dans le lichen. Le pourcentage de germination sur le sol minéral (25.3%) est pratiquement le double de celui observé dans les fentes de dessiccation (12.3%) (Tableau 1). Le nombre total de germination est très variable entre les substrats et leurs placettes (Tableau 1). Les premières germinations surviennent le 197^{ième} jour de 2004 sur le sol minéral et le 202^{ième} jour de 2004 dans les fentes de dessiccation (Fig. 1a et 1b). La mortalité des germes n'est pas significativement différente entre les substrats de germination ($P = 0.802$). Le pourcentage de mortalité est sensiblement le même entre le sol minéral (8.5%) et les fentes de dessiccation (11.5%). Les deux pics majeurs de mortalité ont été observés le 211^{ième} jour et dans les fentes de dessiccations et le 219^{ième} jour sur le sol minéral (Fig. 1a et 1b). Dans les placettes où les prélèvements ont été effectués à la fin de l'été, la longueur des germes est significativement plus élevée dans les fentes de dessiccation et dans le lichen que sur le sol minéral ($P < 0.001$) (Fig. 2).

3.2 Influence des conditions environnementales sur la germination des graines et l'établissement des germes d'épinette noire

Le nombre journalier de germinations est significativement corrélé avec les précipitations pluviales de la journée de la germination sur le sol minéral ($r = 0.306$, $P = 0.012$) (Fig. 3), mais pas dans les fentes de dessiccation ($r = 0.000$, $P = 0.589$). Les deux

pics de germination sur le sol minéral enregistrés le 202 et le 207^{ième} jour (Fig. 1a) coïncident avec deux épisodes de pluie dans la saison estivale (Fig. 3). Le nombre journalier de germinations n'est pas significativement corrélée avec les températures journalières moyennes enregistrées sous la surface du sol minéral ($r= 0.347, P = 0.114$) et sous la surface des fentes de dessiccation ($r= 0.337, P = 0.135$). Nos résultats ne suggèrent aucune corrélation entre les patrons de germination et de mortalité et les conditions climatiques des 10 jours précédents ($P > 0.05$).

Les températures moyennes enregistrées sous la surface des trois substrats de germination (-5 cm) sont significativement supérieures pour le sol minéral comparativement aux fentes de dessiccation et au lichen ($P < 0.001$) (fig. 4a). Elles varient entre 8.5 et 16.0°C sous le sol minéral, entre 4.9 et 13.0°C sous les fentes de dessiccation et entre 8.2 et 13.5°C sous le lichen. Les températures journalières moyennes sont significativement inférieures sous la surface du sol (-5 cm) qu'à la base (0 cm) et qu'au centre (4 cm) du tapis de lichen ($P < 0.001$) (fig. 4b). Les températures journalières moyennes enregistrées à la base varient entre 7.4 et 16.7 °C alors qu'au centre elles se situent entre 8.9 et 17.5°C.

3.3 Ouverture des fentes de dessiccation

L'ouverture des fentes de dessiccation est significativement corrélée avec les températures enregistrées sous la surface du sol (-5 cm), à la base (0 cm) et dans le lichen (4 cm) ($r = 0.870, P = 0.028$) (Fig. 5). L'ouverture moyenne des fentes de dessiccation est de 3.40 mm par heure après saturation matinale et l'averse survenue entre 18h00 et 18h30 a complètement refermé les fentes de dessiccation (Fig. 5).

3.4 Percolation des graines

Les graines non ailées sont significativement plus nombreuses à atteindre la base du tapis de lichens ($P < 0.001$). Les graines ailées ont tendance à rester emprisonnées dans la partie supérieure du tapis de lichens. Aucun effet de la plaque agitatrice n'a été observé ($P= 0.943$).

4.0 Discussion

4.1 Influence des substrats sur la germination des graines et l'établissement des germes d'épinette noire

La proximité du sol minéral ainsi que la nature des substrats de germination ont grandement influencé la germination des graines et l'établissement des germes d'épinette noire. Le nombre plus élevé de germes établis sur le sol minéral et dans les fentes de dessiccation suggère la présence de meilleures conditions pour la germination des graines d'épinette noire. Le sol minéral offrirait un contact étroit entre la graine et l'eau, favorisant ainsi les échanges d'eau essentiels à l'établissement des germes (Baker 1950). Le mouvement des graines sur le sol pourrait également influencer la disponibilité des graines pour la germination et l'établissement des germes sur le sol minéral et dans les fentes de dessiccation. La dispersion secondaire des graines au sol étant influencée par la rugosité du substrat, la direction des vents et la taille des graines (Johnson et Fryer 1992). Des substrats plus rugueux auraient tendance à retenir un plus grand nombre de graines favorisant ainsi de meilleurs taux de germination (Johnson et Fryer 1992). L'absence de germes dans le lichen suggère des conditions inadéquates à la germination des graines et à l'établissement des germes d'épinette noire. Ce phénomène pourrait être attribuable à

l'effet physique engendré par le tapis de lichens. Toutefois, aucun auteur n'a réussi à en faire une démonstration définitive jusqu'à présent (Maikawa et Kershaw 1976; Kershaw 1978).

Le tapis de lichens s'avère être nuisible à la percolation des graines d'épinette noire. La surface de contact étant plus élevée en présence de l'aile, les graines restent davantage accrochées dans la partie supérieure du tapis de lichens, diminuant vraisemblablement le taux de germination. De plus, Allen (1929) mentionne la présence de conditions d'humidité favorables à la germination sous la base du tapis de lichens, mais affirme également que les racines des germes seraient incapables de pénétrer la base du tapis de lichens, inhibant ainsi l'établissement des germes.

Les pics de mortalité observés le 211^{ième} jour dans les fentes de dessiccation et le 219^{ième} jour sur le sol minéral sont vraisemblablement attribuables à la prédatation par des invertébrés (larves, fourmis, limaces). Les arrosages quotidiens ont vraisemblablement permis de diminuer la vulnérabilité des germes au stress hydrique entraînant ainsi un plus faible taux de mortalité comparativement à des germes qui n'auraient pas bénéficier d'un arrosage quotidien.

4.2 Croissance des germes d'épinette noire

Les germes retrouvés dans les fentes de dessiccation et dans le lichen sont beaucoup plus étiolés et par conséquent plus fragiles que ceux prélevés sur le sol minéral. L'étiollement des germes serait expliqué par la faible luminosité retrouvée à la base du lichen (Zamfir 2000). L'épaisseur du tapis de lichens et la profondeur des fentes de dessiccation réduisent considérablement la disponibilité de lumière pour les germes.

D'ailleurs, les germes retrouvés au centre des fentes de dessiccation, profitant davantage de luminosité, étaient moins étiolés que ceux retrouvés à la marge des polygones. Le faible effectif de germes retrouvés dans le lichen ($n=4$), pourrait également être expliqué par la présence des cotylédons qui empêcheraient les germes d'émerger des thalles de lichens étroitement entrelacés. De plus, la présence de tissus nécrosés à la base de l'hypocotyle suggèrerait une éventuelle mortalité de ces germes fragilisés.

4.3 Influence des conditions climatiques sur la germination des graines et l'établissement des germes d'épinette noire

Les précipitations pluviales sont essentielles lors de la période de germination et d'établissement des germes qui sont vulnérables au stress hydrique (Black et Bliss 1980; Jeglum 1974, 1979, 1981; Thomas et Wein 1985a, b; Roberts et Dumbroff 1986; Buxton *et al.* 1985; Bernier 1993; Duchesne et Sirois 1995). La germination sur le sol minéral est significativement corrélée avec les épisodes plus humides et suggère que le contact étroit entre la graine et l'eau, favoriserait ainsi les échanges d'eau essentielle à l'établissement des germes (Baker 1950). La présence de deux pics de germination sur le sol minéral enregistrés le 202 et le 207^{ème} jour (Fig. 1a) coïncide avec deux épisodes de pluie dans la saison estivale et corrobore ainsi l'importance des précipitations pour la germination et l'établissement des germes.

Les températures moyennes journalières ne semblent pas être un facteur limitant la germination des graines et l'établissement des germes d'épinette noire. En effet, il ne semble pas y avoir de lien causal entre les températures enregistrées sous les substrats et la germination des graines et la mortalité des germes. Cependant, les arrosages quotidiens ont probablement diminué les effets potentiels des précipitations pluviales et des

températures sur la germination et la mortalité des germes. La meilleure conductivité thermique du sol minéral comparée aux couches organiques expliquerait les différences de températures enregistrées entre les substrats de germination (Baker 1950).

4.4 Influence des conditions climatiques sur les fentes de dessiccation

Les mouvements d'ouverture et de fermeture des fentes de dessiccation semblent influencer l'établissement et la croissance des germes d'épinette noire. Durant le jour, l'augmentation des températures et la diminution de l'humidité entraînent l'apparition des fentes de dessiccation alors que le phénomène inverse s'effectue au cours de la nuit. Par exemple, l'averse survenue entre 18h00 et 18h30 le 29 juillet 2004 a complètement refermé les fentes de dessiccation. Par conséquent, les mouvements quotidiens des fentes pourraient restreindre l'établissement des germes qui demeurent relativement fragiles. Lors de sécheresses prolongées, les germes retrouvés dans les fentes de dessiccation sont exposés directement aux rayons solaires et entraîne ainsi un stress physiologique des germes. Par contre, lors de périodes plus humides, les germes sont contraints à demeurer à l'ombre nuisant ainsi à leur croissance. Toutefois, les fentes de dessiccation, offriraient des microsites plus favorables à la germination et à l'établissement de l'épinette que des milieux dénudés (Cowles 1982; Sirois 1993), car la rétention des graines y serait meilleure, la protection contre les prédateurs et l'humidité du sol y serait également supérieur (Houle et Filion 2003). Toutefois, nos résultats ont démontré que la germination est plus importante sur le sol minéral. Il est probable que la prédation dans les fentes de dessiccation pourrait être un facteur non négligeable sur la germination des graines et l'établissement des germes d'épinette noire.

5.0 Conclusion

Les résultats de cette étude démontrent bien que le tapis de lichen agit comme une barrière physique sur la germination, l'établissement et la croissance des germes d'épinette noire. Les lichens inhibent la germination en empêchant les graines d'atteindre la base du tapis de lichens et les fentes de dessiccation sont considérées comme de bons substrats de germination mais inadéquat à la croissance des germes. Par conséquent, le lichen s'avère être un substrat inadéquat pour la germination, l'établissement et la croissance de l'épinette noire.

6.0 Remerciements

Cette étude a été financée par le Fonds Québécois de la Recherche sur la Nature et les Technologies (FQRNT), le programme de Formation Scientifique dans le Nord (PFSN), le Consortium de la recherche sur la forêt boréale commerciale et la fondation Gérard D. Lévesque par l'octroi d'une bourse d'excellence. Nous aimeraisons remercier Alain Caron pour les analyses statistiques et Geneviève Faille pour son assistance sur le terrain et en laboratoire.

7.0 Références

Allen, A.E. 1929. Influence of *Cladonia* ground cover on the establishment of seedlings. *Ecology*. **10**: 354-355.

Auclair, A.N.D. 1983. The role of fire in lichen-dominated tundra and forest-tundra. In The role of fire in northern circumpolar ecosystems. Cahp. 13. Edited by R.W. Wein and D.A. MacLean. SCOPE 18. John Wiley and Sons, New York. Pp. 235-256.

Baker, F.S. 1950. Principles of sivilculture. McGraw-Hill, New York.

Bernier, P. Y. 1993. Comparing natural and planted black spruce seedlings. I. Water relations and growth. *Can. J. For. Res.* **23**: 2427-34.

Black, R.A., et Bliss, L.C. 1980. Reproductive ecology of *Picea mariana* (Mill) at the tree line near Inuvik, Northwest Territories, Canada. *Ecol. Monogr.* **5**: 331-354.

Boyle, C. D., et Hellenbrand, K. E. 1991. Assessment of the effect of mycorrhizal fungi on drought tolerance of conifer seedlings. *Can. J. Bot.* **69** (8): 1764-71

Brown, R.T., et Mikola, P. 1974. The influence of fruticose soil lichens upon the mycorrhizae and seedling growth of forest trees. *Acta For. Fenn.*, 141.

Buxton, G.F., Cry, D.R., et Dumbroff, E.B. 1985. Physiological responses of three northern conifers to rapid and slow induction of moisture stress. *Can. J. Bot.* **63**: 1171-1176.

Cowles, S. 1982. Preliminary results investigating the effect of lichen ground cover on the growth of black spruce. *Naturaliste can.* **109**: 573-581.

Duddridge, L.A., Malibari, A., et Read, D.J. 1980. Structure and function of mycorrhizal rhizomorphs with special reference to their role in water transport. *Nature*. **287**: 834-836.

Duchesne, S., et Sirois, L. 1995. Phase initial de régénération après feu des populations conifériennes subarctiques. Can. J. For. Res. **25**: 307-318.

Environnement Canada 2004. Canadian climate normals 1971-2000. Meteorological Service of Canada, http://www.msc.eg.gc.ca/climate_normals.

Fisher, R. F. 1979. Possible Allelopathic Effects of Reindeer-moss (*Cladonia*) on Jack Pine and white Spruce. For. Sci. **25 (2)**: 256-260.

Gagnon, R., et Payette, S. 1985. Régression Holocène du couvert coniférien à la limite des forêts (Québec nordique). Can. J. Bot. **63**: 1213-1225.

Houle, G., et Fillion, L. 2003. The effect of lichen on white spruce seedlings establishment and juvenile growth in a spruce-lichen woodland of subarctic Québec. Écoscience. **10**: 80-84.

Inderjit, et Del Moral, R. 1997. Is separating allelopathy from resource competition realistic? Bot. Rev. **63**: 221-230.

Inderjit, et Dakshini, K. M. M. 1999. Bioassays for allelopathy : interactions of soil organic and inorganic constituents. In : Inderjit, Dakshini, K.M.M., For, C.L. (Eds), Principles and Practices in Plant Ecology : Allelochemicals Interactions. CRC Press, Boca Raton, FL, p.35-44.

Jeglum, J. K. 1974. Relative influence of moisture-aeration and nutrients on vegetation and black spruce growth in northern Ontario. Can. J. For. Res. **4**:114-126.

Jeglum, J. K. 1979. Effects of some seedbed types and watering frequencies on germination and growth of black spruce: a greenhouse study. Canadian Forestry Service, Report O-X-292. Great Lakes Forest Research Centre, Sault Ste. Marie, ON. 33 p.

Jeglum, J. K. 1981. Black spruce seedling growth and nutrition on sphagnum and feather moss peats from a northern Ontario peatland. Canadian Forestry Service, Report O-X-326. Great Lakes Forest Research Centre, Sault Ste. Marie, ON. 20 p.

Johnson, E.A., et Fryer, G.I. 1992. Physical characrization of seed microsites – mouvement on the ground. *J. Ecol.* **80**: 823-836.

Kershaw, K.A., et Rouse, W.R. 1976. The impact of fire on forest and tundra ecosystems.-INA Pub., no QC-8117-000-EE-A1, 54p.

Kershaw, K.A. 1977. Studies on lichen-dominated systems. XX. An examination of some aspects of the northern boreal lichen woodlands in Canada. *Can. J. Bot.* **55**: 393-410.

Kershaw, K.A. 1978. The role of lichens in boreal tundra transition areas. *Bryologist*. **81**: 294-306.

Lavoie, L., et Sirois, L. 1998. Vegetation changes caused by recent fires in the northern boreal forest of eastern Canada. *J. Veg. Sci.* **9**: 483-492.

Maikawa, E., et Kershaw, K.A. 1976. Studies on lichen-dominated systems. XIX. The postfire recovery sequence of black spruce-lichen woodland in the Abitau Lake Region, N.W.T. *Can. J. Bot.* **54**: 2679-2687.

Moore, B. 1922. Humus and root systems in certain northeastern forests in relation to reproduction and conmpetition. *J. For.* **20**: 235-254.

Morneau, C., et Payette, S. 1989. Postfire lichen-spruce woodland recovery at the limit of the boreal forest in northern Québec. *Can. J. Bot.* **67**: 2770-2782.

Parisien, M.-A., et Sirois, L. 2003. Distribution and dynamics of tree species across a fire frequency gradient in the James Bay region of Québec. *Can. J. For. Res.* **33**: 243-256.

Payette, S., et Gagnon, R. 1985. Late Holocene deforestation and tree regeneration in the forest-tundra of Quebec. *Nature*. **313**: 570-572.

Payette, S., C. Morneau, L. Sirois, et Desponts, M. 1989a. Recent fire history of the northern Québec biomes. *Ecology*. **70**: 656-673.

Payette, S. 1992. fire as controlling process in the North American boreal forest. *in a Systems Analysis of The Global Boreal Forest*. Cambridge University Press. New York. 144-169 pp.

Payette, S., Bhiry, N., Delwaide, A., et Simard, M. 2000. Origin of the lichen woodland at its southern range limit in eastern Canada: the catastrophic impact of insect defoliators and fire on the spruce-moss forest. *Can. J. For. Res.* **30**: 288-305.

Payette, S., Fortin, M.J., et Gamache, I. 2001. The structure of a biome in a changing climate. *Bioscience*. **51**: 709-718.

Payette, S., et Delwaide, A. 2003. Shift of conifer boreal forest to lichen-heath parkland caused by successive stand disturbances. *Ecosystems*. **6**: 540-550.

Pinard, C. 1999. Influence de l'intervalle de feu sur la régénération après feu du pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.) et de l'épinette noire (*Picea mariana* (Mill)) dans le Nord de la forêt boréale. Thèse de maîtrise, Université du Québec à Rimouski, Rimouski, Québec.

Riverin, S., et Gagnon, R. 1996. Dynamique de la régénération d'une pessière à lichen dans la zone de la pessière noire à mousses, nord du Saguenay-Lac-Saint-Jean (Québec). *Can. J. For. Res.* **26**: 1504-1509.

Roberts, D.R., et Dumbroff, E.B. 1986. Relationships among drought resistance, transpiration rates, and abscisic acid levels in three northern conifers. *Tree Physiol.* **1**: 161-167.

Sirois, L., et Payette, S. 1989. Postfire black spruce establishment in subarctic and boreal quebec. *Can. J. Fos. Res.* **19**: 1571-1580.

Sirois, L., et Payette, S. 1991. Reduced postfire tree regeneration along a boreal forest-forest-tundra transect in northern Québec. *Ecology*. **72**: 619-627.

Sirois, L. 1993. Impact of fire on *Picea mariana* and *Pinus Banksiana* seedlings in subarctic lichen woodlands. *J. Veg. Sci.* **4**: 795-802.

Sirois , L., Bonan, G.B., et Shugart. H.H. 1994. Development of a simulation model of the forest-tundra transition zone of northeastern Canada. *Can. J. For. Res.* **24**: 697-706.

Stockwell, C.H., McGlynn, J.C., Emslie, R.F., Sanford, B.V., Norris, A.W., Donaldson, J.A., Fahrig, W.F., et Currie, K.L. 1968. Géologie du bouclier canadien. Dans Géologie et resources minérales du Canada. Partie A. Commission Géologique du Canada, Ottawa.

Thomas, P.A., et Wein, R.W. 1985a. Water availability and the comparative emergence of four conifer species. *Can. J. For. Res.* **63**: 1740-1746.

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

Weber, M.G., et Flannigan, M.D. 1997. Canadian boreal forest ecosystem structure and function in a changing climate: impact on fire regimes. *Envir. Rev.* **5**: 623-637.

Zamfir, M. 2000. Effects of bryophytes and lichens on seedling emergence of alvar plants : evidence from greenhouse experiments. *Oikos*. **88**: 603-611.

Tableau 1. Germination et mortalité des germes d'épinette noire selon les substrats de germination entre 17 juillet et le 7 août 2004.

Substrats de germination	Placettes	Nombre de germination	Nombre de mortalité	Germination (%)	Mortalité (%)
Sol minéral	1	24	0	16,0	0,0
	2	61	16	40,7	42,6
	3	104	1	69,3	0,1
	4	0	0	0,0	0,0
	5	1	0	0,7	0,0
Moyenne		38,0	3,4	25,3	8,5
Fentes de dessiccation	1	4	0	2,7	0,0
	2	28	0	18,7	0,0
	3	2	0	1,3	0,0
	4	25	14	16,7	56,0
	5	33	1	22,0	3,0
Moyenne		18,4	3,0	12,3	11,8

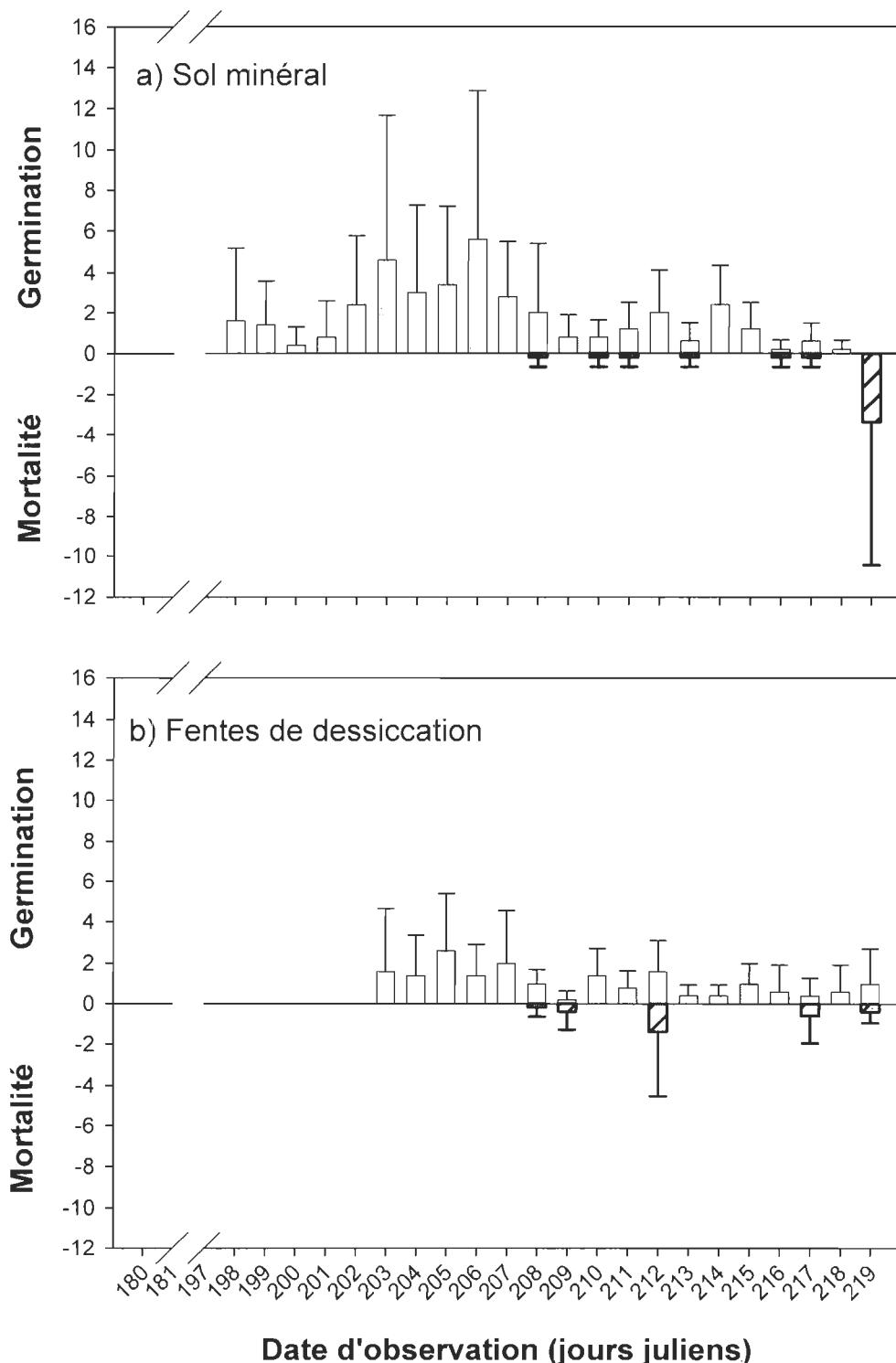


Figure 1. Nombre de germinations et de mortalités de semis observées dans les placettes de recensements quotidiens à l'été 2004 : (a) entre le 197 et le 219^{ième} jour sur le sol minéral, (b) entre le 202 et 219^{ième} jour dans les fentes de dessiccation. N.B. Aucun germe ne s'est établi sur le lichen dans les parcelles de recensements.

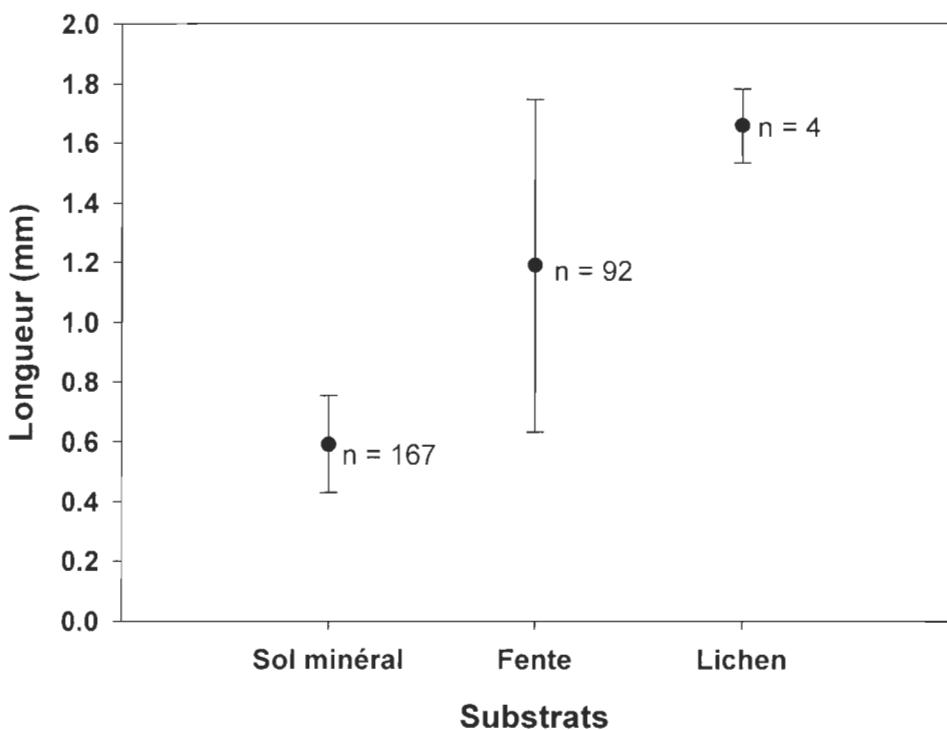


Figure 2. Longueur de l'hypocotyle des germes récoltés dans les placettes de prélèvement sur les trois substrats de germination.

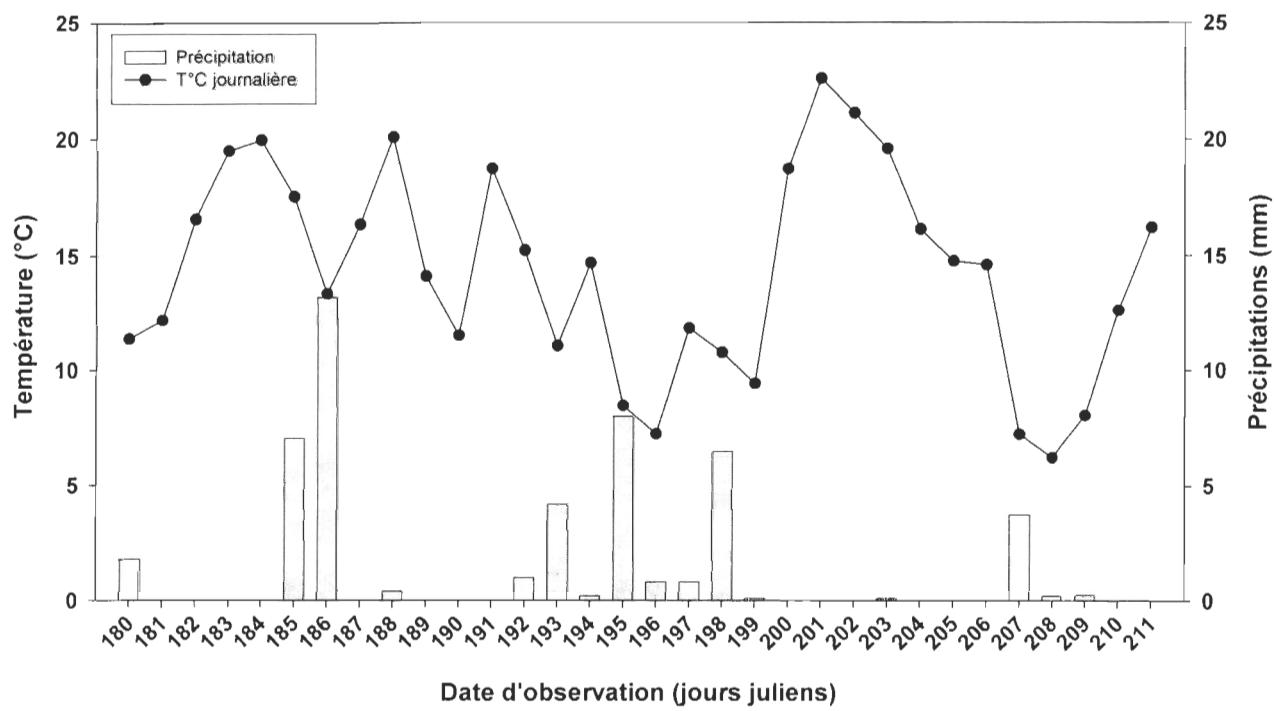


Figure 3. Températures journalières et précipitations enregistrées entre le 180 et le 219^{ième} jour de 2004.

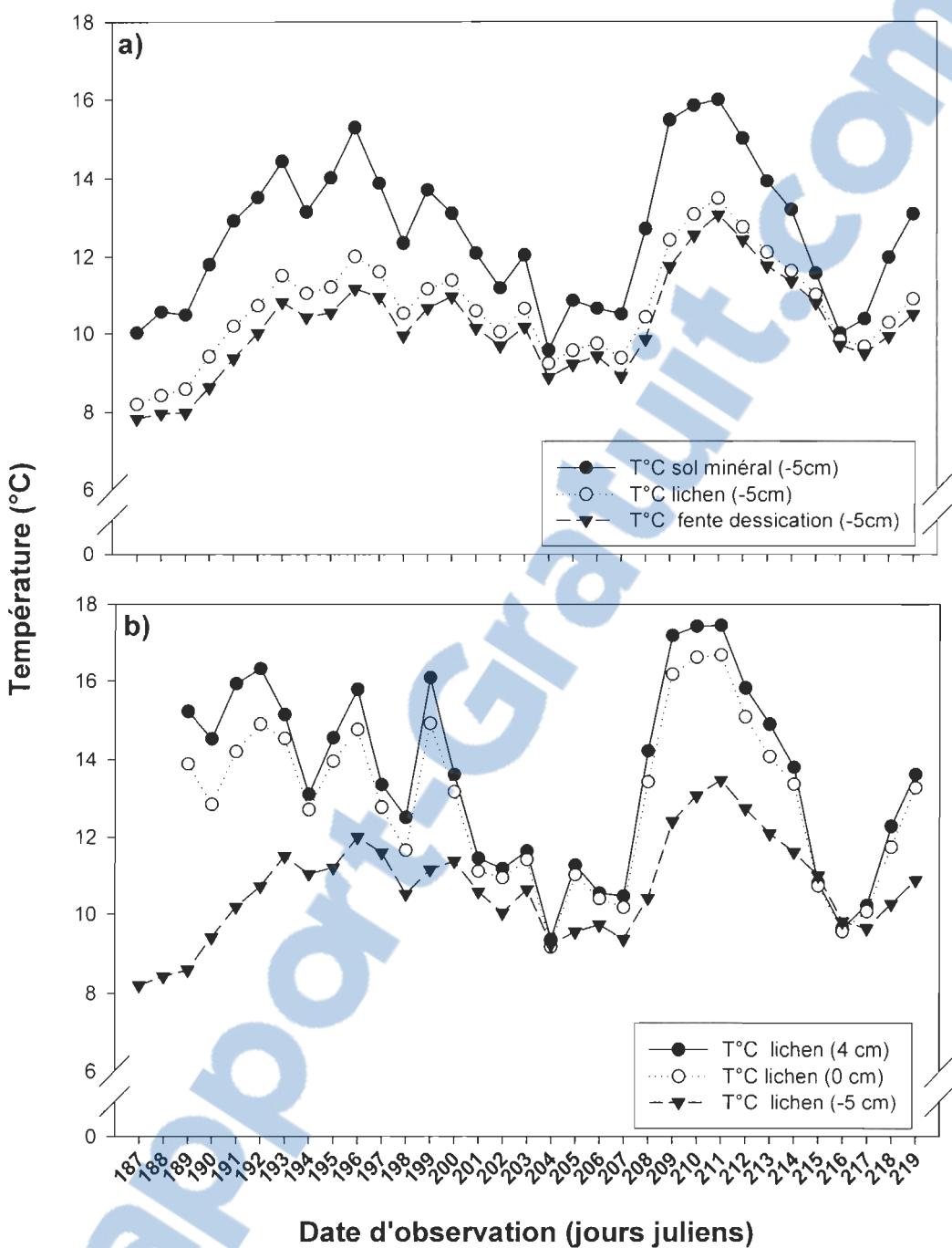


Figure 4. Températures journalières moyennes ($^{\circ}\text{C}$) enregistrées entre le 186 et le 217^{ième} jour de 2004 pour les trois types de substrats de germination : (a) à 5 cm sous la surface du sol minéral, à 5 cm sous la surface du tapis lichénique et à 5 cm sous la surface des fentes de dessiccation (b) au centre (4 cm), à la base (0 cm) et sous la surface (-5 cm) du tapis lichénique.

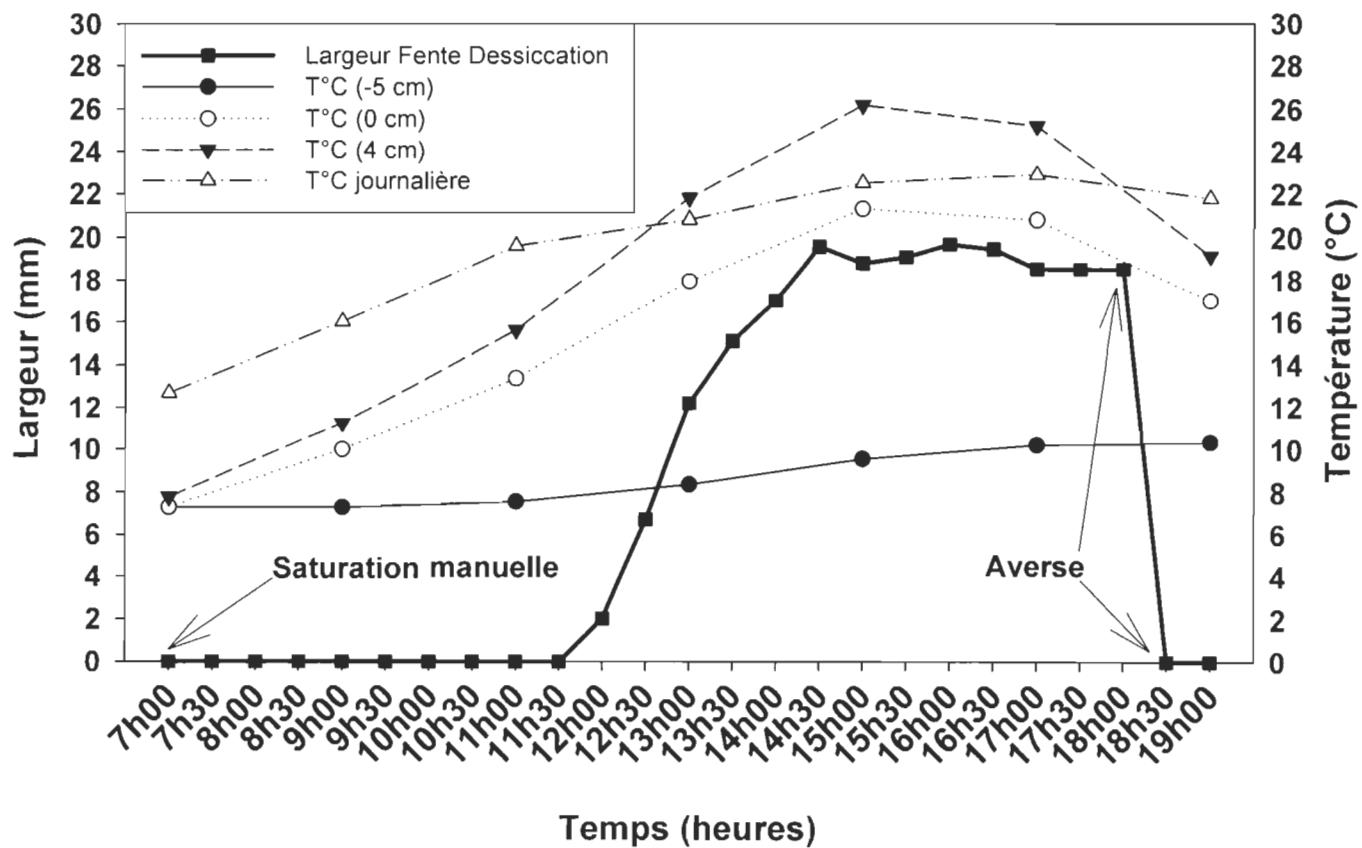


Figure 5. Suivi de l'ouverture des fentes de dessiccation dans la pessière à lichen le 9 juillet 2004.

2.0 Conclusions générales

2.1 Influence du drainage et des substrats sur la germination, l'établissement et la croissance de l'épinette noire

Les résultats de ces études ont démontré que le drainage des sols et la nature des substrats de germination ont une influence marquée sur la germination, l'établissement et la croissance de l'épinette noire. La régénération de la forêt boréale nordique s'effectue principalement dans les milieux mal drainés (tourbières). Toutefois, si les sphaignes sont considérées comme un excellent lit de germination, elles s'avèrent être un substrat inadéquat pour la croissance des semis.

Au contraire, aucun des substrats communément retrouvés le long de la chronoséquence de feux, dans les sites bien drainés, ne s'est avéré être un bon substrat de germination. Nos résultats suggèrent que le tapis de lichens développé dans les plus vieux sites (1922, 1941, 1973 ou 1983) agit comme une barrière physique empêchant la germination et l'établissement de l'épinette noire. Les lichens inhibent la germination en empêchant les graines d'atteindre la base du tapis de lichens. La surface de contact étant plus élevée en présence de l'aile, les graines restent davantage emprisonnées dans la partie supérieure du tapis de lichens, diminuant vraisemblablement le taux de germination. L'installation des lichens suite à la phase initiale de régénération des conifères empêcherait la fermeture à long terme du couvert forestier.

L'établissement des germes dans les milieux bien drainés s'est produit à l'intérieur d'anfractuosités sur le sol minéral et dans les fentes de dessiccation où il y avait vraisemblablement de meilleures conditions d'humidité. Toutefois, les mouvements quotidiens des fentes pourraient restreindre l'établissement initial des germes qui

demeurent relativement fragiles. La faible luminosité retrouvée à la base du lichen et dans les fentes de dessiccation expliquerait l'étiollement plus important de ces germes comparativement à ceux prélevés sur le sol minéral (Zamfir 2000).

2.2 Influence du feu sur la germination, l'établissement et la croissance de l'épinette noire

Les feux plus récents (1998 ou 2001) ont permis une distinction plus nette dans les sites légèrement brûlés versus sévèrement brûlés. Nous avons constaté que la sévérité du feu joue un rôle paradoxal dans la régénération de l'épinette noire immédiatement après feu. En effet, dans les milieux mal drainés où la germination était excellente (1942, 1973, 1983, 1989 et 2001 légèrement brûlé), nous avons observé un faible taux de croissance des semis et dans les milieux où la germination était faible (2001 bien drainé et mal drainé sévèrement brûlé), nous avons observé un excellent taux de croissance des semis. Ces résultats reflètent bien la problématique de déforestation actuelle de la forêt boréale nordique. Les difficultés de régénération post incendiaire sont observées lors de la germination et de l'établissement initial même si les sites offrent des conditions favorables à la croissance des semis. Nous pouvons conclure qu'en l'absence de conditions adéquates à la germination après feux qu'une fermeture des peuplements forestiers est peu probable. Toutefois, nous ne pouvons pas considérer ces territoires totalement improductifs car la croissance des semis immédiatement après feu confirme la présence d'un potentiel de régénération non négligeable.

2.3 Influence du changement climatique sur la germination, l'établissement et la croissance de l'épinette noire

Les résultats suggèrent qu'un accroissement des précipitations, quelles soient neigeuses ou pluviales, pourrait favoriser la germination et l'établissement de l'épinette noire dans plusieurs sites. Les feux de forêt entraînent de profondes modifications des propriétés physiques des substrats qui peuvent être associés à une augmentation du stress hydrique chez les semis (Black et Bliss 1980; Jeglum 1974, 1979, 1981; Thomas et Wein 1985a, b; Roberts et Dumbroff 1986; Buxton *et al.* 1985; Bernier 1993; Duchesne et Sirois 1995). L'accroissement des précipitations neigeuses simulé par les clôtures à neige a vraisemblablement permis de diminuer la vulnérabilité des germes au stress hydrique.

3.0 Références

- Allen, A.E. 1929. Influence of *Cladonia* ground cover on the establishment of seedlings. *Ecology*. **10**: 354-355.
- Arseneault, D., et Payette, S. 1992. A postfire shift from lichen-spruce to lichen-tundra vegetation at treeline. *Ecology* **73**: 1067-1081.
- Arseneault D., et Payette. S. 1997a. Landscape change following deforestation at the arctic tree line in Quebec, Canada. *Ecology* **78**: 693-706.
- Arseneault D., et Payette, S. 1997b. Reconstruction of millennial forest dynamics from tree remains in asubarctic tree line peatland. *Ecology* **78**: 1873-1883.
- Auclair, A.N.D. 1983. The role of fire in lichen-dominated tundra and forest-tundra. In The role of fire in northern circumpolar ecosystems. Cahp. 13. Edited by R.W. Wein and D.A. MacLean. SCOPE 18. John Wiley and Sons, New York. pp. 235-256.

- Bergeron, Y. 1991. The influence of island and mainland lakeshore landscapes on boreal forest fire regimes. *Ecology*. **72**: 1980-1992.
- Bernier, P. Y. 1993. Comparing natural and planted black spruce seedlings. I. Water relations and growth *Can. J. For. Res.* **23**: 2427-34.
- Black, R.A., et Bliss, L.C. 1980. Reproductive ecology of *Picea mariana* (Mill) at the tree line near Inuvik, Northwest Territories, Canada. *Ecol. Monogr.* **5**: 331-354.
- Brown, R.T., et Mikola, P. 1974. The influence of fruticose soil lichens upon the mycorrhizae and seedling growth of forest trees. *Acta For. Fenn.*, 141.
- Buxton, G.F., Cry, D.R., et Dumbroff, E.B. 1985. Physiological responses of three northern conifers to rapid and slow induction of moisture stress. *Can. J. Bot.* **63**: 1171-1176.
- Cogbill, C.V. 1985. Dynamics of the boreal forest of the Laurentian highlands, Canada. *Can. J. For. Res.* **15**: 252-261.
- Cowles, S. 1982. Preliminary results investigating the effect of lichen ground cover on the growth of black spruce. *Naturaliste can.* **109**: 573-581.
- Dansereau, P.R., et Bergeron, Y. 1993. Fire history in the southern boreal forest of north western Quebec. *Can. J. For. Res.* **23**: 25-32.
- Desponts, M., et Payette, S. 1992. Recent dynamics of jack pine at its northern distribution limit in northern Quebec. *Can. J. Bot.* **70**: 1157-1167.
- Dix, R.L., et Swan, J.M.A. 1971. The role of disturbance and succession in upland forest at Candle Lake, Saskatchewan. *Can. J. Bot.* **49**: 657-676.

Duchesne, S., et Sirois, L. 1995. Phase initiale de régénération après feu des populations conifériennes subarctiques. Can. J. For. Res. **25**: 307-318.

Elmqvist, T., M. Wall, A. L. Berggren, L. Blix, S. Fritioff, et Rinman, U. 2001. Tropical forest reorganization after cyclone and fire disturbance in Samoa: remnant trees as biological legacies. Conser. Ecol. **5(2)**: 10

Fisher, R. F. 1979. Possible Allelopathic Effects of Reindeer-moss (*Cladonia*) on Jack Pine and white Spruce. For. Sci. **25 (2)**: 256-260.

Foster, D.R. 1983. The history and pattern of fire in the boreal forest of south eastern Labrador. Can. J. Bot. **61**: 2459-2471.

Foster, D.R. 1985. Vegetation development following fire in *Picea mariana* (Black Spruce)-Pleurozium forests of south-eastern Labrador, Canada. J. Ecol. **73**: 517-534.

Gagnon, R., et Payette, S. 1985. Régression Holocène du couvert coniférien à la limite des forêts (Québec nordique). Can. J. Bot. **63**: 1213-1225.

Hare, F.K., et Ritchie, J.C. 1972. The boreal bioclimates. Geogr. Rev. **62**: 333-365.

Heinselman, M.L. 1981. Fire intensity and frequency as factors in the distribution and structure of northern ecosystems. In Mooney, H.A. Bonnicksen, T.M., Christensen, N.L., Lotan, J.E., and W.A. Reiners (eds) Fire regimes and Ecosystem Properties. U.S. Forest Service General Technical Report WO-56.

Inderjit, et Mallik, A. U. 1997. Effects of *Ledum groenlandicum* amendments on soil characteristics and black spruce seedling growth. Plant Ecology. **133 (1)**: 29-36.

Inderjit et Mallik, A. U. 2002. Can *Kalmia angustifolia* interference to black spruce (*Picea mariana*) be explained by allelopathy?, For. Ecol. Manage. **160 (1-3)**: 75-84.

Janz, K. 1992. The present state of boreal forests. Paper presented at the International Symposium on Boreal Forests. Arkhangelsk, Russia, July 16-25, 1990. Rome, Food and Agricultural Organisation of United Nations.

Jeglum, J. K. 1974. Relative influence of moisture-aeration and nutrients on vegetation and black spruce growth in northern Ontario. *Can. J. For. Res.* **4**: 114-126.

Jeglum, J. K. 1979. Effects of some seedbed types and watering frequencies on germination and growth of black spruce: a greenhouse study. Canadian Forestry Service, Report O-X-292. Great Lakes Forest Research Centre, Sault Ste. Marie, ON. 33 p.

Jeglum, J. K. 1981. Black spruce seedling growth and nutrition on sphagnum and feather moss peats from a northern Ontario peatland. Canadian Forestry Service, Report O-X-326. Great Lakes Forest Research Centre, Sault Ste. Marie, ON. 20 p.

Johnson, E.A. 1992. Fire and vegetation dynamics: studies from the North American boreal forest. Cambridge University Press. 129 p.

Kershaw, K.A. 1978. The role of lichens in boreal tundra transition areas. *Bryologist*. **81**: 294-306.

Lavoie, L., et Sirois, L. 1998. Vegetation changes caused by recent fires in the northern boreal forest of eastern Canada. *J. Veg. Sci.* **9**: 483-492.

LeGoff, H. et Sirois, L. 2004. Black spruce and jack pine dynamics simulated under varying fire cycle in the northern boreal forest of Quebec, Canada. *Can. J. For. Res.* **24**: 2399-2409.

Lescop-Sinclair, K., et Payette, S. 1995. Recent advance of the arctic treeline along the eastern coast of Hudson Bay. *J. Ecol.* **83**: 929-936.

Maikawa, E., et Kershaw, K.A. 1976. Studies on lichen-dominated systems. XIX. The postfire recovery sequence of black spruce-lichen woodland in the Abitau Lake Region, N.W.T. *Can. J. Bot.* **54**: 2679-2687.

Morneau, C., et Payette, S. 1989. Postfire lichen-spruce woodland recovery at the limit of the boreal forest in northern Québec. *Can. J. Bot.* **67**: 2770-2782.

Parisien, M.-A., et Sirois, L. 2003. Distribution and dynamics of tree species across a fire frequency gradient in the James Bay region of Québec. *Can. J. For. Res.* **33**: 243-256.

Payette, S., et Gagnon, R. 1985. Late Holocene deforestation and tree regeneration in the foret-tundra of Quebec. *Nature*. **313**: 570-572.

Payette, S., C. Morneau, Sirois, L., et Desponts, M. 1989a. Recent fire history of the northern Québec biomes. *Ecology*. **70**: 656-673.

Payette, S. 1992. Fire in the North American boreal forest. In *Systems analysis of the global forest*. Edited by H.H. Shugart, R., Leemans, and G.B. Lonan. Cambridge University Press, Cambridge, U.K., pp. 144-169.

Payette, S., Bhiry, N., Delwaide, A., et Simard, M. 2000. Origin of the lichen woodland at its southern range limit in eastern Canada: the catastrophic impact of insect defoliators and fire on the spruce-moss forest. *Can. J. For. Res.* **30**: 288-305.

Payette, S., Fortin, M.J., et Gamache, I. 2001. The structure of a biome in a changing climate. *Bioscience*. **51**: 709-718.

Payette, S., et Delwaide, A. 2003. Shift of conifer boreal forest to lichen-heath parkland caused by successive stand disturbances. *Ecosystems*. **6**: 540-550.

Riverin, S., et Gagnon, R. 1996. Dynamique de la régénération d'une pessière à lichen dans la zone de la pessière noire à mousses, nord du Saguenay-Lac-Saint-Jean (Québec). Can. J. For. Res. **26**: 1504-1509.

Roberts, D.R., et Dumbroff, E.B. 1986. Relationships among drought resistance, transpiration rates, and abscisic acid levels in three northern conifers. Tree Physiol. **1**: 161-167.

Rowe, J.S., et Scotter, G.W. 1973. Fire in the Boreal Forest. Quat. Res. **3**: 444-464.

St-Pierre, H., Gagnon, R., et Bellefleur, P. 1991. Distribution spatiale de la régénération après feu de l'épinette noire (*Picea mariana*) et du pin gris (*Pinus banksiana*) dans la forêt boréale, réserve faunique Ashuapmushuan, Québec. Can. J. Bot. **69**: 717-721.

Shugart, H.H., Leeman, R., et Bonan, G.B. 1992. A system analysis of the global boreal forest. Cambridge University Press. New York. 565p.

Sirois, L., et Payette, S. 1989. Postfire black spruce establishment in subarctic and boreal quebec. Can. J. Fos. Res. **19**: 1571-1580.

Sirois, L., et Payette, S. 1991. Reduced postfire tree regeneration along a boreal forest-forest-tundra transect in northern Québec. Ecology. **72**: 619-627.

Sirois, L. 1993. Impact of fire on *Picea mariana* and *Pinus Banksiana* seedlings in subarctic lichen woodlands. J. Veg. Sci. **4**: 795-802.

Sirois, L., Bonan, G.B., et Shugart. H.H, 1994. Development of a simulation model of the forest-tundra transition zone of northeastern Canada. Can. J. For. Res. **24**: 697-706.

Thomas, P.A., et Wein, R.W. 1985a. Water availability and the comparative emergence of four conifer species. Can. J. For. Res. **63**: 1740-1746.

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

Van Wagner, C.E. 1983. fire behaviour in the northern conifer forests and shrublands. The role of fire in northern circumpolar ecosystems. D.A. MacLean (ed.). New York, John Wiley and Sons: 65-80.

Wallstedt, A., Coughlan, A., Munson, A.D., Nilsson, M-C., et Margolis, H.A. 2002. Mechanisms of interaction between *Kalmia angustifolia* cover and *Picea mariana* seedlings. Can. J. For. Res. **32 (11)**: 2022-2031.

Weber, M.G., et Flannigan, M.D. 1997. Canadian boreal forest ecosystem structure and function in a changing climate: impact on fire regimes. Envir. Rev. **5**: 623-637.

Yamasaki, S.H., Fyles, J.W., Egger, K.N., et Titus, B.D. 1998. The effect of *Kalmia angustifolia* on the growth nutrition, and ectomycorrhizal symbiont community of black spruce. For. Ecol. Manage. **105**: 197-207.

Zamfir, M. 2000. Effects of bryophytes and lichens on seedling emergence of alvar plants : evidence from greenhouse experiments. Oikos. **88**: 603-611.

Zasada, J. C. 1971. Natural regeneration of interior Alaska forests-seed, seedbed, and vegetative reproduction considerations. In Proceeding, Fire in the Northern Environment Symposium, Fairbanks, Alaska. Etited by C. W. Slaugther, R. J. Barney, and G.M., Hansen. USDA Forest Service, Pacific Northwest Experiment Station, Portland, OR. pp 231-246.

Zhu, H., et Mallik, A. U. 1994. Interactions between *{Kalmia}* and black spruce: isolation and identification of allelopathic compounds. J. Chem. Ecol. **20**: 407-21.