

5.4 Reproduction sexuée et asexuée

En comparant la capacité de reproduction sexuée et asexuée de l'érable rouge, l'on constate des différences fondamentales entre les stations du nord et celles du sud (tableaux I.VII et I.VIII) des sites mésiques.

La production de graines à l'hectare en 1988 (fig. 1.10 et 1.11) diminue significativement avec la latitude ($p = 0,0001$; tableau I.VIII). La diminution significative de la production de graines sur les sites de haute altitude, à pentes fortes, exposées plutôt vers le sud-est et à jeunes érables, s'explique peut-être par le fait que les stations du nord ont ces caractéristiques; il est possible aussi que les jeunes érables n'aient pas atteint l'âge de reproduction sexuée. L'analyse de variance simple (tableau I.IX et annexe 2 a, modèle a), indique qu'il y a en moyenne $10^{4.02}$ graines à l'hectare produites au sud comparativement à $10^{0.65}$ au nord. Ces différences sont très hautement significatives ($p = 0,001$). Selon le modèle b, il n'y a pas d'interaction entre l'âge et la latitude. Dans le modèle c, on voit que l'âge moyen des érables n'influence pas la production de graines ($p = 0,948$). Si on considère l'âge moyen, il y a une différence significative entre la production de graines au nord et au sud. Le modèle retenu est donc le modèle a, où les moyennes des productions de graines diffèrent signi-

Tableau I.VII Variables de communautés et de populations d'érables rouges: valeurs dans chaque station.
Les stations sont ordonnées en fonction de la latitude.

Sta.	Nb. de graines / hect.	Nb. de semis /hect.	Nb. de gaulis /hect. (sexués)	% d'ind. = cépées	Nb. tiges/individu:			Diamètre de la souche (cm)	Croissance en largeur 10 derniers cernes (cm)	Hauteur max. des arbres (toutes espèces) (m)
					Vivantes	Mortes	Totales			
19	0	23	2,5	96	10,2	2,7	12,9	40,5	0,65	20,8
20	0	3,64	10,91	100	9,8	1,5	11,3	46,0	0,66	17,5
10	0	875	125	100	8,6	2,2	10,8	41,2	0,83	7,0
4	0	26	10	98	7,2	2,8	10,0	36,2	0,47	6,9
2	8000	36	0	86	4,1	1,3	5,4	36,8	1,13	16,3
6	0	8000	0	95	6,4	3,4	9,8	38,9	0,80	12,0
1	0	70	0	90	5,0	1,5	6,5	29,6	0,97	19,5
7	0	12	0	100	9,8	3,9	13,7	38,9	1,22	7,8
9	1000	630	10	100	6,4	2,4	8,8	43,8	0,53	8,0
12	1000	102000	0	70	4,5	0,5	5,0	30,8	0,34	15,5
3	2000	103500	0	60	3,6	0,3	3,9	29,4	0,64	13,5
5	0	92500	1000	83	3,6	1,3	4,9	42,3	0,42	17,5
11	2000	172000	0	90	4,1	0,9	5,0	42,6	0,59	14,7
8	5000	724000	0	90	4,9	1,1	6,0	38,5	0,84	15,5
17	89000	364000	0	98	5,1	2,1	7,2	41,0	1,52	13,0
16	2000	304000	0	95	5,7	2,7	8,4	45,1	0,73	17,3
13	13000	3750	375	95	6,8	2,8	9,6	34,4	0,48	8,5
18	52500	323000	0	75	5,5	0,5	6,0	44,3	1,17	19,0
14	12000	16000	0	45	1,9	0,5	2,4	30,6	1,04	20,3
15	27000	811000	500	83	5,5	1,3	6,8	36,3	0,58	13,5

Tableau I.VIII Coefficients de corrélations de Spearman (r), seuil α, et nombre d'observations.

	GRAINES	SEMS	GAULIS	BASMOYCP	PCEPEE	NBTIGVI	NBTIGNO	CROIS	HAUMAXGA
LATITUDE n = 20	-0,83598 0,0001***	-0,78977 0,0001***	0,11169 0,6392	0,10459 0,6608	0,54189 0,0136*	0,49397 0,0269*	0,38709 0,0918	-0,04212 0,8600	-0,11069 0,6422
ALTITUDE n = 20	-0,47771 0,0332*	-0,29550 0,2059	0,29294 0,2101	0,31764 0,1723	0,31573 0,1751	0,22451 0,3413	0,02670 0,9110	-0,45958 0,0415*	-0,06008 0,8013
EXPLUM n = 20	-0,29280 0,2103	-0,05721 0,8106	0,09293 0,6968	-0,16308 0,4921	0,11767 0,6213	0,03534 0,8824	0,20856 0,3776	-0,04859 0,8388	-0,06395 0,7888
EXPEVN n = 20	-0,34825 0,1324	-0,35267 0,1272	-0,18772 0,4280	-0,14610 0,5388	-0,23012 0,3290	-0,23193 0,3252	-0,24181 0,3044	-0,22217 0,3465	0,36862 0,1098
LIM & VENT n = 20	-0,57850 0,0075**	-0,47497 0,0343*	-0,06889 0,7729	-0,24295 0,3020	-0,01508 0,9497	0,03959 0,8684	0,07243 0,7615	-0,20334 0,3899	0,21625 0,3598
PENTE (**) n = 20	-0,45835 0,0421*	-0,45759 0,0425*	-0,23099 0,3272	-0,34218 0,1397	0,26145 0,2655	0,40987 0,0727	0,46710 0,0379*	0,08409 0,7245	-0,23664 0,3151
REGPEN n = 20	-0,32727 0,1590	-0,13133 0,5810	-0,18309 0,4397	0,09489 0,6907	-0,11150 0,6398	-0,24611 0,2956	-0,35575 0,1237	0,22051 0,3502	0,46303 0,0398*
TOPOGRAPHIE n = 20	-0,26908 0,2513	0,04980 0,8348	-0,25208 0,2836	0,11896 0,6174	-0,26948 0,2506	-0,14795 0,5336	-0,31123 0,1816	0,19232 0,4166	0,53506 0,0151*
DRAINAGE n = 20	0,22530 0,3396	0,28999 0,2149	-0,65317 0,0018**	-0,27756 0,2361	-0,49594 0,0262*	-0,55202 0,0116*	-0,45411 0,0443*	0,51258 0,0208*	0,23539 0,3178
AFROC n = 20	-0,10754 0,6518	-0,18135 0,4442	0,24689 0,2940	-0,01767 0,9411	0,35319 0,1266	0,32798 0,1580	0,39810 0,0821	-0,51577 0,0199*	-0,51046 0,0215*
PIESUR n = 20	-0,33063 0,1545	-0,25402 0,2798	0,18718 0,4294	-0,24012 0,3079	0,12635 0,5956	0,23670 0,3150	0,06863 0,7737	-0,21204 0,3695	-0,24515 0,2975
PIESOL n = 20	-0,48447 0,0304*	-0,36024 0,1187	-0,13864 0,5599	-0,12859 0,5890	0,11789 0,6206	0,03895 0,8705	-0,02280 0,9240	0,19705 0,4050	0,10400 0,6601
DATE DU FEU n = 20	-0,15917 0,5027	-0,11128 0,6405	0,22415 0,3421	0,37082 0,1075	0,64017 0,0024**	0,33296 0,1514	0,59797 0,0054**	0,00150 0,9950	-0,53218 0,0157*
MOYAGARU n = 20	-0,47647 0,0337*	-0,67947 0,0010***	0,33175 0,1530	0,26074 0,2669	0,91425 0,0001***	0,77321 0,0001***	0,79652 0,0001***	0,08136 0,7331	-0,53281 0,0156*
DATERA n = 20	-0,23621 0,3160	-0,41836 0,0664	0,26383 0,2610	0,36432 0,1143	0,78925 0,0001***	0,54241 0,0135*	0,74009 0,0002***	0,25658 0,2748	-0,50202 0,0238*
Epais. O n = 20	0,06971 0,7703	-0,01660 0,9446	0,17940 0,4492	0,04983 0,8347	0,21179 0,3700	0,09263 0,6977	0,11861 0,6185	0,03774 0,8745	-0,12656 0,5949
Epais. A n = 20	-0,21013 0,3739	-0,48567 0,0299*	-0,12050 0,6128	-0,09355 0,6948	0,33549 0,1482	0,18965 0,4232	0,32412 0,1633	0,29638 0,2045	-0,12420 0,6019
% SABLE n = 17	-0,28007 0,2763	-0,26225 0,3092	-0,34128 0,1800	-0,29412 0,2518	-0,26881 0,2968	0,05651 0,8294	-0,22442 0,3865	-0,00098 0,7576	0,19398 0,4557
% ARGILE n = 17	0,06268 0,8111	0,00861 0,9738	0,22740 0,3801	0,16728 0,5210	0,32735 0,1996	-0,00247 0,9925	0,16275 0,5326	-0,10332 0,6931	0,05237 0,8418
pH ORG. n = 20	0,06242 0,7938	0,12331 0,6045	-0,24795 0,2919	-0,17405 0,4630	-0,42425 0,0623	-0,37439 0,1039	-0,40317 0,0780	0,01053 0,9649	0,29131 0,2127
pH A n = 20	-0,24900 0,2898	-0,52275 0,0180*	-0,35477 0,1248	-0,16223 0,4944	-0,06631 0,7812	0,03127 0,8959	0,06609 0,7819	0,34449 0,1369	0,10090 0,6721
pH B n = 16	-0,11151 0,6810	-0,38348 0,1426	-0,36947 0,1590	-0,36947 0,1590	-0,32095 0,2255	-0,18935 0,4825	-0,13373 0,6215	0,57522 0,0197*	0,56467 0,0227*
FER n = 16	-0,09318 0,7314	0,01475 0,9568	-0,05423 0,8419	-0,05423 0,8419	-0,05498 0,8397	-0,04290 0,8747	-0,28975 0,2764	0,09735 0,7199	0,34738 0,1874
ALUMINIUM n = 16	0,12755 0,6378	0,02655 0,9223	-0,30676 0,2478	-0,30676 0,2478	-0,21397 0,4262	-0,09689 0,7211	-0,49258 0,0526	0,22861 0,3944	0,10791 0,6908
MAT.ORG. F n = 20	0,22628 0,3374	0,18496 0,4350	-0,06198 0,7952	-0,09628 0,6864	-0,18182 0,4430	-0,04670 0,8450	-0,23481 0,3190	-0,33684 0,1464	0,00903 0,9699
AZOTE F n = 20	0,40151 0,0793	0,38239 0,0961	-0,27668 0,2376	0,07229 0,7620	-0,54002 0,0140*	-0,45508 0,0434*	-0,77016 0,0001***	0,07979 0,7381	0,62049 0,0030*
C/N F n = 20	-0,26763 0,2540	-0,22256 0,3456	0,17151 0,4697	0,02031 0,9323	0,43865 0,0530	0,45424 0,0442*	0,47339 0,0350*	-0,34286 0,1389	-0,65789 0,0016**
CALCIUM n = 17	-0,10345 0,6928	-0,04412 0,8665	-0,21796 0,4007	-0,38725 0,1246	0,09371 0,7205	0,14005 0,5919	0,19482 0,4537	0,28922 0,2602	-0,06875 0,7932
MAGNESIUM n = 17	0,13499 0,6055	0,23529 0,3633	-0,21222 0,4135	-0,12255 0,6394	0,31197 0,2228	0,04423 0,8662	0,26141 0,3108	0,14951 0,5668	-0,34500 0,1750
POTASS. n = 17	-0,17031 0,5134	0,01716 0,9479	0,18641 0,4738	0,03186 0,9034	0,20099 0,4392	0,01351 0,9589	0,17510 0,5015	-0,21324 0,4112	-0,02455 0,9255

Graines: nombre de graines d'érables rouges à l'hectare
 Semis: nombre de semis d'érables rouges à l'hectare (moins de 1m de haut)
 Gaulis: nombre de gaulis d'érables rouges à l'hectare (+ de 1m de haut, - de 5cm de NIP)
 Basmoyp: diamètre de la souche de la cèpe ou de l'arbre (érable rouge)
 Pcépée: % d'érables rouges à tiges multiples (cépées)
 Nbtigvi: moyenne du nombre de tiges vivantes / érable rouge
 Nbtigno: moyenne du nombre de tiges mortes / érable rouge
 Crois: largeur des 10 derniers cerneaux au DHP (moy. sur 2 carottes) de chaque érable
 Haumaxga: hauteur maximale de la strate arborescente

Explum: exposition lumineuse sud-9 nord-1
 Expevn: exposition aux vents est-9 ouest-1
 Regpen: régularité de la pente
 Pcesol: % de pierrosité dans le sol
 Datera: date de naissance du plus
 Afroc: affleurements rocheux
 Piesur: % de pierrosité de surface

* significatif (p ≤ 0,05) ** très significatif (p ≤ 0,01) *** hautement signif. (p ≤ 0,001)

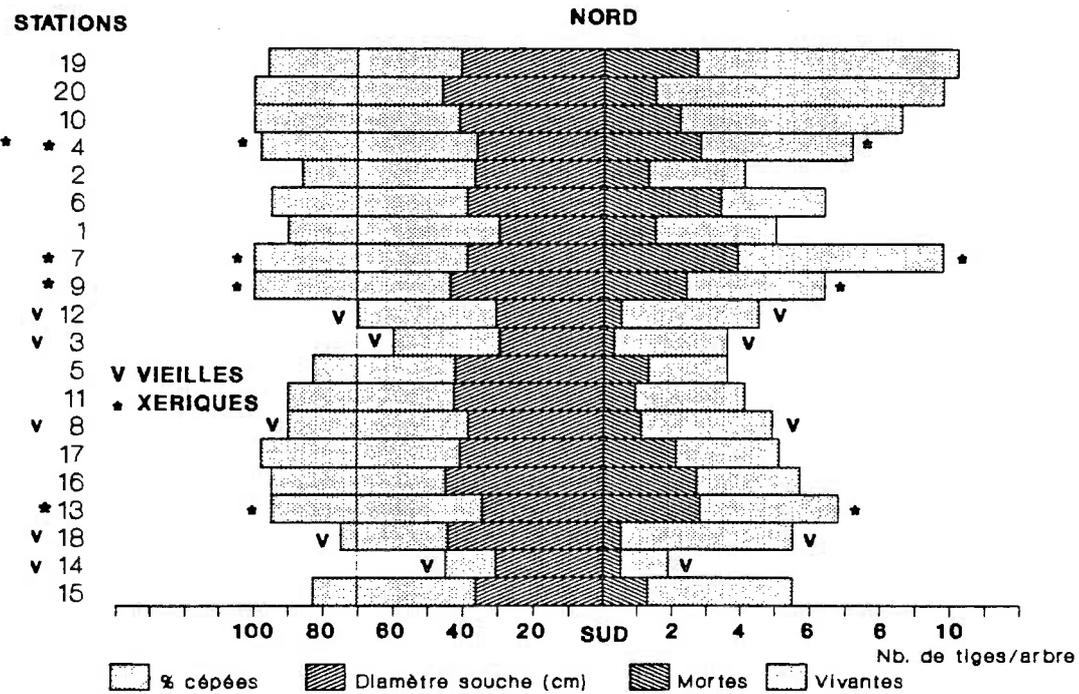
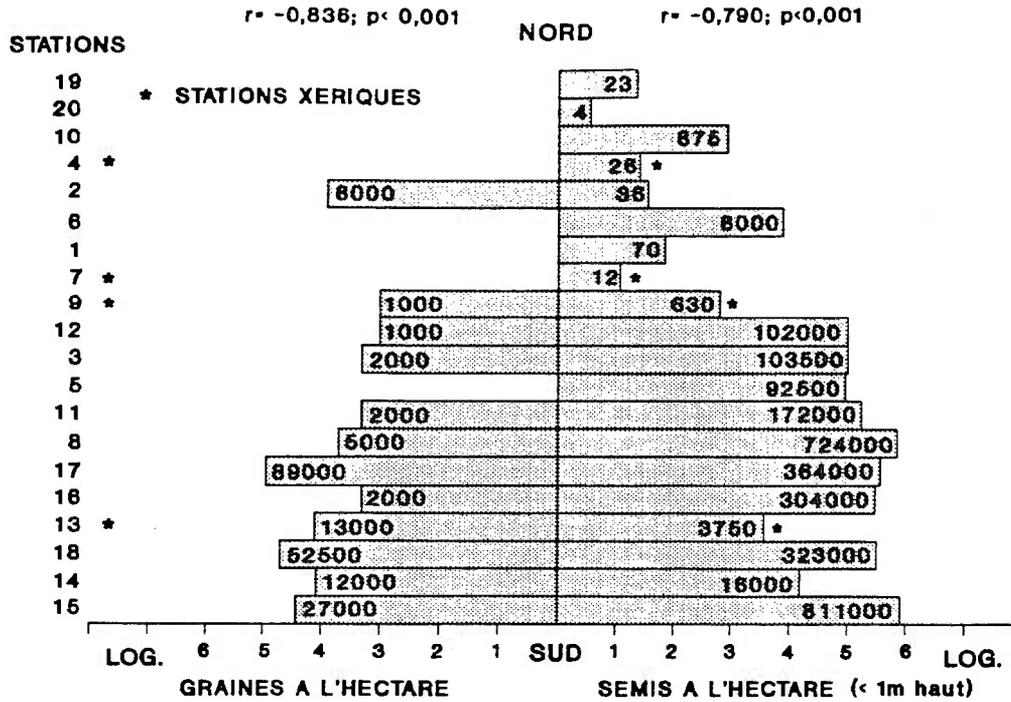


Fig. 1.10 Reproduction sexuée versus reproduction asexuée. a. Régénération asexuée en fonction de la latitude. Le gradient latitudinal est représenté de bas en haut. Le numéro des stations est indiqué à gauche de l'histogramme. b. Régénération asexuée en fonction de la latitude.

a.



b.



Fig. 1.11 a. Reproduction sexuée au nord, site xérique, station 4.
b. Reproduction sexuée au sud, site xérique à
Ville-Marie (près de la station 15).

Tableau I.IX. Synthèse des analyses de variance et covariance appliquées sur les variables de reproduction.

Variable (Station)	MODELE A			MODELE B	MODELE C		Moyennes ajustées à l'âge moyen des érables (année 1939,5)	
	Nord	Sud	p > F	Interaction entre âge et latitude (pentes non parallèles) p > F	Effet d'âge (pente diffé- rente de 0) (p > F)	Différences entre nord et sud (p > F)	Nord	Sud
Nb. de graines (log.)	0,65	4,02	*** 0,001	0,711	0,948	* 0,011	0,617	4,040
Nb. de semis (log.)	2,03	5,28	*** 0,001	0,636	0,312	*** 0,001	1,763	5,433
% d'éra. qui sont des cépées	94,5%	78,9%	* 0,046	0,453	*** 0,001	0,138	80,37 %	87,38 %
moy. du nb. de tiges vivantes /cépée	7,35	4,44	** 0,007	0,101	0,143	0,208	6,537	4,928
moy. nb. tiges mortes/ cépée	2,10	1,12	* 0,031	0,522	* 0,036	0,703	1,607	1,416
diamètre moyen souches	38,83 cm	38,09 cm	0,808	0,648	** 0,004	* 0,048	34,20 cm	40,87 cm

Modèle C: solution III (SAS) utilisée.

*** p < 0,001

** p < 0,01

* p < 0,05

1 Modèle A: $Y_N = b_N$
 $Y_S = b_S$

2 Modèle B: $Y_N = (a_N \times \text{âge moyen des érables}) + b_N$
 $Y_S = (a_S \times \text{âge moyen des érables}) + b_S$

3 Modèle C: $Y_N = (a \times \text{âge moyen des érables}) + b_N$
 $Y_S = (a \times \text{âge moyen des érables}) + b_S$

ficativement entre le nord et le sud. Les analyses de variance et de covariance confirment donc les corrélations de Spearman: seule une latitude élevée permet d'expliquer une déficience en graines.

L'abondance en semis d'érables rouges de moins d'un cm de DHP (tableau I.VIII, fig. 1.10) décroît ($p = 0,001$) avec la latitude et sur sites à jeunes érables. Les semis diminuent de façon significative sur les pentes accentuées et si l'horizon A est épais, ce qui empêche probablement l'accès à l'horizon B où se trouve les minéraux disponibles. Il y a significativement ($p = 0,034$) moins de semis si la station est exposée au sud-est plutôt que vers le nord-ouest, probablement parce que les stations nordiques, peu fécondes, sont exposées majoritairement au sud-est. Le sud produit beaucoup plus de semis en moyenne ($10^{5.29}$) que le nord ($10^{2.03}$), $p = 0,001$ (tableau I.IX, annexe 2 b). Il n'y a pas d'interaction entre l'âge des érables et la latitude ($p = 0,636$) et entre l'âge des érables et le nombre de semis ($p = 0,312$). Pour des peuplements d'âge comparable, il y a plus de semis au sol dans les stations du sud que dans les stations du nord ($p = 0,001$).

Le nombre de gaulis à l'hectare (tableau I.VIII) n'est pas corrélé avec la latitude mais l'est avec le drainage ($p = 0,002$): les sites xériques ayant un plus grand nombre de gaulis issus de graines. Cependant, le petit nombre de gaulis observés ne permet

pas d'étudier plus avant cette variable.

Le pourcentage d'individus à tiges multiples (% de cépées) (tableau I.VIII, fig. 1.10 et 1.12) augmente si le plus vieil érable est jeune ou si la moyenne d'âge des érables est faible ($p = 0,001$). De même, il augmente significativement plus les feux sont récents, la latitude et le drainage élevés et le pourcentage d'azote dans l'horizon F faible.

L'analyse de variance (tableau I.IX et annexe 2 c) indique qu'il y a en moyenne plus de cépées au nord (94,5%) qu'au sud (78,9%, $p = 0,046$). Le pourcentage des cépées diminue si l'âge moyen des érables augmente ($p = 0,001$). A moyennes d'âges égales, il n'y a plus de différence significative entre le nord et le sud, quoiqu'on observe une légère tendance à y avoir plus de cépées au nord. La corrélation observée entre le pourcentage de cépées et la latitude est donc plutôt due à l'âge plus faible des érables au nord.

Autre indice de la vigueur des rejets est la moyenne du nombre de tiges vivantes par cépée (tableau I.VIII, fig. 1.10). Selon les corrélations, on retrouve plus de tiges vivantes par arbre où les érables sont jeunes ($p = 0,001$), et significativement plus de tiges vivantes au nord, dans les sites à drainage élevé, dans les sols

a.



b.



Fig. 1.12 Régénération asexuée a. Au nord, site xérique, station 7. Le ruban à mesurer encercle la souche d'un seul individu. b. Au sud, site mésique, station 17. Cépée d'érable pointée.

pauvres en azote (F) où le rapport C/N est élevé et si le plus vieil érable est jeune.

Il y a une forte différence (tableau I.IX, annexe 2 d, $p = 0,007$) entre le nombre de tiges vivantes par arbre au nord (7,35 tiges) et au sud (4,44 tiges). Contrairement au "% d'individus à tiges multiples", le nombre moyen de tiges vivantes par cépée ne varie pas significativement avec l'âge moyen du peuplement ($p = 0,143$), malgré les résultats contraires des corrélations. Puisque seules les différences entre les moyennes sont significatives, on conclut que le nombre de tiges vivantes augmente tout probablement avec la latitude.

La moyenne du nombre des tiges mortes par arbre (tableau I.VIII, fig. 1.10) est plus élevée ($p = 0,001$) si le plus vieil érable du site est jeune, si la moyenne d'âge des érables et si le % d'azote (F) sont bas. Elle est plus élevée ($p = 0,005$) si le feu est récent et augmente significativement chez les individus poussant sur une pente assez forte et si le drainage et le rapport C/N sont élevés.

Il y a en moyenne 2,10 tiges mortes par érable au nord et 1,12 tiges mortes au sud (tableau I.IX, annexe 2 e, $p = 0,031$). Cependant, le nombre de tiges mortes est en moyenne plus élevé chez les

individus jeunes ($p = 0,036$) et ne varie pas significativement en latitude si cet âge est considéré ($p = 0,703$).

Les souches d'érables rouges, dans le cas de perturbations répétées, pourraient théoriquement s'élargir à chaque fois qu'elles forment des rejets: sur sites secs peut-être plus soumis aux feux et sur sites nordiques, davantage exposés aux stress climatiques. Mais il n'y a aucune corrélation entre le diamètre moyen de la souche des érables et les variables abiotiques (tableau I.VIII). Le diamètre moyen de la souche est de 38,09 cm dans les stations du sud et de 38,83 cm au nord; ces différences sont non significatives (tableau I.IX, annexe 2 f, $p = 0,808$). Cependant, il semble que les plus jeunes érables ont de plus larges souches ($p = 0,004$). A l'inverse des moyennes, la largeur des souches au nord est plus faible ($p = 0,048$) pour une population de même âge. Ceci reflète possiblement un problème de croissance au nord. Comme l'analyse ne traite que des sites mésiques, on ne peut comparer avec les sites xériques.

5.5 Croissance des érables rouges

5.5.1 Accroissement du diamètre.

Il n'existe aucune corrélation entre la latitude et la moyenne

de la croissance en largeur des 10 derniers cernes de 5 érables rouges de la station ($p = 0,860$). Cependant, l'accroissement en largeur diminue significativement avec l'altitude, le % d'affleurements rocheux et le drainage élevés et un pH de l'horizon B faible. Les sites xériques semblent donc restreindre la croissance des arbres. L'accroissement plus faible à plus haute altitude peut être due aux érables les plus nordiques qui ont tendance à s'y retrouver, suggérant un problème de croissance au nord non révélé.

L'analyse de variance et covariance sur les données prises individuellement pour les cinq arbres de chaque station permet de mieux préciser les différences de croissance entre le nord et le sud.

Sur sites xériques (tableau I.X, annexe 3 a) il n'y a aucune différence significative ($p = 0,832$) entre les moyennes des croissances du rayon du tronc des stations du nord (0,455 cm) et du sud (0,477 cm), bien qu'elles tendent à être plus élevées au sud. L'accroissement en largeur ne varie pas en fonction de l'âge des érables ($p = 0,773$) mais à populations d'âges égaux, il n'y a toujours pas de différence entre la croissance des érables du nord et du sud ($p = 0,789$).

Sur sites mésiques (tableau I.X, annexe 3 b), on observe aucune

Tableau I.X. Synthèse des analyses de variance et covariance appliquées sur les variables de croissance.

Variable (Station)	MODELE A			MODELE B			MODELE C		Moyennes (ajustées à l'âge moyen éra.) xérique: 1955 mésique: 1935,84	
	Moyennes		p > F	Interaction âge et latitude (pentes non //)	Effet d'âge (p > F)	Diffé. nord-sud (p > F)	Effet d'âge (pente ≠ 0) (p > F)	Différences entre nord et sud (p > F)	Nord	Sud
	Nord	Sud								
Croissance en diam. xérique	0,455 cm	0,477 cm	0,832	0,121	0,118	0,121	0,773	0,789	0,773 cm	0,789 cm
Crois. en diam. mésique (sur 10 ans)	0,816 cm	0,787 cm	0,811	0,670	0,077	0,670	* 0,030	0,554	0,748 cm	0,823 cm
Hauteur érables sites xériques	3,60m	5,00m	0,367	* 0,049	* 0,012	* 0,049	* 0,026	0,636	3,782 m	4,388 m
Hauteur érables sites mésiques	7,55m	11,21m	0,0001 ***	0,493	0,051	0,512	* 0,031	*** 0,001	7,984 m	10,979 m

Modèle C: solution III (SAS) utilisée.

*** p < 0,001

** p < 0,01

* p < 0,05

1 Modèle A: $Y_N = b_N$
 $Y_M = b_M$

2 Modèle B: $Y_N = (a_N \times \text{âge de l'éérable}) + b_N$
 $Y_M = (a_M \times \text{âge de l'éérable}) + b_M$

3 Modèle C: $Y_N = (a \times \text{âge de l'éérable}) + b_N$
 $Y_M = (a \times \text{âge de l'éérable}) + b_M$

différence significative entre les croissances du nord (0,787 cm) et du sud (0,816 cm, $p = 0,811$). L'âge des érables influence la croissance ($p = 0,030$), et si l'on en tient compte, il n'y a pas de différence significative entre les croissances du nord et du sud ($p = 0,554$). Les croissances ajustées à l'âge moyen des érables (année 1935,8) sont en moyenne de 0,823 cm au sud et de 0,748 cm au nord. Malgré tout, ces différences ne sont pas significatives, tout au plus, observons-nous là une tendance à une croissance plus lente au nord.

5.5.2 Croissance en hauteur des érables rouges

L'accroissement en diamètre n'étant pas liée à la latitude, le ralentissement de croissance a été vérifié sur la variable "hauteur des érables" (tableau I.X, annexe 3 c et d).

Sur sites xériques, il n'y a pas de différence significative entre la hauteur des érables du nord (3,60 m) et les érables du sud (5,00 m), ($p = 0,367$). Il semble que les érables nordiques et méridionaux, si l'on tient compte de l'âge, se comportent différemment au niveau de leur croissance ($p = 0,049$, annexe 3 c), ce qui est difficile à interpréter: l'on peut penser que la droite obtenue à partir de 3 données seulement pour le sud est peu fiable. Si on

assume que l'âge influence également les hauteurs des érables du nord et du sud, on observe des différences de tailles nord et sud non significatives.

Sur sites mésiques, on observe une différence significative ($p = 0,001$) entre les moyennes des tailles qui sont respectivement de 7,55 m pour le nord et 11,21 m pour le sud. Les plus jeunes érables sont significativement plus petits ($p = 0,031$) et si l'on tient compte de l'âge de chaque érable, la hauteur des érables ajustée à l'âge moyen (année 1935,84) reste plus élevée au sud (10,98 m) qu'au nord (7,98 m), ($p = 0,001$). Ainsi, sur sites mésiques, les érables rouges du nord ont une moins bonne croissance en hauteur qu'au sud.

6. Discussion

6.1 Restriction de l'habitat à la limite nord

Les érables rouges sont communs au sud du Québec tant sur les montagnes que dans les basses terres humides bien qu'ils atteignent leur meilleur développement sur sites modérément bien drainés (Hutnik et Yawney, 1961). Au sud du Québec, ils croissent selon n'importe laquelle des expositions jusqu'au Témiscamingue, au sud du gradient étudié, mais sont de plus en plus limités dans leur habitat plus on s'avance vers le nord.

Au nord du gradient latitudinal, les populations d'érables rouges sont limitées aux sites plutôt en pente, à forte pierrosité et souvent concaves, et montrant une orientation sud-est à sud-ouest, sur la roche en place, au sommet de collines ou sur les hauts de versants recouverts de dépôts morainiques. Les pentes plus accentuées et les sites pierreux permettent possiblement d'éliminer la compétition ce qui aiderait l'érable à s'implanter et se maintenir sur les lieux tout en favorisant un meilleur ensoleillement. Les sites concaves assurent éventuellement un meilleur drainage oblique apportant des minéraux aux érables. Pour les populations du nord, il semble que les pentes exposées au

sud-est soient plus favorables, probablement parce qu'un bon ensoleillement est couplé à la protection contre les vents dominants d'ouest ou les feux plus destructeurs qu'ils apportent. Il est aussi possible que l'accumulation de neige soit plus grande au sud-est, sous le vent, favorisant une protection des érables sur une certaine hauteur. De plus, à la limite nord, les parois rocheuses enclavent en partie les érablières assurant une protection supplémentaire contre les vents, les feux et le froid (voir figure 1.8 a).

Acer rubrum n'est pas la seule espèce à nécessiter des conditions d'habitat particulières à la limite nord: Pigott et Huntley (1978 et 1981), soulignent que Tilia cordata, à sa limite nord de distribution en Angleterre, pousse essentiellement sur des versants est à ouest, et presque jamais au nord. Au Québec, Gagnon et Bouchard (1981) relie la distribution des communautés méridionales de Quercus rubra et Q. alba aux conditions microclimatiques liées à l'altitude (mi-pente), aux pentes fortes et à l'exposition (sud-ouest), elle-même paraissant liée à l'orientation de l'escarpement d'Eardley (Outaouais).

La position des érables sur les sommets et les hauts de versants, s'explique possiblement à l'aide du phénomène observé par McHattie et McCormack (1961). Ceux-ci soulignent que les sommets et

les hauts de versants d'une montagne étudiée en Ontario, au sud de notre gradient, sont plus doux que les vallées environnantes ce qui s'explique par l'inversion thermique des températures durant la nuit.

Si on considère maintenant le nombre de sites disponibles au nord correspondant à la description précédente, on réalise qu'ils diminuent au fur et à mesure que les contraintes climatiques augmentent. A la limite nord, Acer rubrum se réfugie sur des collines au pied des escarpements sur des sites à plus forte pente exposée au sud-est. Or, ce type d'habitat devient particulièrement rare au nord du 49ème parallèle, à la limite nord, où commencent les grandes plaines de la Baie James. De plus, un peu plus au sud, près du lac Abitibi, la plaine créée par la ceinture d'argile laissée par le lac Ojibway empêche possiblement la croissance de l'érable, et ce de plus en plus haut en altitude plus on s'éloigne vers le nord, alors que les plaines où est drainé l'air froid la nuit sont situées à plus haute altitude. Ces altitudes limites sont plus élevées au nord suite à un relèvement isostasique plus important à ces latitudes: l'altitude limite de la phase lacustre d'Angliers (lac Ojibway) est de 457 m au niveau de la station 20 du Mont Plamondon (Vincent et Hardy, 1977). S'il est possible que les dépôts argileux soient eux-mêmes peu favorables à l'érable rouge sous la latitude de 300 m au sud et sous 400 m à la limite nord, il semble que

l'inversion thermique soit le phénomène explicatif prépondérant. Et bien qu'il y ait possibilité que ce phénomène soit plus important au nord qu'au sud les obligeant à un maintien à plus haute altitude, on peut penser que c'est la combinaison entre le phénomène d'inversion des températures et les plaines assez élevées en altitude au nord qui empêche les érables de survivre dans les vallées et les confine ainsi à de plus hautes altitudes qu'au sud du gradient.

Parmi les rares collines abitibiennes de la limite nord, peu présentent un site avec escarpement (et/ou enclave protectrice) exposé au sud-est et situé de telle sorte à éviter les gelées des vallées et le froid des très hautes altitudes. Comme plusieurs collines visitées à la limite nord ne présentaient pas d'érablière, même à des endroits optimaux à prime abord, on voit combien les érablières nordiques sont rares. Il est possible que la limite soit encore plus nordique, mais le manque de collines plus haut limite cette éventualité. Quant à la colonisation actuelle, la disponibilité en sites potentiels est si restreinte que l'érable rouge, même lors des rares bonnes années de production de graines, doit pouvoir propager ses graines sur plusieurs kilomètres pour atteindre une autre colline et tomber au bon endroit, ce qui paraît difficile. Ceci expliquerait l'absence d'érables rouges sur plusieurs collines, dont la zone correspondant à l'étroite niche écologique nordique est limitée ou inexistante, et permettrait

d'envisager l'hypothèse que les érables rouges ne s'y sont jamais établis dans le passé, du moins dans certains cas, ce qui concorderait avec l'hypothèse de Labelle et Richard (1984) sur la colonisation d'Acer saccharum en Gaspésie.

6.2 Reproduction des populations et croissance

A la limite nord de leur aire de distribution, les érables rouges n'arrivent plus à se reproduire par graines et l'établissement des semis est de plus en plus restreint. Cette diminution, au nord, de la reproduction sexuée n'écarte pas la possibilité qu'une bonne année de production de graines survienne (comme l'année 1989, en cours d'étude), mais généralement, les conditions sont telles que les graines, même si elles sont abondantes, n'arrivent pas à s'établir suffisamment, comme le démontre le faible nombre de semis observé au nord. Sur sites xériques, Acer rubrum n'a pas non plus la capacité de produire beaucoup de graines. Sakai (1990) suggère une explication partielle à ce phénomène déjà observé au Michigan: il semble que la production d'arbres femelles et bisexués soit trop faible sur sites xériques.

Woodward (1987) et Woodward et Williams (1987) évaluent que les principales phases du cycle vital d'une plante qui sont sensibles au climat sont: la banque de graines et la germination, l'établissement des semis, la phase de pré-maturité, la survie à la maturité et la survie hivernale, la floraison, la fructification et la chute des graines. De plus, les problèmes peuvent être cumulés (Woodward, 1987 et Woodward et Jones, 1984). Chez Tilia cordata, Pigott et Huntley (1978; 1981) ont réussi à démontrer que l'absence de reproduction sexuée à la limite nord est due à un problème de développement des tubes polliniques, les températures étant trop peu clémentes. Le pollen de cette espèce nécessite une température de germination de 16 à 18°C pour réussir à féconder l'ovule, ce qui explique la rareté des populations au nord de l'isotherme de 16°C de moyenne en juillet (Pigott, 1975). Mais chez l'érable rouge, il est pour le moment impossible de savoir à quel niveau exactement le stress climatique agit.

Malgré tout, il semble que même là où la reproduction sexuée est limitée, donc au nord, l'érable rouge arrive à se maintenir à long terme. L'on sait que la production de rejets est courante chez les feuillus. Elle suit généralement des perturbations de toutes sortes (Spurr et Barnes, 1980) telles le broutage, les invasions d'insectes ou bien les coupes forestières. Dans le cas de feux répétés, la majorité des conifères à écorce mince meurent, mais non

les feuillus puisqu'ils sont capables de régénération végétative. Ainsi, Tilia cordata (Pigott et Huntley, 1978 et 1981) produit de nombreux rejets de souche, ce qui assure la survie de cette espèce.

L'érable rouge, au nord de son aire de distribution, rejette de souche abondamment après feu, et ce, tout au long du gradient depuis Ville-Marie au Témiscamingue jusqu'aux Collines Hedge. La production de rejets s'y produit aussi en l'absence de feu puisque les stations de la limite nord abritent des arbres plus jeunes que le feu.

La capacité à produire des rejets chez Acer rubrum est bien décrite dans la littérature, pourtant elle ne semble pas être une caractéristique couvrant toute l'aire de distribution en Amérique du Nord. En effet, Brown (1960), ne classe pas Acer rubrum parmi les espèces typiques produisant des rejets et souligne, de plus, que l'érable rouge (Rhode Island) est plus abondant sur les sites non brûlés depuis plus de 39 ans, indiquant davantage une origine sexuée qu'asexuée. Chez Acer rubrum, la reproduction asexuée est accentuée au nord du gradient en permettant une plus grande production de tiges vivantes par cépée. Kramer et Kozlowski (1979) soulignent que plusieurs angiospermes forment des rejets avec plus de facilité au nord de leur aire; Acer saccharum, Fagus grandifolia semblent faire partie de ce type d'arbres, alors que plusieurs espèces de chênes

rejetent de souche vigoureusement sur une grande partie de leur aire. Il est donc probable qu'Acer rubrum se comporte comme Acer saccharum.

Les conditions xériques semblent aussi favoriser une production accrue de rejets (corrélations significatives, voir aussi fig. 1.10). Les conditions nutritionnelles pouvant influencer cette production de rejets (Kramer et Kozlowski, 1979), il semble donc qu'un stress au niveau de l'habitat incite à la production de nombreux rejets.

Il paraît adéquat de faire la généralisation suivante: en l'absence de feu, tout stress joue pour engendrer la production de rejets de souche, qu'il soit climatique (de température ou hydrique) ou édaphique (pente accentuée ou une exposition vers le nord). Par la suite, on peut supposer que les tiges sur l'arbre subissent vraisemblablement une compétition intracépée où se fera l'élimination des rejets au fur et à mesure du vieillissement de l'arbre (voir chapitre 2).

Au nord du gradient, la production de rejets accrue indique une perte de dominance apicale, phénomène probablement observable aussi en milieu xérique (d'après les corrélations). Or, la forme d'un arbre est contrôlée par inhibition relative des bourgeons latéraux

par les méristèmes terminaux (Kramer et Kozlowski, 1979). Un arbre de forme normale présente une forte dominance apicale à la différence d'un arbre buissonnant. Chez l'érable rouge, il est possible qu'un stress climatique ou hydrique agisse comme traumatisme des bourgeons apicaux, affectant la dominance et induisant la production de rejets. La protection offerte par la neige en hiver au niveau de la base des érables pourrait expliquer que les bourgeons dépassant la couverture nivale subissent un traumatisme.

Il semble que le diamètre de la base de la souche des jeunes érables ait aussi tendance à être plus large vraisemblablement parce qu'ils portent plus de rejets, ou que les souches ont brûlé plus souvent. La réduction de largeur des souches au nord (si on tient compte de l'âge) est expliquable possiblement par des problèmes de croissance en diamètre.

Contrairement à nos attentes, la croissance au DHP des troncs principaux, même si on tient compte de l'âge des érables, n'est pas significativement différente entre le nord et le sud mais paraît plus faible dans les sites xériques que dans les sites mésiques.

La taille des arbres (indice de la croissance en hauteur) à âges des érables équivalents, est cependant plus faible au nord

qu'au sud du gradient latitudinal du moins dans les stations méridionales. A la limite nord, en particulier dans les 2 stations les plus au nord, les conditions de croissance sont encore plus difficiles. Les tiges vivantes ne dépassent pas de faibles diamètre et hauteur (voir chap. 2). Le bon réservoir de glucides contenu dans les racines permettent tout de même la croissance de l'éérable rouge selon une forme arbustive sous la strate dominante. Comme les individus sont issus de plus jeunes rejets que le feu, il sont plus petits que les individus des autres espèces nés plus tôt et subissent encore davantage la compétition par un manque d'accès à la lumière (ou autres) engendrée par les arbres d'autres espèces. Il semble aussi probable que des conditions de stress climatique telles l'absence de neige protégeant les bourgeons apicaux limitent la croissance en hauteur chez Acer rubrum au nord.

Les résultats sur le nombre de rejets et la croissance doivent être cependant relativisés: il peuvent être causés par des facteurs qui ne dépendent pas de la situation actuelle mais d'une situation passée non contrôlable. Ainsi Malanson et Trabaud (1988) ont observé qu'un site brûlé à la fin mai stimule davantage la densité en rejets chez Quercus coccifera et la croissance qu'un feu initié au début d'octobre; les réserves des arbres seraient plus abondantes en mai, après la croissance printanière qu'en octobre suite à une saison sèche éprouvante, favorisant une abondante

production de rejets. Cependant, les résultats de Babeux (1990) sur des coupes expérimentales réalisées dans certains des sites abitibiens, bien qu'abondant dans le même sens à la fin de la première saison de coupe, tendent à montrer que la saison de coupe n'a pas d'influence sur le succès de reproduction asexuée de l'érable rouge après deux saisons suivant la coupe. Autre facteur, l'âge des érables au moment de la perturbation peut affecter la vigueur de la reproduction sexuée: Prager et Goldsmith (1977) ont vérifié que les vieilles souches d'érables rouges coupées produisent moins de tiges après coupe que de jeunes souches.

Il semble que les érablières à la limite nord, confinées aux collines, supportent donc des érables se reproduisant difficilement par graines, à croissance plus lente mais pouvant se régénérer par rejets. Les érables rouges peuvent donc théoriquement se régénérer indéfiniment sur place bien que la colonisation par graines soit limitée.

6.3 Impact des feux sur les populations d'érables rouges

Les liens étroits entre l'âge des érables et l'âge du feu sont très clairs. Les érables reviennent après feu, par rejets de collet, tout au long du gradient. Seules les vieilles stations de

la limite nord ont des érables beaucoup plus jeunes que le feu, probablement à cause d'un stress climatique supplémentaire.

Les feux ont donc un impact considérable dans le renouvellement de la forêt en empêchant l'extinction d'une population par mortalité due aux maladies du vieillissement. Les feux, en tuant les tiges, stimulent probablement la régénération végétative et rajeunissent les individus à chaque passage. Il semble que seule une bonne résistance des souches et racines au pourrissement et autres maladies permette le maintien des mêmes individus à long terme. Ce type de racines et collet, n'est pas sans faire penser au "lignotuber" observé chez les eucalyptus (Harper, 1977), une structure massive de tissus souterrains capable de produire de nouvelles tiges suite à un dommage dû à des incendies. Des eucalyptus d'un an peuvent supporter jusqu'à 26 enlèvements de feuilles avant de mourir, suggérant par là l'énorme capacité de certains arbres à se régénérer.

Les érables rouges peuvent sans doute supporter plusieurs feux successifs, sans trop de dommages, ce qui laisse croire que l'élimination des érables rouges est peu probable. Les populations peuvent donc se maintenir en place longtemps, mais difficilement s'étendre. Toutefois, des feux trop fréquents pourraient éventuellement réduire une population si les réserves stockées dans

les racines sont abaissées à un niveau tel que l'arbre ne peut plus rejeter de souche. Aussi, les stations xériques sont possiblement plus jeunes que les mésiques, soit parce qu'elles sont plus souvent exposées aux feux ou soit que le caractère xérique, générateur de stress, contribue à limiter la taille et par conséquent, l'âge des cépées, en réduisant la possibilité d'emmagasiner des réserves. De plus, des feux trop intenses pourraient détruire la souche et les racines des érables, entraînant la disparition de populations. Les populations réduites à quelques arbres (populations 1, 2 et 7) sont peut-être des vestiges de populations plus importantes qui ont souffert de ce stress.

Diotte et Bergeron (1989) suggèrent que Juniperus communis, restreint aux îles du lac Duparquet en Abitibi, a une distribution limitée, non pas par manque d'habitat favorable, mais à cause du déséquilibre entre le potentiel de régénération et son élimination par les feux destructeurs plus fréquents sur la terre ferme. Bergeron et Gagnon (1987) interprètent de la même façon la distribution de Pinus resinosa dans la même région. Il ne semble pas que l'érable rouge réagisse avec la même sensibilité aux feux destructeurs puisqu'il peut rejeter de souche pour se maintenir sur place et ne dépend donc pas d'un apport extérieur en graines. De même au nord, la situation topographique des érables, collines dans de vastes plaines, ressemble à des îlots dont les parois rocheuses

protègent les populations des feux destructeurs touchant toute la plaine (Dansereau, 1991). Il est fort possible que l'orientation sud-est des stations du nord s'expliquent par le climat, par la protection du couvert de neige et par la protection topographique contre les feux destructeurs.

6.4 Position de la limite nord

Plusieurs facteurs expliquent la position d'une limite nord. En effet, selon Carter et Prince (1981), chez les plantes, en plus des réponses physiologiques de base dues au climat, l'on doit considérer les effets d'une mauvaise reproduction combinés aux problèmes de disponibilité des sites. Ces auteurs suggèrent que la limite de distribution d'une espèce est atteinte quand le taux de pertes de sites souhaitables excède le nombre de sites disponibles pour une période de temps donnée. Ainsi, un changement de limite peut être créé artificiellement en augmentant la densité des sites disponibles (par une route, pour les plantes rudérales, par exemple): comme le taux de sites souhaitables augmente par rapport au taux de sites perdus, la limite se déplace vers le nord. Chez les arbres, selon eux, le taux de pertes de plants ou de population entière sur un site est faible à cause de la longévité des individus. Par contre, le nombre de sites favorables à

l'établissement est restreint. Ainsi, le renouvellement de l'espèce est lent et à cause de cette longévité, la croissance et la distribution d'une espèce arborescente sont davantage liées au climat que chez une plante annuelle.

Quant aux capacités reproductrices, Carter et Prince (1981), après avoir effectué des expériences de modélisation de la dispersion des graines aux limites nord de distribution, arrivent à la conclusion qu'un faible changement du nombre de semences produites par une plante à la limite nord peut induire l'extinction de l'espèce causant une limite abrupte de distribution.

Pour Acer rubrum, alors que la niche écologique est étroite en Abitibi-Témiscamingue, on observe peu de collines où les conditions microclimatiques sont suffisamment bonnes pour favoriser la maintien ou l'arrivée de nouvelles populations. De plus, sur les collines, seule une zone restreinte semble être propice à l'installation des érables rouges. Celle-ci doit être à une altitude assez élevée (ce qui assure possiblement des températures plus clémentes), exposée préférentiellement au sud-est assurant à la fois un ensoleillement optimal, une protection nivale et une protection contre les vents et feux destructeurs, et dont la pente est relativement élevée, ce qui éventuellement élimine la compétition. Or, comme ces sites potentiels sont très dispersés et que la production de graines est

faible, il est peu probable que de nouveaux sites se peuplent en érables rouges. D'autre part, les érables rouges, malgré une courte longévité apparente, arrivent à se maintenir par une abondante production de rejets de souche qui prennent le relais lors de la mort de la partie aérienne. Que la cause de la mort soit un feu, le gel ou la sécheresse, la destruction des tiges de l'arbre entraîne une production de rejets probablement par perte de dominance apicale.

L'impact humain pour l'érable rouge, à la limite nord, est plutôt faible puisque les routes sont tracées en plaine et peu de coupes forestières ont lieu en montagne. Ainsi, les seules possibilités sérieuses de créer ou de détruire de nouveaux sites viennent des feux de forêts. Or, les capacités reproductrices (mode sexué) des érables rouges ne sont pas suffisantes pour permettre une nouvelle colonisation ou assurer le maintien des populations en place, maintien qui est tout de même possible grâce à la reproduction végétative. Ce sont les feux de forêt qui semblent assurer ce maintien en rajeunissant les individus d'Acer rubrum, dont la longévité est courte, puisqu'ils stimulent les érables à produire de nouveaux rejets.

7. Conclusion

7.1 Limite actuelle de distribution de l'érable rouge

Cette recherche a permis de déplacer vers le nord la limite de répartition septentrionale actuelle de l'érable rouge (Acer rubrum) qui est située, au Québec, au nord de l'Abitibi, au 49°16' de latitude.

L'érable rouge est confiné, au nord de l'Abitibi, dans des sites particuliers, soit le versant sud-est des collines, au pied d'une paroi rocheuse offrant un abri ou sur des crêtes rocheuses. Au sud de l'Abitibi et au Témiscamingue, les populations peuvent se situer sur d'autres versants. Alors qu'au sud du gradient étudié, les populations d'érables rouges peuvent dominer dans la communauté, au nord, les érables accompagnent les bétulaies et les tremblaies. Les érables rouges du nord ont une croissance en hauteur plus faible que ceux situés plus au sud, signalant une situation stressante au nord.

La limite nordique de l'érable rouge semble peu fluctuer dans le temps et dans l'espace. La reproduction sexuée étant limitée, la possibilité de coloniser de nouveaux sites est donc très peu probable à ces latitudes considérant le peu de sites disponibles et

leur grande dispersion. Les érables se maintiennent malgré tout dans les sites nordiques grâce à l'abondante régénération végétative engendrée lors de feux de forêt (au niveau de la production d'un nombre élevé de tiges vivantes par individu). A l'extrême limite nord, il semble qu'un stress supplémentaire agisse en causant la mort prématurée des érables rouges.

7.2 Hypothèse sur la mise en place de la limite nord

La présence de peuplements d'érables rouges incapables de régénération sexuée à la limite nord peut s'expliquer par une migration de graines à une époque où le climat était assez doux pour permettre la survie d'une bonne quantité de semences où alors les érables auraient pu s'implanter dans la partie nord de l'Abitibi. Les espèces ayant une facilité à disperser leurs graines (Davis, 1981) peuvent s'être rendues à des latitudes élevées assez rapidement après la déglaciation. Richard (1980) souligne d'ailleurs une période climatique plus douce qu'en ce moment, entre 7200 ans B.P. et 3000 ans où on retrouve des espèces thermophiles juste au sud du lac Abitibi, soit Acer saccharum, Fagus grandifolia, Carpinus sp. ou Ostrya sp. et Tsuga canadensis, quoique ce pollen puisse provenir de sites plus méridionaux. Pinus strobus, espèce rare en Abitibi, a sûrement été plus abondante entre 7200 à 6000 ans

B.P., selon Richard (1980). Terasmae et Anderson (1970) ont établi une limite plus nordique pour le pin blanc, soit il y a 5000 ans, durant un réchauffement postglaciaire. En Europe, l'extension de Tilia cordata jusqu'à son aire actuelle a cependant dû se faire lorsque la pollinisation était suffisamment efficace pour produire des graines. Selon Pigott et Huntley (1980), les analyses polliniques démontrent que le tilleul était présent dès 5000 à 4800 avant J.-C. et qu'il a subi un déclin par la suite, ne laissant que des populations vestigiales suite aux influences humaines et climatiques.

Il est donc plausible que l'érable rouge se soit installé plus au nord à une époque clémente et qu'il se soit établi sur les collines et possiblement dans les plaines. Cependant, on peut penser que les érables rouges n'ont envahi que les collines, l'optimum écologique au nord, tout comme Acer saccharum a seulement occupé les vallées entre les plateaux gaspésiens, ce qui correspondait à sa niche écologique nordique (Labelle et Richard, 1984). Le climat se serait ensuite refroidi, empêchant les érables de se reproduire de façon sexuée, les confinant aux collines plus douces climatiquement et bien drainées, et à leur extrême limite nord, à des secteurs sud-est particuliers de ces collines. A partir de ce moment, les feux récurrents auraient contribué à maintenir l'espèce, empêchant l'envahissement des sites par des espèces plus

tolérantes, tout en permettant la survie des individus en régénérant de nouvelles tiges.

L'effet d'un réchauffement serait possiblement une densification des populations au sud de la limite actuelle, une expansion locale des populations à la limite et une légère fluctuation de la limite nord, cette dernière étant probablement déjà à son maximum d'expansion normale, puisque l'envahissement de nouveaux sites rendus adéquats se limiterait aux dernières collines de la plaine de la Baie James.