

CHAPITRE III

EFFETS DE DEUX REGIMES DES FEUX DISTINCTS
SUR LE SEROTINISME DU
PIN GRIS
(*Pinus banksiana* Lamb.)

1. INTRODUCTION

Le pin gris (*Pinus banksiana* Lamb.) est une espèce importante de la forêt boréale qui occupe une vaste aire de répartition. Les feux sont considérés comme des perturbations indispensables à son cycle vital (Cayford et McRae 1983). Les études ont montré que le feu est le principal facteur qui contrôle la distribution de cette espèce dans le temps et dans l'espace, de même que la dynamique de ses populations (Eyre et LeBarron 1944; Cayford et McRae 1983; Gagnon 1990; Gauthier, Gagnon et Bergeron, données non publiées). Sa capacité de rétention des graines dans des cônes sérotineux, comme chez plusieurs autres espèces de pins, est considérée comme l'une des adaptations majeures à la récurrence des incendies (Hendrickson 1972; Cayford et McRae 1983; Lamont et al. 1991b). Une température de 50° C est requise pour faire fondre la sérotine, une cire qui recouvre les cônes sérotineux, permettant alors leur ouverture (Cameron 1953; Beaufait 1960). Comme chez le pin tordu, *Pinus contorta* var. *latifolia*, et le pin rigide, *P. rigida*, on observe chez le pin gris des individus sérotineux et non sérotineux (Rudolph et al. 1959; Schoenike 1976; Muir et Lotan 1985a). Toutefois, les individus mixtes (i.e. porteurs des deux types de cônes) sont fréquents, contrairement aux deux espèces précédentes (Rudolph et al. 1959; Teich 1970; Sittman et Tyson 1971). Bien que l'on ne connaisse pas exactement le mécanisme de transmission du caractère sérotineux, il apparaît être sous un contrôle monogénique à 2 allèles codominants (Teich 1970; Sittman et Tyson 1971). Des facteurs environnementaux et de développement peuvent toutefois affecter le degré de sérotinisme exprimé par les individus de cette espèce. Ainsi, comme chez le pin tordu et le pin rigide, les pins gris de faible taille ne portent généralement pas de cône fermé (Cayford 1957; Schoenike 1976; Critchfield 1985). Les résultats du chapitre précédent ont montré que les pins gris n'ayant pas atteint une taille de 7 cm de diamètre à hauteur de poitrine (DHP) n'ont généralement aucun cône fermé, vraisemblablement à cause de leur juvénilité. De plus, il a été démontré que les individus n'ayant pas atteint 10 cm de DHP montrent une tendance à la croissance dans leur proportion de cônes fermés, d'année en année. Sur le même individu, les cônes portés sur les branches inférieures à 2,6 m ou ceux âgés

de 4 années ou plus ont aussi tendance à s'ouvrir comparativement aux cônes plus jeunes ou portés sur des branches plus élevées, bien que les différences soient relativement faibles (proportion de 10% inférieure environ).

La récurrence des feux est généralement considérée comme le principal facteur ayant exercé une pression sélective sur le sérotinisme interspécifique, tant chez des espèces de la famille des *Pinaceae* de la forêt boréale ou de la côte ouest américaine, que chez des espèces de climats méditerranéens, telles les *Banksia* australiens (Hendrickson 1972; Vogl 1973; Schoenike 1976; McMaster et Zedler 1981; Cowling et Lamont 1985; Muir et Lotan 1985a; Zammit et Westoby 1987a, 1987b). Au niveau infra-spécifique, des variations graduelles dans le degré de sérotinisme des populations sont expliquées par des variations clinales pour certains paramètres du régime des feux (Schoenike 1976; Borchert 1985; Cowling et Lamont 1985). Ainsi, puisque les graines emmagasinées dans les cônes sérotineux sont viables pour plusieurs années et qu'elles constituent une banque de graines sur la plante, les individus sérotineux sont en mesure d'assurer la régénération lors de feux (Vogl 1973; Zedler 1977; Perry et Lotan 1979; McMaster et Zedler 1981; Cayford et McRae 1983; Muir et Lotan 1985a; Zammit et Westoby 1988). Toutefois, ces individus sont moins susceptibles de profiter d'autres types de perturbations que le feu, telles les chablis, les avalanches ou les chutes d'arbre, comparativement à des individus porteurs de cônes non sérotineux (Muir et Lotan 1985a). On estime également que les individus sérotineux sont favorisés lorsque les feux sont fréquents et/ou que leur intensité est létale (Vogl 1973; Zedler 1977; Perry et Lotan 1979; Givnish 1981; Muir et Lotan 1985a). A une échelle régionale, les populations de plusieurs espèces montrent des variations dans leur sérotinisme. Ces variations sont attribuées au type, à l'intensité, à la fréquence et à l'histoire récente des perturbations dont elles sont issues (Givnish 1981; Muir et Lotan 1985a; Borchert 1985). L'occurrence, l'intensité et le patron spatial des feux sont des composantes

importantes du régime des perturbations qui risquent d'influencer les stratégies reproductives d'une espèce et donc, leur degré de sérotinisme (Keeley 1981).

A notre connaissance, aucune étude n'a visé à déterminer si des régimes des feux distincts, à une échelle régionale, constituaient une pression sélective sur le sérotinisme des individus de populations d'une espèce. La région du lac Duparquet, Abitibi, Québec, nous offre la possibilité de tester cette hypothèse, puisque plusieurs des paramètres du régime des feux qui y a cours diffèrent substantiellement de ceux qui sont typiques du régime de la forêt boréale. En effet, les îles de ce lac sont affectées d'un régime des feux complexe, caractérisé par une occurrence élevée de feux d'intensité variable, et qui incendient des surfaces relativement faibles (Bergeron 1991). Par contre, l'unité de paysage terrestre adjacente est affectée du régime des feux typique de la forêt boréale où les feux sont intenses et de grandes surfaces tandis que leur occurrence est faible (Heinselman 1981; Van Wagner 1983; Bergeron 1991; Dansereau et Bergeron 1992). Le régime des feux affectant chacune des unités de paysage change donc de manière relativement abrupte entre la berge et les îles du lac (Bergeron 1991).

Des populations dont la dynamique est étroitement liée aux incendies de forêt, telles celles de pins gris (*Pinus banksiana* Lamb.), devraient être particulièrement sensibles à ces régimes des feux différents. L'objectif principal de l'étude est donc de démontrer que des régimes des feux distincts, à une échelle régionale, exercent des pressions sélectives différentielles suffisamment élevées sur les individus, affectant leur degré de sérotinisme, pour différencier à ce niveau, les populations de pins gris qui en sont affectées. Dans cette optique, nous supposons que, même à un niveau régional, les pressions engendrées par le régime des feux du lac, et ce, en dépit du flux génique important démontré au chapitre I, sont suffisantes pour avantager les individus non sérotineux et mixtes tandis que celles engendrées par le régime de la terre ferme favoriseraient les individus sérotineux. Dans un

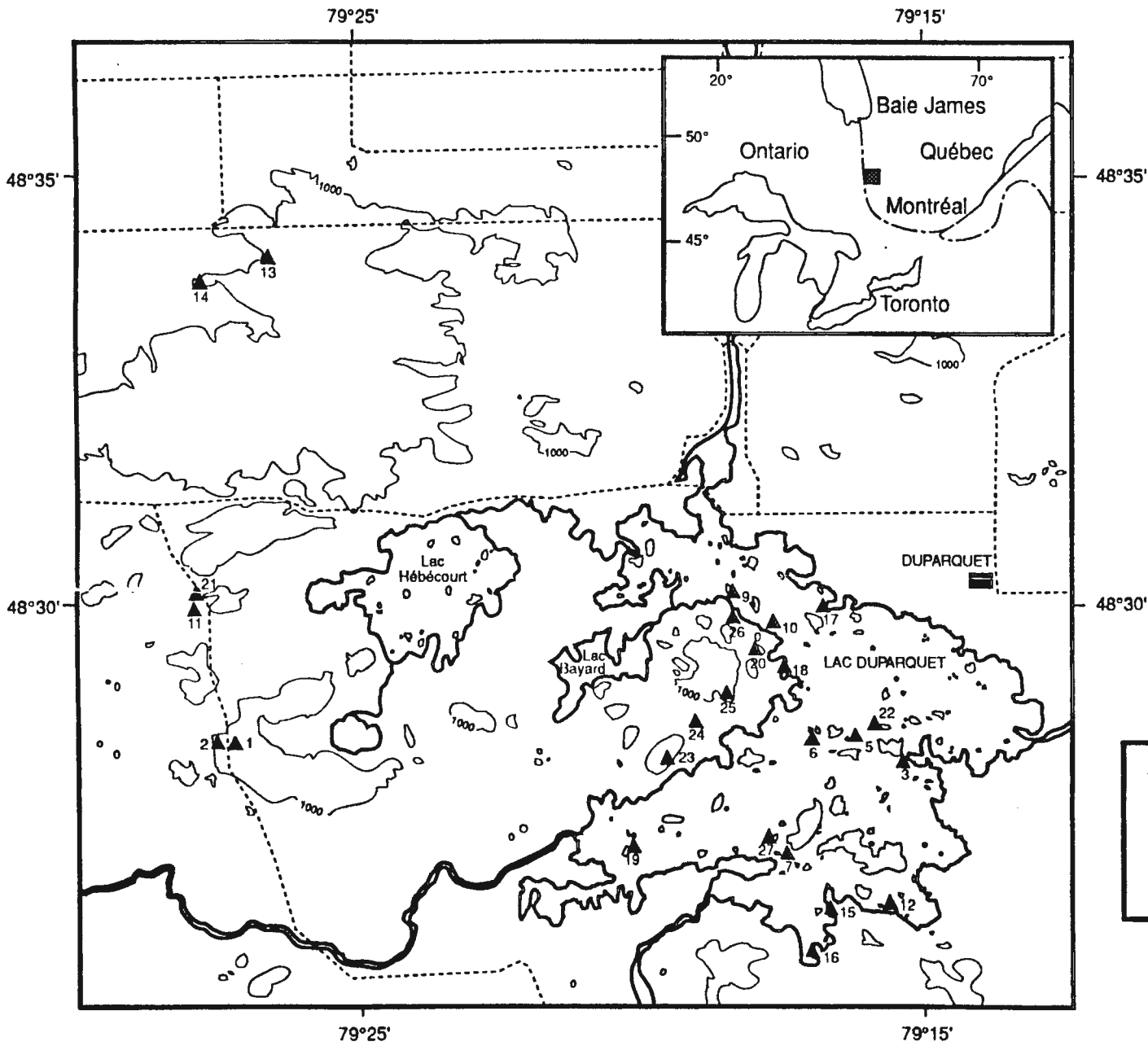
premier temps, l'effet du type d'établissement (i.e. après un feu ou en absence de feu) des individus sur leur sérotoninisme a été analysé. Nous avons également tenté de distinguer l'influence de l'histoire récente des feux (type de perturbation et temps sans perturbation) de l'effet à plus long terme des deux régimes des feux sur le sérotoninisme des populations.

2. REGIME DES FEUX DES DEUX UNITES DE PAYSAGE

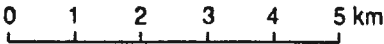
Deux unités de paysage distinctes ont été sélectionnées au sud du lac Abitibi (figure 1). L'unité de paysage insulaire est constituée des îles et des péninsules du lac Duparquet. Ce lac occupe une superficie approximative de 50 km² et comporte environ 170 îles dont la taille varie de quelques mètres carrés à plus d'un kilomètre carré. Le territoire adjacent à l'ouest du lac Duparquet constitue l'unité de paysage terrestre. Les collines du secteur terrestre ont des dépôts morainiques remaniés ou érodés, tandis que les sites mésiques sont couverts de l'argile déposée par les lacs proglaciaires (Bergeron et al. 1982). La topographie de ce territoire est relativement plane dans la section ouest tandis qu'elle est plus accidentée dans le secteur bordé par les lacs Hébécourt, Bayard et Duparquet (figure 1).

En forêt boréale, on reconnaît que l'intervalle de temps entre deux feux est relativement long, ceux-ci étant déclenchés au moment de périodes de sécheresse assez sévère (Heinselman 1981; Van Wagner 1983). La superficie et l'intensité de ces feux sont généralement grandes. Ces incendies, à cause de leur surface et de leur intensité, ont tendance à affecter de façon égale les différents types de végétation de même que les différentes formes topographiques. Toutefois, dans ce biome, des lacs avec de nombreuses îles peuvent être affectés d'un régime des feux complexe, particulièrement à cause de la présence de nombreux coupe-feu. Ainsi, des études antérieures menées au lac Duparquet ont permis de vérifier que dans cette unité de paysage, il existe effectivement un régime des feux particulier, où l'on observe à la fois l'occurrence de feux qui sont létaux à la majorité des arbres, et de feux non létaux, d'intensité variable, qui laissent des survivants (Bergeron et Brisson 1990; Bergeron 1991). Ce régime particulier du lac Duparquet apparaît être le facteur responsable du maintien des populations d'espèces telles que *Pinus resinosa*, *Juniperus communis* et *Thuja occidentalis*, qui sont absentes ou moins abondantes dans le territoire terrestre adjacent au lac (Bergeron et Bouchard 1984; Bergeron et Gagnon 1987; Diotte et Bergeron 1989; Bergeron et Dubuc 1989).

Figure 1. Carte de localisation du territoire et des vingt-cinq populations de pin gris étudiées.



- Lacs et rivières
- Courbes de niveau (1000 pi.)
- Routes
- ▲ Populations



Dansereau (1991) a reconstitué l'historique des feux dans un territoire de 11 715 ha constituant l'unité de paysage terrestre. Parmi les 7 feux répertoriés (1760, 1797, 1823, 1870, 1909, 1919 et 1923), ceux de 1760 et de 1923 ont couvert des superficies respectives d'au moins 7264 et 3282 ha. Ces feux ont dévasté tous les types de dépôts, incendiant même des territoires inondés. Quatre autres feux ont affecté de plus petites surfaces, dans le territoire bordé par les lacs Duparquet et Bayard (figure 1). Sur tout le territoire, un seul feu non létal de 4,5 ha sur une crête rocheuse, en 1909, a été inventorié. Pour le secteur compris entre les lacs Duparquet et Bayard, Dansereau (1991) a calculé un cycle de feu de 135 années. L'auteur considère que le cycle de feu pour la portion ouest de ce territoire pourrait être du même ordre de grandeur, même si le faible nombre de feux ne permet pas son calcul.

Dans une étude plus spécifique au lac Duparquet, Bergeron (1991) a comparé le régime des feux des berges et des îles du lac. L'occurrence des feux est plus élevée sur les îles que sur les berges. Huit des 37 feux répertoriés sur les berges ont brûlé plus de 75% du territoire, tandis que les feux sur les îles ont couvert des surfaces variables mais relativement faibles. De plus, l'occurrence d'un feu sur une île est indépendante de celle d'autres îles ou berges, indiquant l'allumage *in situ*. Alors que les feux des berges sont généralement d'intensité létale aux arbres, environ la moitié des îles ont subi des feux non létaux, certaines îles en ayant subi plus de 5. Le cycle calculé pour la période d'avant 1870 pour les îles est significativement plus long que celui calculé pour les berges (74 ans et 63 ans respectivement) tandis que pour la période la plus récente, le cycle de feu des îles ne diffère pas de celui des berges, même s'il est légèrement plus long (112 ans comparativement à 99 ans). Les changements dans les cycles des feux observés depuis 1870 apparaissent être liés au réchauffement du climat suite à la fin du petit âge glaciaire (ca 1850).

Le tableau I résume les différences entre le régime des feux des deux unités de paysage. Ainsi, alors que l'intensité des feux dans l'unité terrestre est létale, l'intensité des feux sur les îles

est variable. La surface des feux sur les îles du lac est relativement faible résultant d'un allumage *in situ*. Sur l'unité terrestre, les feux ont de grandes surfaces et l'occurrence d'un feu dans un site n'est pas indépendante de celle à un autre site. De plus, l'occurrence de feu est plus élevée sur le lac que sur la terre ferme. Le cycle de feu est légèrement plus long sur le lac que sur la terre ferme, tout au moins pour la période précédant 1870.

Tableau I. Synthèse des différences entre les régimes des feux des deux unités de paysage.¹

	Unité de paysage terrestre	Unité de paysage insulaire
Distribution spatiale	- Allumage <i>in situ</i> et <i>ex situ</i> - Dépendance entre sites	- Allumage <i>in situ</i> - Indépendance entre sites
Occurrence	- Faible	- Elevée
Cycle	- Relativement plus court	- Relativement long
Surface	- Grande	- Faible
Intensité	- Létal	- Variable: de létal à non létal

¹ Données synthétisées des travaux de Bergeron (1991) et de Dansereau (1991).

3. MATERIEL ET METHODES

3.1. Echantillonnage

Vingt-cinq stations ont été sélectionnées en fonction de leur accessibilité, de la présence de données sur l'histoire de feux et parce qu'elles comportaient un minimum de 40 individus. Elles ont également été choisies afin de représenter le maximum de variabilité dans l'historique des feux, pour chacune des deux unités de paysage. Afin de rendre les deux unités de paysage comparables, les populations sont localisées uniquement sur site xérique, puisque la majorité des populations insulaires de pins gris se rencontraient dans ce type d'habitat. L'échantillonnage a eu lieu au cours des étés 1987 et 1988. Vingt quadrants centrés sur le point ont été utilisés pour déterminer la densité et la composition arborescente de chacune des stations (Cottam et Curtis 1956). Les deux pins gris les plus proches de chacun des points, dans des quadrants différents, pour un total de 40, ont été mesurés pour leur diamètre à hauteur de poitrine (DHP) et échantillonnés avec une sonde de Presler pour en déterminer l'âge⁵. A l'aide des structures d'âge et de l'historique des feux des populations, déterminés dans la présente étude ou dans d'autres études portant sur ce territoire (Bergeron et Gagnon 1987; Archambault 1990; Gagnon 1990; Bergeron et Brisson 1990; Bergeron 1991; Dansereau 1991; Dansereau et Bergeron 1992; tableau II), chacune des populations a été subdivisée en groupes d'individus provenant d'un type d'établissement particulier: les individus établis après feu et ceux établis en absence de feu. Le type d'établissement après feu est constitué des individus établis dans les 10 années suivant un feu. Cet intervalle de temps

⁵ Certaines îles ont été échantillonnées exhaustivement pour tous les pins gris, lorsque moins de 50 individus y étaient présents. De plus, la station 27 a été échantillonnée pour tous les pins gris présents sur l'île (N=245) dans le cadre d'une autre étude (Bergeron et Brisson 1990). Le sérotinisme de ces arbres a été évalué à la lunette d'approche et aucun n'a été coupé. De tous ces individus, 113 avaient un DHP supérieur à 10 cm. Parmi ces derniers, 24 individus ont été sélectionnés de façon aléatoire pour être inclus dans les analyses d'hétérogénéité et dans les modèles log-linéaires.

Tableau II. Description des populations échantillonnées et de leurs histoires de feux.

Population	Nombre d'individus		Unité de paysage	Histoire de feux ¹
	Total	DHP > 10 cm		
1	42	19	terrestre	F 1923
2	40	20	terrestre	F 1923
11	40	16	terrestre	F 1760
13	40	0	terrestre	F 1975
14	40	10	terrestre	F 1941
15	40	30	terrestre (berge)	F 1887
16	40	10	terrestre (berge)	F 1944
18	40	9	terrestre (berge)	F 1870
20	40	30	terrestre	F 1870
21	40	13	terrestre	F 1760
23	40	27	terrestre	F 1797
24	40	31	terrestre	F 1870, f 1909
25	40	14	terrestre	F 1919
26	40	27	terrestre	F 1870
3	40	20	insulaire (île)	F 1833, f 1928
5	45	20	insulaire (île)	F 1854, f 1880, f 1891
6	40	19	insulaire (île)	f 1847, F 1875
7	47	14	insulaire (île)	f 1819, F 1935
9	40	9	insulaire (île)	f 1845, F 1868, f 1892
10	40	22	insulaire (île)	f 1881, F 1900, f 1943
12	40	12	insulaire (île)	f 1745, f 1794, f 1882, F 1944
19	48	22	insulaire (île)	f 1795, f 1825, f 1829, f 1862, F 1905, f 1930, f 1949
22	40	20	insulaire (île)	f 1766, F 1840, f 1905, f 1911
27	245	113 ² (24)	insulaire (île)	F 1799, f 1849, f 1881, f 1901, f 1914
17	40	12	insulaire (péninsule)	F 1870

¹ F: feu létal; f: feu non létal;

² Pour les analyses log-linéaires et les tests d'hétérogénéité, 24 individus de cette station ont été sélectionnés aléatoirement.

a été sélectionné pour tenir compte de l'imprécision sur la datation de la naissance des individus due à l'utilisation de la sonde de Presler, de même que de la possibilité de régénération pendant les quelques années suivant un feu (Thomas et Wein 1985). Cette subdivision des populations en divers types d'établissement a été réalisée afin de pouvoir vérifier si le fait de s'établir après un feu favorise effectivement les individus à haut degré de sérotinisme, puisqu'ils devraient être majoritairement issus de tels parents. Par contre, lors d'établissement en absence de feu, les individus non sérotineux ou mixtes devraient être plus abondants, puisque dans ces circonstances, la régénération devrait être assurée principalement par des progéniteurs porteurs de cônes ouverts (non sérotineux ou mixtes). Dans les populations terrestres, à l'exception de la population 24 qui a subi un feu non léthal (tableau II), il n'y a donc que deux groupes d'individus possibles. Pour les stations insulaires toutefois, plusieurs groupes sont possibles. Par exemple, dans la population 3 où l'on a observé deux feux (en 1833 et en 1928; tableau II), les individus qui se sont installés après le feu de 1833, soit entre 1833 et 1843, sont considérés comme établis après un feu léthal, ceux nés entre 1844 et 1927, de même qu'après 1938 sont considérés comme établis en absence de feu et finalement, ceux qui se sont installés entre 1928 et 1938, se sont établis après un feu non léthal.

Dans chacun des types d'établissement, un nombre d'individus proportionnel au nombre total d'individus de chacun de ces groupes a été sélectionné aléatoirement, de façon à obtenir un total de dix individus. Ceux-ci ont été coupés ou émondés et échantillonnés sur les 50 derniers centimètres de chaque branche. Les nombres de cônes fermés et ouverts ont été déterminés par branche et par classe de maturité de cônes (en 4 classes: 1) cônes de 1 an, i.e. matures à la fin de l'été d'échantillonnage, 2) 2 ans, 3) 3 ans ou 4) 4 ans et plus; c.f. chapitre II). L'année de maturité des cônes a été définie en observant les cicatrices annuelles laissées par le bourgeon terminal. Pour les 30 autres individus de chacune des populations, les cônes fermés et ouverts par branche ont été dénombrés à l'aide de lunettes d'approche. Puisque l'ouverture des

cônes non sérotineux de l'année n'a lieu qu'à l'automne, ils ont été dénombrés séparément des cônes plus vieux, leur couleur brun-vert permettant de les distinguer (Neumann et al. 1964).

3.2. Analyses statistiques

Cinq classes de sérotinisme ont été définies: 1) non sérotineux (NS), 0% de cônes fermés; 2) quasi non sérotineux (QNS), 0,1 à 30%; 3) mixte (M), 30,1 à 70%; 4) quasi sérotineux (QS), 70,1 à 99% et 5) sérotineux (S), 100%. Cette classification tient compte de la possibilité d'erreur sur le pourcentage due à la variation inter individuelle du nombre de cônes total tout en conservant la variabilité observée pour ce caractère. De plus, cette subdivision des individus en classes permet d'atténuer l'effet significatif de la hauteur des branches sur l'ouverture des cônes (chapitre précédent)⁶. Compte tenu des résultats du chapitre précédent, les individus qui n'avaient pas la taille de 10 cm de DHP au moment de l'échantillonnage ont été exclus des analyses, ces individus étant susceptibles de ne pas avoir développé complètement leur degré de sérotinisme. La station 13 a donc été exclue des analyses, aucun de ses individus n'ayant une taille supérieure à 10 cm (tableau II).

3.2.1. Analyses préliminaires

Afin de minimiser l'effet de facteurs non contrôlés et de s'assurer que les différences observées pour le sérotinisme des individus reflétaient bien des différences dans les régimes des feux, des analyses préliminaires ont été effectuées. Puisque les individus les plus petits sont susceptibles d'être peu sérotineux, une analyse de variance (ANOVA) à deux critères de classification, soit l'unité de paysage et la classe de sérotinisme, a été effectuée pour vérifier que la distribution des individus selon leur DHP était comparable entre les deux unités de paysage et entre les cinq

⁶ De fait, la hauteur des branches n'ayant été déterminée que pour les individus coupés ou émondés, nous ne pouvions éliminer ce facteur sur au moins 75% des arbres échantillonnés.

classes de sérotoninisme. De plus, les répartitions des individus dans les différentes classes de sérotoninisme obtenues pour les deux ensembles de données ('arbres coupés' et ensemble complet) ont été comparées par un test de khi-carré. Pour les individus de l'ensemble des arbres coupés, les proportions de cônes fermés chez ceux âgés de 3 années ou moins ne sont pas différentes de celles des cônes de 1 an, dont le sérotoninisme a été déterminé en laboratoire (c.f. chapitre II, tableau VII). La proportion de cônes fermés de ces 3 années de maturité de cônes devrait correspondre au degré d'expression génétique du sérotoninisme de l'individu. La classe de sérotoninisme, pour cet ensemble de données ('arbre coupé') a donc été calculée en n'incluant que les cônes âgés de 3 années ou moins. Pour l'ensemble complet de données, la classe de sérotoninisme a été calculée avec tous les cônes sauf ceux qui sont devenus matures à la fin de la saison d'échantillonnage puisque ceux-ci, s'ils étaient non sérotonineux étaient susceptibles de ne pas être ouverts au moment de l'échantillonnage. De plus, afin de vérifier que la taille des individus n'avait pas de lien avec leur degré de sérotoninisme une fois les arbres de moins de 10 cm de DHP exclus des données, des corrélations non paramétriques de Spearman entre la proportion de cônes fermés (PCF) et le DHP, de même qu'entre la classe de sérotoninisme et le DHP, ont été calculées.

3.2.2. Comparaison de la répartition des individus dans les classes de sérotoninisme selon le type d'établissement

Quatre types d'établissement ont été comparés: 1) les individus établis après un feu létal (≤ 10 ans après un feu létal), 2) les individus établis en absence de feu mais après l'occurrence d'un feu létal (> 10 ans après un feu létal), 3) les individus établis après un feu non létal (≤ 10 ans après un feu non létal) et 4) les individus établis en absence de feu mais suite à un feu non létal (> 10 ans après un feu non létal). Un test de khi-carré de Wilks (G^2 ; *likelihood ratio chi-square*) a été utilisé pour comparer les répartitions des individus dans les différentes classes de sérotoninisme selon le type d'établissement. La composante du khi-carré de Pearson a été choisie comme une mesure d'écart entre les

fréquences observées et les valeurs attendues pour chacune des cellules des tableaux de contingence (Legendre et Legendre 1984). Cette statistique est distribuée comme un khi-carré; sa signification peut donc être testée (Legendre et Legendre 1984).

3.2.3. Hétérogénéité entre les stations

Les analyses suivantes avaient pour but de déterminer si la complexité plus grande du régime des feux du lac engendrait une hétérogénéité plus élevée entre les stations, dans leur répartition des individus dans les différentes classes de sérotoninisme, qu'entre celles de la terre ferme. L'hétérogénéité dans les fréquences d'individus dans les classes de sérotoninisme entre les stations a été testée avec des tests de khi-carré de Wilks (G^2). Ce type de khi-carré, complètement additif, a permis de vérifier si l'hétérogénéité entre les stations se situait entre les stations à l'intérieur de la même unité de paysage ou encore entre les deux unités de paysage. Dans ce cas particulier, trois khi-carrés sont calculés. Le khi-carré global est calculé à partir des fréquences de toutes les stations. Le tableau à deux dimensions comporte les cinq classes de sérotoninisme et les 24 stations. Ce même khi-carré est décomposé par unité de paysage. Le khi-carré testant l'hétérogénéité entre les unités de paysage utilise les fréquences globales de chacune des unités de paysage, en faisant abstraction de la station (Sokal et Rohlf 1981). Les composantes du khi-carré de Pearson ont été utilisées comme une mesure d'écart entre les fréquences observées et les valeurs attendues pour chacune des cellules des tableaux de contingence (Legendre et Legendre 1984).

Le type d'établissement est susceptible d'affecter le sérotoninisme des individus puisque, par exemple, en absence de feu, la régénération devrait être assurée principalement à partir de parents non sérotonineux (Perry et Lotan 1979; Muir et Lotan 1985a). Le temps écoulé depuis le feu ayant initié la population de pin gris (*stand-initiating fire*) est donc susceptible d'affecter la répartition des individus dans les types d'établissement puisque, plus cet

intervalle aura été long, plus les chances d'établissement en absence de feu seront grandes. En tenant compte de l'historique des feux des 24 stations (station 13 exclue), trois grandes périodes d'initiation des populations ont été déterminées selon l'année d'occurrence du feu ayant initié la population (*stand-initiating fire*): deux périodes d'environ 100 années chacune, soit de 1887 à 1944, de 1797 à 1888 et finalement, la période de 1760. Les mêmes tests ont été utilisés pour chacune des unités de paysage, afin de déterminer si la période d'initiation et/ou l'occurrence de feux non létaux engendraient de l'hétérogénéité entre les stations. Finalement, pour les modèles log-linéaires subséquents, lorsqu'un groupe de stations était jugé homogène, leurs individus étaient groupés sans tenir compte de leur station d'origine, de sorte qu'en ayant suffisamment d'individus dans les différentes cases du tableau, l'estimation des différents paramètres des modèles était plus précise.

3.2.4. Modèles log-linéaires

Les modèles log-linéaires constituent la contre-partie pour les descripteurs discrets, des modèles linéaires tels la régression et l'analyse de variance pour des variables continues (Bishop et al. 1975; Sokal et Rohlf 1981). Puisque la principale variable d'intérêt, la classe de sérotinisme des individus de même que les variables potentiellement explicatives comme la période d'initiation, le type d'établissement et l'unité de paysage étaient des variables semi-quantitatives ou discrètes, ces modèles sont appropriés à l'analyse de nos données. De plus, ce type d'analyse, qui utilise les fréquences d'individus, permet de vérifier si la sélection directe qui affecte le degré de sérotinisme des individus, se répercute à des échelles supérieures telles les unités de paysage. Ces analyses ont été utilisées sans faire la distinction entre variables dépendantes et variables indépendantes.

3.2.4.1. Rappel théorique

Pour un tableau de contingence à deux variables, soit le sérotinisme, A, avec i modalités et l'unité de paysage, B avec j modalités, par analogie aux analyses de variance, le modèle peut s'écrire de la façon suivante:

$$\ln F_{ij} = \mu + \pi_i + \pi_j + \pi_{ij}$$

où F_{ij} est la fréquence attendue dans les modalités i et j du sérotinisme et de l'unité de paysage respectivement, μ est la moyenne des logarithmes des fréquences observées, π_i et π_j sont les effets simples des catégories i et j des variables A, sérotinisme et B, unité de paysage, respectivement. Le terme qui exprime la dépendance entre la classe i du facteur sérotinisme et la modalité j du facteur unité de paysage est π_{ij} (Bishop *et al.* 1975; Legendre et Legendre 1984). De fait, dans un tableau de contingence à deux variables, le test de khi-carré vise à montrer que le terme π_{ij} est nul. On peut aisément calculer les paramètres π_i , π_j et π_{ij} . Par exemple, le paramètre π_i pour la modalité QNS de la variable sérotinisme sera l'écart entre la moyenne générale des logarithmes des fréquences, μ , et la moyenne des logarithmes des fréquences observées pour cette classe de sérotinisme dans toutes les modalités de la variable unité de paysage. Il en va de même pour tous les paramètres des effets simples de toutes les variables. Le paramètre π_{ij} indique la différence entre la somme des effets simples des variables, sérotinisme et unité de paysage, et leurs effets combinés. Il s'agit donc de la différence entre le logarithme de la fréquence observée dans une cellule particulière et celle prévue en utilisant les paramètres calculés pour la colonne et la ligne de la cellule. Les différents paramètres (π) calculés peuvent être standardisés en faisant le ratio entre le paramètre et son écart-type (Bishop *et al.* 1975). Ce ratio a une distribution normale avec une moyenne de 0 et un écart-type de 1, et il peut être comparé à la valeur théorique z de 1,96 à un seuil de probabilité de 0,05, en valeur absolue. Ce ratio permet de définir si le paramètre diffère de façon significative de la valeur 0 (Norusis 1985). Toutefois, le problème des comparaisons multiples est rencontré puisque les paramètres ne sont pas indépendants les uns des autres.

On peut également définir des modèles à plus de deux variables. Par exemple, un modèle à trois dimensions se définit donc comme suit:

$$\ln F_{ijk} = \mu + \pi_i + \pi_j + \pi_k + \pi_{ij} + \pi_{ik} + \pi_{jk} + \pi_{ijk}$$

Pour ces modèles à plus de deux variables, les interactions sont analysées par une hiérarchie de modèles. A l'exception de l'interaction la plus complexe, (i.e. de plus haut degré: interaction triple dans un modèle à 3 critères), il faut habituellement construire deux modèles pour tester l'effet d'un terme particulier: un modèle qui contient le terme d'intérêt et un qui l'exclut. La différence entre les khi-carrés des deux modèles indique l'effet du terme éliminé (Bishop et al. 1975). La première étape, dans un modèle à trois critères est de tester l'interaction triple. Si cette interaction est significative, il n'est pas nécessaire de construire des modèles plus simples puisque ce modèle indiquerait que l'interaction entre deux facteurs dépend de la catégorie du troisième. On construira alors des tableaux à deux dimensions pour chacune des catégories du troisième facteur. Si, par contre, cette interaction s'avère nulle, il serait alors de mise de tester s'il existe une dépendance significative entre chacune des paires de facteurs, en excluant tour à tour un des termes d'interaction double. Finalement, le degré de concordance entre le modèle et les données est indiqué par un khi-carré; plus sa probabilité est élevée, plus le modèle s'ajuste adéquatement aux données (Bishop et al. 1975; Norusis 1985).

3.2.4.2. Utilisation des modèles

Des modèles log-linéaires à trois variables ont été utilisés pour déterminer les effets simples et combinés de la période d'initiation et du type d'établissement sur la classe de sérotinisme, par unité de paysage. De plus, ces modèles ont permis de tester les effets simples et combinés de la période d'initiation, du type d'établissement et de l'unité de paysage sur la répartition des individus dans les classes de sérotinisme. Puisqu'une hiérarchie de modèles log-linéaires à 4 dimensions représente une possibilité de 113 modèles différents, nous avons adopté l'approche suggérée par

Bishop *et al.* (1975) pour sélectionner le modèle le plus parcimonieux, qui s'ajuste adéquatement aux données. Il s'agit d'éliminer tour à tour toutes les interactions du même ordre et de vérifier si le modèle s'ajuste toujours aux données. Le modèle à sélectionner par la suite se situe entre deux niveaux, soit entre le niveau où le modèle s'ajuste et le niveau où le modèle est inadéquat. Les différents paramètres et leurs écarts-types, sous le meilleur modèle, ont été calculés. Les paramètres standardisés ont été comparés à la valeur z . Les analyses log-linéaires et les tests de khi-carré ont été réalisés avec le logiciel SAS (SAS Institute 1985) tandis que les composantes du khi-carré de Pearson et la standardisation des paramètres ont été calculées à la main.

4. RESULTATS

4.1. Analyses préliminaires

4.1.1. Comparaison de la distribution des DHP des individus selon la classe de sérotoninisme et l'unité de paysage

L'analyse de variance révèle d'abord qu'il n'y a pas d'interaction significative entre l'unité de paysage et le degré de sérotoninisme sur le DHP moyen des individus (tableau III). De plus, la taille des arbres ne diffère pas selon l'unité de paysage. L'effet hautement significatif de la classe de sérotoninisme sur le DHP moyen est dû à des différences entre la classe de sérotoninisme QS et les classes S et NS (tableau III). Il est possible qu'une partie des individus dans la classe NS soient des individus ayant des DHP supérieurs à 10 cm mais qui n'ont pas encore développé le caractère sérotonineux parce qu'ils sont jeunes. Cependant, les résultats du chapitre II nous permettent de penser qu'en éliminant les individus de moins de 10 cm de nos analyses, nous avons éliminé ce facteur. De plus, il n'y a pas de différence significative entre les classes S et NS dans leur DHP et les résultats indiquent que les tendances sont les mêmes entre les deux unités de paysage. Nous pourrions donc considérer que les différences trouvées ultérieurement ne reflètent pas simplement des différences dans la répartition des tailles. Finalement, les corrélations de Spearman indiquent qu'après avoir éliminé les individus de 10 cm de DHP ou moins, il n'y a pas de lien entre la taille des individus et leur degré de sérotoninisme (DHP-PCF $r_s = 0,0467$ $p = 0,279$; DHP-classe de sérotoninisme $r_s = 0,0379$, $p = 0,380$).

Tableau III. Analyse de variance à 2 critères (classe de sérotoninisme et unité de paysage) sur le DHP des individus.

Effet	d.l.	SC ¹	F	p
Sérotoninisme	4	732,09	5,87	0,001
Unité de paysage	1	94,87	3,04	0,082
Interaction	4	292,23	2,34	0,054
Erreur	537	18283,52		

Comparaison de moyennes (DHP en cm)

Classe de sérotoninisme	Unité de paysage		Moyenne
	Terrestre	Insulaire	
NS	15,0	14,1	14,4 a
QNS	16,7	16,0	16,2 ab
M	15,1	17,9	16,8 ab
QS	16,7	20,4	18,6 bc
S	15,7	16,8	16,1 a
Moyenne	16,1 a	18,3 a	17,3

¹ SC: somme des carrés.

² Seules les différences entre les moyennes des facteurs simples ont été testées. Les moyennes qui diffèrent à $p \leq 0,05$ selon un test de Bonferroni sont suivies de lettres différentes.

4.1.2. Comparaison des deux ensembles de données

Afin de vérifier que l'estimation du sérotinisme à l'aide de lunettes d'approche n'induisait pas un biais dans les données, nous avons comparé les distributions de fréquences dans les classes de sérotinisme des deux ensembles de données (soit le sous-ensemble d'arbres coupés et l'ensemble de tous les arbres) par unité de paysage. La figure 2 présente les distributions des deux ensembles de données selon les cinq classes de sérotinisme, par unité de paysage et globalement. Les deux ensembles de données ne diffèrent pas significativement et ce, pour les deux unités de paysage de même que lorsque les unités sont confondues (tableau IV). Ces résultats nous autorisent donc à utiliser l'ensemble complet des données dans les analyses subséquentes, augmentant ainsi les effectifs. De plus, puisqu'il n'y a pas de différence entre la proportion de cônes sérotineux chez ceux de 1 an, soumis à des températures contrôlées, et la proportion globale chez les cônes plus vieux (chapitre II: tableau V), nous pouvons considérer que la classe de sérotinisme estimée reflète assez fidèlement le degré de sérotinisme génétique des individus.

4.2. **Effet du type d'établissement sur la répartition des individus dans les classes de sérotinisme**

Le tableau V montre la répartition du nombre d'individus dans les différents types d'établissement par station avec leur DHP et leur pourcentage de cônes fermés (PCF) moyens. Fait à remarquer, les DHP moyens diffèrent peu d'un type d'établissement à l'autre. Puisqu'une seule station terrestre (#24) possède des représentants dans les types d'établissement qui suivent un feu non létal, le nombre d'individus échantillonnés dans chacun des types d'établissement diffère considérablement entre les deux unités de paysage.

Figure 2. Comparaison des fréquences relatives d'individus dans les classes de sérotinisme entre les deux ensembles de données, globalement et par unité de paysage.

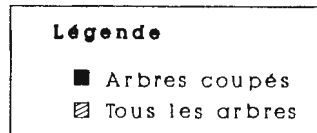
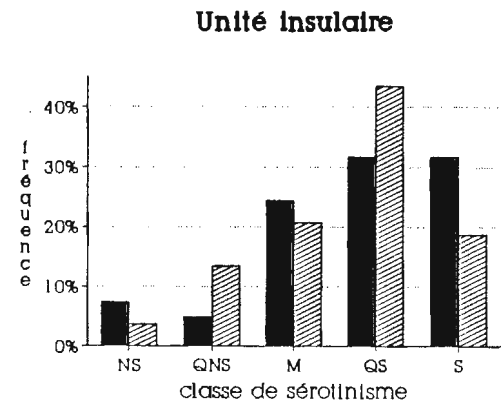
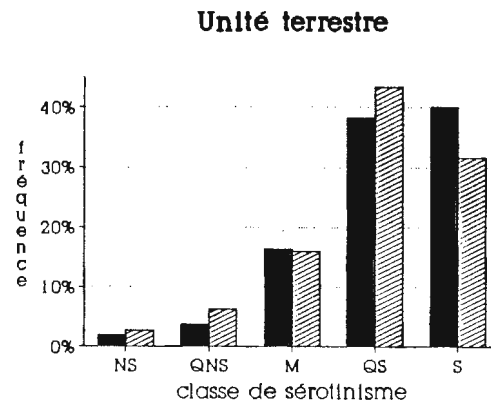
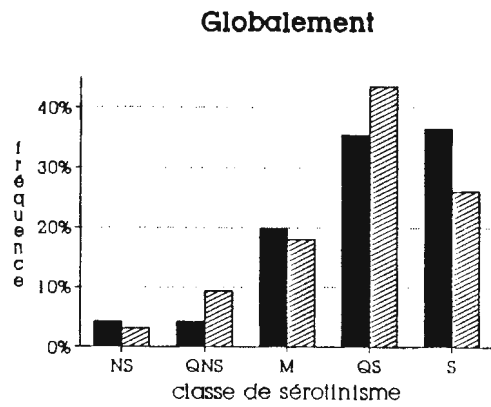


Tableau IV. Comparaison des fréquences d'individus dans les classes de sérotoninisme des deux ensembles de données (arbres coupés et ensemble complet), globalement et par unité de paysage.

	G²	d.l.	p
Global	7,48	4	0,113
Terrestre	1,97	4	0,742
Insulaire	7,39	4	0,113

Tableau V. Effectifs (N), diamètre à hauteur de poitrine (DHP) moyen et pourcentage de cônes fermés (PCF) moyen dans les 4 types d'établissement, par station, par période d'initiation et par unité de paysage.

Station	FEU LETAL						FEU NON LETAL					
	Après feu			Absence de feu			Après feu			Absence de feu		
	N	DHP	PCF	N	DHP	PCF	N	DHP	PCF	N	DHP	PCF
TERRESTRE												
1760												
11	6	21.2	69	10	17.3	62						
21	1	19.0	29	12	16.8	57						
1797-1887												
15	24	18.7	84	6	16.2	86						
18	6	14.6	73	3	17.4	95						
20	10	16.3	79	20	13.7	88						
23	8	21.0	83	19	15.7	82						
24	6	16.7	78	1	11.0	100	18	15.5	79	6	19.2	67
26	13	16.8	87	14	15.1	84						
1888-1944												
1	16	13.2	89	3	10.7	47						
2	17	15.6	94	3	13.1	64						
14	9	14.5	87	1	14.2	94						
16	5	16.6	70	5	14.0	87						
25	7	17.1	81	7	16.3	63						
Moyenne	128	16.8	83	104	15.2	77	18	15.5	79	6	19.2	67
INSULAIRE												
1797-1887												
3	10	20.8	75	5	19.5	84	1	13.1	30	4	21.7	78
5	1	29.5	19	2	28.4	72	3	14.9	47	13	15.2	49
9	1	12.7	100				3	19.2	66	5	15.6	53
22							3	13.9	71	17	24.3	80
27							9	20.8	58	15	17.0	62
6	13	21.5	82	6	19.2	81						
17	3	22.7	69	9	15.8	53						
1888-1944												
10	9	15.1	83	11	15.3	50	1	23.8	83	1	19.4	100
19	5	17.0	90	8	15.3	54	8	13.9	79	1	38.0	4
7	5	12.4	89	9	21.4	89						
12	10	14.4	93	2	10.5	26						
Moyenne	57	17.9	83	52	17.6	64	28	17.1	66	56	19.4	64

La répartition des individus dans les classes de sérotoninisme diffère de manière très hautement significative entre les 4 types d'établissement (tableau VI A). Les composantes du khi-carré de Pearson montrent que parmi les individus établis après un feu létal, des déficiences dans les classes NS, QNS et M sont observées et compensées par un excès d'individus QS (tableau VI B; figure 3). Dans le type d'établissement en absence de feu mais après l'occurrence d'un feu létal, des excès dans les classes NS et S sont rencontrés, au détriment des individus M et QS. Les individus qui se sont établis après un feu non létal sont en excès dans la classe QNS. Finalement, parmi les individus établis en absence de feu mais après un feu non létal, des déficiences sont observées dans les classes QS et S, en faveur d'excès dans les classes QNS et M.

4.3. Variabilité dans le sérotoninisme entre les stations

4.3.1. Globalement

Les résultats testant l'homogénéité de la répartition des individus dans les cinq classes de sérotoninisme entre les 24 stations montrent que celles-ci sont hétérogènes, de façon très hautement significative (tableau VII A). Trois tests planifiés ont permis de déterminer à quel niveau cette hétérogénéité était répartie: entre les stations à l'intérieur de chacune des unités de paysage ou encore entre les unités de paysage. Les tests révèlent qu'il y a des différences entre les stations d'une même unité de paysage: l'hétérogénéité est significative dans l'unité terrestre tandis qu'elle est hautement significative dans l'unité insulaire (tableau VII A). Une différence hautement significative est de plus observée entre les unités de paysage. Cette différence est principalement due à un excès significatif d'individus QNS et à une déficience significative d'individus S dans l'unité insulaire comparativement à la terre ferme (figure 4; tableau VII B), résultats qui vont dans le sens de nos hypothèses de départ.

Tableau VI. Hétérogénéité entre les différents types d'établissement dans la répartition des individus dans les classes de sérotoninisme: A) Khi-carré de Wilks (G^2); B) Composantes du khi-carré de Pearson entre les classes de sérotoninisme et les 4 types d'établissement.

A)

Effet	G^2	d.l.	p
Inter types d'établissement	46,58	12	0,000

B)

	Feu létal		Feu non létal	
	Après feu	Absence feu	Après feu	Absence feu
NS ¹	-2,402	2,278	-0,363	0,048
QNS	-1,756	0,368	1,300	<u>1,329</u>
M	-1,103	-1,158	0,938	2,935
QS	1,970	-1,063	-0,666	-1,142
S	0,258	1,153	-0,574	-1,780

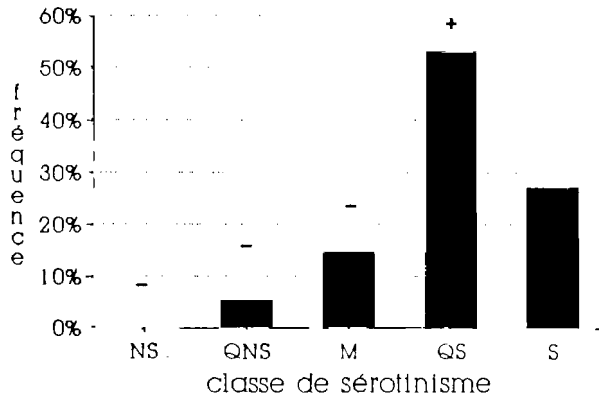
¹ Les valeurs en italique indiquent une probabilité inférieure 0,05, celles soulignées, une probabilité inférieure à 0,01, celles en caractère gras, une probabilité inférieure à 0,001.

Figure 3. Comparaison des fréquences relatives d'individus par classe de sérotoninisme entre les quatre types d'établissement.

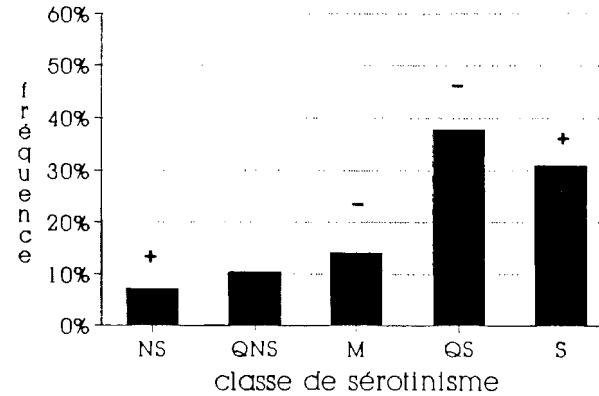
Légende: **+** cases où les composantes du khi-carré de Pearson indiquent des excès significatifs;
- cases où les composantes du khi-carré de Pearson indiquent des déficiences significatives (Voir tableau VI B).

FEU LETAL

Après feu
(n = 185)

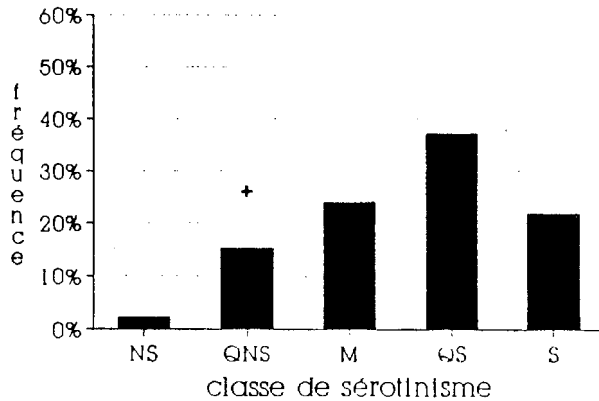


Absence de feu
(n = 156)



FEU NON LETAL

Après feu
(n = 46)



Absence de feu
(n = 62)

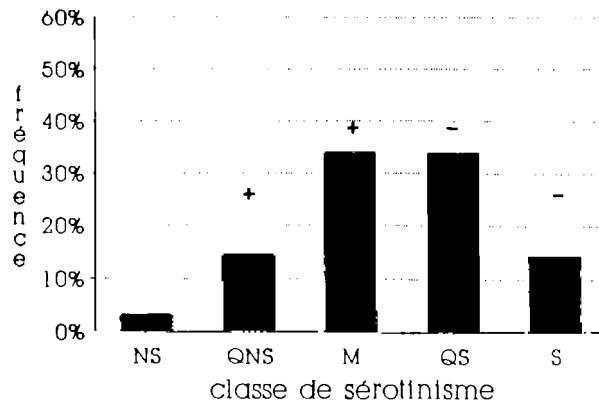


Tableau VII. Hétérogénéité entre les stations dans la répartition des individus dans les classes de sérotinisme, par unité de paysage et entre les unités de paysage: A) Décomposition des khi-carrés de Wilks (G^2); B) Composantes du khi-carré de Pearson entre les classes de sérotinisme et les deux unités de paysage.

A)

Effet	G^2	d.l.	p
Global	156,22	92	0,000
Intra unité de paysage			
Terrestre	72,04	48	0,014
Insulaire	69,12	40	0,003
Inter unités de paysage	15,06	4	0,005

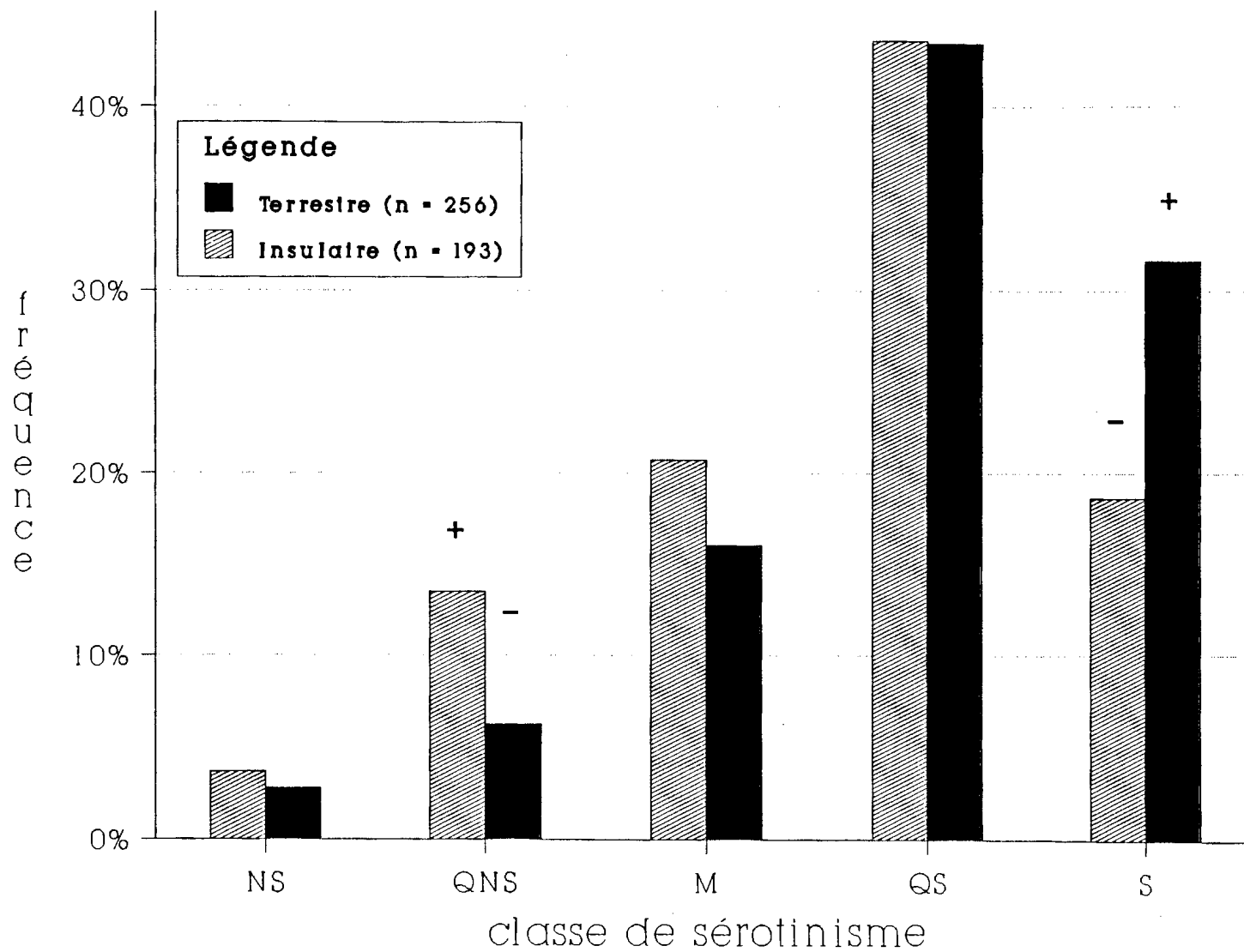
B)

	Terrestre	Insulaire
NS ¹	-0,348	0,400
QNS	-1,624	1,870
M	-0,765	0,878
QS	-0,001	0,000
S	1,750	-2,015

¹ Les valeurs en caractère gras indiquent une probabilité inférieure à 0,001.

Figure 4. Comparaison des fréquences relatives d'individus par classe de sérotoninisme entre les deux unités de paysages.

Légende: **+** cases où les composantes du khi-carré de Pearson indiquent des excès significatifs;
- cases où les composantes du khi-carré de Pearson indiquent des déficiences significatives (Voir tableau VII B).



4.3.2. Unité de paysage terrestre

Les stations, à l'intérieur d'une même période d'initiation peuvent être considérées homogènes (tableau VIII A). L'hétérogénéité significative entre les stations de l'unité terrestre est attribuable aux différences entre les trois périodes d'initiation des stations. Les individus de la période de 1760 affichent des excès significatifs dans les classes NS et QNS (tableau VIII B; figure 5). La période d'initiation de 1797-1887 affiche un excès significatif d'individus M de même qu'une déficience d'individus NS tandis que la période récente montre une déficience significative d'individus M et un excès significatif d'individus QS (tableau VIII B; figure 5). Ces résultats indiquent donc une tendance vers l'augmentation du nombre d'individus faiblement sérotonineux avec l'âge des forêts (figure 5; tableau VIII B).

4.3.3. Unité de paysage insulaire

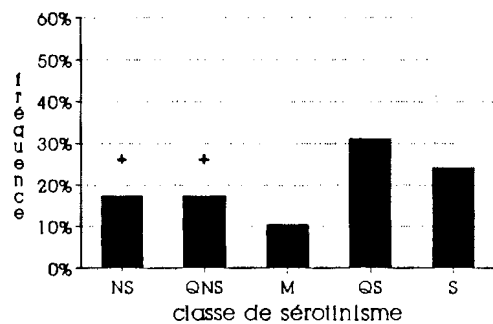
Deux facteurs historiques principaux peuvent avoir engendré l'hétérogénéité significative entre les stations dans la distribution des individus dans les classes de sérotoninisme: la période d'initiation de la forêt et l'occurrence ou non de feux non létaux depuis l'initiation de la station. En ce qui concerne l'effet de la période d'initiation, les stations sont hétérogènes seulement pour la période de 1797-1887 (tableau IX A). De plus, il n'y a pas de différence entre les deux périodes d'initiation (tableau IX A; figure 6 A).

Les stations ayant subi un feu létaux pour dernier feu sont tout juste hétérogènes tandis que celles affectées d'un ou de plusieurs feux non létaux depuis leur initiation sont homogènes (tableau IX A). Par contre, il y a une hétérogénéité hautement significative entre les stations selon l'occurrence ou non de feux non létaux après le feu initiateur de la population (tableau IX A). Il ressort que l'occurrence d'un feu non létaux après l'initiation de la population affecte la répartition des individus dans les

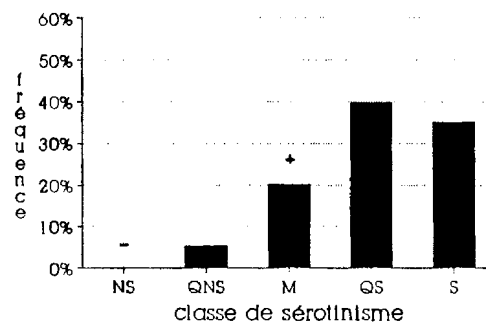
Figure 5. Comparaison des fréquences relatives d'individus dans les classes de sérotoninisme entre les trois périodes d'initiation pour l'unité de paysage terrestre.

Légende: **+** cases où les composantes du khi-carré de Pearson indiquent des excès significatifs;
- cases où les composantes du khi-carré de Pearson indiquent des déficiences significatives (Voir tableau VIII B).

1760
(n = 29)



1797-1887
(n = 154)



1888-1944
(n = 73)

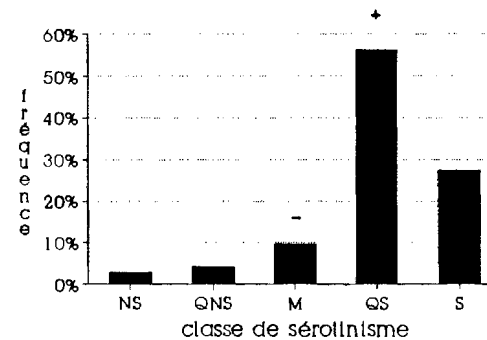


Tableau VIII. Hétérogénéité entre les stations dans la répartition des individus dans les classes de sérotinisme, par période d'initiation et entre les périodes d'initiation pour l'unité de paysage terrestre: A) Décomposition des khi-carrés de Wilks (G^2); B) Composantes du khi-carré de Pearson entre les classes de sérotinisme et les trois périodes d'initiation.

A)

Effet	G^2	d.l.	p
Global	72,04	48	0,014
Intra période d'initiation			
1760	7,96	4	0,093
1797-1887	17,44	15 ¹	0,293
1888-1944	13,47	16	0,638
Inter périodes d'initiation			
	33,18	8	0,000

¹ Aucune des stations n'avait d'individus dans la classe NS.

B)

	1760	1797- 1887	1888- 1944
NS ²	4,724	-2,052	-0,003
QNS	2,368	-0,524	-0,732
M	-0,763	<u>1,277</u>	-1,372
QS	-1,008	-0,706	1,662
S	-0,718	-0,756	-0,644

² Les valeurs soulignées indiquent une probabilité inférieure à 0,01, celles en caractères gras, inférieure à 0,001.

Tableau IX. Hétérogénéité entre les stations dans la répartition des individus dans les classes de sérotinisme, pour l'unité de paysage insulaire: A) Décomposition des khi-carrés de Wilks (G^2), par période d'initiation et par type de dernier feu; B) Composantes du khi-carré de Pearson pour le tableau comparant les types de dernier feu et C) Hétérogénéité entre les stations par période d'initiation-type de dernier feu.

Effet	G^2	d.l.	p
A)			
Global	69,12	40	0,003
Intra période d'initiation			
1797-1887	47,98	24	0,003
1888-1944	16,98	12	0,150
Inter périodes d'initiation	4,16	4	0,385
Intra type de feu			
Sans feu non létal	21,13	12	0,049
Avec feu non létal	34,51	24	0,076
Inter types de feu	13,48	4	0,009

B)

	Sans feu non létal	Avec feux non létaux
NS ¹	-0,742	0,481
QNS	-0,245	0,159
M	-2,273	1,472
QS	<u>1,243</u>	-0,805
S	<u>1,033</u>	-0,669

¹ Les valeurs soulignées indiquent une probabilité inférieure à 0,01, celles en caractères gras, inférieure à 0,001.

C)

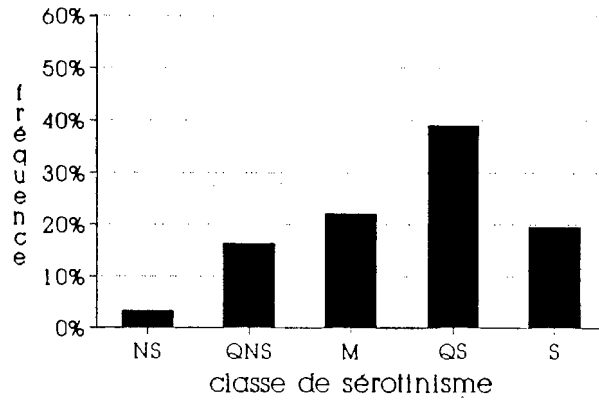
	G^2	d.l.	p
1797-1887			
Sans feu non létal	6,33	4	0,176
Avec feux non létaux	27,35	16	0,038
1888-1944			
Sans feu non létal	2,39	3	0,496
Avec feux non létaux	4,98	4	0,290

Figure 6. Comparaison des fréquences relatives d'individus dans les classes de sérotoninisme pour l'unité de paysage insulaire: A) entre les deux périodes d'initiation; B) selon l'occurrence ou non de feux non létaux depuis l'initiation.

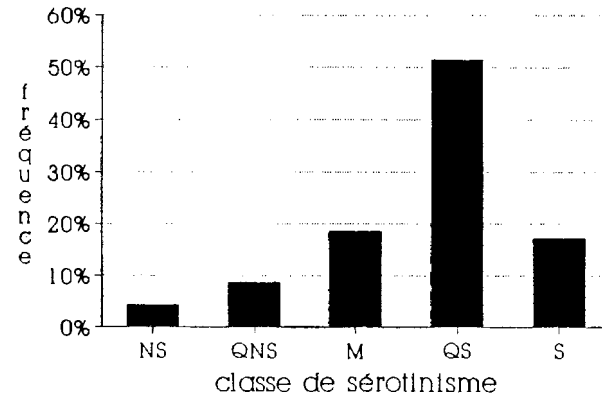
Légende: **+** cases où les composantes du khi-carré de Pearson indiquent des excès significatifs;
- cases où les composantes du khi-carré de Pearson indiquent des déficiences significatives (Voir tableau IX B).

A)

1797-1887
(n = 123)

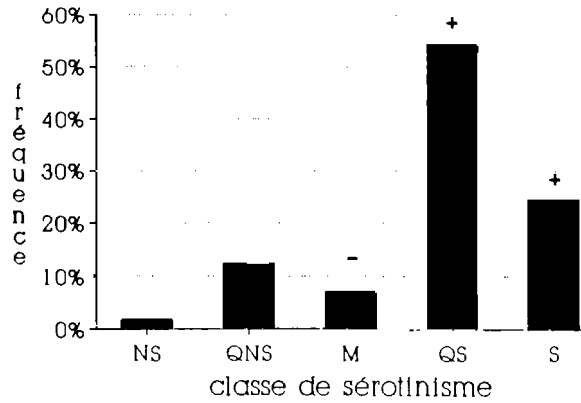


1888-1944
(n = 70)

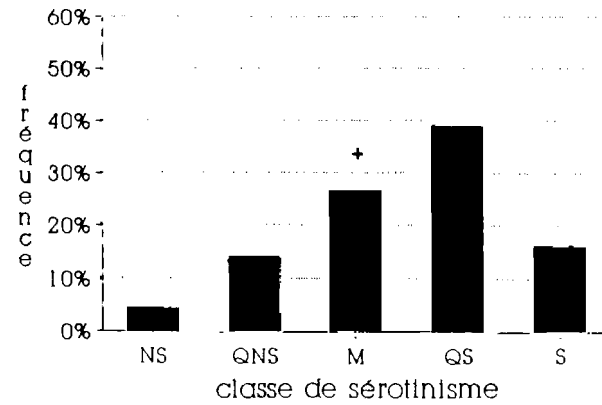


B)

Sans feu
(n = 57)



Avec feux
(n = 136)



classes de sérotoninisme, particulièrement en favorisant les individus mixtes (tableau IX B; figure 6 B).

Ces résultats suggèrent une interaction entre la période d'initiation et l'occurrence d'un feu non léthal depuis l'initiation sur la répartition des individus dans les classes de sérotoninisme. Puisque 3 des 4 groupes de stations (période d'initiation-occurrence de feux non létaux) peuvent être considérés homogènes et que le quatrième groupe est tout juste hétérogène (tableau IX C), une hiérarchie de modèles log-linéaires a été établie avec ces deux facteurs, soit la période d'initiation et l'occurrence de feux après l'initiation de la population. Le premier modèle ne s'ajuste pas aux données, indiquant effectivement une interaction entre la période d'initiation et l'occurrence de feux après l'initiation sur la classe de sérotoninisme (tableau X A). Nous avons décomposé en deux tableaux de contingence à deux dimensions pour chacun des facteurs afin de déterminer où se situait l'interaction. On trouve des différences dans la répartition des individus selon leur classe de sérotoninisme entre ceux provenant de stations sans feu non léthal et ceux provenant de celles en ayant subi, et ce, pour les deux périodes d'initiation (tableau X B). La différence est hautement significative pour la période d'initiation de 1797-1887. Cette différence est due à un excès d'individus S et à une déficience d'individus M parmi ceux issus de stations sans feu non léthal depuis leur initiation (tableau X D; figure 7). Pour la période plus récente, la différence entre le groupe ayant subi des feux non létaux après l'initiation et celui n'en ayant pas subi est significative (tableau VIII B). La différence est liée à un excès significatif d'individus QS de même qu'à une déficience d'individus NS parmi ceux qui n'ont pas subi de feu non léthal depuis leur initiation (tableau X D; figure 6).

Tableau X.

Modèles log-linéaires pour l'unité insulaire entre les classes de sérotoninisme, les périodes d'initiation et l'occurrence ou non d'un feu non léthal depuis l'initiation: A) Interaction triple; B) Décomposition du khi-carré de Wilks testant l'indépendance entre la classe de sérotoninisme et l'occurrence de feux depuis l'initiation, par période d'initiation; C) Décomposition du khi-carré de Wilks testant l'indépendance entre la classe de sérotoninisme et la période d'initiation, par occurrence de feux depuis l'initiation; D) Composantes du khi-carré de Pearson pour les deux tests d'indépendance entre la classe de sérotoninisme et l'occurrence de feux depuis l'initiation; E) Composantes du khi-carré de Pearson pour le test d'indépendance entre la classe de sérotoninisme et la période d'initiation, pour les individus provenant de stations sans feu depuis l'initiation.

		G ²	d.l.	p	
A)	[SIF] ¹	10,91	4	0,028	
B)					
	1797-1887	14,31	4	0,006	
	1888-1944	9,62	4	0,047	
C)					
	Sans feu non léthal	12,41	4	0,015	
	Avec feux non létaux	2,19	4	0,701	
D)					
		1797-1887	1888-1944		
		Sans feu non léthal	Avec feu non létaux	Sans feu non léthal	
		Avec feu non létaux		Avec feu non létaux	
	NS	-0,007 ²	0,004	-1,056	0,811
	QNS	0,427	-0,248	-0,823	0,633
	M	-2,225	1,292	-0,832	0,640
	QS	-0,283	0,017	1,539	-1,183
	S	2,013	-1,168	-0,690	0,531

Tableau X. (suite)

E)

Sans feu non létal

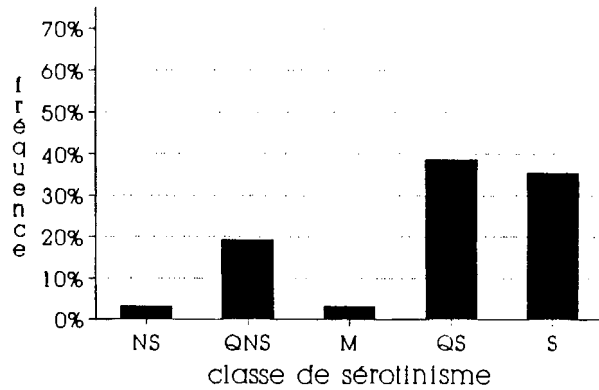
	1797- 1887	1888- 1944
NS	0,618	-0,675
QNS	1,124	<u>-1,227</u>
M	-0,797	<u>0,870</u>
QS	<u>-1,184</u>	<u>1,292</u>
S	<u>1,227</u>	<u>-1,340</u>

¹ [SIF]: Interaction nulle; S: classe de sérotinisme; I: période d'initiation; F: occurrence de feux non létaux depuis l'initiation.

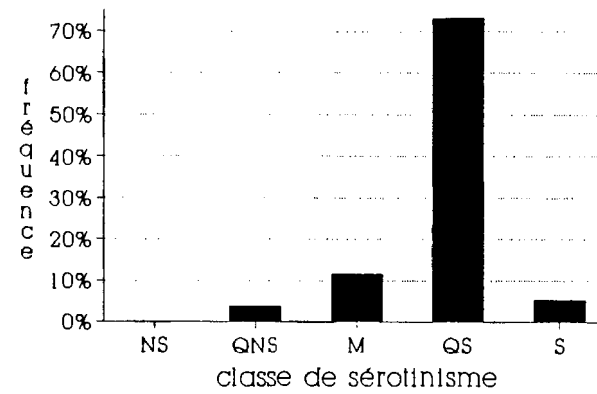
² Les valeurs soulignées indiquent une probabilité inférieure à 0,01, celles en caractères gras, inférieure à 0,001.

Figure 7. Comparaison des fréquences relatives d'individus dans les classes de sérotinisme pour l'unité de paysage insulaire par période d'initiation selon l'occurrence de feux non létaux.

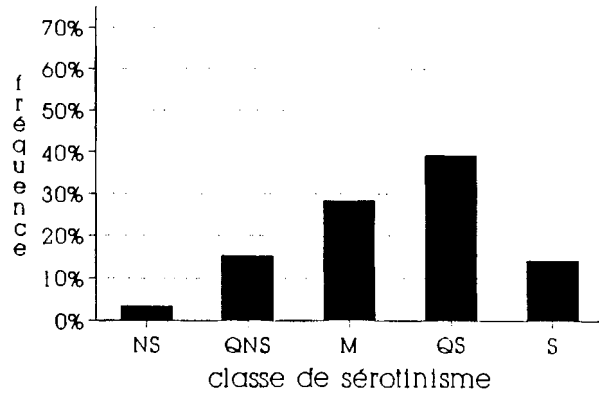
1797-1887, Sans feu
(n = 31)



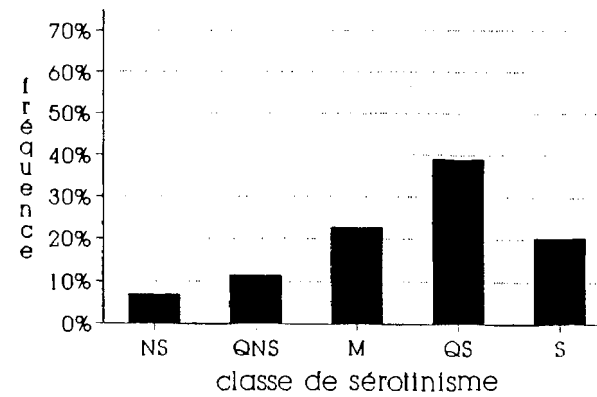
1888-1944, Sans feu
(n = 26)



1797-1887, Avec feu
(n = 92)



1888-1944, Avec feu
(n = 44)



Quand on compare les périodes d'initiation pour les individus provenant de stations n'ayant pas subi de feu non létal depuis leur initiation, on trouve une répartition significativement différente entre les deux périodes d'initiation (tableau X C). Cette différence réside principalement dans des déficiences significatives d'individus QNS et S de même qu'un excès d'individus QS parmi ceux provenant de stations plus jeunes (tableau X E; figure 7). Les individus qui proviennent de stations ayant subi des feux non létaux sont répartis de façon homogène dans les deux périodes d'initiation (tableau X C; figure 7).

Les résultats montrent, d'une part que l'interaction est principalement attribuable au fait que la différence entre les deux périodes d'initiation s'observe seulement pour les individus qui proviennent de stations sans feu depuis le feu initiateur. D'autre part, ils montrent également qu'il y a une différence dans la répartition des individus dans les classes de sérotoninisme selon qu'ils proviennent de stations avec ou sans feu depuis l'initiation de la population, bien que la différence soit plus marquée pour la période d'initiation de 1797-1887.

4.4. Effet de la période d'initiation sur le degré de sérotoninisme des individus selon leur type d'établissement par unité de paysage

Le type d'établissement des individus affecte la répartition dans les classes de sérotoninisme puisque lors d'établissement après feu létal, les individus à fort degré de sérotoninisme sont favorisés tandis qu'après un feu non létal, les individus à faible sérotoninisme sont plus abondants. De plus, lors d'établissement en absence de feu, les individus NS, QNS et M sont favorisés, au détriment de ceux dans les classes de sérotoninisme plus élevé (tableau VI; figure 3). Comme plus le temps depuis l'initiation est long, plus la régénération en absence de feu devrait être importante, il est possible que l'effet de la période d'initiation observée précédemment soit dû simplement à des répartitions différentes dans les types d'établissement entre les différentes périodes d'initiation.

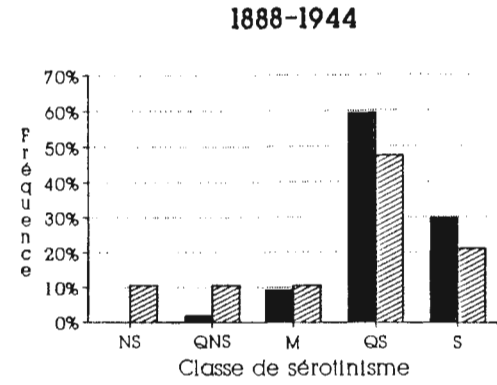
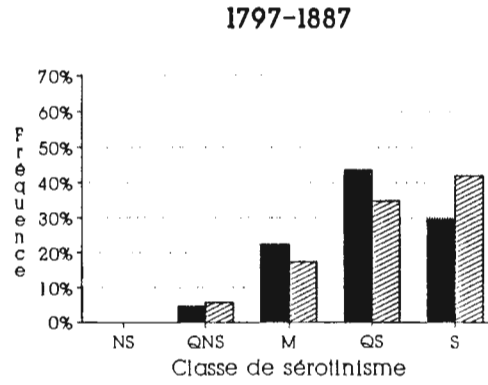
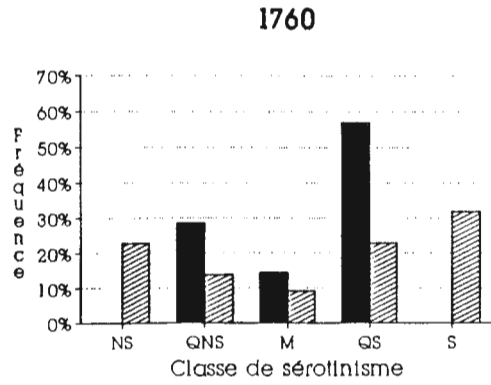
La présente section vise à déterminer cet effet. Afin de rendre les analyses comparables pour les deux unités de paysage, les individus ont été regroupés en 2 types d'établissement seulement, soit l'établissement après feu, qu'il s'agisse d'un feu létal ou non, et celui en absence de feu.

4.4.1. Unité de paysage terrestre

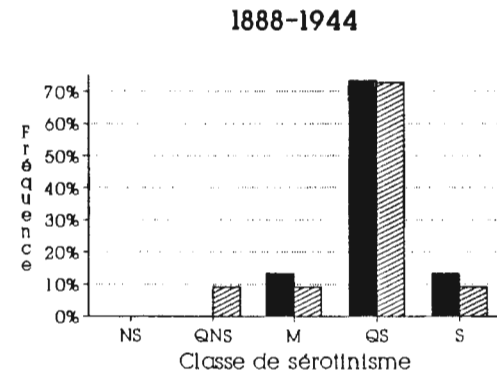
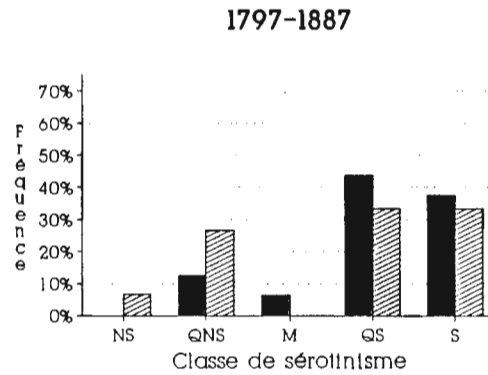
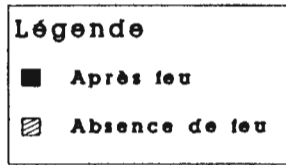
La répartition des individus dans les classes de sérotoninisme selon la période d'initiation et le type d'établissement, pour l'unité terrestre est présentée à la figure 8. La hiérarchie de modèles log-linéaires entre ces 3 variables indique d'abord l'indépendance simultanée des 3 descripteurs (tableau XI, modèle 1). Les modèles 2, 3 et 4 montrent qu'aucune des interactions doubles ne peut être retirée du modèle sans que celui-ci ne perde son ajustement aux données. Le modèle 2 indique une dépendance hautement significative entre le type d'établissement et la période d'initiation, compte tenu de la classe de sérotoninisme. La différence entre les modèles 1 et 3 indique une dépendance significative entre le type d'établissement et la classe de sérotoninisme, compte tenu de la période d'initiation (tableau XI, modèle 3). Le modèle 4 (tableau XI) indique un effet hautement significatif de la période d'initiation, sur la classe de sérotoninisme, compte tenu du type d'établissement des individus. Les résultats montrent un effet du type d'établissement, particulièrement dû à une présence relativement plus grande d'individus établis en absence de feu dans les classes à faible sérotoninisme (figure 8). La différence dans la répartition des individus due à la période d'initiation, est maintenue, même en tenant compte de leur répartition selon le type d'établissement. Nos résultats suggèrent que la période d'initiation des forêts a un effet direct sur le sérotoninisme des individus, particulièrement à cause de la période d'initiation de 1760, où l'on observe davantage d'individus dans les classes NS et QNS (figure 8).

Figure 8. Comparaison des fréquences relatives d'individus dans les classes de sérotoninisme par type d'établissement et par période d'initiation selon l'unité de paysage: A) unité de paysage terrestre; B) unité de paysage insulaire sans feu non létal depuis l'initiation; C) avec feux non létaux depuis l'initiation.

A)



B)



C)

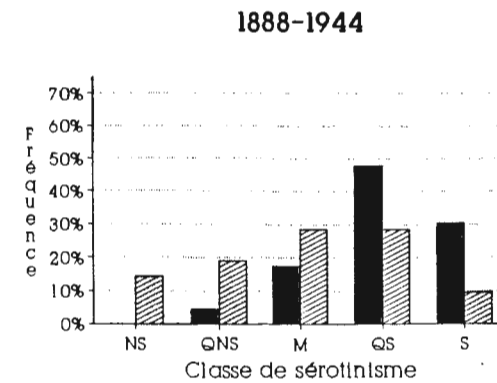
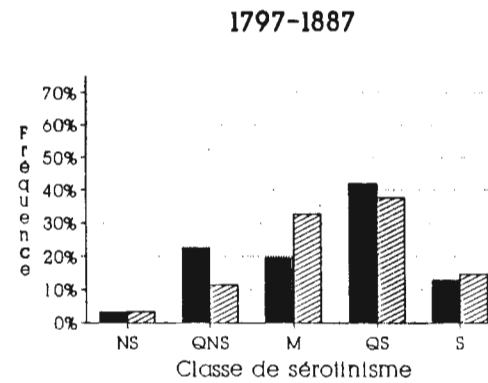


Tableau XI. Modèles log-linéaires entre la classe de sérotinisme, la période d'initiation et le type d'établissement des individus pour l'unité terrestre.

Ho :effets nuls ¹	G ²	d.l.	p
1. [SAI]	7,94	8	0,440
2. [SAI],[AI]	24,62	10	0,006
Différence entre 1 et 2	16,28	2	<0,001
3. [SAI],[SA]	20,50	12	0,058
Différence entre 1 et 3	12,56	4	<0,025
4. [SAI],[SI]	35,57	16	0,003
Différence entre 1 et 4	27,63	8	<0,001

¹ S: classe de sérotinisme; A: type d'établissement; I: période d'initiation.

4.4.2. Unité de paysage insulaire

4.4.2.1. Individus provenant de stations sans feu non létaux après l'initiation

La figure 8 montre la répartition des individus dans les deux périodes d'initiation par type d'établissement. Le modèle 1 indique l'indépendance simultanée des 3 descripteurs (tableau XII A). De plus, le modèle 2, où l'interaction entre la période d'initiation et le type d'établissement est exclue, s'ajuste adéquatement aux données (tableau XII A), indiquant que cette interaction peut être retirée du modèle. Le modèle 3 démontre également l'indépendance entre la classe de sérotoninisme et le type d'établissement, compte tenu de la période d'initiation. Par contre, le modèle 4 ne s'ajuste pas adéquatement aux données indiquant la dépendance entre la période d'initiation et la classe de sérotoninisme, compte tenu du type d'établissement (tableau XII A). Ces résultats nous permettent de conclure que l'effet de la période d'initiation sur le sérotoninisme est indépendant du type d'établissement des individus. En d'autres termes, nous pouvons quantifier cet effet sans tenir compte du type d'établissement (Bishop et al. 1975). Ces résultats correspondent à ceux présentés au tableau X E et à la figure 7, indiquant un effet direct de la période d'initiation sur le degré de sérotoninisme des individus.

4.4.2.2. Individus provenant de stations avec feux non létaux après l'initiation

Le modèle 1 suggère qu'il y a une interaction entre les 3 descripteurs par son faible ajustement aux données (tableau XIII). Les modèles subséquents montrent toutefois que la dépendance entre les 3 descripteurs est surtout due à celle, conditionnelle à la classe de sérotoninisme, entre le type d'établissement et la période d'initiation (tableau XIII, modèle 2). Ils indiquent également l'indépendance conditionnelle entre les deux descripteurs et le sérotoninisme (tableau XIII, modèles 3 et 4). D'ailleurs, des quatre modèles testés, seul le modèle 4 s'ajuste adéquatement aux données.

Tableau XII. Modèles log-linéaires entre la classe de sérotinisme, la période d'initiation et le type d'établissement des individus pour le groupe d'individus insulaires issus de stations sans feu non létales depuis l'initiation.

H_0 :effets nuls ¹	G ²	d.l.	p
1. [SAI]	1,53	4	0,821
2. [SAI],[AI]	1,56	5	0,906
Différence entre 1 et 2	0,03	1	1,000
3. [SAI],[SA]	5,77	8	0,673
Différence entre 1 et 3	4,24	4	<0,500
4. [SAI],[SI]	13,76	8	0,088
Différence entre 1 et 4	12,23	4	<0,025

¹ S: classe de sérotinisme; A: type d'établissement; I: période d'initiation.

Tableau XIII. Modèles log-linéaires entre la classe de sérotoninisme, la période d'initiation et le type d'établissement des individus pour le groupe d'individus insulaires issus de stations avec feux non létaux depuis l'initiation.

H_0 :effets nuls ¹	G^2	d.l.	p
1. [SAI]	8,46	4	0,076
2. [SAI],[AI]	12,78	5	0,026
Différence entre 1 et 2	4,32	1	<0,050
3. [SAI],[SA]	13,95	8	0,083
Différence entre 1 et 3	5,49	4	<0,100
4. [SAI],[SI]	10,72	8	0,218
Différence entre 1 et 4	2,26	4	<0,750

¹ S: classe de sérotoninisme; A: type d'établissement; I: période d'initiation.

Il n'y a donc pas de différence dans la répartition des individus dans les classes de sérotinisme selon leur type d'établissement ou la période d'initiation des stations dont ils proviennent (figure 7).

4.5. Comparaisons de la répartition des individus dans les classes de sérotinisme entre les unités de paysage

Puisque les deux vieilles stations de la terre ferme (stations 11 et 21, tableau II), constituées d'un faible nombre d'individus, causaient l'hétérogénéité des stations terrestres et que, sur le lac aucune des stations échantillonnées n'avait été exempte de feu pendant une période de temps aussi longue, i.e. presque 230 ans, elles ne seront pas considérées dans les analyses subséquentes. Les individus des autres stations terrestres ont été groupés, sans tenir compte de la station, par période d'initiation puisque l'homogénéité des stations d'une période d'initiation nous permet de considérer que les individus proviennent de la même population statistique. Sur le lac, les individus ont été séparés en deux groupes selon l'occurrence ou non d'un feu non léthal dans la station d'où ils proviennent, et par période d'initiation puisque l'hétérogénéité observée était attribuable à ces deux facteurs.

Les modèles log-linéaires permettent de contrôler pour les différences d'échantillonnage entre les deux unités de paysage, pour les différentes modalités des périodes d'initiation et des types d'établissement. L'utilisation de ces statistiques pourra nous permettre de vérifier s'il existe une différence entre les deux unités de paysage, due à un effet sélectif des régimes des feux à plus long terme, particulièrement en contrôlant pour les différences dans la fréquence d'individus dans les différents types d'établissement, de même qu'entre les périodes d'initiation. Une hiérarchie de modèles log-linéaires à 4 dimensions, sans tenir compte des stations, a été construite soit avec: 1) les classes de sérotinisme (S, 5 modalités), 2) les types d'établissement (A, 2 modalités), 3) les périodes d'initiation (I, 2 modalités) et 4) les groupes d'individus (E, 3 modalités, i.e.: 1) individus de stations terrestres, 2) individus de stations insulaires sans feu non léthal

ou 3) individus de stations insulaires avec feux non létaux depuis l'initiation). La figure 8 montre la répartition des individus dans les trois groupes, selon les classes de sérotoninisme, les périodes d'initiation et les types d'établissement.

Le tableau XIV résume la sélection du meilleur modèle. Le modèle 1 qui exclut l'interaction quadruple, s'ajuste adéquatement aux données. Il en va de même pour le modèle 2, qui exclut également toutes les interactions triples en plus de l'interaction quadruple. Toutefois, le modèle excluant toutes les interactions doubles ne s'ajuste pas bien aux données. Le meilleur modèle devra donc inclure au moins certaines interactions doubles. Lorsqu'en plus d'exclure toutes les interactions triples, on exclut l'interaction entre la période d'initiation et le groupe d'individus, le modèle s'ajuste toujours adéquatement aux données (tableau XIV, modèle 4). Toutefois, on ne peut exclure aucune autre interaction double sans que le modèle ne perde son ajustement adéquat aux données (tableau XIV). Ainsi, les modèles 5, 6, 8 et 9 indiquent respectivement des interactions significatives entre le type d'établissement et la période d'initiation, entre le type d'établissement et le groupe d'individus, entre la classe de sérotoninisme et la période d'initiation ainsi qu'entre la classe de sérotoninisme et le groupe d'individus (tableau XIV). Le modèle 7 s'ajuste tout juste aux données et l'effet du type d'établissement sur la classe de sérotoninisme est au seuil de signification. Cependant, ce modèle s'ajuste moins bien aux données que le modèle 4. Par conséquent, cette interaction a été incluse dans le modèle le plus parcimonieux et s'ajustant adéquatement aux données (tableau XIV, modèle 4). Il peut s'écrire comme suit:

$$\ln F_{siae} = \mu + \pi_s + \pi_i + \pi_a + \pi_e + \pi_{ai} + \pi_{ae} + \pi_{sa} + \pi_{si} + \pi_{se} + \varepsilon,$$

où μ est la moyenne des logarithmes des fréquences, π représente les différents paramètres d'interaction et d'effets simples des diverses modalités des variables et ε constitue l'erreur sur l'estimation des logarithmes des fréquences du modèle.

Tableau XIV. Hiérarchie de modèles log-linéaires à 4 dimensions entre la classe de sérotoninisme, la période d'initiation, le type d'établissement et le groupe d'individus.

H_0 :effets nuls ¹	G ²	d.l.	p
1) Interaction quadruple	0,89	8	0,999
2) Interaction quadruple et triple	38,69	30	0,133
3) Interaction quadruple, triple et double	124,71	51	0,001
4) Interaction quadruple et triple + [EI] Différence entre 2 et 4	42,29 3,60	32 2	0,106 <0,100
5) Interaction quadruple et triple + [AI] Différence entre 2 et 5	49,40 10,71	31 1	0,019 <0,005
6) Interaction quadruple et triple + [AE] Différence entre 2 et 6	51,02 12,33	32 2	0,018 <0,005
7) Interaction quadruple et triple + [SA] Différence entre 2 et 7	47,92 9,23	34 4	0,057 <0,075
8) Interaction quadruple et triple + [SI] Différence entre 2 et 8	49,09 10,49	34 4	0,045 <0,050
9) Interaction quadruple et triple + [SE] Différence entre 2 et 8	69,02 30,33	38 8	0,002 <0,001

¹ S: classe de sérotoninisme; I: période d'initiation; A: type d'établissement; E: groupe d'individus.

Les différents paramètres (π) calculés sous le modèle 4 pour les cinq classes de sérotoninisme montrent que la répartition des individus dans les différentes classes est inéquitable: il y a déficience d'individus NS et QNS ainsi que des excès d'individus QS, S, et M (tableau XV). Toutefois, seuls les paramètres calculés pour les classes NS, QS et S s'écartent significativement de la valeur 0. Les différences dans les paramètres des autres effets simples sont influencées par l'échantillonnage et leur inclusion dans le modèle permet d'obtenir une meilleure estimation des paramètres d'interaction. Les paramètres d'interaction double entre la période d'initiation et le type d'établissement, qui sont tous différents de 0, traduisent simplement le fait que plus le temps écoulé depuis l'initiation de la station est long, plus il y a d'individus qui se sont établis en absence de feu (tableau XV). Pour ce qui est de ceux calculés pour l'interaction entre le type d'établissement et le groupe d'individus, ils montrent qu'il y a plus d'individus établis après feu qu'en absence de feu sur la terre ferme. Les individus insulaires provenant de stations sans feu depuis leur initiation ont une répartition équitable entre les deux types d'établissement tandis qu'il y a davantage d'individus établis en absence de feu dans le troisième groupe (tableau XV).

L'inclusion des paramètres précédents dans le modèle permet de mieux quantifier les interactions doubles qui nous intéressent plus particulièrement (Bishop et al. 1975), soit celles entre les classes de sérotoninisme et les autres facteurs. Les paramètres calculés pour l'interaction entre la classe de sérotoninisme et le type d'établissement, au seuil de la signification, diffèrent significativement de 0 pour les classes NS et QS. Ils montrent que la majorité des individus NS se sont établis en absence de feu, particulièrement au détriment des individus de la classe QS. Pour les trois autres classes de sérotoninisme, les différences entre les deux types d'établissement sont moindres et sont positives dans la classe d'établissement après feu. Ces paramètres indiquent donc que l'effet du type d'établissement est particulièrement important dans les classes de sérotoninisme NS et QS, bien que l'effet global soit faible et au seuil de la signification (tableaux XIV et XV).

Tableau XV. Paramètres calculés et écart-types sous le modèle 4 pour les différents effets simples et les différentes interactions.

EFFETS SIMPLES

Moyenne (μ)

μ : 0,065

Classes de sérotinisme (π_s)

π_{ns} :	-2,126 ¹ 0,476	π_{qns} :	-0,247 0,207	π_m :	0,208 0,202	π_{qs} :	1,450 0,149	π_s :	0,714 0,167
--------------	------------------------------	---------------	-----------------	-----------	----------------	--------------	----------------	-----------	----------------

Type d'établissement (π_A)

$\pi_{après}$:	-0,149 0,122	$\pi_{absence}$:	0,149 0,122
-----------------	-----------------	-------------------	----------------

Période d'initiation (π_1)

$\pi_{1797-1887}$:	0,305 0,086	$\pi_{1888-1944}$:	-0,305 0,086
---------------------	----------------	---------------------	-----------------

Groupe d'individus (π_E)

π_{ef} :	0,460 0,140	π_{isf^2} :	-0,799 0,176	π_{iaf} :	0,339 0,125
--------------	----------------	-----------------	-----------------	---------------	----------------

INTERACTIONS

Période d'initiation * type d'établissement (π_{A1})

initiation

Etablissement	1797-1888	1888-1944
Après feu	-0,172 0,055	0,172 0,055
Absence de feu	0,172 0,055	-0,172 0,055

Tableau XV. (suite).

Groupe d'individus * type d'établissement (π_{BA})

Etablissement	Groupe d'individus		
	Terrestre	Insulaire	
		sans feu non létal	avec feux non létaux
Après feu	0,179 0,072	0,035 0,098	-0,214 0,079
Absence de feu	-0,179 0,072	-0,035 0,098	0,214 0,079

Classe de sérotoninisme * type d'établissement (π_{BA})

Etablissement	Sérotoninisme				
	NS	QNS	M	QS	S
Après feu	-0,855 0,434	0,088 0,179	0,190 0,150	0,343 0,132	0,235 0,142
Absence de feu	0,855 0,434	-0,088 0,179	-0,190 0,150	-0,343 0,132	-0,235 0,142

Tableau XV. (suite).

Classe de sérotoninisme * période d'initiation (π_{SI})

Initiation	Sérotoninisme				
	NS	QNS	M	QS	S
1797-	-0,553	0,244	0,233	-0,093	0,168
1887	0,278	0,173	0,133	0,105	0,120
1888-	0,553	-0,244	-0,233	0,093	-0,168
1944	0,278	0,173	0,133	0,105	0,120

Classe de sérotoninisme * groupe d'individus (π_{SI})

Groupe d'individus	Sérotoninisme				
	NS	QNS	M	QS	S
Terrestre	-0,464	-0,469	0,313	0,125	0,495
	0,483	0,240	0,213	0,162	0,177
Insulaire					
sans feu	0,002	0,333	-0,670	0,230	0,105
non létaux	0,589	0,280	0,318	0,206	0,233
avec feux	0,462	0,136	0,357	-0,355	-0,600
non létaux	0,404	0,214	0,204	0,154	0,183

¹ Les écart-types apparaissent sous les valeurs des paramètres. Les paramètres en caractères gras sont différents de 0 à un seuil de probabilité global de 0,05.

² Isf= Insulaire sans feu non létaux après l'initiation; Iaf= Insulaires avec feux non létaux depuis l'initiation.

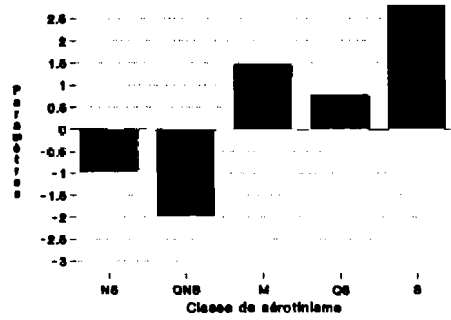
Les paramètres calculés pour l'interaction significative entre la période d'initiation et la classe de sérotoninisme montrent qu'il y a plus d'individus dans la classe NS dans la période récente tandis que les classes QNS, M et S sont plus abondantes dans la période de 1797-1887. Seuls les paramètres de la classe NS s'écartent significativement de la valeur 0 (tableau XV).

L'interaction entre les trois groupes d'individus et la classe de sérotoninisme est très hautement significative et les paramètres calculés montrent principalement des tendances inverses entre le groupe d'individus provenant de la terre ferme et celui provenant de stations insulaires ayant subi des feux non létaux depuis leur initiation (tableau XV). Les paramètres sont relativement élevés sur la terre ferme montrant deux valeurs différentes de 0, soit une déficience dans la classe QNS et un excès dans la classe S (figure 9). Pour le groupe d'individus provenant de stations insulaires avec feux depuis leur initiation, les paramètres sont positifs dans les classes NS, QNS et M, tandis qu'ils sont négatifs et différents de 0 dans les classes QS et S. Les paramètres estimés pour le groupe d'individus provenant de stations sans feu non létaux depuis leur initiation sont intermédiaires aux deux groupes décrits précédemment. La valeur négative la plus forte se situe dans la classe d'individus M et elle est différente de 0. Toutefois, dans les classes NS et QNS, on observe des valeurs positives comme pour l'autre groupe d'individus insulaires, tandis que dans les classes QS et S, les valeurs, également positives, se rapprochent davantage des valeurs estimées pour la terre ferme (tableau XV; figure 9).

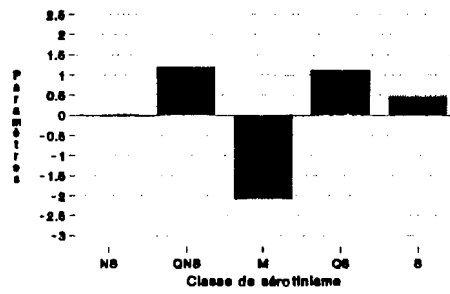
Figure 9. Paramètres standardisés estimés par modèle log-linéaire montrant les excès ou les déficiences d'individus dans les cinq classes de sérotoninisme entre les deux unités de paysage¹.

¹ Les paramètres standardisés qui ont une valeur supérieure à 1,96 ont un seuil de probabilité inférieur à 0,05.

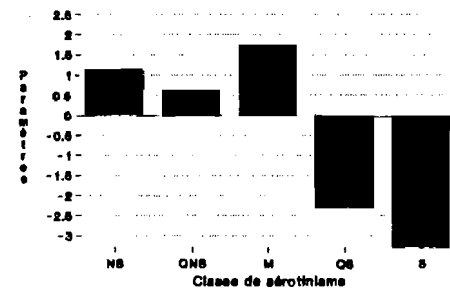
TERRESTRE



INSULAIRE Sans feu non létal



INSULAIRE Avec feux non létaux



5. DISCUSSION

La majorité des pins gris dans les populations que nous avons étudiées sont sérotineux (i.e, plus de 70% de cônes fermés) comme la littérature nous permettait de le supposer (Schoenike 1976). Cependant, environ 10% des individus de taille supérieure à 10 cm de DHP échantillonnés sont non sérotineux (i.e. moins de 30% de cônes sérotineux). De plus, nos résultats montrent que les individus mixtes sont relativement fréquents dans ces populations de *P. banksiana*, soit environ 17%, contrairement à des espèces telles que *P. contorta* et *P. rigida* où de tels individus sont rares (Lotan 1975; Givnish 1981; Muir et Lotan 1985a). Ces résultats confirment les observations rapportées dans la littérature pour cette espèce (Rudolph et al. 1959; Teich 1970; Sittman et Tyson 1971).

Les résultats montrent qu'il y a des différences entre les deux unités de paysage dans la répartition des individus dans les classes de sérotinisme. Ces différences apparaissent être liées, à divers degrés, à plusieurs facteurs: le type d'établissement des individus, l'âge de la forêt d'où proviennent les individus, le type de feu, et finalement, l'effet à long terme du régime des feux. L'effet de chacun de ces facteurs sera discuté de façon indépendante dans les sections suivantes.

5.1. Effet du type d'établissement sur le sérotinisme des individus

Le type d'établissement s'est révélé avoir un effet sélectif significatif sur le degré de sérotinisme des individus. Ainsi, chez le pin gris, des feux létaux favorisent les individus fortement sérotineux, tandis que d'autres types de perturbation que le feu avantagent les individus mixtes ou faiblement sérotineux, résultats déjà observés pour d'autres espèces du genre *Pinus* (Givnish 1981; Muir et Lotan 1985a). Ces résultats permettent de suggérer que les arbres faiblement sérotineux sont favorisés lorsqu'ils s'établissent en absence de feu et ce, particulièrement parce que les progéniteurs non sérotineux sont en mesure de disperser leurs graines en tout temps, pour ainsi profiter d'autres types de perturbations que les

feux, comme une trouée laissée par la chute d'un arbre. Toutefois, ils seraient défavorisés après un feu létal, parce que les graines préalablement dispersées des parents non sérotineux, ne pourraient survivre à la perturbation. Bien que l'effet soit moins marqué, l'occurrence d'un feu non létal résulte en un établissement plus important d'individus faiblement sérotineux que celle d'un feu létal. Ainsi, il apparaît possible qu'au moins une partie des feux non létaux n'atteignent pas une intensité suffisante pour faire ouvrir les cônes sérotineux. De plus, la faible intensité de ces feux pourrait permettre la survie de graines déjà dispersées, provenant de parents non sérotineux ou mixtes, résultant en une sélection moins intense en faveur des individus sérotineux. En d'autres termes, nos résultats indiquent que l'occurrence d'un feu létal exerce une pression sélective en faveur des individus fortement sérotineux et que cette pression est progressivement levée, lors d'autres types de perturbation, qu'il s'agisse de feux non létaux ou d'absence de feu.

L'effet du type d'établissement sur le degré de sérotinisme des individus a également été analysé par unité de paysage. Toutefois, il faut se rappeler que les types d'établissement dans ces analyses ont été regroupés, simplement en établissement après feu, qu'il ait été létal ou non, ou en établissement en absence de feu. Pour l'unité terrestre, lorsque nos résultats incluent les individus provenant des deux stations les plus vieilles, on observe un effet significatif du type d'établissement sur la classe de sérotinisme. Ainsi, lors d'établissement après feu, les individus les plus fortement sérotineux sont favorisés, tandis qu'en absence de feu, les individus à faible sérotinisme sont avantagés, particulièrement pour la période d'initiation de 1760. Nos résultats suggèrent, comme certains auteurs l'ont proposé (Perry et Lotan 1979; Givnish 1981; Muir et Lotan 1985a) qu'un intervalle relativement long entre deux feux pourrait favoriser sur un site, les individus porteurs de cônes ouverts lors de la régénération en absence de feu. La différence entre les deux types d'établissement apparaît être plus marquée sur l'unité terrestre que sur le lac. L'effet plus faible du type d'établissement observé sur le lac

pourrait être dû au fait qu'aucune des populations n'a été exempte de feu pendant une période suffisamment longue. Finalement, sur le lac, l'occurrence de feux d'intensité plus faible apparaît également favoriser les individus faiblement sérotonineux, réduisant d'autant la différence entre les types d'établissement.

Lorsque les données globales excluent les deux vieilles stations terrestres, l'effet du type d'établissement sur la classe de sérotoninisme est au seuil de signification, mais il doit être inclus dans le modèle pour que celui-ci s'ajuste aux données de façon adéquate. Les résultats indiquent tout de même que les individus non sérotonineux sont plus abondants parmi ceux qui se sont établis en absence de feu, au détriment des individus quasi sérotonineux. L'effet du type d'établissement sur le sérotoninisme des individus, compte tenu des différences dans les répartitions individuelles dans les périodes d'initiation et dans les unités de paysage, s'est toutefois révélé être relativement faible. Puisque la majorité des individus n'ont pas développé le sérotoninisme avant d'avoir atteint la taille de 7 cm de DHP, tout en étant au stade reproductif, il est probable qu'une partie de la régénération en absence de feu incombe à ces individus, qu'ils soient génétiquement sérotonineux ou non sérotonineux (Muir et Lotan 1985a). De plus, les pressions de sélection ne sont vraisemblablement pas différentes entre les phénotypes pendant toute la période de temps requise pour atteindre cette taille. Muir et Lotan (1985a) ont observé, chez *P. contorta*, des différences considérables entre des populations affectées de perturbation par le feu et celles issues de coupe ou d'avalanche. Dans les cas de perturbations autres que celles du feu, les individus non sérotonineux étaient avantagés. Par contre, aucune des populations étudiées ici n'est issue en entier d'un type de perturbation autre que celle du feu, expliquant également le faible effet du type d'établissement sur le sérotoninisme des individus, lorsque les répartitions selon les périodes d'initiation et les unités de paysage sont prises en compte.

5.2. Effet de la période d'initiation sur le sérotinisme des individus

Nos résultats montrent, comme on s'y attendait, que plus le temps écoulé après le feu ayant initié une population est long, plus la régénération en absence de feu est élevée (tableau XV). De plus, les résultats précédents indiquent que les individus non sérotineux sont plus abondants parmi ceux qui se sont établis en absence de feu qu'après un feu. On se serait attendu à ce que la période d'initiation ait un effet indirect sur le sérotinisme des individus, par l'intermédiaire de la répartition différente dans les deux types d'établissement en fonction du temps. Nos résultats indiquent par contre, un effet significatif de la période d'initiation sur la classe de sérotinisme des individus, même quand l'effet des répartitions différentes des types d'établissement en fonction du temps est stabilisé. Deux tendances ressortent de nos résultats.

La différence observée entre les périodes d'initiation 1797-1887 et 1888-1944 pourrait être due à des facteurs non mesurés, tel qu'un changement dans l'intensité des feux. Bergeron (1991) a montré un changement dans le cycle des feux qui s'est allongé à partir de la fin du siècle passé (vers 1850). En fait, cet allongement du cycle serait plus lié à une diminution de la superficie affectée par les feux qu'à une diminution de leur occurrence (Bergeron et Archambault, données non publiées). Les feux de faibles surfaces sont également moins intenses (Van Wagner 1983). L'intensité plus faible des feux pourrait être responsable de l'abondance plus élevée d'individus faiblement sérotineux observée dans la période la plus récente. Par contre, dans l'unité terrestre, les individus non sérotineux sont plus abondants dans les deux vieilles stations issues du feu de 1760. Cette tendance s'observe non seulement parmi les individus établis en absence de feu, mais également parmi les arbres établis après le feu létal de 1760, où davantage d'arbres à faible sérotinisme sont présents (tableau XI). Les résultats du chapitre précédent suggèrent qu'une proportion des cônes chez les vieux individus sérotineux se sont ouverts avec le temps. Plusieurs travaux sur des espèces sérotineuses du genre *Banksia* ont montré que

les vieux cônes et/ou les cônes sur des branches mortes ont tendance à s'ouvrir (Zammit et Westoby 1988; Bradstock et O'Connell 1988; Bradstock 1990; Lamont et al. 1991a). Si tel est le cas chez le pin gris, il est possible qu'une partie des vieux individus, établis après le feu de 1760 aient été classés dans une classe de sérotinisme inférieure, parce qu'une proportion de leurs cônes étaient ouverts. Toutefois, cet effet nous apparaît peu probable, puisque seule une proportion relativement faible de cônes apparaissent s'ouvrir avec le temps. Par ailleurs, tel que suggéré par Muir et Lotan (1985b), la longévité des individus pourrait être liée à leur degré de sérotinisme, de telle sorte que les individus peu sérotineux aient une survie plus longue que les autres.

5.3. Effet de l'occurrence de feux non létaux sur le sérotinisme des individus des populations des deux unités de paysage

Nos résultats concordent avec l'hypothèse voulant que des feux létaux favorisent les individus sérotineux tandis que des feux non létaux favorisent les individus non sérotineux ou mixtes. Dans l'unité terrestre, les individus fortement sérotineux sont favorisés au détriment des individus faiblement sérotineux. De même, l'occurrence de feux non létaux sur les îles défavoriserait les individus sérotineux en faveur des individus non sérotineux et mixtes. L'intensité des feux apparaît effectivement être un des facteurs qui exercent une pression sélective sur les individus, affectant leur degré de sérotinisme. Muir et Lotan (1985a) ainsi que Lotan (1976) ont montré que des feux de faible intensité favorisaient effectivement les individus non sérotineux chez *P. contorta*. Chez *P. coulteri* D. Don, l'espèce montre un certain degré de sérotinisme dans les sites affectés de feux intenses alors que le sérotinisme est inexistant dans les sites où l'intensité des feux est faible (Borchert 1985). Pour le genre australien *Banksia*, en climat méditerranéen, des résultats similaires ont été observés entre différentes populations au sein de la même espèce ainsi qu'entre diverses espèces (Cowling et Lamont 1985; Enright et Lamont 1989). La pression sélective engendrée par l'intensité des feux semble donc

être généralisable à plusieurs espèces provenant d'habitats et de climats variables.

Muir et Lotan (1985a) suggèrent que la sélection pour ce caractère chez *P. contorta*, semble être divergente (*disruptive*) puisque des feux non létaux ou d'autres types de perturbation favoriseraient les individus non sérotineux tandis que des feux létaux avantageraient les individus sérotineux. Ces auteurs suggèrent également que le type de feu ou de perturbation peut changer de façon radicale le degré de sérotinisme des individus d'un site, particulièrement si le régime des feux est variable dans le temps. En d'autres termes, leurs résultats indiquent que l'histoire récente du site pourrait avoir plus d'impact sur le degré de sérotinisme des individus de ces populations que l'histoire à plus long terme des populations. Certaines des stations que nous avons étudiées n'ont pas subi de feux non létaux depuis leur initiation, ce qui a un effet sur la répartition des individus dans les classes de sérotinisme. Le groupe d'individus provenant de ces stations, exemptes de feu non létaux, montre des tendances, bien que non significatives, à afficher des excès d'individus fortement sérotineux (QS et S), moins élevés toutefois, que sur la terre ferme. Ces résultats permettent de suggérer que l'occurrence d'un feu létaux dans des sites ayant subi auparavant des feux non létaux peut changer la distribution des individus selon leur degré de sérotinisme. Toutefois, dans ce groupe d'individus, on observe également beaucoup d'arbres à faible sérotinisme. Le changement dans le sérotinisme dû à un feu létaux ne semble donc pas être aussi brusque dans un contexte où les sites étudiés font face à un régime des feux constant dans le temps et comportant des feux non létaux, tel que celui observé sur les îles du lac Duparquet. Ces résultats indiquent que l'intensité des feux n'expliquent pas toute la variabilité observée dans le sérotinisme des individus des populations et que, par conséquent, le régime des feux a un effet à plus long terme.

5.4. Effet des régimes des feux

L'effet du régime des feux sur la classe de sérotinisme des individus est important et ce, même à un niveau régional. En effet, le fait de s'établir après un feu favorise les individus fortement sérotineux tandis qu'en absence de feu, les individus plus faiblement sérotineux sont favorisés. Toutefois, quand les données sont analysées en tenant compte des répartitions différentes des individus dans ces types d'établissement et dans les périodes d'initiation entre les unités de paysage, il demeure une différence très hautement significative entre les unités de paysage. Ces résultats suggèrent que le régime des feux du lac Duparquet a exercé des pressions sélectives à plus long terme, sur le caractère adaptatif que constitue le sérotinisme des individus. De fait, les types de feux qui ont affecté les populations n'expliquent pas toute la différence observée entre les deux unités de paysage. Ainsi, les individus insulaires provenant de stations exemptes de feu non létal après le feu initial montrent des tendances intermédiaires entre le groupe d'individus de la terre ferme d'une part, et celui provenant de stations insulaires ayant subi des feux non létaux, d'autre part. C'est effectivement le seul groupe d'individus qui affiche une déficience importante d'arbres mixtes. De plus, une fréquence relativement élevée d'individus à faible sérotinisme et une fréquence plus faible d'individus sérotineux dans ce groupe sont observées comparativement à celles de la terre ferme. Ce résultat pourrait s'expliquer de la façon suivante. Au moins trois des quatre stations d'où proviennent ces individus (stations 6, 7, 12 et 17) ont été affectées de feux non létaux précédemment au feu initiateur de la population (tableau II; stations 6, 7 et 12). On peut assumer que ces populations étaient composées d'un certain nombre d'arbres non sérotineux ou mixtes avant le feu ayant initié ces stations, puisque tel est le cas dans les stations ayant subi des feux non létaux. Dans une telle situation, une partie au moins de la population aurait été constituée d'individus non sérotineux ou mixtes. Les graines contenues dans les cônes des individus sérotineux, auraient alors été susceptibles d'être issues, en partie au moins, de pollinisation à partir de progéniteurs mâles non sérotineux ou mixtes,

donnant ainsi une progéniture comportant également une proportion d'individus non sérotineux ou mixtes. De plus, comme sur les îles du lac l'occurrence des feux est plus élevée que sur la terre ferme et que les feux sont indépendants d'une île à l'autre (Bergeron 1991), il y a toujours plus de sites, à un temps donné, qui ont subi un ou des feux non létaux dans les années précédentes. Cette situation fait qu'on y trouve, à tout moment, davantage d'individus non sérotineux ou mixtes, sur un site à proximité, que sur la terre ferme. Ce fait peut favoriser la régénération provenant de progéniteurs *ex situ*.

Les résultats montrent donc une différence dans la répartition des individus dans les classes de sérotinisme entre les deux unités de paysage, différence qui est maintenue même quand les effets et les différences de répartition du type d'établissement et de la période d'initiation sont stabilisés. Ils indiquent donc que les pressions sélectives des régimes des feux différents sont suffisamment fortes pour contrebalancer en partie, l'effet homogénéisateur du flux génique, en maintenant des différences significatives entre les populations terrestres et les populations insulaires.

5.5. Conséquences des différences de sérotinisme entre les unités de paysage sur la dynamique des populations

Les résultats indiquent que moins d'individus s'établissent en absence de feu qu'après feu sur la terre ferme tandis que cette tendance est renversée pour le groupe d'individus provenant de stations insulaires ayant subi des feux non létaux depuis l'initiation (tableau XV). La régénération en absence de feu apparaît donc être plus faible sur la terre ferme que sur le lac, du moins dans les stations du lac qui ont subi un ou des feux non létaux après le feu initial. Ces résultats indiquent une différence entre les unités de paysage, vraisemblablement engendrée par leurs différences dans la répartition des individus dans les classes de sérotinisme. De fait, l'abondance relative d'individus mixtes ou non sérotineux sur les îles du lac semble être un facteur important permettant une régénération plus efficace en absence de feu que sur la terre ferme.

Zammit et Westoby (1988) ont montré une plus forte régénération par graines en absence de feu chez *Banksia oblongifolia* Cav. que chez *B. ericifolia* L.f., apparemment parce que la première espèce possède plus de follicules non sérotineux que la seconde. Il est également possible que l'intensité des feux ait un impact sur la vitesse d'ouverture des cônes. Ainsi, les feux de faible intensité permettraient une dispersion des graines sur une période de temps plus longue chez diverses espèces de *Banksia*, puisque l'ouverture des cônes s'échelonne alors sur un intervalle de temps également plus long (Enright et Lamont 1989). Finalement, il semble probable que, puisque l'occurrence de feux est relativement grande sur le lac, une partie de la régénération plus grande soit assurée par les individus jeunes et de faible taille, n'ayant pas développé le sérotinisme, qui sont susceptibles d'être plus abondants dans les populations insulaires que sur la terre ferme.

6. CONCLUSION

En forêt boréale, il est reconnu que l'intervalle de temps entre deux feux à un endroit donné est relativement long et que les feux sont généralement d'une intensité suffisante pour tuer tous les arbres (Heinselman 1981; Bergeron 1991). Dans un tel contexte, il n'est pas étonnant de retrouver une aussi grande proportion d'individus à fort pourcentage de cônes sérotineux et ce, même sur l'unité de paysage affectée d'un régime des feux plus complexe. De plus, l'unité de paysage insulaire comporte également un cycle de feux létaux aux arbres. Suite à de tels feux, les individus les plus sérotineux sont favorisés. L'histoire post-glaciaire des populations étudiées ici, est relativement récente: l'espèce serait revenue en forêt boréale, dans le secteur à l'étude, il y a environ 8000 ans (Davis 1983; Critchfield 1985). Présument un régime des feux distinct entre les deux unités de paysage, pendant ce laps de temps, la pression de sélection aurait affecté de 50 à 100 générations de pin gris seulement, temps relativement court à une échelle évolutive.

Nos résultats montrent qu'il existe une différence dans la distribution des individus selon leur degré de sérotinisme entre les deux unités de paysage. Ils indiquent qu'un régime des feux particulier et complexe comme celui du paysage insulaire étudié ici, agit comme une pression sélective à plus long terme favorisant les arbres non sérotineux et mixtes et ce, à une échelle régionale, en dépit du flux génique important. L'unité de paysage insulaire étudiée ici, constitue donc une sorte d'"îlot" avec un régime des feux particulier, favorisant les individus non sérotineux, dans une grande région où le régime global comporte surtout des feux létaux, de grandes superficies, avantageant pour sa part, les individus sérotineux. Pour *P. contorta*, Perry et Lotan (1979) ont émis l'hypothèse qu'à une échelle régionale, un régime des feux variable dans l'espace mais constant dans le temps peut permettre le maintien du polymorphisme dans le caractère sérotineux. Nos résultats appuient cette hypothèse. Les résultats du chapitre I montrent une homogénéité génétique très élevée entre des populations distantes de dizaines de kilomètres. Il est donc plus que probable que le pollen aide à

maintenir dans le bagage génétique des populations terrestres, les allèles codant pour les individus non sérotineux et mixtes, même dans un paysage où ils apparaissent être défavorisés. Si les paysages de la forêt boréale qui possèdent un grand nombre de coupe-feu sont également affectés par des régimes comportant des feux non létaux, ils peuvent constituer un bassin important permettant le maintien, dans ce biome, du polymorphisme de ce caractère. Nos résultats permettent de conclure qu'à une échelle régionale, en dépit d'un flux génique relativement important entre les populations, des régimes des feux distincts constituent une pression sélective suffisante pour engendrer des différences significatives sur un caractère adaptatif tel que le sérotinisme des individus.