

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

**Dynamique du chêne rouge à sa limite nordique
de distribution naturelle au parc national Forillon,
Gaspésie (Québec)**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en Gestion de la Faune et de ses Habitats
en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR

© TREMBLAY-DAOUST, ARIANE

Septembre 2011

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

Composition du jury :

Dominique Arsenault, président du jury, Université du Québec à Rimouski

Luc Sirois, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Mathieu Côté, codirecteur de recherche, Parcs Canada

Jacques Brisson, examinateur externe, Université de Montréal

Dépôt initial le 15 avril 2011

Dépôt final le 10 septembre 2011

REMERCIEMENTS

Je tiens d'abord à remercier mon directeur de recherche, Luc Sirois, pour ses conseils, son écoute et sa disponibilité, ainsi que mon codirecteur, Mathieu Côté. Merci aussi à Véronique Parent-Lacharité, David Coulombe, Olivier Deshaies, Éric Harvey, Myriam Lambany et Valérie Delisle-Gagnon qui, avec quelques centaines de cafés, ont permis d'augmenter la qualité scientifique et humaine de ce projet de maîtrise. Je remercie également ceux qui ont bravé les intempéries, les montagnes et les ours pour récolter des données : Dave Johnson, Rachel Dubé, Joé Leclerc-Dufour, Gabrielle Cauchon-Déry et Marilène Beaulieu. Pour leur patience et leur rigueur, je tiens aussi à remercier ceux qui ont participé au traitement des échantillons : Nicolas Trudel, Christine Chicoine, Samuel Boudreau et Samuel Pinna. Ce projet n'aurait pas été possible sans les précieux conseils d'Alain Caron et de Yan Boulanger, qui ont su me guider avec beaucoup de pédagogie et de patience à travers les nombreux logiciels et analyses complexes.

Un grand merci également à toute l'équipe du parc Forillon : Daniel Sigouin, Serge Brodeur, Benoît Gagnon, François Tremblay et Simon Caouette, pour leur accueil, leur grande disponibilité et leur savoir-faire. Merci également à Victor Kafka et Raymond Quenneville (Parcs Canada) pour leur grande expertise.

Je remercie également l'Université du Québec à Rimouski, le Consortium en foresterie Gaspésie-les-Îles, Parcs Canada, le groupe de recherche sur les environnements nordiques BOREAS et le Centre d'étude de la forêt pour leur contribution financière.

Merci finalement à mes amis de l'UQAR sans qui ce passage à Rimouski n'aurait pas été le même. Un merci particulier à Florence, aux trois Véro, à Marie et à Émilie qui ont contribué sans contredit à la réussite de ce projet. Merci bien sûr à ma famille pour leur support et à François, mon amour patient et compréhensif avec qui j'entamerai un nouveau chapitre de ma vie.

RÉSUMÉ

Le chêne rouge (*Quercus rubra* L.) est une espèce largement répandue dans le nord-est de l'Amérique du Nord mais retrouvée de façon sporadique sur la péninsule gaspésienne (Québec), qui représente sa limite nordique de répartition naturelle. En 2004, un inventaire aérien a permis de localiser quarante-deux populations de chênes rouges dans le parc national Forillon (PNF). Dix-neuf de ces populations ont été visitées au cours des étés 2008 et 2009. Cette étude vise à (1) documenter la structure et la composition actuelles des peuplements avec chênes rouges, (2) caractériser la dynamique récente des populations et (3) identifier les tendances démographiques à venir. Les résultats montrent que la dynamique des chênes à leur limite nordique de répartition naturelle est davantage contrôlée par des facteurs environnementaux que par des facteurs climatiques. La structure diamétrale, de même que la structure d'âge des populations suggèrent que les épisodes de feu survenus entre 1846 et 1905, ainsi que le feu de 1945, ont eu un impact significatif sur le recrutement de nouvelles tiges. Ces incendies, vraisemblablement d'origine humaine, auraient engendré deux épisodes de recrutement massif de nouvelles tiges quelques années après leur passage. D'autres perturbations auraient aussi participé au recrutement de nouvelles tiges à savoir les coupes de résineux destinés à l'industrie de pâtes et papiers, ainsi que l'épidémie de TBE de 1975 à 1985. Les simulations à l'aide de matrices de transition suggèrent que le nombre de chênes rouges sera moins important au sein de la prochaine génération forestière. La cause apparaît la fermeture du couvert forestier suite à la suppression des perturbations naturelles et des coupes. Le faible taux d'occupation des sites propices à l'implantation du chêne rouge démontre que l'importance de cette espèce pourrait augmenter de façon importante advenant d'autres perturbations majeures. Cette étude procure les bases scientifiques pour la continuation du programme de restauration du chêne rouge au PNF.

Mots clés : Chêne rouge, limite nordique, écologie forestière, perturbations, feux, dendrochronologie, épidémie de tordeuse de bourgeons de l'épinette

ABSTRACT

The Red oak (*Quercus rubra* L.) is a widespread tree species in north-eastern North America found sporadically on the Gaspé Peninsula (Québec), which represents its natural worldwide northern distribution. In 2004, forty-two stands of red oak were localised during an aerial survey over the Forillon National Park (FNP). Nineteen of these tree species were visited during the course of summer 2008-2009. This study aims at 1) establishing the structure and composition of current stands of the red oak in its northern distribution, 2) characterizing the recent past dynamics of those stands, and 3) foreseeing upcoming demographic trends in the latter. Results suggest that the northern distribution of the red oak is rather controlled by environmental factors than by cold temperatures. The actual diameter and age distribution suggest that the fire episodes between the era of 1846-1905 and 1945 had a significant impact on new stems recruitment. These fires, likely caused by humans generated two massive recruitment pulses a few years after burn episodes. Other disturbances have also participated in the recruitment of new stems *as in some* cuts of the softwood pulp and paper industry in the 1975-1985 spruce budworm outbreaks. Transition matrices showed that the red oak would be less abundant into the next forest generation. The cessation of the disturbance regime, which results in a canopy closure, would be in cause. The low occupancy of the suitable territory of the red oak establishment shows that the number of stems could increase significantly in the event of major disturbance incidence. This study provides the scientific basis for the continuation of the red oak restoration program in the Forillon National Park.

Keywords : Red oak, northern distribution limit, forest ecology, disturbances, fire, dendrochronology, spruce budworm outbreak

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	vii
RÉSUMÉ	ix
ABSTRACT.....	xi
TABLE DES MATIÈRES.....	xiii
LISTE DES TABLEAUX	xv
LISTE DES FIGURES	xvii
LISTE DES ACRONYMES	ixx

CHAPITRE 1

INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
Problématique.....	1
Écologie du chêne rouge	2
Passé, présent et futur du chêne rouge au parc Forillon.....	3

CHAPITRE 2

DYNAMIQUE DU CHÊNE ROUGE À SA LIMITE NORDIQUE DE RÉPARTITION, GASPÉSIE (QUÉBEC)	5
Introduction	5
Matériel et Méthode	9
Résultats	18
Discussion	32
Conclusion.....	39

CHAPITRE 3

CONCLUSION GÉNÉRALE	41
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	43

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Signification des variables utilisées pour la caractérisation de l'habitat du chêne rouge	17
Tableau 2. Description des 19 sites visités au cours des étés 2009-2010.....	19
Tableau 3. AIC des modèles de régression logistiques multiples de la caractérisation de l'habitat potentiel du chêne rouge dans le PNF.....	30
Tableau 4. Valeurs des paramètres utilisés pour le modèle de régression logistique multiple.....	30

LISTE DES FIGURES

Figure 1	Aire de distribution naturelle du chêne rouge	7
Figure 2	Aire d'étude, localisation des stations avec chêne rouge et des 19 stations sélectionnées ; emplacement des feux de forêts	10
Figure 3	Schéma d'échantillonnage dans les 19 sites visités.....	12
Figure 4.a	Structure diamétrale des tiges de chênes rouges recensées dans les 19 sites confondus.	22
Figure 4.b	Structure diamétrale des tiges de chênes recensées dans les sites brûlés entre 1846 et 1905.	22
Figure 4.c	Structure diamétrale des tiges de chênes recensées dans les sites brûlés en 1945.....	22
Figure 5.a	Structure diamétrale des peuplements de tous les sites confondus.	23
Figure 5.b	Structure diamétrale des peuplements dans les sites brûlés entre 1846 et 1905.	23
Figure 5.c	Structure diamétrale des peuplements dans les sites brûlés en 1945.....	23
Figure 6.a	Structure d'âge des tiges échantillonnées dans les 19 sites confondus	24
Figure 6.b	Structure d'âge des tiges provenant des sites brûlés entre 1846 et 1905	24
Figure 6.c	Structure d'âge des tiges provenant des sites brûlés en 1945.....	24
Figure 7.a	Structure d'âge des tiges échantillonnées dans les 19 sites confondus	25

Figure 7.b	Structure d'âge des tiges provenant des sites brûlés entre 1846 et 1905.....	25
Figure 7.c	Structure d'âge des tiges provenant des sites brûlés en 1945.	25
Figure 8.a	Croissance radiale du chêne rouge entre 1890 et 2009 dans tous les sites confondus.....	26
Figure 8.b	Croissance radiale des tiges dans les sites où le dernier feu est passé en 1905.....	26
Figure 8.c	Croissance radiale des tiges dans les sites où le dernier feu est passé en 1945.....	26
Figure 8.d	Proportion d'arbres hôtes atteints par la TBE au cours du 20 ^e siècle.	26
Figure 9.a	Détentes de croissance enregistrées entre 1890 et 2009 chez les chênes rouges évoluant dans un peuplement à dominance feuillue.....	27
Figure 9.b	Détentes de croissance enregistrées entre 1890 et 2009 chez les chênes rouges évoluant dans un peuplement à dominance résineuse.	27
Figure 10.a	Représentation graphique de la modélisation de la composition de la prochaine génération forestière par rapport à t_0 dans tous les sites	29
Figure 10.b	Représentation graphique de la modélisation de la composition de la prochaine génération forestière par rapport à t_0 dans les sites brûlés entre 1846 et 1905.....	29
Figure 10.c	Représentation graphique de la modélisation de la composition de la prochaine génération forestière par rapport à t_0 dans les sites brûlés en 1945.....	29
Figure 10	Localisation de l'habitat potentiel du chêne rouge dans le PNF selon le modèle de régression logistique.....	31

LISTE DES ACRONYMES

CHR	Chêne rouge (<i>Quercus rubra</i> L.).
BOJ	Bouleau jaune (<i>Betula alleghaniensis</i> Britton)
BOP	Bouleau à papier (<i>Betula papyrifera</i> Marsh.)
EPB	Épinette blanche (<i>Picea glauca</i> (Moench.) Voss).
EPN	Épinette noire (<i>Picea mariana</i> Mill.).
ERR	Érable rouge (<i>Acer rubrum</i> L.).
ERS	Érable à sucre (<i>Acer saccharum</i> Marsh.).
PET	Peuplier faux-tremble (<i>Populus tremuloides</i> Michx)
PIB	Pin blanc (<i>Pinus strobus</i> L.)
SAB	Sapin baumier (<i>Abies balsamea</i> (L.) Mill)
THO	Thuya occidental (<i>Thuja occidentalis</i> L.)

CHAPITRE 1

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Problématique

À l'échelle mondiale, la répartition géographique des espèces végétales est contrôlée par des facteurs climatiques, historiques et écologiques. On associe généralement la limite nordique des plantes aux températures plus rigoureuses retrouvées à ces latitudes (Peterson et Peterson, 2001 ; Strong et Hills, 2003) puisqu'elles affectent entre autre la production et la germination des graines (Pigott et Huntley, 1981; Hobbie et Chapin, 1998 ; Tremblay *et al.*, 2002 ; Hopkins, 2004). Plusieurs études ont cependant démontré que certaines espèces atteignent le nord de leur aire de distribution avant d'être limitées dans leur développement par des contraintes climatiques (Bergeron et Brisson, 1990; Meilleur *et al.*, 1997; Tardif *et al.*, 2006). Ces espèces seraient plutôt dynamisées par le régime de perturbations qui modifie la structure et la composition des peuplements forestiers (Pickett et White, 1985 ; Frelich, 2002). Au 20^e siècle, les activités humaines ont engendré des transformations majeures au sein des forêts du Nord-Est de l'Amérique du Nord. La coupe de bois pour l'industrie forestière, l'ouverture des terres à l'agriculture et à l'urbanisation, ainsi que l'augmentation ou la diminution de la fréquence des feux ont modifié le régime naturel de perturbations, bouleversant ainsi l'équilibre naturel des écosystèmes forestiers (Bouchard et Domon, 1997 ; Fuller *et al.*, 1998 ; Lorimer, 2001 ; Abrams, 2003, Boucher *et al.*, 2006).

Pour minimiser l'impact humain et protéger des aires naturelles, le gouvernement canadien a mis en place, dès 1885, un réseau de parcs nationaux bénéficiant d'un niveau de conservation maximal et dans lesquels aucune perturbation naturelle ou anthropique n'est tolérée (Parcs Canada, 2011). En 1979, on introduit le concept d'intégrité écologique comme principe directeur de la gestion des parcs (Burns, 2000). Selon ce concept, les mesures de conservation doivent non seulement être appliquées aux ressources elles-

mêmes, mais aussi aux mécanismes naturels qui en assurent l'évolution et le caractère dynamique (Loi sur les parcs nationaux du Canada, 2011).

Pour répondre à cet objectif, le parc national Forillon (PNF), situé à l'extrémité nord-est de la péninsule gaspésienne (Québec) a lancé, en 2006, le cadre de restauration du pin blanc et du chêne rouge (Kafka et Quenneville, 2006). Le territoire couvert par le parc représente la limite nordique mondiale de la répartition naturelle du chêne rouge (Sander, 1990; Farrar, 1996) et se rapproche de celle du pin blanc (Wendel et Smith, 1990). En octobre 2004, un survol aérien du parc a permis de localiser 42 stations avec chênes rouges, dont seulement 12 étaient connues auparavant (Fortin et Côté, 2005). La découverte de nouveaux sites, estimant à 300 le nombre de chênes rouges matures dans le parc a suscité beaucoup d'intérêt de la part des gestionnaires. Ce nombre demeure toutefois peu élevé pour un territoire aux dimensions de Forillon (244 km²) et indique que la situation de l'espèce mérite une surveillance particulière. La mise en œuvre du cadre de restauration doit reposer sur des fondements scientifiques et nécessite l'approfondissement de plusieurs connaissances liées à l'écologie, à l'historique et à l'aménagement de ces espèces (Kafka et Quenneville, 2006). C'est dans ce contexte que s'inscrit ce projet de maîtrise, visant à documenter la distribution et la dynamique des populations de chênes rouges à leur limite nordique de répartition naturelle.

Écologie du chêne rouge

Plusieurs travaux ont déjà fait état de l'écologie de l'espèce. Le chêne rouge est considéré comme semi-tolérant à l'ombre (Sander, 1990) ; sous un couvert forestier, les semis peuvent s'établir mais sont facilement surcimés par des espèces plus tolérantes comme l'érable rouge (*Acer rubrum* Marsh.) et l'érable à sucre (*Acer saccharum* L.). En pleine lumière, les semis de chêne rouge ont cependant une croissance rapide, voire supérieure à celle de ses compétiteurs (Abrams et Downs, 1990; Brose et Van Lear, 1998; Shumway *et al.*, 2001). Ceci fait du chêne rouge une espèce réagissant favorablement aux perturbations légères provoquant des ouvertures de la canopée (Tirmenstein, 1991). On

considère en effet que le maintien du chêne rouge dans le paysage est étroitement relié aux épisodes de feux de surface qui réduisent la compétition et stimulent la production de rejets de souches (Van Lear et Watt, 1993 ; Soucy *et al.*, 2005). Les feux de forêts ont cependant longtemps été considérés comme nuisibles. Dès 1885, la politique nationale canadienne visait l'éradication systématique de tous les incendies, d'origine naturelle et anthropique (Kafka, 2007). Ce changement de régime a entraîné une diminution significative de la régénération des espèces associées au passage des feux comme le chêne rouge et le pin blanc (Brose et Van Lear, 1998; Soucy *et al.*, 2005). Depuis 1983, certains parcs nationaux, dont le Parc National de la Mauricie, ont permis le retour progressif du feu comme facteur naturel de perturbation à travers un programme de brûlage dirigé (Kafka, 2007; Parcs Canada 2010). En Gaspésie, les gestionnaires du PNF ont intégré des mesures similaires à travers le cadre de restauration (Kafka et Quenneville, 2006). Un premier brûlage a été effectué à l'automne 2009.

Passé, présent et futur du chêne rouge au parc Forillon

Pour justifier de telles mesures et reproduire le régime de perturbations naturelles, cette étude dresse un portrait en trois temps de la dynamique des forêts avec chênes rouges au PNF; le présent, le passé récent (i.e. environ les 100 dernières années) et le futur proche (i.e. la prochaine génération forestière). D'abord, la description des forêts actuelles en termes d'âge et de diamètre ont permis de faire ressortir la présence de patrons spatiotemporels causés par les perturbations survenues au cours du 20^e siècle. Ces processus ont pu être identifiés et situés dans le temps à travers des analyses dendrochronologiques et historiques (Mimeault, 1995). L'évolution de la composition du couvert forestier dans le temps a ensuite été modélisée à l'aide de matrices de probabilités de transition (Brisson *et al.*, 1994). Cet exercice a permis d'élaborer un diagnostic du statut du chêne rouge et de son évolution potentielle en absence de perturbation. Finalement, en utilisant un modèle de régression logistique multiple, basé sur les caractéristiques de l'habitat actuel du chêne rouge, nous avons été en mesure d'identifier des portions de

territoire propices à l'établissement de l'espèce. Ceci a permis d'apprécier l'ampleur de l'expansion potentielle du chêne rouge dans le PNF. Cette percée de la biogéographie appliquée procure la localisation de sites à haut potentiel de colonisation par le chêne rouge qui pourraient être mis à profit par le cadre de restauration.

CHAPITRE 2

DYNAMIQUE DU CHÊNE ROUGE À SA LIMITE NORDIQUE DE RÉPARTITION, GASPÉSIE (QUÉBEC)

INTRODUCTION

La progression septentrionale de la végétation sur le continent nord-américain a commencé il y a 18 000 ans en suivant le retrait des dernières calottes glaciaires (Prentice *et al.*, 1991 ; Jackson *et al.*, 1997 ; Strong et Hills, 2003). Certains ont proposé que la migration post glaciaire de certaines espèces thermophiles vers le nord fut ralentie par la rigueur des conditions climatiques (Peterson et Peterson, 2001 ; Strong et Hills, 2003).

En affectant la majorité des processus métaboliques, les températures froides limiteraient en effet la répartition géographique de plusieurs espèces d'arbres (Woodward, 1987 ; Salisbury et Ross, 1992 ; Hopkins, 2004 ; Van der Maarel et Austin, 2005). Elles diminuent notamment la production de graines (Tremblay *et al.*, 2002), la germination (Hobbie et Chapin, 1998) ainsi que le taux de croissance (Hopkins, 2004). Les températures froides peuvent aussi limiter la fertilité en empêchant la formation de certaines structures anatomiques essentielles à la fécondation (Pigott et Huntley, 1981).

Souvent, les conditions climatiques ne sont pas les seuls facteurs responsables de la distribution des espèces (Hocker, 1956 ; Oohata et Sakai, 1982 ; Meilleur *et al.*, 1997). Plusieurs taxons parviennent à se tailler une place dans les forêts nordiques et persistent d'une génération à l'autre, notamment en profitant d'habitats particuliers (Payette et Filion, 1975 ; Bergeron et Brisson, 1990 ; Lalonde, 1991) et de perturbations occasionnelles (Meilleur *et al.*, 1997 ; Rasmussen, 2007). En modifiant la structure et la composition des peuplements forestiers, ces perturbations agissent souvent comme un moteur de dynamisation des écosystèmes (Pickett et White, 1985 ; Frelich, 2002) Elles peuvent être d'origine biotique (*e.g.* épidémies d'insectes, maladies), abiotique (*e.g.* feux, vent) ou

anthropique (*e.g.* coupes, pollution) (Vaillancourt *et al.*, 2008). Plusieurs études considèrent le feu comme étant un important facteur contrôlant la distribution nordique des végétaux (Wright et Bailey, 1982 ; Johnson, 1992 ; Whelan, 1995). Certaines espèces arbres possèdent en effet des caractéristiques leur permettant de tolérer un régime de feu et même d'en tirer profit (Naveh, 1975; Whelan, 1995). Il y en a qui protègent leur cambium et leur méristème en les isolant avec une écorce épaisse (Spalt et Reifsnyder, 1962 ; Hengst et Dawson, 1994) ou d'autres qui possèdent des bourgeons souterrains qui débourent après le passage du feu (Cheplick et Quinn, 1988 ; Pausas, 1997 ; Bellingham et Sparrow, 2000; Vesk et Westoby, 2004). Finalement, certaines espèces ont une stratégie d'évitement et placent leurs graines à une distance suffisamment élevée du sol (Allen, 1964 ; Platt *et al.*, 1988 ; Whelan, 1995) ou dans des structures spécialement adaptées pour protéger les graines lors d'incendies (Beaufait, 1960 ; Perry et Lotan, 1979 ; Johnson et Gutsell, 1993 ; Ne'eman *et al.*, 2004).

Le chêne rouge (*Quercus rubra* L.) est une espèce largement répandue dans l'est des États-Unis et au sud du Canada (Sander, 1990 ; Farrar, 1996). Son abondance au sein des forêts nord-américaines est étroitement reliée à l'utilisation du territoire et aux perturbations légères (Crow, 1988 ; Sander, 1990). Contrairement à plusieurs de ses compétiteurs, le chêne rouge est favorisé par des épisodes de feux fréquents et des coupes forestières (Tirmenstein, 1991 ; Desmarais, 1998). Par sa capacité à se régénérer végétativement par rejets de souche (Crow, 1988), les chênes ont un avantage compétitif vis à vis de plusieurs autres espèces arborescentes qui l'accompagnent en peuplements naturels comme l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.) et l'érable rouge (*Acer rubrum* L.) (Tirmenstein, 1991 ; Desmarais, 1998 ; Brose et Van Lear, 1998 ; Shumway *et al.*, 2001). En éliminant une partie de la litière (Harper *et al.*, 2004), le feu crée aussi des conditions favorables pour la germination des glands (Van Lear et Watt, 1993).

La limite septentrionale mondiale de répartition naturelle du chêne rouge (fig. 1) se trouve à l'extrémité nord-est de la péninsule gaspésienne (Rousseau, 1974 ; Farrar, 1996), et particulièrement dans le Parc National Forillon (PNF). Dans la partie nordique de son

aire, le chêne rouge est représenté par sa variété *borealis* (Michaux f.), qui se caractérise notamment par des glands plus petits que ceux de la variété typique (Scoggan, 1978). Les influx polliniques suggèrent que le chêne rouge est présent sur le territoire depuis 8000 BP (Asnong et Richard, 2003), soit 1000 à 5000 ans après le début de la déglaciation (Richard *et al.*, 1997). Des études antérieures effectuées dans la région montrent qu'il est retrouvé dans le haut de pentes fortes ou près des sommets et qu'il est associé à des dépôts de surface minces et bien drainés (Lafond et Ladouceur, 1968 ; Fortin, 2003). D'après Majcen (1981), il évolue dans deux types de peuplements mixtes : l'érablière sucrière à chêne rouge typique, ainsi que la sapinière baumière à érable rouge et chêne rouge. Cette association du chêne rouge avec le sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill) est la seule à avoir été documentée jusqu'à présent (Sander, 1990; Fortin, 2003).

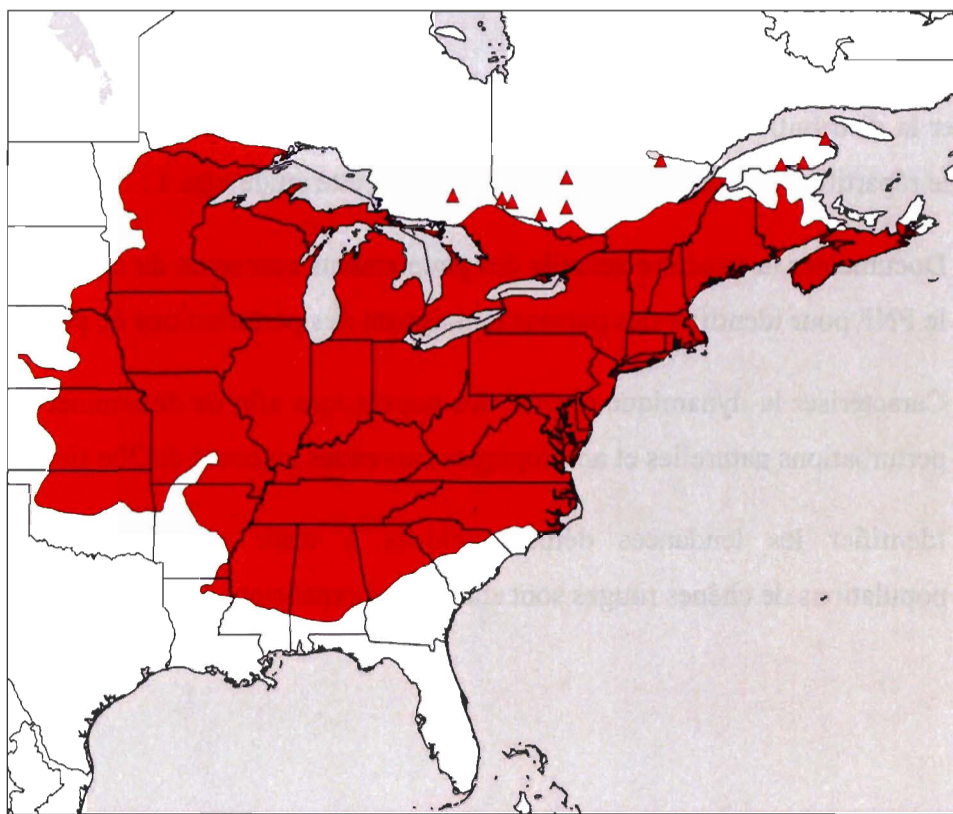


Figure 1. Aire de distribution naturelle du chêne rouge (Sander, 1990 ; Farrar, 1996). Les points au nord de l'aire de distribution représentent des populations isolées connues de chênes rouges (MRNF).

Des observations sommaires attestent que les semis de chêne rouge d'origine sexuée sont présents sur le territoire, suggérant que cette espèce est capable de produire des glands matures à sa limite nordique de répartition (Fortin, 2003). Ceci suggère que l'aire de répartition du chêne rouge n'est pas sous le contrôle de processus développementaux limités au nord par la rigueur du climat. Considérant qu'avant la création du PNF en 1970, le territoire a été considérablement perturbé, particulièrement lors de la colonisation de la vallée de l'Anse-au-Griffon (Mimeault, 1995) et que l'écologie du chêne rouge est étroitement reliée à l'utilisation du territoire, nous posons plutôt comme hypothèse que le régime de perturbations ayant prévalu avant 1970 a pu favoriser une expansion locale de l'espèce. Le contrôle systématique des perturbations naturelles et des activités humaines depuis ce temps pourrait engendrer un déclin du nombre d'individus au sein de la prochaine génération forestière.

Afin de répondre à cette hypothèse, l'objectif général de cette étude est de documenter la distribution et la dynamique des populations de chênes rouges à leur limite nordique de répartition naturelle. Plus spécifiquement, cette étude vise à :

- (1) Documenter la structure actuelle des peuplements contenant du chêne rouge dans le PNF pour identifier des patrons témoignant des perturbations du passé récent;
- (2) Caractériser la dynamique récente des populations afin de déterminer l'effet des perturbations naturelles et anthropiques survenues au cours du 20^e siècle;
- (3) Identifier les tendances démographiques à venir pour déterminer si les populations de chênes rouges sont stables, en expansion, ou en déclin.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Aire d'étude

Cette étude s'est déroulée dans le PNF, une zone de conservation d'une superficie de 244 km² située à l'extrémité nord-est de la péninsule gaspésienne, dans la province de Québec, Canada (fig. 2). Malgré sa position nordique (48°N 64°W), cette région bénéficie d'un climat relativement doux en raison de la proximité du Golfe du St-Laurent et des basses altitudes, comparativement aux stations plus continentales de la Gaspésie (Majcen, 1981). La température moyenne annuelle est de 2,9°C et les températures moyennes des mois de janvier et juillet sont respectivement -12°C et 17°C; la période de gel varie entre 120 et 140 jours. Les précipitations annuelles sont d'environ 1117 mm, dont 30 % tombent sous forme de neige (Environnement Canada, 2010). Au-delà d'une soixantaine de mètres d'altitude, les dépôts d'origine glaciaire couvrent plus de 90 % de la superficie du PNF, à partir desquels se développent des podzols ferriques (Majcen, 1981)

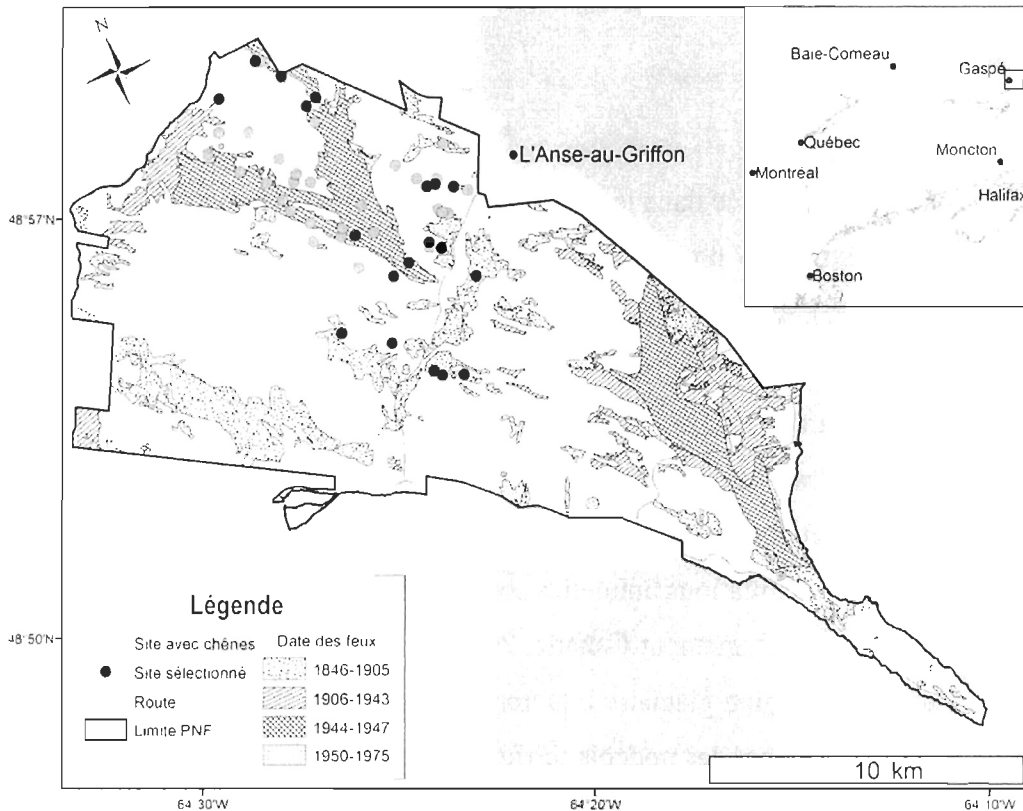


Figure 2. Aire d'étude, localisation des stations avec chêne rouge et des 19 stations sélectionnées ; emplacement des feux de forêts survenus entre 1846 et 1975 dans le PNF recensés par Dryade (1986), Rogeau (2006) et Parcs Canada (2009)

Peuplements forestiers

La zone d'étude se situe dans le sous-domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau jaune (*Betula alleghaniensis* Britton) (Grondin *et al.*, 1999). Le territoire est recouvert par 23 000 ha de forêts, composées à 70 % de peuplements mixtes dominés par les sapinières et les bétulaies blanches. Les forêts feuillues recouvrent près de 22 % de la superficie du parc et sont dominées par l'érablière à sucre. Les peuplements dominés par le bouleau à papier (*Betula papyrifera* Marsh.) sont des groupements de transition principalement issus de feux. Les forêts résineuses (9 % de la superficie du parc) consistent principalement en des sapinières (7,4 %), des pessières blanches (0,8 %), des pessières noires (0,2 %) et des cédrières (0,6 %) (Majcen, 1981).

Utilisation du territoire et perturbations

La vallée de l'Anse-au-Griffon a été habitée par près de 2 000 personnes entre 1850 et 1970, principalement des bûcherons et des agriculteurs. On estime à une vingtaine le nombre d'usines de sciage qui ont opéré successivement ou de façon concurrente sur cette portion du territoire du PNF durant cette période. Au départ, les principaux produits étaient le bois de chauffage, le bois équarri ainsi que le bois de douve pour la fabrication de tonneaux utilisés pour le transport de la morue. À partir de 1930, le bois de pulpe (*i.e.* sapin et épinette) utilisé pour la fabrication de papier est devenu le principal produit de la vallée (Mimeault, 1995). Les coupes partielles et totales n'ont laissé qu'une très faible proportion des forêts à l'état vierge (Majcen, 1981) et sont considérées comme un facteur important de changement de la physionomie des peuplements (Grandtner *et al.*, 1973 ; Boucher, 2008). La compilation des données disponibles (Dryade, 1986 ; Rogeau, 2006 ; Parcs Canada, 2009) indiquent que les feux ont brûlé une superficie minimale de 7 200 ha sur le territoire du PNF entre 1846 et 1975. On estime que 40 % d'entre eux seraient issus de feux d'abattis (Dryade, 1986). L'examen d'échantillons de sédiments accumulés au fond des lacs dans lesquels des charbons de bois ont été retrouvés suggère la présence d'un régime de feu à périodicité variable, où les épisodes dans feu ont pu durer quelques siècles au cours des deux derniers millénaires dans le secteur du PNF (Richard, 1997). L'occupation humaine aurait donc provoqué une augmentation notoire des épisodes de feux.

Échantillonnage

Nous avons sélectionné 19 des 42 sites connus (fig. 2) suite à un inventaire aérien récent de la population locale de chênes rouges (Fortin et Côté, 2005). Des sites contenant peu (<50), quelques (50-100) ou plusieurs tiges (>100) furent sélectionnés afin de documenter des populations au statut dynamique contrasté. Chaque site a été ratissé par des transects espacés de 10 m afin de géoréférencer toutes les tiges de chêne rouge de plus de deux mètres de hauteur. L'inventaire de la population locale de chênes rouges était considéré complet lorsqu'aucune tige n'était présente dans une distance de 100 m des tiges

les plus périphériques; le polygone délimité par cet inventaire a constitué l'étendue de chaque site (fig. 3).

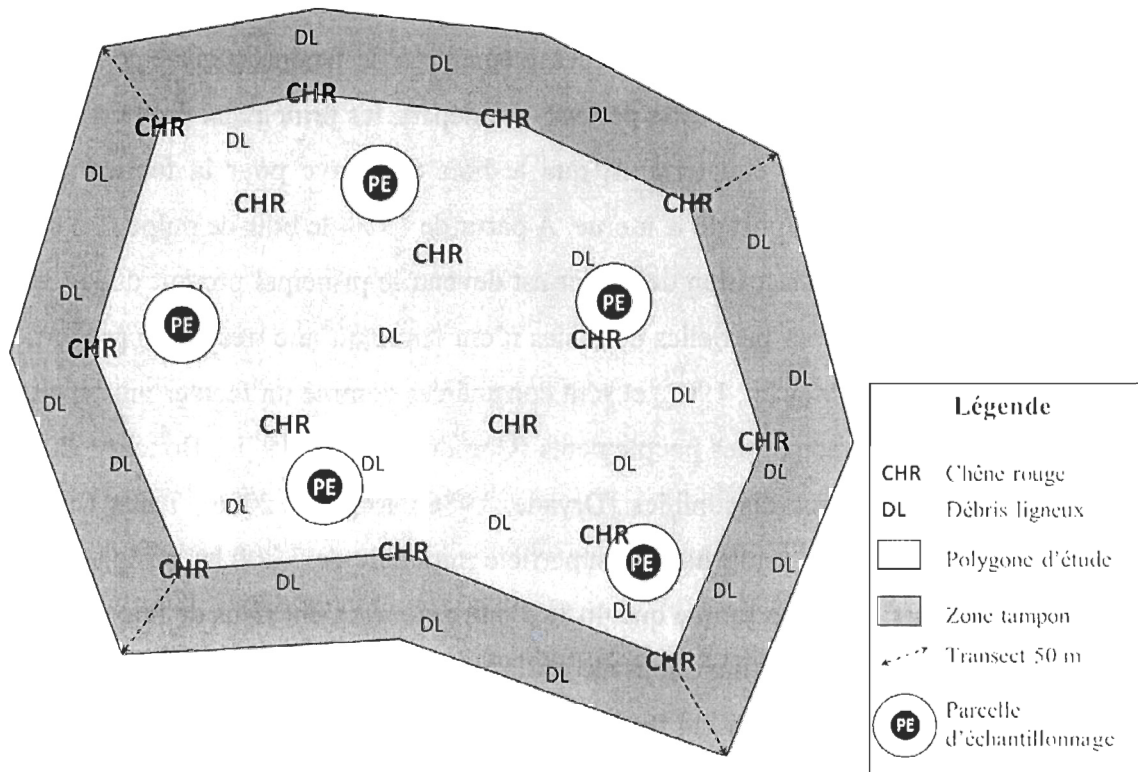


Figure 3. Schéma d'échantillonnage dans les 19 sites visités

Le diamètre (DHP) et l'origine de la tige (*i.e.* sexuée ou végétative) étaient notés systématiquement. Dans le cas d'un individu polycormique, la tige ayant le DHP le plus important était considérée comme étant la tige-mère, issue de reproduction sexuée. Les autres tiges étaient identifiées comme étant d'origine végétative.

La composition passée des peuplements a été évaluée en recensant exhaustivement les débris ligneux de plus de 30 cm de diamètre à hauteur de souche (DHS) à l'intérieur de chaque site ainsi que dans une zone tampon de 50 m autour du polygone délimité par les chênes. Chaque arbre mort était mesuré (DHS) et identifié à l'espèce sur le terrain ou en laboratoire, à l'aide de critères anatomiques (Hoadley, 1990 ; Cloutier, 2010). La cause de

la mort (*e.g.* coupe, feu, chablis) était également notée lorsque des indices étaient disponibles (*e.g.* souche coupée, charbon, arbre déraciné). Les débris ligneux de plus petit diamètre (10 à 30 cm) étaient inventoriés dans un rayon de 5 m du point central de 5 parcelles d'échantillonnage positionnées uniformément dans le polygone (fig. 3). Dans chacune de ces parcelles, l'espèce et le DHP de toutes les tiges de plus de 2 m de hauteur interceptées par un prisme de facteur 2 étaient également notés pour déterminer la composition actuelle des peuplements.

Dans chacun des sites visités, huit chênes et huit arbres d'espèce différente étaient sélectionnés de façon aléatoire. Ces 16 individus étaient ci-après désignés arbres-études. Lorsque le nombre de chênes matures était inférieur à huit, tous les individus étaient sélectionnés et le nombre de tiges d'espèce autre sélectionné était ajusté en conséquence. Un échantillon était prélevé à 30 cm de hauteur sur chaque arbre-étude à l'aide d'une sonde de Pressler afin d'en dénombrer les cernes de croissance. Le plus proche codominant était identifié à l'espèce pour chaque arbre-étude afin d'établir les probabilités de transitions. La régénération était quantifiée à l'intérieur de quatre parcelles circulaires de 1,13 m de rayon (4m²) positionnées à 7 m de chaque arbre-étude selon la pente (haut, bas, gauche, droite). Seuls les semis des espèces arborescentes, dont la hauteur était inférieure à 2 m de hauteur et dont la tige était à l'intérieur de la parcelle étaient comptés.

Analyse des données

Habitat du chêne rouge

Chaque site visité a été décrit selon les variables suivantes : le nombre d'individus de chênes, l'importance de la reproduction végétative, de même que l'orientation et l'inclinaison de la pente. L'année de passage du dernier feu a été déterminée par l'étude des documents cartographiques (Dryade, 1986 ; Rogeau, 2006 ; Parcs Canada, 2009). La composition des peuplements a été décrite par le pourcentage de surface terrière occupé par les autres espèces ligneuses. Le nombre de semis de chêne rouge par hectare, de même que

le nombre de semis par tige mature a été calculé pour chacun des sites. La structure diamétrale ainsi que la structure d'âge de chaque population issue de feux (1846-1905 et 1945) et pour la population générale ont aussi été établies. Cette répartition des sites a été effectuée pour montrer l'effet des feux sur la dynamique du chêne rouge. L'indice I de Moran (Legendre et Legendre, 2004) a été calculé à l'aide de la bibliothèque *spdep* (Bivand *et al.*, 2010) afin d'évaluer le degré d'autocorrélation spatiale entre les sites avec chêne rouge. La structure d'âge des populations de chênes et des peuplements a été construite à partir des échantillons provenant des arbres-études. Ils ont d'abord été poncés avec une série de papiers abrasifs (80, 150 et 220 grains). Les cernes ont été dénombrés et mesurés à l'aide d'une loupe binoculaire (25-50X) et du logiciel WinDENDRO (Regents Instruments, 2004). L'âge des arbres dont la partie centrale était manquante a été estimée en extrapolant le taux de croissance à partir des cernes de croissance présents (Norton *et al.*, 1987 ; Ranius *et al.*, 2009).

Dendrochronologie

L'analyse de l'accroissement des cernes de croissance annuels a été effectuée à partir des échantillons prélevés sur les arbres-étude. Les détentes de croissance, identifiées avec le logiciel JOLTS (Holmes, 1999), étaient considérées à partir du moment où la moyenne de 10 cernes était deux fois supérieure la moyenne des 10 cernes précédents. Les épisodes d'épidémie par la tordeuse des bourgeons d'épinette (*Choristoneura fumiferana* Clem.) ont été identifiés sur les espèces hôtes (*i.e.* sapin baumier, épinette blanche (*Picea glauca* (Moench.) Voss) et épinette noire (*Picea mariana* Mill.)) avec le logiciel OUTBREAK (Holmes et Swetnam, 1996). Les mesures des cernes ont d'abord été standardisées avec une Spline cubique de 60 ans afin d'éliminer les tendances de croissance reliées à l'âge de l'arbre (Boulangier et Arseneault, 2004). Une épidémie était définie comme toute réduction de croissance sur une période supérieure à cinq ans incluant au moins une année avec un écart type inférieur à -1.28 par rapport à la moyenne (Swetnam et Lynch, 1989 ; Swetnam et Lynch, 1993 ; Jardon, 2001 ; Speer *et al.*, 2001). Les chronologies des espèces hôtes

n'ont pas été comparées avec des chronologies d'espèces non-hôtes, méthode fréquemment utilisée pour éliminer le bruit relié aux variations climatiques. D'après Boulanger et Arsenault (2004), la chronologie de 500 ans du thuya occidental (*Thuja occidentalis* L.) effectuée dans la région de Rimouski (48°N 24°W) contient une composante périodique pouvant fausser le signal épidémique.

Sur chaque coupe transversale de pin blanc, deux rayons opposés étaient tracés perpendiculairement aux cernes de croissance. Les échantillons étaient ensuite numérisés à une résolution variant de 2400 à 3200 dpi. Par la suite, les cernes de croissance étaient dénombrés à l'aide du logiciel OSM 3.0 (SCIEM, 2005). Les deux rayons étaient ensuite comparés entre eux sur le logiciel PAST 4 (SCIEM, 2005). Les tendances reliées à l'âge et au diamètre ont été enlevées en utilisant une spline cubique. Les échantillons ont été comparés entre eux afin d'établir une chronologie flottante. Celle-ci a été comparée à la chronologie établie par Girardin (2010) à Baie Comeau (275 km à l'ouest du PNF) à partir de pins blancs à des fins d'interdatation. Le logiciel COFECHA (Holmes, 1983) a été utilisé pour confirmer statistiquement les mesures et les résultats.

Matrices de probabilité de transition

Les modèles utilisés ont été construits à partir des données de codominance et de régénération prélevées dans les parcelles aléatoires. Ils se basent sur le principe de remplacement arbre-par-arbre, i.e. chaque arbre de la strate dominante sera éventuellement remplacé par un jeune arbre établi dans son sous-étage (Brisson *et al.*, 1994). La quantité projetée qu'un arbre d'espèce j remplace un arbre d'espèce i a été calculée à l'aide de matrices de transition P . Ainsi, la composition de la prochaine génération d'arbre a été établie selon l'équation suivante :

$$n_{(t+1)} = n_{(t)} P$$

où $n(t)$ est un vecteur du nombre d'arbres de chacune des k espèces à la génération t et P est une matrice de transition basée sur la probabilité qu'un arbre d'espèce i soit remplacé par un arbre d'espèce j (Brisson *et al.*, 1994).

Deux modèles basés sur des prémisses différentes ont été élaborés à des fins de comparaison. Le premier modèle considère que la probabilité p_{ij} qu'un arbre d'espèce j remplace un arbre d'espèce i correspond au nombre relatif de fois où un jeune arbre de l'espèce j est le codominant de l'espèce i . Le deuxième modèle considère que l'arbre centre sera remplacé par l'espèce ayant la plus grande densité de semis. La probabilité p_{ij} devient ainsi proportionnelle à la densité relative des semis (hauteur < 2 m) de l'espèce j dans le sous-étage de l'espèce i . Ces deux modèles représentent des échelles de temps différentes. Le premier modèle estime la composition forestière qui suivra immédiatement le décès de tous les arbres qui forment actuellement la canopée, tandis que le second modèle représente la composition du couvert forestier une fois les semis rendus à maturité (dans plus de 50 ans). Ensemble, ces deux modèles ont permis d'estimer graduellement l'évolution de la composition du couvert forestier. L'approche par matrice de transition présentant d'importantes simplifications, une seule itération de chacun des modèles a été effectuée, de sorte à ce que seule la composition de la prochaine cohorte d'arbres dominants a été simulée.

Neuf espèces, représentant 97,9 % de la composition du couvert arborescent (densité relative) des 19 sites visités, ont été considérées dans le modèle : le sapin baumier, l'érable rouge, le bouleau à papier, l'érable à sucre, l'épinette blanche, le chêne rouge, le bouleau jaune, l'épinette noire et le pin blanc (*Pinus strobus* L.). Les espèces de faible abondance comme le thuya occidental, le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx), l'érable de Pennsylvannie (*Acer Pennsylvanicum* L.) et le sorbier d'Amérique (*Sorbus americana* Marsh.) ont été rejetées pour l'élaboration du modèle. L'abondance des neuf espèces sélectionnées a été corrigée de façon à ce que leur somme représente la totalité du couvert forestier.

Habitat potentiel du chêne rouge

La superficie du PNF a été divisée en 24 712 parcelles de 1 ha (100 m x 100 m) à l'aide de l'extension Hawth's tools conçue pour le logiciel ArcMap 9.3.2 (Beyer, 2004). Le type de dépôt de surface, l'altitude, de même que l'inclinaison et l'orientation moyenne ont été déterminés pour chacune des parcelles à partir de la carte écoforestière (MRNF, 2007) et des relevés hypsométriques (Base nationale des données topographiques, 2009). La présence de feux sur les sites a été déterminée à l'aide des cartes établies par le groupe Dryade (1986), par Rogeau (2006) ainsi que par Parcs Canada (2009). Les traces de feux répertoriées sur le terrain ont été également considérées. Les paramètres de chaque parcelle (tableau 1) ont été traités au moyen d'une régression logistique multiple calculée à l'aide du logiciel R (Version 2.11.1, 2010).

Tableau 1. Signification des variables utilisées pour la caractérisation de l'habitat du chêne rouge

Variabes	Signification
Feux	Passage d'un feu entre 1846 et 1974; var. binaire (0-1)
Pente	Inclinaison de la pente (°)
ALTI	Altitude moyenne (m)
ALTI2	Carré de l'altitude moyenne (m)
NE, ES, SE, SU, SW, WE, NW	Orientation moyenne de la pente; var. binaires (0-1)
1A, 2A, 2B, 3_, 4G, 5A, 5S, 7_, 8A, 8C, 8E	Type de dépôt de surface; var. binaires (0-1)

Huit modèles candidats basés sur les caractéristiques connues de l'habitat préférentiel du chêne rouge ont été élaborés. Ces modèles ont été comparés entre eux selon leur AIC (Mazerolle, 2006). Seules les variables significatives ($p < 0,05$) du meilleur modèle ont été considérées. Ce modèle a ensuite été appliqué sur les polygones d'un hectare couvrant la totalité de la superficie du parc. Les valeurs obtenues par le modèle ont été ajustées sur une échelle de 0 à 1, calculée à partir de l'intervalle de confiance (95%) de la moyenne obtenue par les populations connues de chêne rouge. La superficie du territoire dont la valeur correspondait à la limite inférieure de cet intervalle de confiance a été calculée et comparée à la superficie actuellement colonisée par l'espèce. Le calcul ainsi obtenu a permis d'identifier les portions de territoire favorables au chêne rouge dans le PNF.

RÉSULTATS

Structure actuelle des peuplements et des populations

Caractéristiques stationnelles et composition des peuplements

Les sites avec populations de chênes rouges échantillonnées se situent majoritairement sur des pentes d'environ 20° orientées au sud-ouest (tableau 2). Les populations étudiées se situent dans des peuplements à dominance feuillue d'une part (n = 9) et résineuse d'une autre part (n = 10). Le sapin baumier représente en moyenne 26 % de la surface terrière totale des peuplements à dominance feuillue, avec l'érable rouge (25 %), le bouleau à papier (16 %) et l'érable à sucre (9 %). Dans les peuplements à dominance résineuse, le sapin baumier occupe 48 % de la surface terrière totale, avec l'érable rouge (18 %), le bouleau à papier (9 %) et l'épinette blanche (8 %). En moyenne, les peuplements sont fermés à 72 %. Quatre sites ont été brûlés entre 1846 et 1905, cinq autres ont subi un incendie en 1945.

Au total, 1 299 tiges de chênes rouges ont été recensées; des individus polycormiques ont été trouvés dans 17 des 19 sites échantillonnés et plus de 50 % des tiges étaient d'origine végétative (780/1299). La densité moyenne des tiges de chênes est de 27 tiges/ha. Quatre populations ont une densité inférieure à 9 tiges/ha. Les trois populations les plus denses comptent 49 tiges/ha et plus. La régénération du chêne rouge varie entre 0 et 1 172 semis/ha (moyenne de 238 pour l'ensemble des 19 sites). Le nombre de semis par tige mature de chêne varie entre 0 et 24 (moyenne de 9,3 semis par tige).

L'indice *I* de Moran a été calculé à partir des populations connues de chênes. Sa valeur était de 0,13. Une légère agglomération des populations est donc observée, mais pourrait être attribuable au hasard.

Tableau 2. Description des 19 sites visités au cours des étés 2009-2010. L'orientation de la pente est exprimée selon la classe modale des parcelles échantillonnées. La pente est calculée selon l'inclinaison moyenne de la pente des parcelles. La colonne N_{tiges} représente le nombre de tiges, sexuées et végétatives tandis que la colonne N_{CHR} ne représente que les tiges sexuées. L'inscription 1905 représente les sites brûlés entre 1846 et 1905. La colonne *Dom.* indique si le peuplement est dominé par des feuillus (F) ou par des résineux (R). Les données manquantes sont dues à des erreurs de manipulation.

Site	N_{CHR}	N_{tiges}	Orient.	Pente (°)	Couv. (%)	Feu	Tiges CHR/ha	Pourcentage de surface terrière											<i>Dom.</i>	Régénération CHR	
								CHR	ERR	ERS	BOP	BOJ	PET	SAB	EPN	EPB	THO	PIB		Semis /ha	Semis /tige
C31	1	1	S-W	35,2	74		8	0,0	30,0	16,7	3,3	1,7	0,0	30,0	0,0	8,3	5,0	5,0	F	139	17,4
C47	1	1	S-W	7,1	65	1905	8	1,5	16,4	43,3	17,9	3,0	0,0	13,4	0,0	3,0	0,0	1,5	F	0	0
C50	1	2	Sud	22	65		8	0,0	17,1	1,4	11,4	0,0	0,0	60,0	8,0	2,0	0,0	0,0	R	69	8,7
C98	2	5	Sud	13,5	90	1905	16	0,0	27,4	16,4	6,8	23,3	0,0	21,9	0,0	4,1	0,0	0,0	F	0	0
C15	2	6	S-W	19,4	79		16	0,0	14,7	0,0	7,4	0,0	12,6	49,5	8,0	4,6	3,2	0,0	R	0	0
C9	2	6	S-W	15,7	79		14	0,0	36,3	5,0	13,8	2,5	0,0	33,8	0,0	8,8	0,0	0,0	F	62	4,4
C19	3	8	S-W	19,3	72		24	0,0	16,9	0,0	25,3	0,0	0,0	53,0	3,6	1,2	0,0	0,0	R	57	2,4
C99	4	4	S-W	15,9	76	1905	32	1,1	31,2	6,5	22,6	8,6	0,0	25,8	1,1	3,2	0,0	0,0	F	0	0
C42	4	5	S-W	20,1	81		32	0,0	14,6	0,0	22,0	0,0	0,0	52,4	8,5	1,2	0,0	1,2	R	0	0
C41	4	13	Sud	25	87		32	4,3	42,6	10,6	10,6	21,3	0,0	4,3	0,0	6,4	0,0	0,0	F	0	0
C43	6	13	S-W	37,3	75	1905	9	0,0	16,7	22,9	4,2	2,1	0,0	22,9	2,1	29,2	0,0	0,0	R	0	0
C18	9	36	N-E	16,5	58		50	40,0	9,2	3,1	12,3	0,0	0,0	27,7	1,5	6,2	0,0	0,0	F	508	10,2
C30	30	53	S-W	22,3	79	1945	28	0,0	21,7	33,3	23,2	11,6	0,0	7,2	0,0	2,9	0,0	0,0	F	469	16,9
C7	36	63	Sud	19,9	56		49	5,4	32,4	5,4	5,4	0,0	0,0	45,9	0,0	5,4	0,0	0,0	R	39	0,8
C14	37	87	S-E	15,3	61	1945	---	11,9	22,0	0,0	5,1	0,0	0,0	47,5	3,4	6,8	0,0	3,4	R	625	---
C13	50	105	Sud	14,7	71		31	0,0	11,6	9,3	7,0	0,0	0,0	48,8	0,0	23,3	0,0	0,0	R	391	12,7
C48	80	141	S-W	13,5	58		20	1,2	10,5	0,0	5,8	0,0	0,0	69,8	7,0	5,8	0,0	0,0	R	0	0
C35	118	411	S-E	30,3	77	1945	36	10,8	43,2	0,0	21,6	5,4	8,1	2,7	0,0	0,0	0,0	8,1	F	---	---
CP	159	339	sud	15,6	22	1905	49	19,2	7,7	9,6	3,8	0,0	1,9	50,0	0,0	7,7	0,0	0,0	R	1172	24,0
Total	549	1299	S-W	19,9	72	---	26	5,0	22,2	9,7	12,1	4,2	1,2	35,1	2,3	6,8	0,4	1,0	---	238	9,31

Structure diamétrale

La structure diamétrale des populations de chênes rouges de tous les sites (fig. 4.A) montre que les tiges de diamètre inférieur à 25 cm sont les plus nombreuses et la majorité d'entre elles sont d'origine végétative. Les tiges de diamètre supérieur à 30 cm sont davantage issues de reproduction sexuée. Dans l'ensemble, la structure diamétrale des populations de chênes rouges ne varie pas significativement en fonction de l'année de passage du dernier feu ($\chi^2 = 99$; dl=90; $p = 0.2423$). Malgré cela, les deux structures diamétrales présentent des différences importantes entre elles. Les sites qui ont brûlé entre 1846 et 1905 (fig. 4.B) regroupent une plus grande densité de tiges de DHP supérieur à 30 cm que les sites ayant subi le passage d'un incendie en 1945 (fig. 4.C) et les tiges de 15 à 25 cm de diamètre sont plus nombreuses que les tiges de plus faible diamètre. Plus de 77 % des tiges des classes diamétrales inférieures sont issues de la reproduction végétative. Dans les deux cas, les semis semblent bien s'établir dans le sous-couvert. On observe toutefois une densité deux fois supérieure de semis dans les sites brûlés en 1945 que dans les sites brûlés entre 1846 et 1905 (550 semis/ha, comparativement à 273).

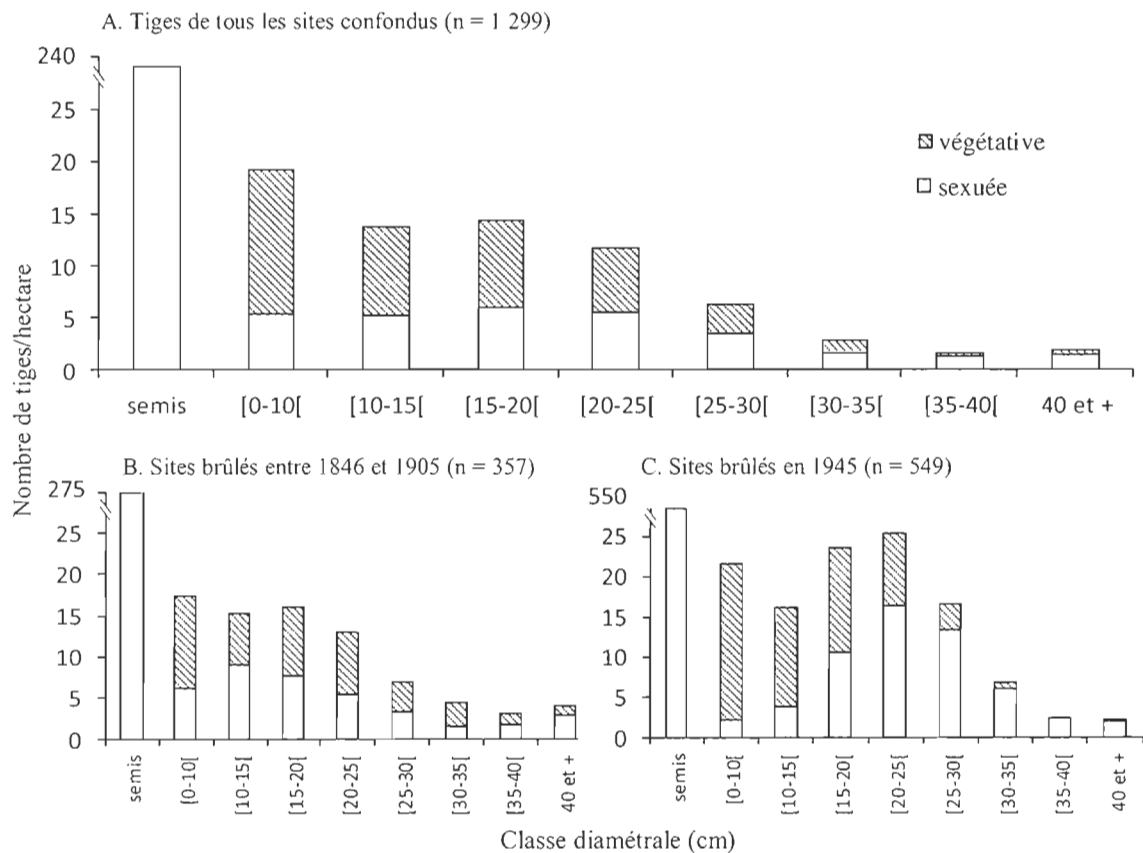


Figure 4. A. Structure diamétrale des tiges de chênes rouges recensées dans les 19 sites visités. B. Structure diamétrale des tiges de chênes recensées dans les sites brûlés entre 1846 et 1905. C. Structure diamétrale des tiges de chênes recensées dans les sites brûlés en 1945.

La structure diamétrale de l'ensemble des peuplements (fig. 5.A) est similaire à celle observée dans les sites brûlés entre 1846 et 1905 (fig. 5.B). Les trois classes inférieures contiennent la majorité des tiges (73 % et 68 % respectivement) et sont composées en grande partie de feuillus tolérants et de résineux. Dans les sites brûlés en 1945 (fig. 5.C) par contre, plus de 85 % des tiges sont également réparties dans les quatre premières classes diamétrales. Les deux premières classes sont principalement composées de feuillus tolérants (18,4 % et 10,4 % respectivement), tandis que les classes 15-20 cm et 20-25 cm contiennent majoritairement des feuillus intolérants (8,6 % et 6,7 %) et des résineux (9,8 % et 5,5 %).

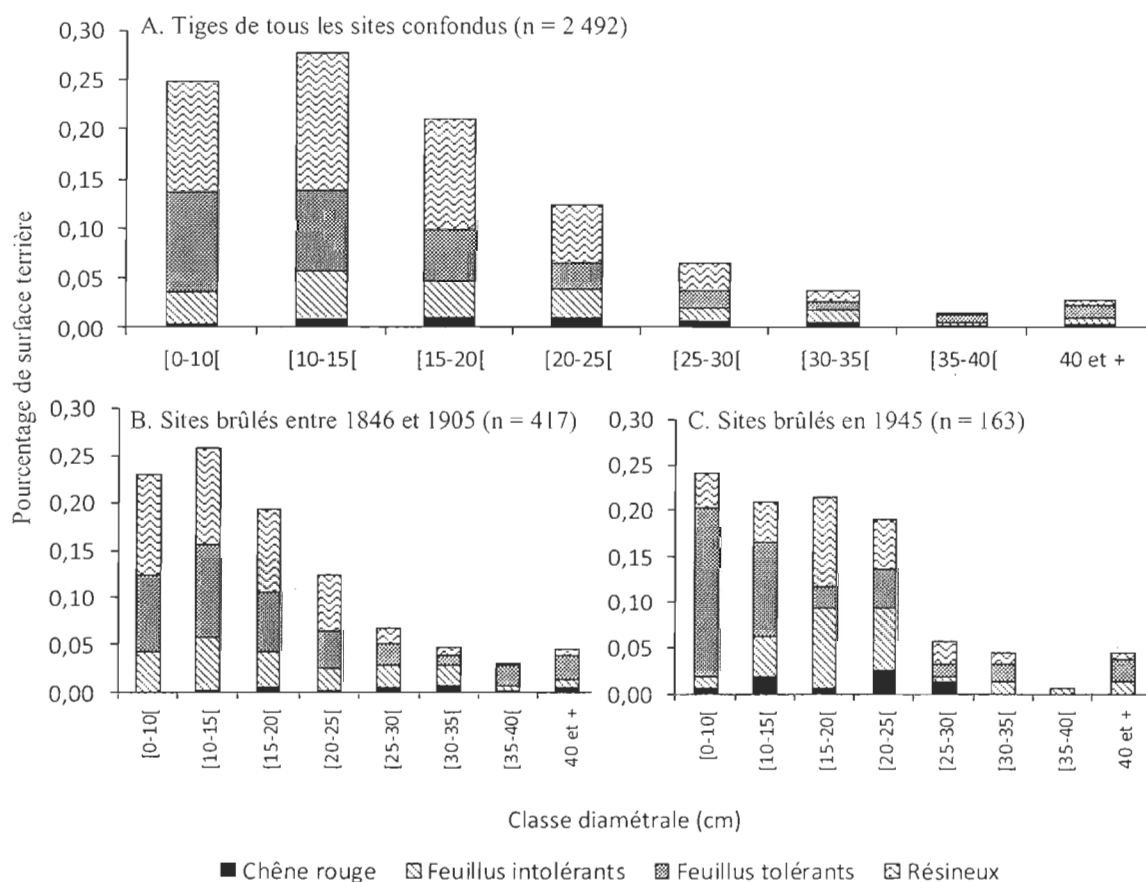


Figure 5. A. Structure diamétrale des peuplements de tous les sites confondus. B. Structure diamétrale des peuplements dans les sites brûlés entre 1846 et 1905. C. Structure diamétrale des peuplements dans les sites brûlés en 1945. Les espèces ont été regroupées selon leur groupe fonctionnel : Résineux (EPB, EPN, SAB, PIB, THO), feuillus intolérants (BOJ, BOP) et feuillus tolérants (ERR, ERS). Le chêne rouge a un statut d'espèce semi-tolérante (Sander, 1979).

Structure d'âge

La structure d'âge générale des populations de chênes rouges (fig. 6.A) suggère un recrutement qui augmente régulièrement entre 1900 et 1950, suivi d'un pic de recrutement durant la décennie 1950-1960 et d'un déclin subséquent. Ce patron de structure d'âge est essentiellement similaire à celui observé dans les sites brûlés durant la période 1846-1905 (fig. 7.B, $\chi^2 = 57,8$; dl=45; $p = 0,0958$) mais se distingue clairement de la structure d'âge observée dans les sites incendiés en 1945 (fig. 7.C, $\chi^2 = 27,6$; dl=16; $p = 0,03528$). Le pic de recrutement est plus marqué encore dans ces sites, où 48 % des tiges ont été recrutées entre 1950 et 1960 et dans lesquels à peine 13 % des tiges ont été recrutées avant 1940.

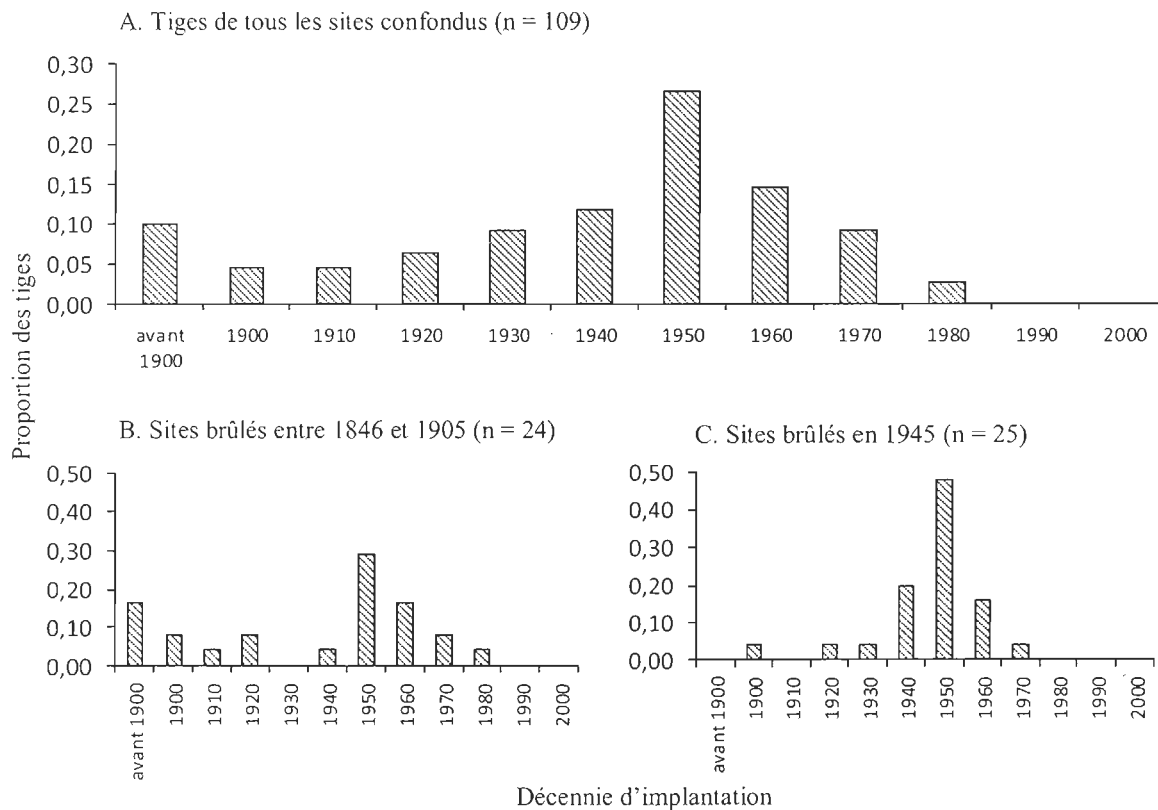


Figure 6. A. Âge des tiges échantillonnées dans les 19 sites confondus. B. Âge des tiges provenant des sites brûlés entre 1846 et 1905. C. des tiges provenant des sites brûlés en 1945.

La structure d'âge générale des peuplements (fig. 7.A) suggère un recrutement particulièrement actif durant la décennie 1960-1970. Ces tiges sont en majorité des feuillus intolérants (39 %). Plusieurs tiges ont aussi été recrutées dans les années 1950. Cette fois, il s'agit majoritairement de résineux (61 %) et de feuillus intolérants (17 %).

Le recrutement a été relativement constant au cours du 20^e siècle dans sites brûlés entre 1846 et 1905, et ce, pour toutes les espèces (fig. 7.B). Un autre patron est observé dans les sites brûlés en 1945 (fig. 7.C). Aucune des tiges échantillonnées n'a été recrutée entre 1900 et 1930. La grande majorité des tiges (73 %) ont cependant été recrutées entre 1950 et 1980 et se composent principalement de résineux (45 %).

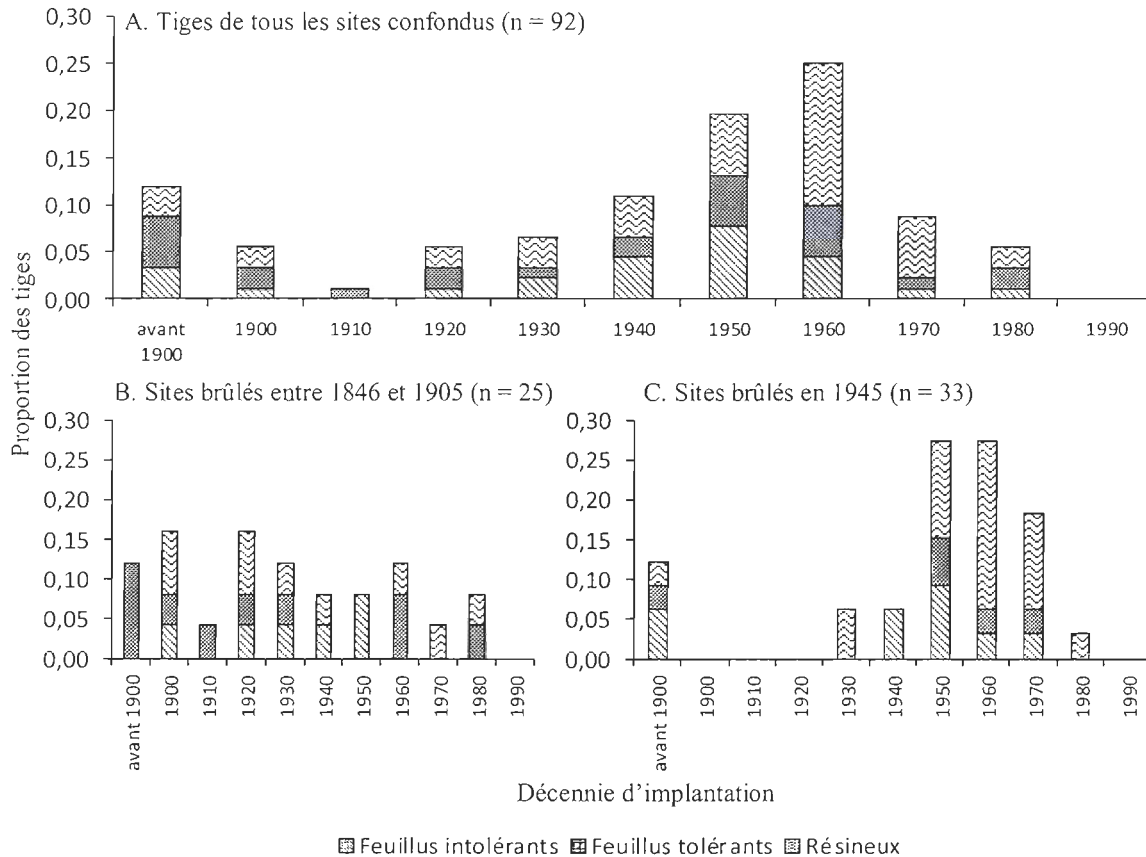


Figure 7. A. Structure d'âge des tiges échantillonnées dans les 19 sites confondus. B. Structure d'âge des tiges provenant des sites brûlés entre 1846 et 1905. C. Structure d'âge des tiges provenant des sites brûlés en 1945. Les espèces ont été regroupées selon leur groupe fonctionnel.

Perturbations passées

Croissance et relations interspécifiques

La croissance radiale annuelle du chêne rouge a subi d'importantes fluctuations entre 1890 et 2009 (fig. 8.A). Lorsqu'on regroupe les tiges se situant dans les sites ayant subi le passage d'un feu au cours du 20^e siècle, on remarque que la croissance radiale annuelle augmente de façon considérable une dizaine d'années après la perturbation (fig. 8.B.C). Toutes les courbes de croissance montrent une augmentation entre 1975-1985 qui correspond à une période d'épidémie majeure (plus de 30% des arbres hôtes atteints) de tordeuse de bourgeons d'épinettes (TBE) (fig.8.D).

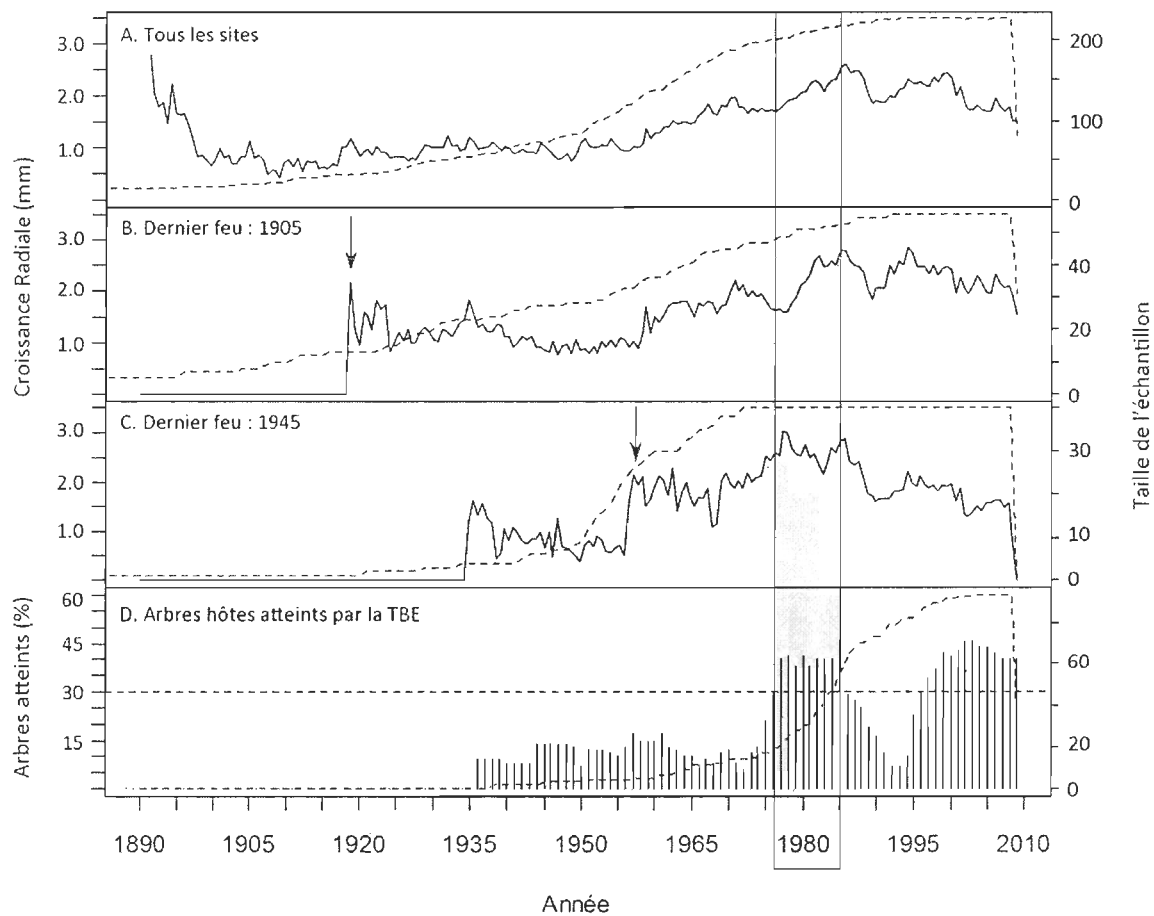


Figure 8. A. Croissance radiale des tiges de chêne rouge entre 1890 et 2009, dans tous les sites confondus. B. Croissance radiale des tiges dans les sites où le dernier feu est passé en 1905. C. Croissance radiale moyenne des tiges dans les sites ayant subi en feu en 1945. D. Proportion d'arbres hôtes atteints par la TBE au cours du 20^e siècle. Un seuil de 30 % indique une épidémie majeure.

Cette période épidémique de 1975-1985 se traduit également par plusieurs détentes de croissance, observables principalement chez les chênes évoluant dans des peuplements à dominance résineuse (fig. 9.B). Plusieurs autres détentes de croissance ont été observées épisodiquement au cours du 20^e siècle. Occasionnelles et ne touchant pas une grande proportion d'arbres, ces perturbations ont vraisemblablement eu lieu durant la période à laquelle la vallée de l'Anse-au-Griffon était habitée.

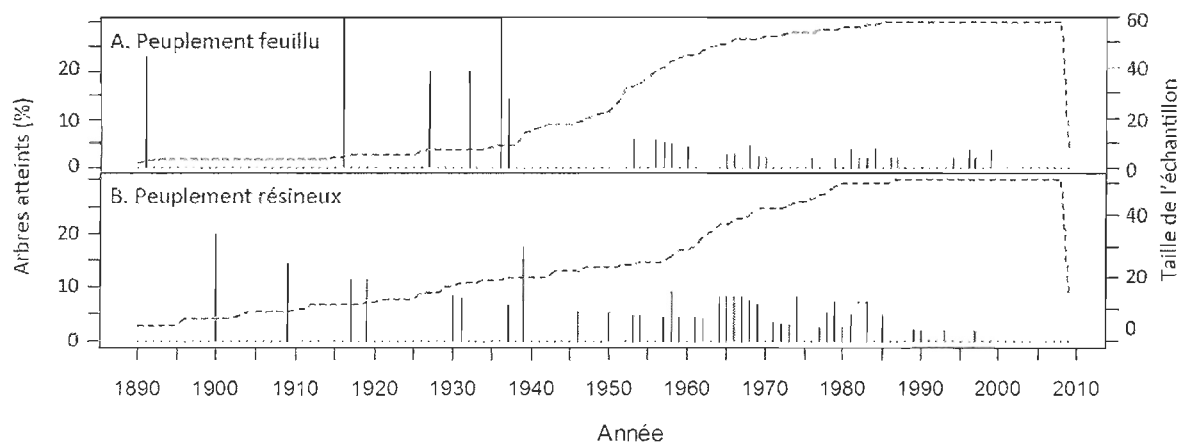


Figure 9. A. Détentes de croissance enregistrées entre 1890 et 2009 chez les chênes rouges évoluant dans un peuplement à dominance feuillue. B. Détentes de croissance enregistrées entre 1890 et 2009 chez les chênes rouges évoluant dans un peuplement à dominance résineuse

Débris ligneux

Le recensement des débris ligneux montre que près de 10 % des arbres morts étaient toujours debout et que le chablis a touché 57 % des arbres du peuplement. Des traces de coupes forestières ont été repérées dans tous les sites visités et sont à l'origine de 26 % des débris ligneux répertoriés. Les espèces coupées étaient principalement le sapin baumier (35 %) et le pin blanc (30 %). L'épinette et le thuya occidental représentaient respectivement 7% et 6 % des récoltes, tandis que le bois franc (bouleaux, érables et chêne) ne représentait que 7 % des souches identifiées, 5 % des débris ligneux coupés n'ont pu être identifiés. Des indices de feu ont été retrouvés sur 10 % des souches coupées.

Deux des neuf galettes de pin blanc ont été interdatées avec succès, les autres ne présentant pas une séquence de cernes suffisamment longue. Les deux échantillons étaient issus de coupe forestière et le dernier cerne de croissance visible a été formé en 1905 et en 1923, respectivement.

Modélisation de la prochaine génération forestière

En se basant sur deux stades de croissance distincts, i.e. le stade codominant et le stade semis, les deux modèles de probabilité de transition ont permis de projeter l'évolution de la composition du couvert forestier dans le temps. En utilisant les données de tous les sites dans chacun des modèles (fig. 10.A), les résultats suggèrent une augmentation de la proportion d'érable à sucre, d'érable rouge et de bouleaux : ce dernier genre n'ayant pu être modélisé qu'à partir des codominants, les semis étant trop peu nombreux. Une diminution du sapin baumier et des épinettes a aussi été observée.

La même tendance est observée dans les sites brûlés entre 1846 et 1905 (fig. 10.B), où nos résultats suggèrent une augmentation de l'érable à sucre et de l'érable rouge. L'importance du sapin baumier augmenterait selon le modèle basé sur les codominants mais pourrait diminuer à plus long terme, selon la modélisation basée sur les semis.

La simulation de l'évolution du couvert dans les sites brûlés en 1945 (fig. 10.C) présente un patron légèrement différent. Le genre *Betula* augmenterait en importance dans le couvert forestier selon la simulation réalisée avec les codominants, mais pourrait subséquentement disparaître par défaut de recrutement dans la strate de semis. À court terme, l'érable à sucre et l'érable rouge conserveraient à peu près leur importance actuelle, selon la simulation réalisée avec les codominants mais ils pourraient augmenter considérablement en importance à plus long terme, considérant la composition de la strate des semis. Toutes les simulations réalisées convergent vers une diminution de l'importance du chêne rouge dans les sites étudiés.

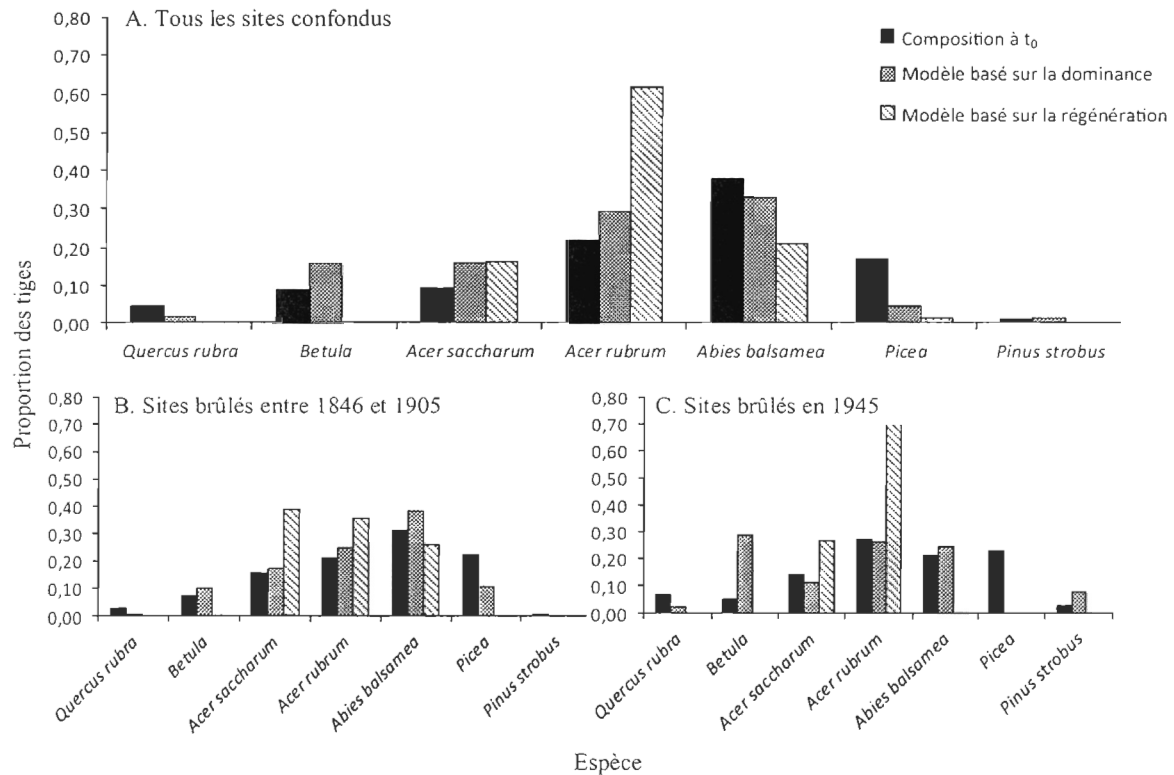


Figure 10. A. Représentation graphique de la modélisation de la composition de la prochaine génération forestière par rapport à t_0 dans tous les sites. Le premier modèle considérait que l'arbre central serait remplacé par l'arbre codominant le plus près, le second considérait qu'il serait remplacé par l'espèce dont la densité de régénération (< 2 m) était la plus forte. B. Représentation graphique de la modélisation de la composition de la prochaine génération forestière par rapport à t_0 dans les sites brûlés entre 1846 et 1905. C. Représentation graphique de la modélisation de la composition de la prochaine génération forestière par rapport à t_0 dans les sites brûlés en 1945.

Caractérisation de l'habitat et modélisation des sites potentiels

Le présent travail de modélisation spatiale visait à déterminer quelle proportion du territoire du PNF présentait les caractéristiques d'habitat analogues aux sites où on trouve du chêne rouge actuellement. Les modèles considérant à la fois la présence de feux, l'inclinaison moyenne et l'orientation modale de la pente, l'altitude, ainsi que le type de dépôt de surface sont beaucoup plus précis que les modèles utilisant ces paramètres séparément (tableau 3). Une sélection *Stepwise* du modèle complet a permis d'obtenir un modèle plus parcimonieux. Seules les variables significatives du modèle 7 ont été

considérées pour l'élaboration du modèle 8, soit celui retenu pour la modélisation spatiale. Les cinq variables du modèle, ainsi que leurs valeurs figurent dans le tableau 4.

Tableau 3. AIC des modèles de régression logistiques multiples de la caractérisation de l'habitat potentiel du chêne rouge dans le PNF. Un total de 24 712 parcelles ont été utilisées.

Modèle	ID	K ^a	AIC
Feux	1	2	683,28
Pente	2	2	674,31
alti+alti2	3	3	642,68
NE+ES+SE+SU+SW+WE+NW	4	8	692,64
1A+2A+2B+3+4G+5A+5G+5S+7+8A+8C+8E	5	13	670,10
Modèle complet ^b	6	24	645,77
Pente+alti+alti2+SU+SW+8A+8C+8E ^c	7	9	620,97
Pente+alti+alti2+SU+8C ^d	8	6	621,62

^a Nombre de variables utilisées dans le modèle. L'intercept est inclus dans le calcul de ce paramètre

^b Le modèle complet est composé de toutes les variables présentées dans le tableau 1

(feux+pente+alti+alti2+NE+ES+SE+SU+SW+WE+NW+1A+2A+2B+3+4G+5A+5G+5S+7+8A+8C+8E)

^c Ce modèle a été construit à partir de l'AIC individuel des variables du modèle complet (stepwise)

^d Seules les variables significatives du modèle 7 ont été considérées pour la construction de ce modèle

Tableau 4. Valeurs des paramètres utilisés pour le modèle de régression logistique multiple.

	Valeur	Erreur type	P
(Intercept)	-11,09	1,244	2E-16
Pente	0,0339	0,01232	5,94E-03
ALTI	0,0514	0,01369	1,76E-04
ALTI2	-1,41E-04	3,65E-05	1,12E-04
SU	0,6672	0,3593	6,33E-02
HUIT_C	1,176	0,305	1,15E-04

Les parcelles de 1 ha dont l'indice de potentiel d'habitat était supérieur à la limite de l'intervalle de confiance (95%) sont représentées à la figure 11. Les zones à plus fort potentiel d'habitat définies par le modèle se situent majoritairement dans la partie nord-ouest du parc et correspondent aux populations déjà connues de chêne rouge. De nouvelles zones de fort potentiel sont toutefois mises en évidence par le modèle. Deux d'entre elles se situent dans les vallées de deux affluents de la Rivière-au-Renard, à l'ouest du parc. Les autres sont localisées à l'est de la vallée de la Rivière-Griffon. Le modèle estime à 1 358 ha

la superficie d'habitat propice au chêne rouge. Considérant que les populations de chênes rouges recouvrent 42 ha du PNF, seulement 3,1 % de la superficie propice à l'implantation de l'espèce est occupée.

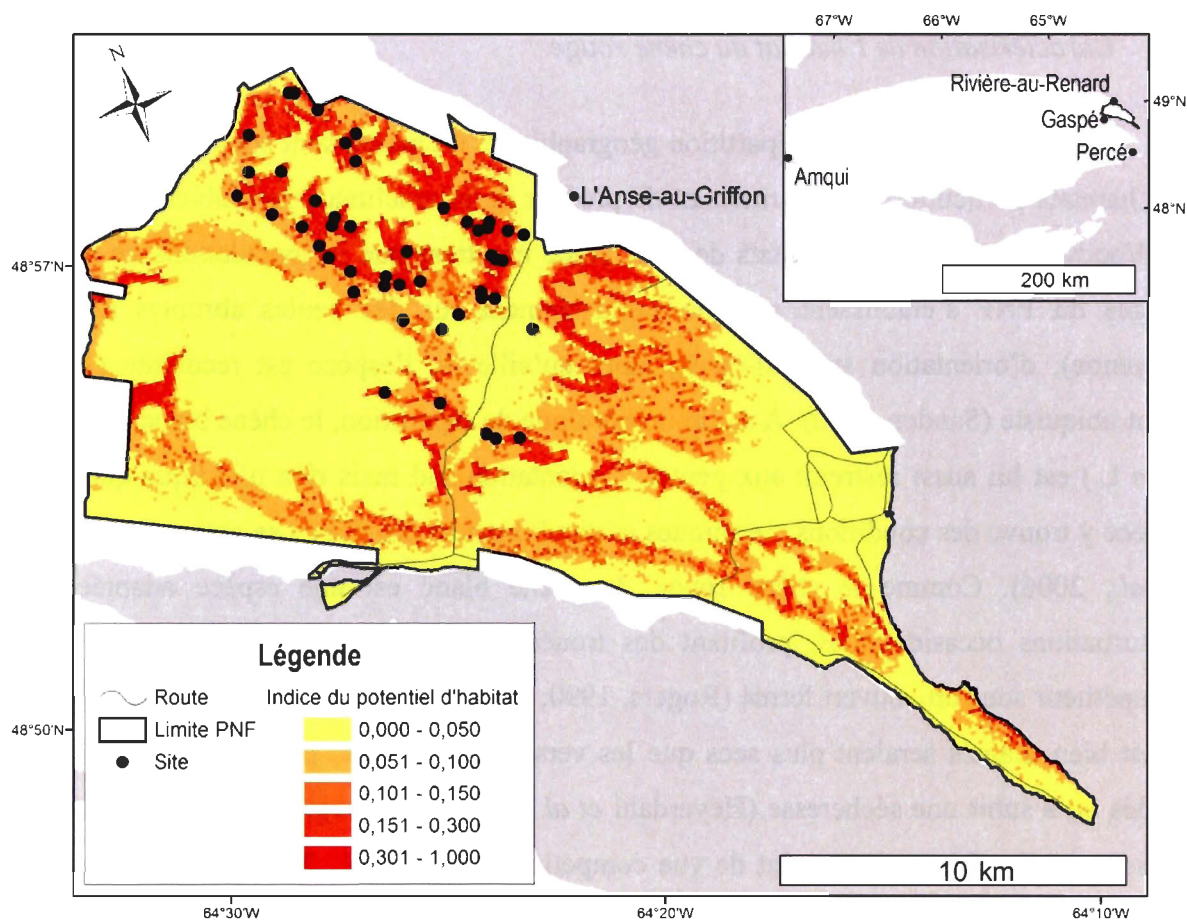


Figure 11. Probabilités d'implantation du chêne rouge sur le territoire du PNF selon le modèle de régression logistique. La carte du haut représente toute la superficie du PNF; la carte du bas se concentre sur les zones de plus forte probabilité et montre les populations connues de chênes.

DISCUSSION

Limite de distribution nordique

Caractérisation de l'habitat du chêne rouge

Au nord de leur aire de répartition géographique, les arbres sont souvent contraints à des habitats particuliers leur permettant de profiter de microclimats favorables (Flannigan et Woodward, 1994). Les résultats de cette étude montrent que les populations de chênes rouges du PNF s'établissent presque exclusivement sur des pentes abruptes (20° en moyenne), d'orientation sud-sud-ouest, alors qu'ailleurs, l'espèce est reconnue comme étant ubiquiste (Sander, 1990). À sa limite nordique de répartition, le chêne blanc (*Quercus alba* L.) est lui aussi restreint aux pentes d'orientation sud mais rien n'indique que cette espèce y trouve des conditions thermiques particulièrement propices à sa croissance (Tardif *et al.*, 2006). Comme le chêne rouge, le chêne blanc est une espèce adaptée aux perturbations occasionnelles, profitant des trouées et des feux de surface, mais piètre compétiteur sous un couvert fermé (Rogers, 1990; Abrams, 2003). Les versants sud et sud-ouest bien drainés seraient plus secs que les versants nord, donc plus susceptibles à être brûlés ou à subir une sécheresse (Heyerdahl *et al.*, 2001; Weisberg, 2009). Ces conditions avantagent les chênes d'un point de vue compétitif (Tardif *et al.*, 2006). L'occurrence de feux récents sur les sites occupés par le chêne rouge dans le PNF, aurait donc été le principal facteur de maintien des populations dans le paysage. Ceci corrobore notre première hypothèse selon laquelle la limite nord de distribution du chêne rouge n'est pas contrôlée par des facteurs climatiques, mais par des facteurs environnementaux.

Régénération et croissance radiale

La reproduction sexuée est essentielle à l'expansion géographique des arbres (Meilleur *et al.*, 1997) mais est très sensible aux variations de températures (Flint, 1972). Ainsi, plusieurs espèces atteignent leur limite nordique de répartition lorsque la rigueur des

conditions climatiques empêche la production ou la germination de graines viables (Pigott et Huntley, 1981; Sirois, 2000; Meunier *et al.*, 2007). Le maintien des populations au-delà de la limite thermique de la reproduction sexuée est alors essentiellement attribuable à la reproduction clonale (Black et Bliss, 1980; Tremblay *et al.*, 2002).

Dans le PNF, bien que plus de 60 % des tiges de chênes rouges soient d'origine asexuée (i.e. issues de rejet de souche), on observe une densité moyenne de 238 semis/ha. Dans le Missouri, la production annuelle moyenne de glands d'une tige a été estimée entre 99 et 3535 (Sork, 1984). De ce nombre, seulement 1 sur 500 germerait pour donner un semis d'un an (Sander, 1990). En somme, une tige mature produirait entre 0 et 7 semis annuellement. Dans les populations visitées, les tiges de chênes rouges ont, en moyenne, 9,3 semis dans leur sous-couvert, indiquant non-seulement que la germination des glands est possible au nord, mais qu'elle semble être de niveau comparable à ce qui a été observé au cœur de l'aire de distribution de l'espèce. Il est toutefois possible que ces semis ne soient pas directement issus de la germination des glands puisque, une fois germés, les chênes peuvent persister au dépérissement fréquent des bourgeons terminaux en se régénérant à partir des bourgeons racinaires ou d'un autre nœud sur la tige (Harper, 1977; Crow, 1992).

La faible quantité de chênes de moins de 2 mètres de hauteur indique cependant que la plupart des semis ne parviennent pas à se développer suffisamment sous couvert pour atteindre le stade gaulis et la strate dominante éventuellement. Il a été démontré que, dans le sud des Appalaches, une banque de 3 900 semis/ha ne produisait que 2,5 tiges/ha atteignant la canopée (Loftis, 1988). Le taux de survie des glands est étroitement relié au degré d'ouverture de la canopée : dans le Wisconsin, 92 % des glands ont survécu dans un milieu ouvert après 6 ans, 54 % dans un milieu semi-ouvert et 36 % sous un couvert fermé (Crow, 1992). Après 10 ans, entre 2 % et 4 % des semis étaient toujours présents dans un milieu fermé. D'après les relevés de terrain, les peuplements dans lesquels évoluent les populations de chênes du PNF sont fermés à 72 % en moyenne, ce qui explique vraisemblablement le faible taux de survie des semis.

D'autre part, on estime qu'entre 24 (Kittredge et Ashton, 1990) et 217 tiges/ha (Sander, 1979) sont requises pour assumer la régénération adéquate du chêne rouge. Dans le PNF, les populations étudiées ont une densité moyenne de 26 tiges/ha. Sept populations ont une densité inférieure à 24 tiges/ha. La faible densité populations de chênes rouges, de même que le pourcentage élevé de fermeture de la canopée contribuent également au maigre recrutement observé à travers les structures diamétrales.

Impact du régime de perturbations

Le chêne rouge est une espèce semi-tolérante à l'ombre (Sander, 1990; Farrar, 1996). Sous un couvert fermé, il est souvent remplacé par des espèces plus tolérantes comme l'érable rouge et l'érable à sucre (Abrams et Downs, 1990; Abrams, 1992; Shumway *et al.*, 2001). En pleine lumière, sa croissance est cependant rapide, voire supérieure à celle des autres espèces (Brose et Van Lear, 1998). En sous-couvert, les tiges de chêne rouge répondent donc positivement aux ouvertures sporadiques de la canopée (Sander, 1990; Crow, 1992; Tardif *et al.*, 2006). Elles sont mêmes essentielles à son maintien puisqu'en l'absence de tels épisodes au cours desquels l'espèce augmente considérablement sa croissance, le chêne rouge prendrait entre 228 et 323 ans pour atteindre la canopée (Nantel, 1995). Plusieurs facteurs peuvent faire en sorte de provoquer de telles ouvertures.

L'écologie du chêne rouge est, depuis longtemps, associée au passage du feu (Tirmenstein, 1991; Brose et Van Lear, 1998). Dans le nord-est des États-Unis le chêne rouge est trois fois plus important dans des peuplements brûlés que dans les peuplements non-brûlés (Brown, 1960; Ward et Stephens, 1989). Dans le PNF, le chêne ne semble pas être plus dense dans les peuplements brûlés récemment. Toutefois, la structure diamétrale des tiges diffère entre les populations brûlées entre 1846 et 1905 et celles brûlées en 1945, démontrant un effet certain du feu sur la dynamique forestière. Les populations brûlées entre 1846 et 1905 présentent une structure négative exponentielle, typique des forêts inéquiennes. (Frelich, 2002). La densité des tiges de plus de 40 cm y est supérieure à ce qu'on observe dans les autres populations. Les âges corrigés (Ranius *et al.*, 2009) indiquent

que ces tiges se seraient établies avant 1900, vraisemblablement suite au passage du feu (1846-1905). De leur côté, les populations brûlées en 1945 se distinguent des autres populations par une forte densité de tiges de 15 à 25 cm de diamètre, principalement d'origine sexuée. La structure d'âge de cette cohorte suggère qu'elle s'est établie au cours de la décennie 1950-1959, soit à peine cinq ans après le passage du feu. Le même pic de recrutement est observé dans la structure d'âge des populations brûlées entre 1846 et 1905. L'identification de l'emplacement et le calcul de la superficie exacte des zones brûlées ayant été inférés à partir de rapports historiques de la SOPFEU (Parcs Canada, 2009), de l'analyse de photos aériennes (Rogeu, 2006) et de relevés de végétation (Dryade, 1986), il est possible que certaines populations limitrophes des zones brûlées aient aussi subi l'incendie de 1945.

En amincissant la couche de litière, les incendies fournissent de meilleures conditions de germination pour les glands de chênes (Van Lear et Watt, 1993; Royse *et al.*, 2010). De plus, les incendies stimulent le développement de rejets de souche qui, en profitant du système racinaire déjà en place, atteignent rapidement la canopée (Johnson, 1974; Harper, 1977). Cette capacité à se régénérer par rejets de souche est un avantage pour le chêne rouge vis-à-vis ces principaux compétiteurs. Par exemple, dans l'état de New York, 87% des chênes rouges ont fait des rejets de souche après feu, comparativement à 43% des tiges des autres espèces feuillues (Swan, 1970). Dans le PNF, les tiges de chêne rouge d'origine végétative abondent dans toutes les populations et ce, pour toutes les classes de diamètre. La moitié des tiges de plus de 30 cm de diamètre dans les sites brûlés entre 1846 et 1905 sont d'origine végétative. Dans les sites brûlés en 1945, les classes de fort diamètre (< 30 cm) sont presque toutes d'origine sexuée. Les clones y sont davantage observés dans les classes de diamètre inférieur; 84% des tiges de moins de 15 cm sont d'origine végétative, indiquant que la reproduction sexuée fut rare au sein de ces populations dernièrement. Ces tiges se sont donc établies récemment sans que le passage d'un feu soit en cause. D'autres sources de perturbations semblent être à l'origine des patrons observés.

L'exploitation forestière de la vallée de l'Anse-au-Griffon entre 1850 et 1970 est considérée comme étant un facteur important de la dynamique forestière (Grandtner *et al.*, 1973; Majcen, 1981) et serait vraisemblablement à l'origine des nombreuses détentes de croissance enregistrées par le chêne rouge dans ce secteur (Royse *et al.*, 2010). Au début de la colonisation de la vallée, on cherchait principalement des arbres de gros calibre comme le pin blanc, l'érable, le bouleau jaune et le mélèze laricin (*Larix laricin* (Du Roi) K.Koch) (Mimeault, 1995). Outre l'ancienneté de ces évènements, ce type de coupe est très sélectif. En conséquence, peu de chênes rouges contemporains enregistrèrent des détentes de croissance associées à ces coupes. L'augmentation de la fréquence des détentes après 1950, particulièrement dans les peuplements à dominance résineuse, correspond toutefois à l'essor de l'industrie des pâtes et papier dans la région (Mimeault, 1995). L'analyse des débris ligneux montre que plus de 40 % des arbres coupés dans les peuplements contenant du chêne rouge étaient du sapin baumier et de l'épinette. Des souches de toutes les classes de diamètre ont été retrouvées, suggérant qu'on coupait systématiquement le couvert résineux. Cette diminution radicale de la compétition a certes contribué aux nombreuses détentes de croissances observées chez le chêne rouge entre 1950 et 1970.

L'analyse des suppressions de croissance chez les espèces hôtes de la TBE suggère l'occurrence d'une épidémie sévère de cet insecte entre 1976 et 1986. Cette épidémie a été documentée ailleurs au Québec (Hardy *et al.*, 1986; Krause et Morin, 1995; Boulanger et Arseneault, 2004; Bouchard *et al.*, 2005) comme ayant été particulièrement dévastatrice (Gray *et al.*, 2000). Dans le PNF, cette épidémie semble avoir provoqué de nombreuses détentes de croissances chez le chêne rouge, principalement au sein des peuplements mixtes à dominance résineuse. En s'attaquant principalement au sapin baumier, la TBE entraîne l'ouverture du peuplement (D'Aoust *et al.*, 2004). Cette relation entre le chêne rouge et la TBE est la première à être documentée puisque les chênes sont rarement associés avec le sapin baumier (Sander, 1990; Garcia *et al.*, 2002).

Tendances démographiques

Composition de la prochaine génération forestière

Le contrôle systématique des perturbations depuis la création du parc, en 1970, pourrait engendrer un déclin des populations locales de chênes rouges dans la région étudiée. Les résultats de nos simulations suggèrent une diminution notable du chêne rouge, du sapin baumier et des épinettes, de même qu'une augmentation de l'érable rouge et de l'érable à sucre dans la canopée. De telles augmentations des feuillus aux dépens des conifères sont du reste rapportés pour d'autres régions du Québec (Brisson et Bouchard, 2003; Boucher, 2008; Varady-Szabo et Côté, 2010), en Ontario (Pinto *et al.*, 2008) et en Pennsylvanie (Nowacki et Abrams, 1992; Whitney et DeCant, 2003).

Plusieurs études soulignent que la diminution de la fréquence des feux a contribué à l'expansion des essences tolérantes à l'ombre sur les sites mésiques et ce, au détriment des espèces moins tolérantes comme le chêne rouge (Little, 1974; Lorimer, 1985; Crow, 1988; Pallardy *et al.*, 1988; Abrams, 1992; Johnson, 1992).

Occupation potentielle

Bien que les analyses polliniques suggèrent que le chêne rouge est présent dans la région de Forillon depuis 8 000 ans (Asnong et Richard, 2003), sa présence demeure sporadique sur le territoire. Si la disponibilité des habitats propices au chêne avait été limitée, on comprendrait la répartition actuelle du chêne rouge dans le PNF. Or, nos résultats indiquent que les habitats potentiels pour l'établissement du chêne sont répandus dans tout le parc et que seulement 3.1 % d'entre eux supportent actuellement du chêne rouge. La densité de semis estimée confirme également que le chêne à sa limite nord présente une fécondité qui se situe dans l'intervalle des valeurs mesurées dans le cœur de son aire de répartition géographique (Sander 1990; Sork, 1984). Ces résultats suggèrent que

le chêne rouge a un potentiel considérable de se disperser et fonder d'autres populations locales sur le territoire étudié.

Le potentiel de dispersion d'une espèce végétale est évalué en tenant compte de la distribution spatiale des semenciers et de la qualité des lits de germination (Howe et Smallwood, 1982; Johnson et Webb, 1989; Galipeau *et al.*, 1997). Le vent, l'eau, la gravité et les animaux sont les principaux agents de dissémination (Howe et Smallwood, 1982). En cachant des graines dans des microsites favorables, certains oiseaux et rongeurs peuvent avoir un effet positif sur la régénération et l'expansion de l'aire de distribution des espèces végétales, particulièrement pour celles produisant des graines de grande taille comme les genres *Quercus* et *Carya* (Garcia *et al.*, 2002; Moore et Swihart, 2007). Le confinement actuel du chêne rouge à 3,1 % de son habitat potentiel souligne l'étroite relation existant entre cette espèce et les perturbations naturelles. En provoquant, de manière épisodique, l'ouverture du couvert forestier, le régime de perturbation qui a prévalu dans la région durant la plus grande partie de l'Holocène a vraisemblablement permis au chêne rouge de s'établir graduellement le long de la péninsule gaspésienne et de se maintenir dans le paysage du PNF.

L'ensemble de nos résultats suggèrent que la limite nordique du chêne rouge est actuellement contrôlée par le régime de perturbation plutôt que par des mécanismes physiologiques. Contrairement à plusieurs espèces ligneuses dont la limite nordique semble correspondre à une dysfonction du développement ou de la croissance (e.g. *Acer rubrum* (Tremblay *et al.*, 2002), *Betula glandulosa* Michx) (Hermanutz *et al.*, 1989;) *Tilia cordata* L. (Pigott et Huntley 1978; 1981), le chêne rouge croît et se développe normalement à sa limite nord. Par ces caractéristiques, le chêne rouge appartient au groupe d'espèces arborescentes dont le patron de répartition nordique est étroitement associé au régime local des perturbations tout comme d'autres chênes (*Q. alba*, (Conciatori et Tardif, 2006; Tardif *et al.*, 2006), et plusieurs pins (*Pinus banksiana* Lamb. (Despots et Payette, 1992; Johnson et Gutsell, 1993; Despland et Houle, 1997), *Pinus rigida* Mill. (Meilleur *et al.*, 1997) et *Pinus resinosa* Ait. (Bergeron et Brisson, 1990).

CONCLUSION

Cette étude confirme que la dynamique du chêne rouge est étroitement reliée au régime de perturbation. Les feux de surface de même que les épidémies de la tordeuse des bourgeons de l'épinette auraient contribué au maintien de l'espèce dans le PNF depuis son établissement sur le territoire, il y a 8 000 ans. Récemment, les activités anthropiques auraient moussé le nombre d'individus dans la région. Toutefois, le contrôle systématique des perturbations depuis la formation du parc semble engendrer un déclin des populations de chêne rouge. Plusieurs mesures de conservation dont des brûlages dirigés sont actuellement mises en œuvre pour freiner ce déclin et devraient être poursuivis.

CHAPITRE 3

CONCLUSION GÉNÉRALE

Au plan fondamental, cette étude visait à documenter la distribution et la dynamique des populations de chênes rouge à leur limite nordique de répartition. Au plan des applications, cette étude avait pour but de valider certaines perceptions et orientations de Parcs Canada quant au statut de cette espèce dans le PNF et les mesures de restauration de l'intégrité écologique qui y sont associées.

L'étude des populations actuelles a d'abord permis de mettre à jour le nombre d'individus dans les populations visitées. Au total, 549 individus ont été dénombrés dans les 19 sites échantillonnés, augmentant considérablement l'estimation de l'inventaire aérien qui chiffrait à 300 le nombre de chênes matures sur le territoire du PNF. La structure d'âge des populations indique qu'une cohorte importante se serait établie au cours de la décennie 1950-1960. Ces tiges ont vraisemblablement été recrutées suite au passage d'un incendie en 1945. Plusieurs détentes de croissance ont aussi été enregistrées chez les tiges de chênes évoluant sous un couvert résineux au cours de la période 1940-1970. Vu le statut semi-tolérant de l'espèce, ces détentes auraient été causées par des ouvertures occasionnelles de la canopée, probablement provoquées par la coupe des résineux destinés à l'industrie des pâtes et papier, en plein essor à cette époque. L'épidémie de tordeuse des bourgeons de l'épinette aurait également participé à la croissance rapide des tiges de chênes rouges.

La situation du chêne rouge est-elle réellement précaire sur le territoire du parc ? Bien que les populations actuelles semblent bien établies, les projections démographiques suggèrent une diminution de l'abondance du chêne rouge au sein de la prochaine génération forestière, principalement au profit de l'érable rouge et de l'érable rouge. Ces résultats montrent le rôle des perturbations dans la dynamique du chêne rouge et soulignent l'importance de la restauration d'un régime de perturbations récurrentes pour son maintien à long terme. La stratégie de de restauration du chêne rouge prévoit d'ailleurs plusieurs

types d'interventions : installation d'exclos pour réduire l'impact de l'ours noir sur les semenciers, élagage sanitaire, installation d'exclos pour éviter la prédation des glands au sol, ajout de protecteurs contre le broutage des semis, ensemencement et plantation de semis, ainsi qu'un programme de brûlage dirigé (Kafka et Quenneville, 2006). Chaque site présente des caractéristiques particulières au niveau de sa structure, de sa composition en essences et de sa régénération. Pour augmenter l'efficacité du cadre de restauration, il serait important de créer une fiche d'évaluation détaillée pour chaque population de chênes, incluant une cote d'urgence établie en fonction de facteurs tels que les semences, la régénération, les caractéristiques du peuplement, l'état de santé, les besoins de restauration, les combustibles, la compétition, l'ouverture à la lumière, l'âge, le sol, les perturbations (Kafka et Quenneville, 2006). Une telle description des sites permettra de cibler les besoins de chaque population et de déterminer le type d'intervention optimal pour son maintien à long terme. Finalement, l'identification des portions de territoire propices au chêne rouge au-delà de sa répartition actuelle dans le PNF pourrait orienter les futurs inventaires de façon à découvrir de nouveaux sites qui auraient échappés au survol. Dans une perspective plus vaste, cette approche novatrice pourrait être appliquée sur un territoire plus grand où l'expansion du chêne rouge pourrait constituer une facette de la réponse des écosystèmes forestiers au réchauffement climatique en cours.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABRAMS, M.D. 1992. « Fire and the Development of Oak Forests ». *Bioscience*, volume 42, pp. 346-353.
- ABRAMS, M.D. 2003. « Where has all the white oak gone? ». *Bioscience*, volume 53, pp. 927-939.
- ABRAMS, M.D. et DOWNS, J.A. 1990. « Successional replacement of old-growth white oak by mixed mesophytic hardwoods in southwestern Pennsylvania ». *Canadian Journal of Forest Research*, volume 20, pp. 1864-1870.
- ALLEN, M. 1964. « Contributions of Roots, Stems, and Leaves to Height Growth of Loblolly Pine ». *Forest Science*, volume 10, pp. 14-16.
- ASNONG, H. et RICHARD, P.J.H. 2003. « La végétation et le climat postglaciaires du centre et de l'est de la Gaspésie, au Québec ». *Géographie physique et Quaternaire*, volume 57, pp. 37-63.
- BASE NATIONALE DES DONNÉES TOPOGRAPHIQUES. 2009. « Base nationale des données topographiques ». En ligne. < <http://geogratis.cgdi.gc.ca> >. Consulté le 9 juin 2010.
- BEAUFAIT, W.R. 1960. « Some effects of high temperature on the cones and seeds of Jack Pine ». *Forest Science*, volume 6, pp. 194-199.
- BELLINGHAM, P.J. et SPARROW, A.D. 2000. « Resprouting as a life history strategy in woody plant communities ». *Oikos*, volume 82, pp. 409-416.
- BERGERON, Y. et BRISSON, J. 1990. « Fire regime in red pine stands at the northern limit of the species range ». *Ecology*, volume 71, pp. 1352-1364.
- BEYER, H.L. 2004. Hawth's Analysis Tools for ArcGIS. [En ligne] URL: <http://www.spatial ecology.com/htools>.

- BIVAND, R., ALTMAN, M., ANSELIN, L., ASSUNÇÃO, R., BERKE, O., BERNAT, A., BLANKMEYER, E., CARVALHO, M., CHUN, Y., CHRISTENSEN, B., DORMANN, C., DRAY, S., HALBERSMA, R., KRAINSKI, E., LEWIN-KOH, N., LI, H., MA, J., MILLO, G., MUELLER, W., ONO, H., PERES-NETO, P., PIRAS, G., REDER, M., TIEFELSDORF, M. et YU, D. 2010. Package 'spdep' version 0.5-24. CRAN. 196 p.
- BLACK, R.A. et BLISS, L.C. 1980. « Reproductive ecology of *Picea mariana* (Mill.) BSP. at tree line near Inuvik, Northwest Territories, Canada ». Ecological Monographs, volume 50, pp. 331-354.
- BOUCHARD, A. et DOMON, G. 1997. « The transformations of the natural landscapes of the Haut-Saint-Laurent (Québec) and their implications on future resource management ». Landscape and Urban Planning, volume 37, pp. 99-107.
- BOUCHARD, M., KNEESHAW, D. et BERGERON, Y. 2005. « Mortality and stand renewal patterns following the last spruce budworm outbreak in mixed forests of western Quebec ». Forest Ecology and Management, volume 204, pp. 297-313.
- BOUCHER, Y. 2008. « Dynamique de la forêt du Bas St-Laurent depuis le début de l'exploitation forestière (1820-2000) ». Thèse présentée comme exigence partielle au programme de doctorat en sciences de l'environnement, Rimouski: Université du Québec à Rimouski.
- BOUCHER, Y., ARSENAULT, D. et SIROIS, L. 2006. « Logging-induced change (1930-2002) of a pre-industrial landscape at the northern range limit of northern hardwoods, eastern Canada ». Canadian Journal of Forest Research, volume 36, pp. 505-517.
- BOULANGER, Y. et ARSENEAULT, D. 2004. « Spruce budworm outbreaks in eastern Quebec over the last 450 years ». Canadian Journal of Forest Research, volume 34, pp. 1035-1043.
- BRISSON, J., BERGERON, Y., BOUCHARD, A. et LEDUC, A. 1994. « Beech-maple dynamics in a old-growth forest in southern Québec, Canada ». Ecoscience, volume 1, pp. 40-46.
- BRISSON, J. et BOUCHARD, A. 2003. « In the past two centuries, human activities have caused major changes in the tree species composition of southern Québec, Canada ». Ecoscience, volume 10, pp. 236-246.

- BROSE, P.H. et VAN LEAR, D.H. 1998. « Responses of hardwood advance regeneration to seasonal prescribed fires in oak-dominated shelterwood stands ». *Canadian Journal of Forest Research*, volume 28, pp. 331-339.
- BROWN, J., H. 1960. « The Role of Fire in Altering the Species Composition of Forests in Rhode Island ». *Ecology*, volume 41, pp. 310-316.
- BURNS, R. 2000. *Guardians of the Wild : A History of the Warden Service in Canada's National Parks*. Calgary, AB: University of Calgary Press. p.
- CHEPLICK, G.P. et QUINN, J. 1988. « Subterranean seed production and population response to fire in *Amphicarpum purshii* (gramineae) ». *Journal of Ecology*, volume 76, pp. 263-273.
- CLOUTIER, A. 2010. « Anatomie et structure du bois ». En ligne. < <http://www.xylo.sbf.ulaval.ca/> >. Consulté le 25 novembre 2010.
- CONCIATORI, F. et TARDIF, J.C. 2006. « Influence of climate on tree rings and vessel features in red oak and white oak growing near their northern distribution, southwestern Quebec, Canada ». *Canadian Journal of Forest Research*, volume 36, pp. 2317-2330.
- CROW, T.R. 1988. « Reproductive mode and mechanism for self-replacement of Northern Red Oak (*Quercus rubra*) - A review ». *Forest Science*, volume 34, pp. 19-40.
- CROW, T.R. 1992. « Population dynamics and growth patterns for a cohort of northern red oak (*Quercus rubra*) seedlings ». *Oecologia*, volume 91, pp. 192-200.
- D'AOUST, V., KNEESHAW, D. et BERGERON, Y. 2004. « Characterization of canopy openness before and after a spruce budworm outbreak in the southern boreal forest ». *Canadian Journal of Forest Research*, volume 34, pp. 339-352.
- DESMARAIS, K. 1998. « Natural Resource Network Research Report - Northern Red Oak Regeneration: Biology and Silviculture ». volume pp. University of New Hampshire Cooperative extension, 22 p.
- DESPLAND, E. et HOULE, G. 1997. « Climate influences on growth and reproduction of *Pinus banksiana* (Pinaceae) at the limit of the species distribution in eastern North America ». *American Journal of Botany*, volume 84, pp. 928-937.

- DESPONTS, M. et PAYETTE, S. 1992. « Recent dynamics of jack pine at its northern distribution limit in northern Quebec ». Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique, volume 70, pp. 1157-1167.
- DRYADE. 1986. Étude de l'importance du rôle écologique du feu dans les parcs nationaux de la région de Québec. Groupe Dryade. Rapport présenté à Parcs Canada. 171 p.
- ENVIRONNEMENT CANADA. 2010. « Archives nationales d'information et de données climatologiques ». En ligne. < www.climate.weatheroffice.gc.ca >. Consulté le 25 novembre 2010.
- FARRAR, J.L. 1996. Les arbres du Canada. Fides et le Service canadien des forêts. 502 p.
- FLANNIGAN, M.D. et WOODWARD, F.I. 1994. « Red pine abundance: current climatic control and response to future warming ». Canadian Journal of Forest Research, volume 24, pp. 1166-1175.
- FLINT, H.L. 1972. « Cold hardiness of twigs of *Quercus rubra* L. as a function of geographic origin ». Ecology, volume 53, pp. 1163-1170.
- FORTIN, S. 2003. « Évolution potentielle et état du chêne rouge dans un peuplement forestier du parc national du Canada Forillon en Gaspésie, Québec ». volume pp. Rapport de recherche non publié présenté à l'agence Parcs Canada, 35 p.
- FORTIN, S. et CÔTÉ, M. 2005. Observations sur le chêne rouge et le pin blanc au parc national du Canada Forillon. Consortium pour le développement durable de la forêt gaspésienne, Rapport présenté à Parcs Canada: 59 p.
- FRELICH, L.E. 2002. Forest Dynamics and Disturbance Regimes - Studies from temperate Evergreen-Deciduous Forests. Cambridge: 266 p.
- FULLER, J.L., FOSTER, D.R., MCLACHLAN, J.S. et DRAKE, N. 1998. « Impact of human activity on regional forest composition and dynamics in central New England ». Ecosystems, volume 1, pp. 76-95.
- GALIPEAU, C., KNEESHAW, D. et BERGERON, Y. 1997. « White spruce and balsam fir colonization of a site in the southeastern boreal forest as observed 68 years after fire ». Canadian Journal of Forest Research, volume 27, pp. 139-147.

- GARCIA, D., BANUELOS, M.-J. et HOULE, G. 2002. « Differential effects of acorn burial and litter cover on *Quercus rubra* recruitment at the limit of its range in eastern North America ». *Canadian Journal of Botany*, volume 80, pp. 1115-1120.
- GIRARDIN, M.P. 2010. « Wildfire risk inferred from tree rings in the Central Laurentians of boreal Quebec, Canada ». *Dendrochronologia*, volume 28, pp. 187-206.
- GRANDTNER, M.M., MAJCEN, Z. et ROUFFIGNAT, J. 1973. Analyse et cartographie de la végétation du parc national Forillon, Québec. Ministère des affaires indiennes et du Nord. Non publié. Parcs Canada, Québec, 7 volumes.
- GRAY, D.R., RÉGINIÈRE, J. et BOULET, B. 2000. « Analysis and use of historical patterns of spruce budworm defoliation to forecast outbreak patterns in Quebec ». *Forest Ecology and Management*, volume 127, pp. 217-231.
- GRONDIN, P., BLOUIN, J. et RACINE, P. 1999. Rapport de classification écologique du sous-domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau jaune de l'est. Rapport: Ministère des Ressources naturelles du Québec, 207 p.
- HARDY, Y., MAINVILLE, M. et SCHMITT, D.M. 1986. An atlas of spruce budworm defoliation in eastern North America, 1938-1980. Rapport: USDA Forest Service Miscellaneous Publication 1449, Washington D.C. USA., p.
- HARPER, J.L. 1977. Population biology of plants. New York: Academic Press. 892 p.
- HARPER, K.A., LESIEUR, D., BERGERON, Y. et DRAPEAU, P. 2004. « Forest structure and composition at young fire and cut edges in black spruce boreal forest ». *Canadian Journal of Forest Research*, volume 34, pp. 289-302.
- HENGST, G.E. et DAWSON, J.O. 1994. « Bark properties and fire resistance of selected tree species from the central hardwood region of North-America ». *Canadian Journal of Forest Research*, volume 24, pp. 688-696.
- HERMANUTZ, L.A., INNES, D.J. et WEIS, I.M. 1989. « Clonal structure of Arctic Dwarf Birch (*Betula glandulosa*) at its northern limit ». *American Journal of Botany*, volume 76, pp. 755-761.
- HEYERDAHL, E.K., BRUBAKER, L.B. et AGEE, J.K. 2001. « Spatial controls of historical fire regimes: a multiscale example from the interior west USA ». *Ecology*, volume 82, pp. 660-678.

- HOADLEY, R.B. 1990. Identifying Wood - Accurate results with simple tools. The Taunton Press. 223 p.
- HOBBIE, S.E. et CHAPIN, S.F. 1998. « An experimental test of limits to tree establishment in Arctic tundra ». *Journal of Ecology*, volume 86, pp. 449-461.
- HOCKER, H.W.J. 1956. « Certain aspects of climat as related to the distribution of lobolly pine ». *Ecology*, volume 37, pp. 824-834.
- HOLMES, R. 1983. « Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement ». *Tree-Ring Bulletin*, volume 43, pp. 69-78.
- HOLMES, R.L. 1999. Program JOLTS: finding growth surges or suppressions in tree. Tucson, Arizona. Laboratory of Tree-Ring Researchm The University of Arizona.
- HOPKINS, W.G. 2004. Introduction to plant physiology. 2e édition. New York: John Wiley & Sons. 559 p.
- HOWE, H.F. et SMALLWOOD, J. 1982. « Ecology of Seed Dispersal ». *Annual Review of Ecology and Systematics*, volume 13, pp. 201-228.
- JACKSON, S.T., OVERPECK, J.T., WEBB-III, T., KEATTCH, S.E. et ANDERSON, K.H. 1997. « Mapped plant-macrofossil and pollen records of late Quaternary vegetation change in eastern North America ». *Quaternary Sciences Reviews*, volume 16, pp. 1-70.
- JARDON, Y. 2001. « Long term analysis of spruce budworm outbreak in a large scale area, a dendrochronological approach ». Ph.D. thesis, Montréal, Québec: Université de Montréal.
- JOHNSON, E.A. 1992. Fire and vegetation dynamics, Studies from the North American boreal forest. Cambridge: Cambridge studies in ecology. 129 p. p.
- JOHNSON, E.A. et GUTSELL, S.L. 1993. « Heat Budget and Fire Behaviour Associated with the Opening of Serotinous Cones in Two Pinus Species ». *Journal of Vegetation Science*, volume 4, pp. 745-750.
- JOHNSON, P.S. 1974. survival and growth of northern red oak seedlings following a prescribed burn. Rapport n°Note NC-117. St. Paul, MN: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, 3 p.

- JOHNSON, P.S. 1992. Perspective of the ecology and silviculture of oak-dominated forests in the central and eastern states. Rapport n°NC-153. USDA Forest Service General Technical Report, 28 p.
- JOHNSON, W.C. et WEBB, T. 1989. « The role of blue jays (*Cyanocitta cristata* L.) in the postglacial dispersal of fagaceous trees in eastern North America ». *Journal of Biogeography*, volume 16, pp. 561-571.
- KAFKA, V. 2007. « La gestion du feu et le programme de brûlage dirigé dans les parcs nationaux canadiens ». Dans *Midi de la foresterie*. (Rouyn-Noranda, 16 octobre 2007).
- KAFKA, V. et QUENNEVILLE, R. 2006. Cadre pour la restauration écologique du pin blanc et du chêne rouge. Rapport: Service de la conservation des écosystèmes, 76 p.
- KITTREDGE, D., B. et ASHTON, P.M.S. 1990. « Natural regeneration patterns in even-aged mixed stands in southern New England ». *Northern Journal of Applied Forestry*, volume 7, pp. 163-168.
- KRAUSE, C. et MORIN, H. 1995. « Impact of spruce budworm defoliation on the number of latewood tracheids in balsam fir and black spruce ». *Canadian Journal of Forest Research*, volume 25, pp. 2029-2034.
- LAFOND, A. et LADOUCEUR, G. 1968. « Les groupements forestiers de la province de Québec. ». volume pp. Ministère des Terres et Forêts du Québec, rapport interne no 28, 730 p.
- LALONDE, D. 1991. « Distribution et dynamique des communautés d'Érables rouges à leur limite nord de répartition en Abitibi (Québec) ». Montréal, Québec.: Université du Québec à Montréal.
- LEGENDRE, P. et LEGENDRE, L. 2004. *Numerical Ecology*. Amsterdam: Elsevier. 853 p.
- LITTLE, S. 1974. « Effect of fire on temperate forests: north-eastern United States ». Dans *Fire and Ecosystems*, sous la direction de T. T. Koslowski and C. E. Ahlgren. pp. 225-250. New York: Academic Press.
- LOFTIS, D.L. 1988. « Regenerating oaks on high-quality sites: an update. ». Dans *Workshop Proceedings, Guidelines for Regenerating Appalachian Hardwood*

- Stands*, sous la direction de pp. p. 199-209. Morgantown, West Virginia: U.S.D.A Forest Service.
- LORIMER, C.G. 1985. « The role of fire on the perpetuation of oak forests ». Dans *Challenges in Oak Management and Utilization*, sous la direction de E. A. Johnson. pp. p. 8-25. University of Wisconsin, Madison: Cooperative Extension Service.
- LORIMER, C.G. 2001. « Historical and Ecological Roles of Disturbance in Eastern North American Forests : 9 000 Years of Change ». *Wildlife Society Bulletin*, volume 29, pp. 425-439.
- MAJCNEN, Z. 1981. Les forêts du parc national Forillon, Gaspésie, Québec, Étude phytosociologique. Québec: Laboratoire d'écologie forestière, Université Laval. 158 p.
- MAZEROLLE, M. 2006. « Improving data analysis in herpetology: using Akaike's Information Criterion (AIC) to assess the strength of biological hypotheses ». *Amphibia-Reptilia*, volume 27, pp. 169-180.
- MEILLEUR, A., BRISSON, J. et BOUCHARD, A. 1997. « Ecological analyses of the northernmost population of pitch pine (*Pinus rigida*) ». *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere*, volume 27, pp. 1342-1350.
- MEUNIER, C., SIROIS, L. et BÉGIN, Y. 2007. « Climate and *Picea mariana* seed maturation relationships: a multi-scale perspective ». *Ecological Monographs*, volume 77, pp. 361-376.
- MIMEAULT, M. 1995. Historique de l'exploitation agro-forestière de la vallée de l'Anseau-Griffon. Gaspé: Parcs Canada. 178 p.
- MINISTRE DE LA JUSTICE DU CANADA. 2011. Loi sur les parcs nationaux du Canada. Rapport n°L.C. 2000, ch. 32. 166 p.
- MOORE, J.E. et SWIHART, R.K. 2007. « Importance of fragmentation-tolerant species as seed dispersers in disturbed landscapes ». *Oecologia*, volume 151, pp. 663-674.
- NANTEL, P. 1995. « Démographie comparative et analyse de la viabilité des populations de plantes à la limite nord de leur aire de distribution ». Ph. D Thesis, Montréal: Université du Québec à Montréal.

- NAVEH, Z. 1975. « The Evolutionary Significance of Fire in the Mediterranean Region ». *Vegetatio*, volume 29, pp. 199-208.
- NE'EMAN, G., GOUBITZ, S. et NATHAN, R. 2004. « Reproductive traits of *Pinus halepensis* in the light of fire – a critical review ». *Plant Ecology*, volume 171, pp. 69-79.
- NORTON, D.A., PALMER, J.G. et OGDEN, J. 1987. « Dendroecological studies in New Zeland I: An evaluation of tree age estimates based on increment cores ». *New Zeland Journal of Botany*, volume 25, pp. 321-330.
- NOWACKI, G.J. et ABRAMS, M.D. 1992. « Community, edaphic, and historical analysis of mixed oak forests of the Ridge and Valley Province in central Pennsylvania ». *Canadian Journal of Forest Research*, volume 22, pp. 790-800.
- OOHATA, S. et SAKAI, A. 1982. « Freezing resistance and thermal indices with references to distribution of the genus *Pinus* ». Dans *Plant cold hardiness and freezing stress*, sous la direction de P. H. Li and A. Sakai. pp. 347-371. New York: Academic Press.
- PALLARDY, S.G., NIGH, T.A. et GARRETT, H.E. 1988. « Changes in forest composition in Central Missouri: 1968-1982. ». *American Midland Naturalist*, volume 120, pp. 380-390.
- PARCS CANADA. 2009. « Localisation des rapports de feux historiques ». Parcs Canada.
- PARCS CANADA. 2010. « Brûlage dirigé - Historique du feu ». En ligne. < <http://www.pc.gc.ca/fra/pn-np/ab/banff/plan/plan8d6.aspx#pbHistory> >. Consulté le 8 avril 2010.
- PARCS CANADA. 2011. « L'histoire des parcs nationaux du Canada : leur évolution et leur contribution à l'identité canadienne ». En ligne. < http://www.pc.gc.ca/apprendre-learn/prof/itm2-crp-trc/htm/evolution_f.asp >. Consulté le 30 mars 2011.
- PAUSAS, J.G. 1997. « Resprouting of *Quercus suber* in NE Spain after fire ». *Journal of Vegetation Science*, volume 8, pp. 703-706.

- PAYETTE, S. et FILION, L. 1975. « Écologie de la limite septentrionale des forêts maritimes, Baie d'Hudson, Nouveau-Québec ». *Naturaliste Canadien*, volume 102, pp. 783-802.
- PERRY, D.A. et LOTAN, J.E. 1979. « A model of fire selection for serotiny in Lodgepole pine ». *Evolution*, volume 33, pp. 958-968.
- PETERSON, D.W. et PETERSON, D.L. 2001. « Mountain hemlock growth responds to climatic variability at annual and decadal time scales ». *Ecology*, volume 82, pp. 3330-3345.
- PICKETT, S.T.A. et WHITE, P.S. 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Orlando, Floride: Academic Press. 472 p.
- PIGOTT, C.D. et HUNTLEY, J.P. 1978. « Factors controlling the distribution of *Tilia cordata* at the northern limits of its geographical range. I. Distribution in north-west England ». *The New Phytologist*, volume 81, pp. 429-441.
- PIGOTT, C.D. et HUNTLEY, J.P. 1981. « Factors controlling the distribution of *Tilia cordata* at the northern limits of its geographical range. III. Nature and causes of seed sterility. ». *The New Phytologist*, volume 87, pp. 817-839.
- PINTO, F., ROMANIUK, S. et FERGUSON, M. 2008. « Changes to preindustrial forest tree composition in central and northeastern Ontario, Canada ». *Canadian Journal of Forest Research*, volume 38, pp. 1842-1854.
- PLATT, W.J., EVANS, G.W. et RATHBUN, S.L. 1988. « The Population Dynamics of a Long-Lived Conifer (*Pinus palustris*) ». *The American Naturalist*, volume 131, pp. 491-525.
- PRENTICE, C., BARTLEIN, P.J. et WEBB, T. 1991. « Vegetation and climate change in the eastern north america since the last glacial maximum ». *Ecology*, volume 72, pp. 2038-2056.
- RANIUS, T., NIKLASSON, M. et BERG, N. 2009. « A comparison of methods for estimating the age of hollow oaks ». *Ecoscience*, volume 16, pp. 167-174.
- RASMUSSEN, K.K. 2007. « Dendroecological analysis of a rare sub-canopy tree: Effects of climate, latitude, habitat conditions and forest history ». *Dendrochronologia*, volume 25, pp. 3-17.

- REGENT INSTRUMENTS INC. 2004. WinDENDRO: tree ring, stem, wood density analysis and measurement. Quebec City, Canada.
- RICHARD, P.J.H. 1997. Récurrence naturelle des feux pendant les derniers 2000 ans dans la région du parc national Forillon, Gaspésie. Rapport de recherche présenté à Parcs Canada. Laboratoire Jacques Rousseau, Université de Montréal. 78 p.
- RICHARD, P.J.H., VEILLETTE, J.J., LAROUCHE, A.C., HÉTU, B., GRAY, J.T. et GANGLOFF, P. 1997. « Chronologie de la déglaciation en Gaspésie: Nouvelles données et implications ». Géographie physique et Quaternaire, volume 51, pp. 163-184.
- ROGERS, R. 1990. « *Quercus alba* L. - White oak ». Dans *Silvics of North America: 2. Hardwoods*, sous la direction de R. M. Burns and B. H. Honkala. Washington DC: U.S. Department of Agriculture, Forest service.
- ROUSSEAU, C. 1974. Géographie floristique du Québec-Labrador. Distribution des principales espèces vasculaires. Québec: Les Presses de l'Université Laval. 788 p.
- ROYSE, J., ARTHUR, M.A., SCHORGENDORFER, A. et LOFTIS, D.L. 2010. « Establishment and growth of oak (*Quercus alba*, *Quercus prinus*) seedlings in burned and fire-excluded upland forests on the Cumberland Plateau ». *Forest Ecology and Management*, volume 260, pp. 502-510.
- SALISBURY, F.B. et ROSS, C.W. 1992. *Plant Physiology*. 4e édition. Belmont, Californie: Wadsworth. 682 p.
- SANDER, I.L. 1979. « Regenerating oaks ». Dans *Proceedings of the National silviculture workshop. Theme: The shelterwood regeneration method; 1979 September 17-21*, sous la direction de Charleston, SC. Washington, D.C., : U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Division of Timber Management.
- SANDER, I.L. 1990. « *Quercus rubra* L. ». Dans *Silvics of North America: 2. Hardwoods*, sous la direction de R. M. Burns and B. H. Honkala. pp. Washington D.C.: U.S. Department of Agriculture, Forest service.
- SCIEM. 2005. *Scientific Engineering & Manufacturing*. Viennes, Autriche.
- SCOGGAN, H.J. 1978. *The Flora of Canada*. Ottawa: National Museum of Natural Sciences. 1711 p.

- SHUMWAY, D.L., ABRAMS, M.D. et RUFFNER, C.M. 2001. « A 400-year history of fire and oak recruitment in an old-growth oak forest in western Maryland, U.S.S ». *Canadian Journal of Forest Research*, volume 31, pp. 1437-1443.
- SIROIS, L. 2000. « Spatiotemporal variation in black spruce cone and seed crops along a boreal forest – tree line transect ». *Canadian Journal of Forest Research*, volume 30, pp. 900-909.
- SORK, V.L. 1984. « Examination of Seed Dispersal and Survival in Red Oak, *Quercus Rubra* (Fagaceae), Using Metal-Tagged Acorns ». *Ecology*, volume 65, pp. 1020-1022.
- SOUICY, R.D., HEITZMAN, E. et SPETICH, M.A. 2005. « The establishment and development of oak forests in the Ozark Mountains of Arkansas ». *Canadian Journal of Forest Research*, volume 35, pp. 1790-1797.
- SPALT, K.W. et REIFSNYDER, W.E. 1962. *Bark Characteristics and Fire Resistance: A Literature Survey. Rapport: USDA Forest Service Southern Forest Experimental Station Occasional paper*, 193 p.
- SPEER, J.H., SWETNAM, T.W., WICKAM, B.E. et YOUNGBLOOD, A. 2001. « Changes in pandora moth outbreak dynamics during the past 622 years ». *Ecology*, volume 82, pp. 679-697.
- STRONG, W.L. et HILLS, L.V. 2003. « Post-Hypsithermal plant disjunctions in western Alberta, Canada ». *Journal of Biogeography*, volume 30, pp. 419-430.
- SWAN, F.R. 1970. « Post-Fire Response of Four Plant Communities in South-Central New York States ». *Ecology*, volume 51, pp. 1074-1082.
- SWETNAM, T.W. et LYNCH, A.M. 1989. « A tree-ring reconstruction of western spruce budworm history in the southern Rocky Mountains. ». *Forest Science*, volume 35, pp. 962-986.
- SWETNAM, T.W. et LYNCH, A.M. 1993. « Multicentury, regional-scale patterns of western spruce budworm outbreaks ». *Ecological Monographs*, volume 63, pp. 399-424.

- TARDIF, J.C., CONCIATORI, F., NANTEL, P. et GAGNON, D. 2006. « Radial growth and climate responses of white oak (*Quercus alba*) and northern red oak (*Quercus rubra*) at the northern distribution limit of white oak in Quebec, Canada ». *Journal of Biogeography*, volume 33, pp. 1657-1669.
- TIRMENSTEIN, D.A. 1991. *Quercus rubra*. Dans: *Fire Effects Information System*. Rapport Rocky Mountain Research Station, Fire Sciences Laboratory: 26 p.
- TREMBLAY, F., BERGERON, Y., LALONDE, D. et MAUFFETTE, Y. 2002. « The potential effects of sexual reproduction and seedling recruitment on the maintenance of red maple (*Acer rubrum* L.) populations at the northern limit of the species range ». *Journal of Biogeography*, volume 29, pp. 365-373.
- VAILLANCOURT, M.-A., DE GRANDPRÉ, L., GAUTHIER, S., LEDUC, A., KNEESHAW, D., CLAVEAU, Y. et BERGERON, Y. 2008. « Comment les perturbations naturelles peuvent-elles constituer un guide pour l'aménagement forestier écosystémique? ». Dans *Aménagement écosystémique en forêt boréale*, sous la direction de S. Gauthier, M.-A. Vaillancourt, A. Leduc, L. De Grandpré, D. Kneeshaw, H. Morin, P. Drapeau and Y. Bergeron. pp. 43-59. Québec: Les Presses de l'Université Laval.
- VAN DER MAAREL, E. et AUSTIN, P. 2005. *Vegetation Ecology*. Malden, Mass.: Blackwell Publishing. 395 p.
- VAN LEAR, D.H. et WATT, J.M. 1993. « The role of fire in oak regeneration. ». Dans *Proceedings of the Symposium on Oak Regeneration: Serious Problem, Practical Recommendations*, sous la direction de D. L. Loftis and C. E. McGee. pp. Gen. Tech. Rep. SE-84: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Southeastern Forest Experiment Station, Asheville, NC: 66-78.
- VARADY-SZABO, H. et CÔTÉ, M. 2010. *Les changements liés à la composition forestière de la région gaspésienne: D'hier à aujourd'hui*. Gaspé: Note de recherche appliquée, Consortium en foresterie Gaspésie-Les-Îles. 10 p.
- VESK, P.A. et WESTOBY, M. 2004. « Sprouting ability across diverse disturbances and vegetation types worldwide ». *Journal of Ecology*, volume 92, pp. 310-320.

