

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

**EXPANSION DE L'ÉRABLE À SUCRE (*ACER SACCHARUM*
MARSH.) À LA LIMITE NORDIQUE DE SON AIRE DE
RÉPARTITION, AU BAS-SAINT-LAURENT (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

© VALÉRIE DELISLE-GAGNON

Octobre 2014

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 :

Robert Schneider, président du jury, Université du Québec à Rimouski

Dominique Arseneault, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski

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

Sylvain Delagrangé, examinateur externe, Université du Québec en Outaouais

Dépôt initial le 27 Février 2014

Dépôt final le 1er octobre 2014

REMERCIEMENTS

Je tiens d'abord à remercier mon directeur Dominique Arseneault et mon co-directeur Luc Sirois qui m'ont tous deux donné de leur temps et de leur énergie sans compter. Dominique, merci pour ton support, ta disponibilité, ton ouverture d'esprit et ta patience. Luc, un grand merci pour ton écoute, tes encouragements et ta passion. Vous m'avez tous deux beaucoup appris autant d'un point de vue scientifique que sur moi-même, et je vous en suis reconnaissante.

Merci aussi à tous les professeurs et auxiliaires d'enseignement de l'UQAR qui sont toujours là pour nous soutenir et nous aider ! Merci à la chaire de recherche sur la forêt habitée pour sa contribution financière.

Merci à la gang du Labo, Myriam, Olivier, Véronique, Ariane, David et Sophia, de mon labo adoptif, Sébastien, Louis, Tasneem, Gabriel, Marie, Raphaëlle, Fabio et André et aux collègues du sous-sol de l'aile A, sans qui ces années d'études n'auraient pas été aussi amusantes. Vous avez su transformer les mauvaises journées en bonnes journées !

Un merci tout spécial à Michèle Rousseau mon aide Terrain ainsi qu'à Émilie D'astous, Amélie Rhéaume, Hubert Phillipon et Oland Pierre qui ont bravé les trous de bouette, les ours, les coyotes et les guêpes pour mener à bien ce projet !

Je ne peux pas nommer tout le monde, mais merci à tous ceux qui m'ont accompagnée, soutenue et écoutée tout au long de ces années passées à Rimouski ! Tellement de gens qui ont fait de ces années parmi les plus belles de ma vie. Un gros merci à ma famille pour toute l'aide et l'encouragement que vous m'avez donné, je suis privilégiée d'avoir une si belle famille à mes côtés ! Finalement, un merci tout spécial à mon amour, Xavier, qui m'a si bien épaulée pendant toutes ces années d'études, ça n'a pas dû être toujours facile, mais c'est beaucoup grâce à toi si j'ai persévéré !

RÉSUMÉ

L'augmentation en abondance de l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.) est documentée au travers de l'ensemble son aire de répartition dans le nord-est de l'Amérique du Nord. Par exemple, dans la région du Bas-Saint-Laurent, au Québec, l'abondance de l'érable à sucre s'est considérablement accrue au cours du XX^e siècle. Cette étude a pour but de documenter la dynamique de l'expansion locale de l'érable à sucre, dans une région située à la transition entre la forêt feuillue nordique et la forêt boréale mixte. À l'intérieur d'une zone de 3 km², la structure et la composition du couvert forestier et de la banque de plantules ainsi que plusieurs variables environnementales ont été mesurées dans 84 placettes systématiquement positionnées. Une analyse en composante principale a été effectuée afin d'observer la variation structurelle et environnementale de ces placettes regroupées en 4 groupes selon le diamètre des érables à sucre qu'elles contiennent. L'historique des perturbations et la composition de la forêt préindustrielle ont été reconstitués à partir de documents d'archives produits par la compagnie Price en 1930 et d'une série de photos aériennes et d'images satellitaires prises entre 1977 et 2012. L'érable à sucre était complètement absent des relevés d'archives, alors qu'il domine maintenant 43% des placettes inventoriées en 2011. Les plus gros érables et les peuplements d'érables les plus denses se retrouvent aux plus hautes altitudes. La faible abondance d'espèces compétitrices dans la banque de plantule qui est saturée en érable à sucre suggère qu'il s'agit de peuplements stables et résilients sous le régime de perturbations et le climat actuels. Le statut de codominant qu'occupe l'érable à sucre dans les forêts à la marge des érablières sommitales suggère que son établissement y est plus récent. L'expansion de l'érable à sucre se serait donc progressivement déroulée, au cours du XX^e siècle, depuis des semenciers isolés en positions sommitales jusque dans les bas versants, où l'on observe même une avancée récente de la régénération de l'érable à sucre dans des forêts dominées par des conifères comme le sapin baumier et l'épinette blanche. L'expansion de l'érable à sucre ne semble donc pas terminée, particulièrement dans un contexte d'exploitation forestière visant les essences résineuses et de changements climatiques globaux favorisant, sous nos latitudes, les espèces feuillues tempérées.

Mots clés : *érable à sucre, enfeuilletement, érablière à bouleau jaune, forêt tempérée nordique, aménagement des forêts, Bas-Saint-Laurent.*

ABSTRACT

The abundance of sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.) has increased since preindustrial times across its entire distribution range in North-Eastern North America. For example, in the lower St. Lawrence forests of eastern Québec, sugar maple increased in prevalence and dominance during 20th century. Our objective was to document the sugar maple expansion dynamic along a typical toposequence at the temperate-boreal transition zone in the Lower St. Lawrence region. We measured forest composition and structure and seedlings abundance, as well as environmental factors for 84 sample plots distributed systematically in a 3 km² area. We also analysed the structural and environmental variation of our sampling points according to the diameter of the maple stems, using principal components analysis. Canopy disturbances during the 20th century and preindustrial forest composition were reconstructed from archived records of the Price Company, along with aerial photography and satellite images taken from 1977 to 2012. Sugar maple stems were absent from 1930 early records but dominate 43% of the sites sampled in in this study (sampling year is 2011). The largest sugar maple trees and denser maple stands are found on hilltops and upper slopes. The limited presence of competing species in the seedling bank suggests that these maple stands are stable and resilient under the current climate and anthropogenic disturbance regime. The lower slopes were probably more recently colonized by sugar maple as suggested by the co-dominant status of maple and its smaller size as compared to higher elevations. We propose that sugar maple has progressively expanded during the 20th century from isolated seed bearer situated on hilltops and upper slopes all through the lower slopes, were we observe its recent progression into stands dominated by white spruce and balsam fir. We suggest that the sugar maple expansion is not completed, particularly in a context where coniferous species are preferentially logged and where global climate changes is predicted to favour, temperate hardwood species at our latitude.

Keywords : *sugar maple, northern temperate forest, sugar maple-yellow birch ecosystem, Lower St. Lawrence, hardwood expansion, forest management*

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	vii
RÉSUMÉ	ix
ABSTRACT	xi
TABLE DES MATIÈRES	xii
LISTE DES TABLEAUX	xiv
LISTE DES FIGURES	xv
1. INTRODUCTION	1
1.1. MISE EN CONTEXTE	1
1.2. EXPANSION DE L'ÉRABLE A SUCRE	4
1.2.1. AU BAS-SAINT-LAURENT	5
1.3. OBJECTIFS ET HYPOTHESES	6
2. MATÉRIEL ET MÉTHODE	7
2.1. AIRE D'ETUDE	7
2.2. SÉLECTION DE L'AIRE D'ETUDE	8
2.3. ÉCHANTILLONNAGE	10
2.4. CARACTÉRISATION DES PLACETTES	12
2.5. HISTORIQUE DE PERTURBATION ET DE COUVERT	13
2.6. TRAITEMENT DES DONNÉES	14
2.6.1. FORMATION DES GROUPES	14
2.6.2. ANALYSES STATISTIQUES	15
3. RÉSULTATS	17

3.1. HISTORIQUE DE PERTURBATION ET DE COUVERT.....	17
3.2. VEGETATION ACTUELLE.....	19
3.2.1.COMPOSITION DU COUVERT ACTUEL	19
3.2.2.CARACTERISTIQUES DES STATIONS.....	22
3.3. DENSITE DE TIGES D'ERABLE A SUCRE EN FONCTION DE L'ALTITUDE.....	23
3.4. PATRON DE RECRUTEMENT	26
4. DISCUSSION.....	28
4.1. CONTEXTE DE L'EXPANSION DE L'ERABLE A SUCRE.....	28
4.2. PATRON D'EXPANSION DE L'ERABLE A SUCRE	29
4.3. POTENTIEL D'EXPANSION DES ERABLES	31
4.3.1.IMPACT DES CHANGEMENTS CLIMATIQUES	33
5. CONCLUSION.....	35
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	37

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Densité et surface terrière moyennes des tiges dans les 4 groupes de placettes (données prises en 2011). Les valeurs entre parenthèses correspondent aux écarts-types. Les plus grandes proportions d'espèces par groupes sont identifiées en caractères gras. 21

*ERS = Érable à sucre, ERR= Érable rouge, BOJ= Bouleau jaune, BOP= Bouleau blanc, EPB= Épinette blanche, THO= Thuya occidental et SAB= Sapin baumier ; DHP = diamètre à hauteur de poitrine. 21

Tableau 2. Métrique des érables à sucre (*Acer saccharum* Marsh.) dans la banque de plantule pour les quatre groupes de placettes. 27

LISTE DES FIGURES

- Figure 1. Expansion de l'érable à sucre depuis 1980. La carte présente la localisation de sites où une augmentation de l'abondance de l'érable à sucre a été documentée. L'aire de répartition de l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.) est représentée par la ligne orange (adaptée de Godman *et al.* 1990). Les études citées sont présentées en bibliographie.....3
- Figure 2. Localisation de l'aire d'étude : a) Trois grandes zones bioclimatiques de la province de Québec. La limite nordique de l'aire de répartition de l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.) est indiquée par le trait rouge. b) Localisation de l'aire d'étude (★), dans la région administrative du Bas-Saint-Laurent. Le relief est illustré par un gradient du gris au blanc, les plus hauts sommets (± 900 m) étant en gris foncé alors que le Fleuve Saint-Laurent (altitude de 0 m) est en blanc.....8
- Figure 3. Dispositif expérimental de l'aire d'étude. Position des 84 placettes (points noirs), disposées à tous les 200 m dans l'aire d'étude. Les peuplements résineux ($\geq 75\%$ de la surface terrière est occupée par des essences résineuses), mixtes (entre 26% et 74% de résineux), et feuillus ($\leq 25\%$ de résineux) sont également indiqués (cartes écoforestières du 4^e décennal ; © gouvernement du Québec).....10
- Figure 4. Disposition des sous-placettes au sein des placettes principales. Les cercles pointillés représentent les points de prisme à rayons variables. Quatre sous-placettes de type « A » de 1m² (cercles verts) sont placées à 20 m du centre de la placette principale. Quatre sous-placettes de type « B » de 1m² (cercles jaunes) ont été ajoutées dans les peuplements résineux ($\geq 75\%$ de la surface terrière occupée par des essences résineuses).....11
- Figure 5. Synthèse cartographique de la composition forestière et des perturbations de l'aire d'étude au XX^e siècle. A : Représentation des relevés d'inventaire de 1930 de la compagnie Price. La proportion de la surface terrière (m²/ha) occupée par chacune des espèces/groupes d'espèces par placette est illustrée. Les traits hachurés indiquent les secteurs coupés en 1926-1927. B : Perturbations ayant eu lieu après les coupes de 1926-1927, les zones de chablis ayant eu lieu entre 1977 et 1985 sont toutes attribuées au passage de la tordeuse du bourgeon de l'épinette (en rose foncé). En

jaune, des CPRS ayant eu lieu entre 2004 et 2007. C : Cartographie des groupes de placettes en fonction du couvert forestier dominant lors de l'inventaire de 2011 ; en jaune, le groupe TG, en vert, le groupe G et en bleu, le groupe P. Les autres placettes (•) appartiennent au groupe S..... 18

Figure 6. Représentation graphique des deux premiers axes de l'analyse en composantes principales. L'ACP est produite avec les variables (Drainage, Profondeur de litière, Degré de la pente, Altitude, Ouverture du couvert, Ouverture latérale et Diversité d'herbacée) de tous les sites (n=84). Les 4 polygones délimitent les placettes appartenant aux 4 groupes : TG, G, P et S..... 23

Figure 7. Densité moyenne des tiges en fonction de l'altitude. A : érables à sucre de moins de 40 cm de DHP, B : érables à sucre entre 40 et 70 cm de DHP et C : érables à sucre de plus de 70 cm de DHP. D : Ensemble des feuillus (barres rouges) et des résineux (barres noires). E : Fréquence des sites en fonction de l'altitude. Les barres d'erreur réfèrent aux écarts-types..... 25

Figure 8. Densité relative (% de toutes les tiges) de l'érable à sucre dans le couvert (A) et dans la banque de plantule (B). Les densités relatives ont été interpolées spatialement à l'aide du krigeage. 26

1. INTRODUCTION

1.1. Mise en contexte

Les régimes de perturbations qui dynamisent les écosystèmes forestiers d'Amérique du Nord subissent de nombreux changements (Lorimer 2001). Depuis la colonisation européenne, des perturbations telles que le défrichage des terres, les feux de colonisation, les activités de prélèvement faunique, les interventions sylvicoles et l'introduction d'espèces exotiques ont touché la totalité du territoire québécois à différentes intensités (Brisson *et al.* 1994, Sendak *et al.* 2003, Régnière *et al.* 2009, Olson et Wagner 2010, Terrail 2013, Filazzola *et al.* 2014). En réponse à ces perturbations, on rapporte fréquemment une augmentation de l'abondance des feuillus, ainsi qu'un rajeunissement et une homogénéisation de la structure et de la composition des paysages forestiers (Archambault *et al.* 1998, Jackson *et al.* 2000, Etheridge *et al.* 2006, Boucher *et al.* 2008, Amos-Binks *et al.* 2010).

Les effets de l'augmentation de la température moyenne mondiale et l'augmentation du CO₂ atmosphérique se superposent aux impacts des perturbations anthropiques. Le climat affecte plusieurs des processus déterminants chez les plantes, tels que la production de graines, la germination, le taux de croissance, etc (Walck *et al.* 2011). Une augmentation de quelques degrés de la température mondiale annuelle suffirait pour permettre l'expansion des espèces végétales au-delà de leur limite nordique actuelle de distribution (Fisichelli *et al.* 2013). Plusieurs modèles prévoient la migration d'espèces forestières vers le nord dans les décennies à venir, engendrant de nouvelles dynamiques de compétition interspécifique (McKenney *et al.* 2007, Morin *et al.* 2008, Iverson *et al.* 2008, Steenberg 2010, Vanderwel et Purves 2014). Certaines études documentent déjà les premiers stades de telles migrations (Kellman 2004, Coops et Waring 2011, Fisichelli *et al.* 2013).

L'érable à sucre (ERS) (*Acer saccharum* Marsh.) est une espèce largement répandue dans l'est de l'Amérique du Nord et atteint sa limite nordique de distribution à la transition

entre la forêt tempérée feuillue et la forêt boréale mixte (Robitaille et Saucier 1998). On rapporte une augmentation de son abondance depuis l'époque préindustrielle dans une grande partie de son aire de répartition, soit depuis le centre des États-Unis jusqu'au nord de la forêt tempérée au Québec (Brisson et Bouchard 2003, Saunders et Wagner 2008, Olson et Wagner 2010, Dupuis *et al.* 2011, Terrail 2013; Figure 1). Essence caractéristique des milieux mésiques, l'érable à sucre préfère les sols profonds, fertiles, humides et bien drainés (Farrar 1996, Duchesne *et al.* 2005, Horsley *et al.* 2008). La grande quantité de graines produite par l'ERS chaque année, couplée à un taux de germination de plus de 95%, permettent le développement d'une banque de semis qui sature le milieu (Marks et Gardescu 1998). En érablière il n'est pas rare de recenser entre 160 000 et 1 000 000 semis par hectare, densités qui entravent sérieusement la croissance des espèces compétitrices en bloquant, entre autres, l'accès à la lumière (Carl et Snow 1971, Godman *et al.* 1990, Bilodeau 1992). De plus, les plantules et les gaulis d'ERS ont la capacité de survivre à l'ombre pendant des décennies tout en conservant la capacité de répondre à l'ouverture du couvert par des poussées de croissance (Canham 1988, Albro *et al.* 2008, D'Orangeville *et al.* 2011). Ces caractéristiques, autant d'essences pionnières que d'essences de fin de succession, lui ont permis de profiter des multiples changements survenus dans les conditions climatiques ainsi que dans les régimes de perturbations des peuplements forestiers au courant des dernières décennies (McCarthy *et al.* 1987, Archambault *et al.* 1998, Frelich 2002, Brisson et Bouchard 2003, Nolet *et al.* 2008, Saunders et Wagner 2008, Varady-Szabo et Côté 2010, Olson et Wagner 2010, Fisichelli *et al.* 2013).



Figure 1. Expansion de l'érable à sucre depuis 1980. La carte présente la localisation de sites où une augmentation de l'abondance de l'érable à sucre a été documentée. L'aire de répartition de l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.) est représentée par la ligne orange (adaptée de Godman *et al.* 1990). Les études citées sont présentées en bibliographie.

1.2. Expansion de l'Érable à sucre

Au centre de son aire de répartition, dans les forêts de chênes du centre des États-Unis, l'expansion de l'ERS est documentée depuis le début des années 1980. Les études paléoécologiques indiquent qu'à l'Holocène, la majorité des forêts feuillues de l'est des États-Unis étaient dominées par différentes espèces de chênes (*Quercus spp.*) (Abrams 2006). Ces forêts étaient maintenues par le régime de feux implanté lors du retrait des glaciers puis par les feux anthropiques des autochtones et plus tard, des colons européens (Abrams et Downs 1990, Nowacki et Abrams 1990, Fralish et Mcardle 2009). Ainsi, au début du XX^e siècle, l'intervalle de feux était de 5 à 10 ans sur les hauts versants et les sommets de collines. Dans ces forêts, l'ERS était confiné aux fonds des vallées, plus humides et moins susceptibles aux feux, il parvenait à coloniser le sous-bois des chênaies grâce à une régénération abondante et a des graines facilement dispersées, mais était sans cesse éliminé par les feux répétés (Fralish et Mcardle 2009). Le contrôle des feux après 1920-1930, a ensuite permis à ces érables en sous-bois d'atteindre une plus grande taille et de mieux résister aux feux devenus plus rares. Cette raréfaction des feux constitue, aussi, un des principaux facteurs à l'origine des difficultés de recrutement des chênes dans la forêt tempérée des États-Unis, si bien qu'au début des années 1980, le sous-bois des forêts de chênes étaient fréquemment caractérisés par une régénération en ERS (Host *et al.* 1987, McCarthy *et al.* 1987). La capacité de l'ERS à combler rapidement les ouvertures créées dans le couvert a ensuite entraîné une succession progressive vers cette espèce au sein de plusieurs forêts autrefois dominées par les chênes (Nowacki et Abrams 1990, Lin et Augspurger 2008, Helmig et Fralish 2011).

On documente aussi une expansion de l'ERS à sa limite nord de répartition, dans un contexte différent. Dans les dernières décennies, l'augmentation de la fréquence et de la dominance de l'ERS est survenue aux dépens des conifères (Archambault *et al.* 1998, Dupuis *et al.* 2011, Fisichelli *et al.* 2013). Deux éléments seraient à l'origine de ces expansions. Les interventions sylvicoles, ciblant essentiellement les résineux créeraient les opportunités d'établissement nécessaires à l'ERS qui possède la capacité de s'établir

rapidement après une coupe (Saunders et Wagner 2008, Olson et Wagner 2010). L'augmentation de la température moyenne annuelle est aussi un argument soulevé pour expliquer une colonisation par l'ERS de nouveaux sites vers le nord. Cependant, l'augmentation des températures ne peut à elle seul expliquer la distribution actuelle de l'ERS et la compétition interspécifique doit aussi être prise en compte (Fisichelli *et al.* 2013). La compétition serait une contrainte importante à l'établissement de l'ERS au-delà de la limite nord de son aire de distribution (Fisichelli *et al.* 2013, Graignic *et al.* 2014, Vanderwel et Purves 2014). Les perturbations du couvert forestier auraient donc un impact important sur l'expansion de l'ERS puisqu'elles éliminent la compétition interspécifique, dernière contrainte, dans un contexte de réchauffement du climat, à l'établissement de l'ERS à des latitudes plus nordiques (Buma et Wessman 2013).

1.2.1. Au Bas-Saint-Laurent

L'ERS est arrivé au Bas-Saint-Laurent entre 7000 et 6500 années BP (Richard *et al.* 1992). Il s'y serait ensuite maintenu en faible abondance jusqu'aux dernières décennies (Dupuis *et al.* 2011). Des données d'inventaires historiques produites au Bas-Saint-Laurent à partir du XIX^e siècle, dans lesquelles il n'est pas possible de distinguer l'ERS de l'érable rouge (*Acer rubrum* L.), permettent de quantifier l'augmentation des érables au Bas-Saint-Laurent (Boucher *et al.* 2009, Dupuis *et al.* 2011, Terrail 2013). Aujourd'hui présent dans 60% des sites, les érables n'occupaient que 20% du territoire au XIX^e siècle (Dupuis *et al.* 2011). En 1930, les sommets de collines étaient colonisés par des peuplements mixtes et feuillus tandis que les fonds de vallées et les bas de pentes étaient colonisés par des peuplements résineux (Boucher *et al.* 2009). Au cours du XX^e siècle, la densité des érables aurait d'abord augmenté dans les sites en haut de versant puis, en colonisant de nouveaux sites, auraient augmenté en abondance dans une proportion importante du gradient d'altitude (Dupuis *et al.* 2011).

Comme pour les autres cas d'augmentation de l'ERS à sa limite nordique de répartition, c'est le régime d'interventions sylvicoles soutenu depuis la colonisation qui explique le mieux cette expansion de l'ERS au Bas-Saint-Laurent (Boucher *et al.* 2009, Terrail 2013). Les interventions sylvicoles qui ont eu lieu dans les forêts bas-laurentiennes depuis 1820 se sont ajoutées aux perturbations de petites tailles et de faibles intensités telles que des chablis ou des épidémies d'insectes qui composaient le régime naturel des perturbations dans les forêts préindustrielles (Boulanger et Arseneault 2004, Boucher *et al.* 2006). En visant les essences résineuses, les coupes forestières auraient altéré la composition spécifique des forêts régionales, laissant la place aux feuillus capables de coloniser rapidement un milieu après l'ouverture du couvert (Boucher *et al.* 2009, Terrail 2013). L'ERS fait partie des espèces dont l'abondance a le plus augmenté et bien qu'il y soit à sa limite nord de répartition, il s'agit aujourd'hui d'un des taxons les plus abondants de la région (Boucher *et al.* 2009, Dupuis *et al.* 2011).

1.3. Objectifs et Hypothèses

Notre étude s'est déroulée au Bas-Saint-Laurent, à la limite nordique de distribution de l'ERS. La plupart des études y documentant une expansion de l'ERS ont eu lieu à l'échelle régionale et sont basées sur des comparaisons entre des documents d'archives et des inventaires récents du Gouvernement du Québec. Nous proposons d'aborder ce phénomène dans une perspective démographique et écologique, en documentant la variation de structure et de composition des peuplements, ainsi que l'historique des perturbations récentes, à l'aide de mesures prises sur le terrain dans un secteur collinéen marqué par l'expansion de l'ERS. Plus spécifiquement notre objectif est de documenter le patron de l'expansion de l'ERS dans le cadre d'une étude de cas à sa limite nord, au Bas-Saint-Laurent. Notre hypothèse est que les abondances de l'érable à sucre dans le couvert forestier et dans la banque de plantules reflètent une expansion à partir de petites populations confinées, au début du XX^{ième} siècle, sur les sommets et les hauts versants.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODE

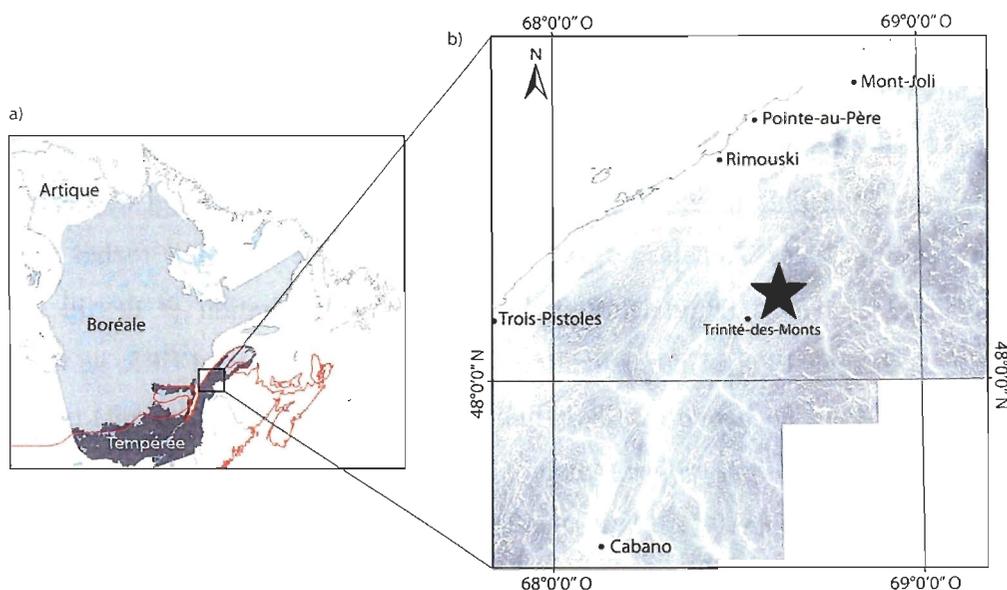
2.1. Aire d'étude

L'aire d'étude est située au Québec (Canada), dans la région du Bas-Saint-Laurent (48°11' ; 68°26' ; Figure 2), dans le domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau jaune. Ce secteur se situe plus précisément dans la région écologique 4f, qui correspond aux collines des moyennes Appalaches, et qui est caractérisé par des roches d'origine sédimentaire recouvertes en majeure partie de dépôts d'altération et de till glaciaire (Robitaille et Saucier 1998). Un tiers de l'aire d'étude est dominé par l'ERS, un tiers par le sapin baumier (*Abies balsamea* L.), le dernier tiers étant dominé par plusieurs taxons dont le bouleau blanc (*Betula papyrifera* Marsh.) (13%), le thuya occidental (*Thuja occidentalis* L.) (10%) et l'érable rouge (4%) (cartes écoforestières du 4^e décennal ; © gouvernement du Québec). Certaines essences, retrouvées de façon plus sporadique dans les peuplements complètent le paysage, telles que le bouleau jaune (*Betula alleghaniensis* Britton.), le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.), le peuplier baumier (*Populus balsamifera* L.), l'épinette blanche (*Picea glauca* (Moench.) Voss.) et l'épinette noire (*Picea mariana* Mill.).

La station climatique de Trinité-des-Monts (Figure 2) enregistre une température moyenne maximale de 23°C en juillet et une température moyenne minimale de -19,2°C en janvier (Environnement Canada 2014; période d'observation de 1971 à 2000). Les précipitations annuelles moyennes sont de 1097,8 mm dont le tiers tombe sous forme de neige. L'épaisseur moyenne maximale de neige atteint 56 cm. La saison de croissance thermique est en moyenne de 1380,3 degrés-jours annuellement (Environnement Canada 2014; période d'observation de 1971 à 2000).

Des études produites au Bas-Saint-Laurent suggèrent qu'avant la colonisation européenne, le régime de perturbations naturelles était composé de petites trouées, d'épidémies d'insectes, essentiellement de tordeuse du bourgeon de l'épinette

(*Choristoneura fumiferana* Clemens), ainsi que d'un cycle de feux d'au moins 500 ans (Boulangier et Arseneault 2004, Sorel 2004, Boucher *et al.* 2009).



2.2. Sélection de l'aire d'étude

L'aire d'étude a été choisie en considérant trois critères. D'abord, elle devait avoir subi une augmentation de l'abondance et de la fréquence de l'ERS. Afin de s'en assurer, la composition des peuplements (feuillus, mixte et résineux) identifiés sur la carte réalisée par la compagnie Price en 1930 (Boucher *et al.* 2009) a été comparée aux peuplements présents sur les cartes écoforestières du 4^e décennal (© gouvernement du Québec). Ensuite, l'aire d'étude devait être représentative du contexte régional. Les superficies relatives des

différents types de peuplements, calculées à partir des cartes écoforestières, ont donc été prises en comptes dans la sélection du site afin de maximiser la représentativité des différents types de peuplements étudiés (Figure 3). Finalement, l'aire d'étude devait aussi présenter une topographie représentative de la région. L'aire d'échantillonnage comprend deux vallées et deux sommets de moyenne altitude (± 300 m).

L'aire d'étude est située dans un ravage de cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*) appelé le ravage Varin. Bien que ce ravage soit un de ceux qui regroupent les plus grandes concentrations de cerfs dans la région, la concentration de 0,6 cerfs/km², évaluée lors de l'inventaire aérien de 2006 (Huot et Lebel 2012) est bien inférieur aux concentrations de plus de 7-9 cerfs/km² qui seraient nécessaire pour influencer la structure et la composition des forêts de feuillus tempérées (Horsley *et al.* 2003). Il est donc peu probable que le cerf de Virginie ait eu un impact déterminant sur l'abondance de l'ERS, dans la région d'étude. Si, toutefois, celui-ci devait avoir un impact, il serait plutôt favorable au sapin baumier puisque le cerf de Virginie le préfère à l'ERS (Dumont *et al.* 2005).

Considérant que le phénomène d'expansion de l'ERS se déroule à l'échelle des peuplements forestiers, et que, le plus grand peuplement de l'aire d'étude occupe 0,5 km², il est donc présumé que la surface de l'aire d'étude (3 km²), est suffisante afin de capter un patron de dynamique d'expansion (Fortin et Dale 2005).

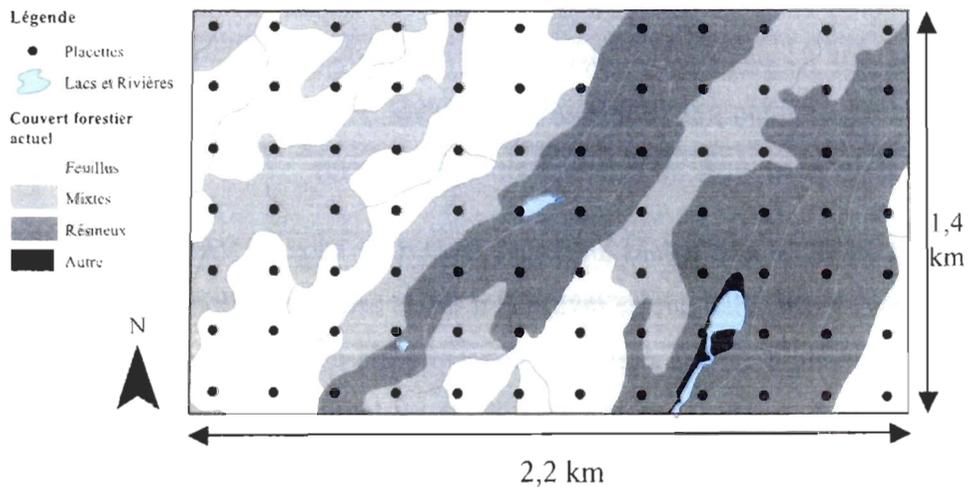


Figure 3. Dispositif expérimental de l'aire d'étude. Position des 84 placettes (points noirs), disposées à tous les 200 m dans l'aire d'étude. Les peuplements résineux ($\geq 75\%$ de la surface terrière est occupée par des essences résineuses), mixtes (entre 26% et 74% de résineux), et feuillus ($\leq 25\%$ de résineux) sont également indiqués (cartes écoforestières du 4^e décennal ; © gouvernement du Québec).

2.3. Échantillonnage

L'effort d'échantillonnage a été déployé de façon systématique en positionnant 84 placettes aux 200 m dans la zone d'étude (Figure 3). Toutes les placettes ont été échantillonnées entre mai et septembre 2011. Chacune des placettes sous couvert feuillu ou mixte ($\leq 74\%$ de la surface terrière occupée par des essences résineuses) comprend 4 sous-placettes de type « A » de 1m^2 placées à 20 m du centre de chacune de la placette principale (Figure 4). Dans les placettes sous couvert résineux ($\geq 75\%$ de la surface terrière occupée par des essences résineuses) 4 sous-placettes de type « B », aussi de 1m^2 , positionnées à 15 m du centre de la placette principale, ont été ajoutées aux 4 sous-placettes de type « A » afin de pallier à la distribution plus hétérogène et surtout moins dense des semis (Figure 4).

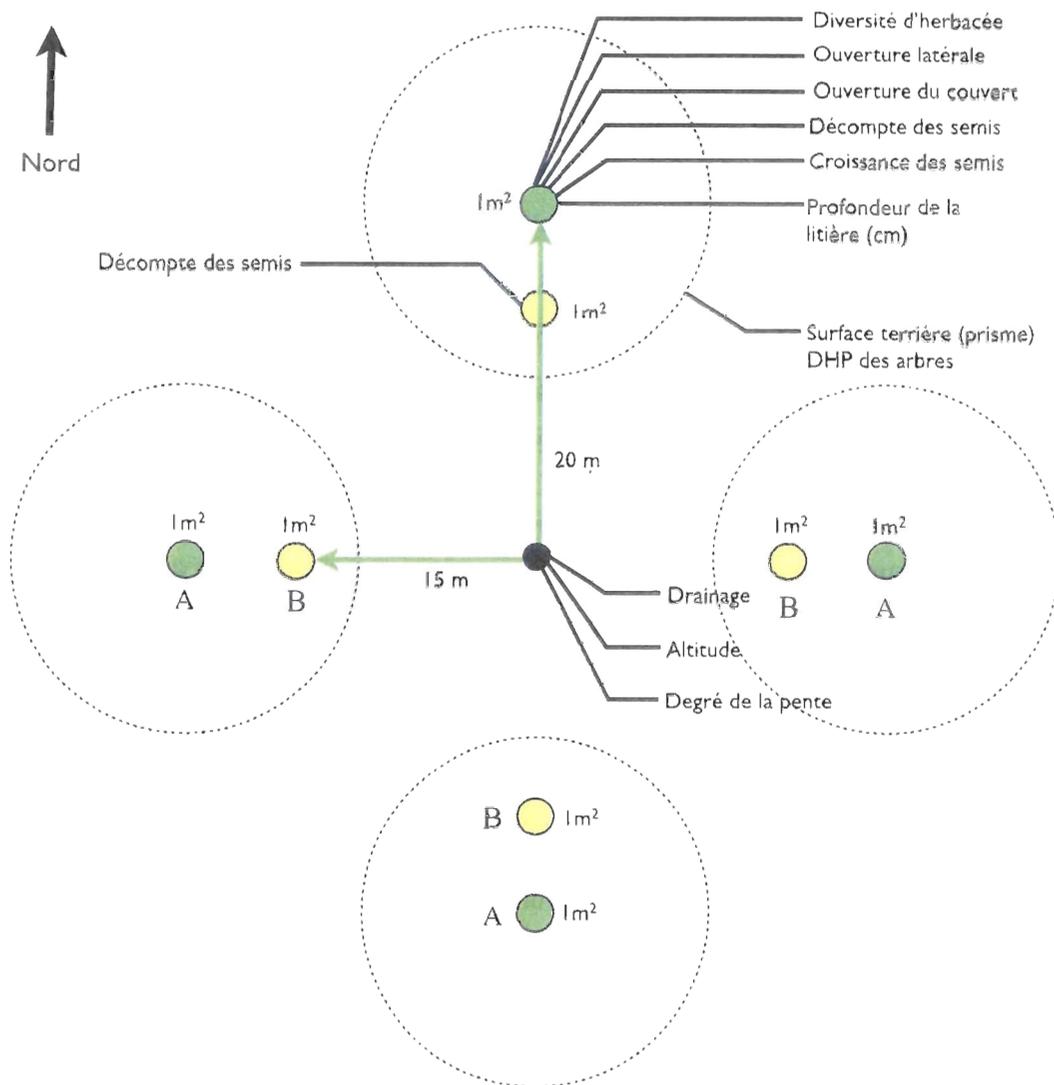


Figure 4. Disposition des sous-placettes au sein des placettes principales. Les cercles pointillés représentent les points de prisme à rayons variables. Quatre sous-placettes de type « A » de 1m² (cercles verts) sont placées à 20 m du centre de la placette principale. Quatre sous-placettes de type « B » de 1m² (cercles jaunes) ont été ajoutées dans les peuplements résineux (≥ 75% de la surface terrière occupée par des essences résineuses).

2.4. Caractérisation des placettes

Le drainage, le degré d'inclinaison et l'altitude ont été déterminés au centre de chacune des placettes principales. La classe de drainage du sol a été déterminée à l'aide de la clé simplifiée d'identification du drainage du « point d'observation écologique » (Saucier *et al.* 1998), comportant 6 classes de drainage, d'excessif à très mauvais. Le degré d'inclinaison a été mesuré en utilisant une boussole munie d'un clinomètre. L'altitude (m) de chacune des placettes a été extraite des cartes numériques hypsométriques fournies par le MRN, à l'aide du logiciel ArcGIS version 10.2 (ESRI 2012).

Au centre de chacune des sous-placettes de type « A », un densiomètre a permis de mesurer l'ouverture du couvert forestier, tandis que la densité latérale du couvert arbustif a été mesurée avec une planche à profil. La surface terrière du peuplement a été mesurée à l'aide d'un prisme de facteur 2 et le diamètre à hauteur de poitrine (DHP) de chacun des arbres comptabilisés lors du point de prisme a été mesuré afin de calculer la densité moyenne des tiges par placettes (Rondeux 1983). La profondeur de la litière (cm) a été mesurée à l'aide d'une règle. Une analyse de corrélation de Pearson effectuée sur l'ensemble des variables explicatives a démontré que ces dernières ne sont pas redondantes (Crawley 2007). La diversité herbacée, mesurée une seule fois par site, à partir du début du mois de juin jusqu'au début du mois d'août. Il s'agit d'un simple décompte du nombre d'espèces herbacées présentes à l'intérieur des sous-placettes de type « A ».

L'inventaire exhaustif des semis a été fait dans les sous-placettes de type « A ». Pour chaque essence, la hauteur d'une tige sur 5 a été mesurées et son âge estimé. Pour les plus jeunes semis, l'âge a été estimé en comptant le nombre de cicatrices de bourgeons terminaux qui indique chacune des années de croissance. Avec le temps et l'élargissement de la tige, les cicatrices de bourgeons apicaux tendent à disparaître, pour les tiges sur laquelle ces cicatrices n'étaient plus visible, une section transversale de la tige a été prélevée à 5 cm de hauteur afin d'en compter les cernes annuels de croissance au laboratoire à l'aide d'un binoculaire (Bilodeau 1992). Le taux de croissance (cm/an) des

semis a ensuite été estimée en comparant la hauteur de l'individu avec l'approximation de son âge. Seul le décompte des semis a été effectué dans les sous-placettes de type « B ».

2.5. Historique de perturbation et de couvert

Les perturbations étant souvent responsable des changements de composition forestière (Seymour *et al.* 2002, Boucher *et al.* 2009, Gasser *et al.* 2010, Olson et Wagner 2010), la documentation des perturbations de notre aire d'étude au XX^e siècle est une étape primordiale dans l'étude de la dynamique d'expansion de l'ERS. Les coupes effectuées sur l'aire d'étude au début du XX^e siècle ont été identifiées à partir d'une carte produite par la compagnie Price en 1930 comprenant la localisation des zones de coupes effectuées depuis le début du siècle (Boucher *et al.* 2009). Pour identifier les perturbations subséquentes, des photos aériennes de 1941 (Photothèque nationale de l'air, Canada) et de 1977, 1979, 1980, 1985 et 2004 (© gouvernement du Québec), en plus d'images satellitaires SPOT (CNES 2011) de 2011 provenant de Google Earth v7.0.1.8244 (2012) ont été numérisées et/ou géoréférencées en format vectoriel à l'aide d'ArcGIS version 10.2 (ESRI 2012). Seules les perturbations de grande envergure et identifiables hors de tout doute, (*i.e.* une majorité d'arbres matures ont été retirés ou sont morts), ont été considérées.

Afin de distinguer les chablis des coupes forestières, trois éléments ont été considérés : la forme des ouvertures de la canopée, la proximité d'un chemin forestier et la présence ou non de troncs d'arbres morts. Les chablis ont été associés à des ouvertures de formes irrégulières, sans chemin forestier et avec des troncs d'arbre morts visibles. Les ouvertures de formes régulières avec des bordures abruptes, sans tronc mort visible et traversé par des chemins forestiers, ont été considérées comme étant issues de coupes forestières. Puisque les chablis ont tous été identifiés sur les photos aériennes de 1977, 1979, 1980 et 1985, à l'époque de la dernière épidémie de tordeuses du bourgeon de l'épinette [1975-1995] (Boulangier et Arseneault 2004) et qu'ils sont tous survenus dans des forêts à dominance résineuse, ils ont tous été attribués à l'épidémie. La distance euclidienne

(m) entre chacune des placettes et la perturbation récente (depuis 1928) la plus proche a été mesurée à l'aide d'ArcGIS version 10.2 (ESRI 2012). Les données recueillies lors des inventaires sur le terrain, telles que la présence ou non d'arbres plantés et l'âge des semis, ont permis d'estimer les années de coupes postérieures à 1985.

Un inventaire forestier réalisé en 1930 par la compagnie Price et conservé dans le Fonds Price (Bibliothèque et Archives nationales du Québec) nous a permis de reconstituer la composition de la forêt de l'époque. Des placettes de 0,5 chaînes par 5 chaînes (1000 m²; 1 chaîne = 20 m) et espacées de 300 m (15 chaînes) ont été inventoriées sur des transects parallèles espacés de 800 m (40 chaînes). Pour chacune des placettes, les tiges des essences commerciales de plus de 3 pouces (7,6 cm) ont été dénombrées par classes de diamètres de 2 pouces (5 cm). Nous avons considéré les placettes incluses dans notre aire d'étude et dans une zone tampon d'environ 400 m autour de notre aire d'étude. Pour chacune des placettes, la surface terrière de chaque essence a été estimée en supposant que les tiges avaient le DHP médian de leur classe de diamètre.

2.6. Traitement des données

2.6.1. Formation des groupes

Les 84 placettes ont été classifiées arbitrairement en 4 groupes selon la taille des plus gros érables à sucre présents. Le groupe TG (Très gros érables, n=14) contient toutes les placettes dans lesquelles les érables les plus gros avaient plus de 70 cm de DHP. Le groupe G (Gros érables, n=22) contient les placettes dans lesquelles les érables les plus gros avaient plus de 40 cm de DHP, mais moins de 70 cm de DHP. Le groupe P (Petits érables, n=13) correspond aux placettes dans lesquelles des érables étaient présents, mais avec un DHP inférieur à 40 cm. Finalement, le groupe S (Sans érables, n =34) contient les placettes dans lesquelles aucun érable n'a été observé.

La densité moyenne des tiges (nombre de tiges par hectare) a été calculée pour chacun des groupes à partir des données de prisme et des mesures de DHP selon la formule de Rondeux (1983) :

$$N/ha = \frac{FST}{n} \times \sum_{j=1}^n \sum_{i=1}^{m_j} \frac{1}{g_{ij}}$$

où FST est égal à 2 et correspond au facteur de surface terrière du prisme utilisé, n est le nombre de sous-placettes par placettes, m est le nombre d'arbres, g est la surface terrière (m^2) calculée à partir du DHP de chaque arbre mesuré et où i et j sont des indices qui représentent respectivement les arbres et les sous-placettes.

2.6.2. Analyses statistiques

Une analyse en composante principale (ACP) a été effectuée afin d'analyser les relations entre les variables abiotiques et les variables de structure du couvert forestier des placettes. Nous avons considéré les variables structurelles suivantes : ouverture du couvert, ouverture latérale, diversité d'herbacée, ainsi que les variables abiotiques suivantes : degré de la pente, altitude, profondeur de la litière et le drainage. Les valeurs moyennes de chacune des variables ont été utilisées pour chaque placette. Puisque plusieurs variables sont de natures différentes et n'ont pas les mêmes unités, l'analyse a été effectuée sur une matrice de corrélation permettant de standardiser les variables de manière à ce qu'elles aient toutes le même poids dans l'analyse (Legendre et Legendre 1998).

Afin d'observer le patron démographique de recrutement de l'ERS, nous avons comparé la densité relative de semis d'ERS dans la banque de plantule à celle de tiges d'ERS dans le couvert dominant. Des interpolations spatiales de ces proportions ont été effectuées avec la méthode de krigeage du logiciel ArcGIS version 10.2 (ERSI 2012). Il

s'agit d'une méthode d'interpolation bien adaptée aux données spatialement systématiques (Ripley 1981).

Nous avons utilisé une ANOVA, au seuil de 0,05, suivie d'un test de Tukey, pour vérifier si la croissance en hauteur des plantules d'ERS et la proportion d'ERS dans la banque de plantule diffèrent significativement entre les 4 groupes de placettes. La normalité des résidus a été vérifiée par un test de Shapiro-Wilk, l'homogénéité des variances par un test de Levene tandis que l'indépendance des résidus a été vérifiée visuellement. Ces analyses ont été produites à l'aide du logiciel R (R Development Core Team 2012).

3. RÉSULTATS

3.1. Historique de perturbation et de couvert

Aucun ERS n'a été répertorié lors de l'inventaire de la compagnie Price de 1930, ayant eu lieu après les coupes de 1926-1927 qui ont touché 63% de l'aire d'étude (Figure 5A). La densité relativement forte de tiges de moins de 10 pouces de DHP, combiné à la très faible densité de tiges plus grosses suggèrent que seuls les arbres de plus de 10 pouces de diamètre ont été coupés en 1926-1927. Ces relevés dendrométriques indiquent que 32% des placettes (n= 29) avaient un couvert mixte, 26% étaient dominées par le sapin baumier, 12 % par le thuya occidental, 12 % par le bouleau blanc, 9% par le bouleau jaune et 3% par chacune des essences suivantes : l'épinette blanche, le peuplier faux-tremble et baumier et l'orme d'Amérique (*Ulmus americana* L.) (Figure 5A).

Aucune perturbation n'est visible sur les photos aériennes de 1941. Par la suite, les photos aériennes de 1977-1985 indiquent que de grands chablis sont survenus suite à la dernière épidémie de tordeuse du bourgeon de l'épinette (Boulanger et Arseneault 2004). Il semble qu'aucune coupe n'ait eu lieu à l'époque de l'épidémie puisqu'aucun chemin forestier n'est observable, notamment à proximité des chablis. Finalement, des coupes avec protection de la régénération et des sols (CPRS) ont eu lieu entre 2004 et 2011. Deux zones de coupes sont identifiables sur la photo aérienne de 2004 et deux autres sont visibles sur l'image satellitaire de 2011 (Figure 5B).

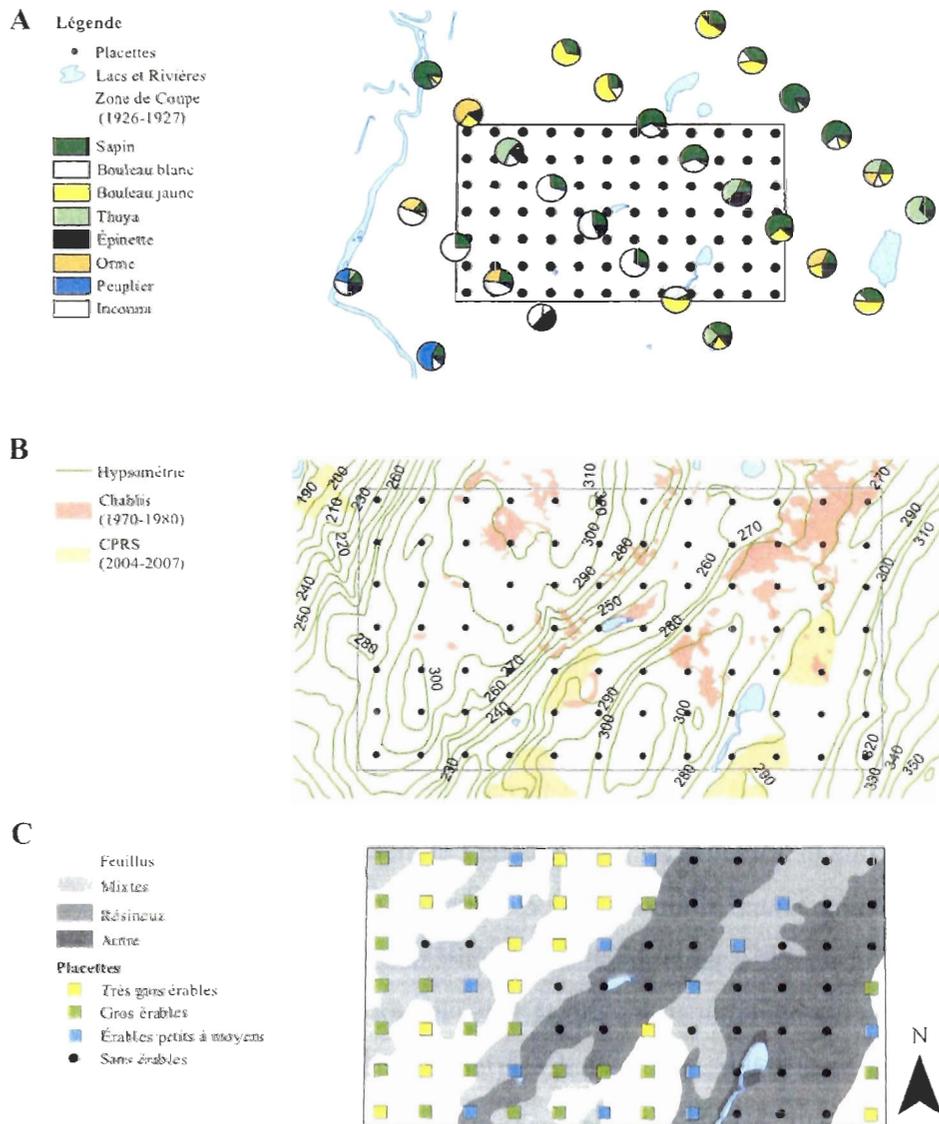


Figure 5. Synthèse cartographique de la composition forestière et des perturbations de l'aire d'étude au XX^e siècle. A : Représentation des relevés d'inventaire de 1930 de la compagnie Price. La proportion de la surface terrière (m²/ha) occupée par chacune des espèces/groupes d'espèces par placette est illustrée. Les traits hachurés indiquent les secteurs coupés en 1926-1927. B : Perturbations ayant eu lieu après les coupes de 1926-1927, les zones de chablis ayant eu lieu entre 1977 et 1985 sont toutes attribuées au passage de la tordeuse du bourgeon de l'épinette (en rose foncé). En jaune, des CPRS ayant eu lieu entre 2004 et 2007. C : Cartographie des groupes de placettes en fonction du couvert forestier dominant lors de l'inventaire de 2011 ; en jaune, le groupe TG, en vert, le groupe G et en bleu, le groupe P. Les autres placettes (•) appartiennent au groupe S.

3.2. Végétation actuelle

3.2.1. Composition du couvert actuel

Les hauts versants et les sommets de collines de notre aire d'étude sont majoritairement occupés par les placettes des groupes TG et G, tous deux dominés par l'ERS (Figure 5C). Les zones résineuses, recoupant largement les groupes P et S sont confinés aux fonds de vallées (Figure 5C).

Le groupe TG rassemble les placettes dans lesquelles les tiges d'ERS de plus de 70 cm de DHP ont été inventoriées. Ces placettes sont nettement dominées par l'ERS. Les placettes de ce groupe contiennent les plus grandes densités et les plus grandes surfaces terrières de tiges d'ERS pour toutes les classes de DHP (Tableau 1). Ces placettes présentent aussi la fraction résineuse la plus faible des 4 groupes de placettes (EPB, THO et SAB : 22,2 tiges/ha). Les résineux sont dominés par le sapin baumier qui y forme 5,3% de la densité moyenne totale et 4,4% de la surface terrière moyenne totale.

Bien que l'ERS soit moins important dans les placettes du groupe G que dans celles du groupe TG, le groupe G est aussi dominé par l'ERS qui y forme, en moyenne 71% de la densité et 68,1 % de la surface terrière. La fraction résineuse est ici aussi dominée par le sapin baumier et est plus importante que dans le groupe TG. La fraction résineuse forme 17,9% de la densité moyenne totale (50 tiges/ha) et 18,8% de la surface terrière moyenne totale (3,6 m²/ha) (Tableau 1).

Les deux derniers groupes (P et S) sont retrouvés dans les classes d'altitudes les plus basses (Figure 5C) et sont dominés par le sapin baumier et le thuya de l'est. Le groupe P est tout de même plutôt mixte, les feuillus y occupant 53,6% de la densité et 36,8% de la surface terrière. Dans le groupe P, le bouleau blanc domine la fraction feuillue alors que l'ERS

arrive au troisième rang de densité avec 64 tiges/ha, soit 16,7% de la densité moyenne totale. C'est la plus faible densité en ERS parmi les 3 groupes contenant des tiges d'ERS (Tableau 1). Les placettes du groupe S sont nettement dominées par les résineux qui y occupent 83,3% de la surface terrière moyenne totale. Le thuya occidental correspond à 38,9 % de la surface terrière moyenne totale, contre 33,3% pour le sapin baumier et 11,1% pour l'épinette blanche.

Tableau 1. Densité et surface terrière moyennes des tiges dans les 4 groupes de placettes (données prises en 2011). Les valeurs entre parenthèses correspondent aux écarts-types. Les plus grandes proportions d'espèces par groupes sont identifiées en caractères gras.

	TG (Très Gros érables) (n = 14)				G (Gros érables) (n = 22)				P (Petits érables) (n = 13)				S (Sans érables) (n=34)			
	Tiges/ha	%	ST (m ² /ha)	%	Nb tiges/ha	%	ST (m ² /ha)	%	Tiges/ha	%	ST (m ² /ha)	%	Tiges/ha	%	ST (m ² /ha)	%
ERS >70 cm DHP	2,7(2)	0,6	1,2(0,8)	4,4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ERS >40 <70 cm DHP	24(19)	5,7	5,2(4)	19,0	13(11)	4,7	3(2)	15,7	-	-	-	-	-	-	-	-
ERS < 40 cm DHP	357 (168)	84,6	18(7)	65,9	185 (125)	66,3	10(6)	52,4	64(77)	16,7	2(2)	10,6	-	-	-	-
Total ERS	383,7	90,9	24,4	89,3	198	71,0	13	68,1	64(77)	16,7	2(2)	10,6	-	-	-	-
ERR	2(5)	0,5	0,2(0,4)	0,7	8(18)	2,9	0,5(1)	2,6	24(58)	6,3	0,9(2)	5,0	16(48)	2,9	0,4(0,9)	2,2
BOJ	13(17)	3,1	1,4(1,4)	5,1	12(15)	4,3	1,5(1,4)	7,8	42(77)	11,0	2(2)	10,6	26(42)	4,8	0,6(0,8)	3,3
BOP	1,3 (5,2)	0,3	0,1(0,4)	0,4	11(21)	3,9	0,5(0,7)	2,6	75(76)	19,6	2(2)	10,6	144 (261)	26,5	2(3)	11,1
EPB	4(11)	1,0	0,3(0,9)	1,1	7(10)	2,5	0,6(0,7)	3,1	20(27)	5,2	2(2)	10,6	40 (46)	7,4	2(2)	11,1
THO	0,2 (0,7)	0,0	0,0(0,1)	0,0	3(5)	1,1	0,5(1)	2,6	19(45)	5,0	2(4)	10,6	69 (75)	12,7	7(6)	38,9
SAB	18(20)	4,3	0,9(0,9)	3,3	40(36)	14,3	2,5(2,4)	13,1	139 (103)	36,3	8(4)	42,3	248 (243)	45,7	6(4)	33,3
Total	422,2	100	27,3	100	279	100	19,1	100	383	100	18,9	100	543	100	18	100
% des Feuillus	-	94,8	-	95,5	-	82,1	-	81,1	-	53,6	-	36,8	-	34,2	-	16,6
% des Résineux	-	5,3	-	4,4	-	17,9	-	18,8	-	46,5	-	63,5	-	65,8	-	83,3

*ERS = Érable à sucre, ERR= Érable rouge, BOJ= Bouleau jaune, BOP= Bouleau blanc, EPB= Épinette blanche, THO= Thuya occidental et SAB= Sapin baumier ; DHP = diamètre à hauteur de poitrine.

3.2.2. Caractéristiques des stations

Les deux premiers axes de l'analyse en composante principale expliquent respectivement, 31,1% et 18,7% de la variation abiotique et structurelle des placettes, pour un total de 49,8% (Figure 6). Bien que les 4 groupes se chevauchent, des gradients influencent la dispersion des groupes. Le groupe TG est le plus uniforme et celui qui se distingue le plus des autres. Il affiche l'altitude la plus élevée, une plus grande ouverture latérale des peuplements, une faible diversité d'herbacée, un plus haut degré de pente et une plus faible ouverture du couvert. À l'autre extrémité du gradient des placettes, on retrouve la majorité des placettes du groupe S (où l'ERS est absent du couvert) qui sont associés aux plus basses altitudes, à un mauvais drainage et à une litière profonde (Figure 6). Entre ces deux extrêmes, les groupes G et P sont caractérisés par des conditions intermédiaires. Les placettes du groupe G se caractérisent principalement par un plus haut degré de pente, une plus grande ouverture latérale et une altitude plus élevée que les placettes du groupe P.

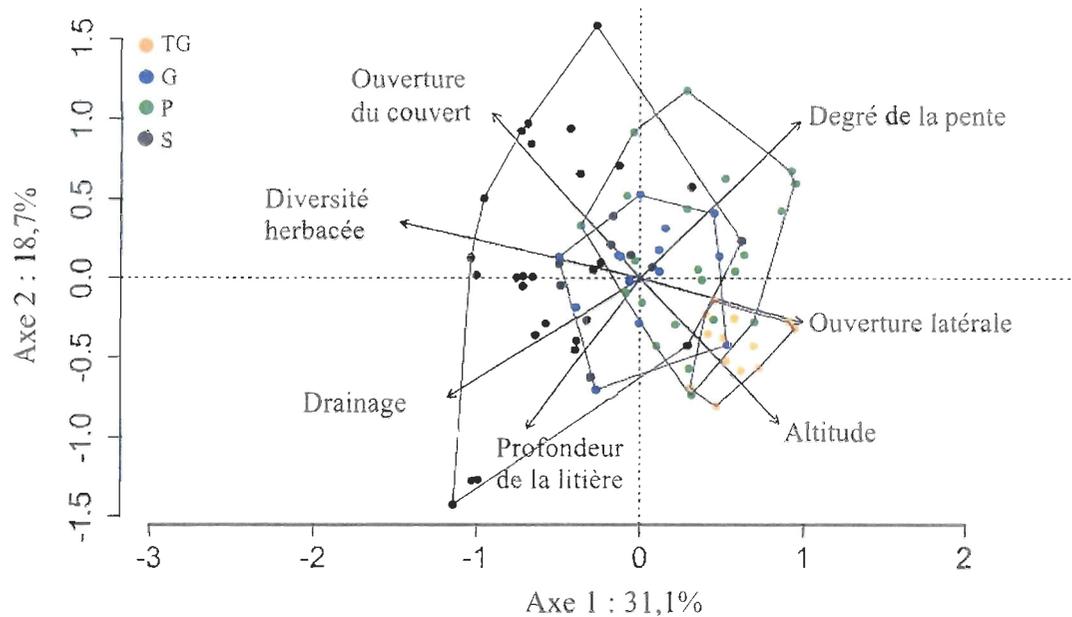


Figure 6. Représentation graphique des deux premiers axes de l'analyse en composantes principales. L'ACP est produite avec les variables (Drainage, Profondeur de litière, Degré de la pente, Altitude, Ouverture du couvert, Ouverture latérale et Diversité d'herbacée) de tous les sites (n=84). Les 4 polygones délimitent les placettes appartenant aux 4 groupes : TG, G, P et S.

3.3. Densité de tiges d'érable à sucre en fonction de l'altitude

Les plus grandes densités de tiges d'ERS concernent les tiges de moins de 40 cm de DHP (Figure 7A). La densité de ces petits érables augmente avec l'altitude jusqu'à atteindre une valeur de 1003,6 tiges/ha dans la plus haute classe d'altitude. Les ERS de 40-70 cm de DHP présentent un patron de densité en forme de cloche où les plus fortes densités (environ 90 tiges/ha) se retrouvent entre 280 et 300 m d'altitude. La presque

totalité des ERS de plus de 70 cm est située dans les deux plus hautes classes d'altitude (300 à 320 m) avec des valeurs variant entre 27 et 32 tiges/ha (Figure 7A).

En deçà de 260 m d'altitude, la densité (nombre de tiges/hectare) des feuillus est faible (moins de 500 tiges/ha) (Figure 7D). Elle augmente ensuite rapidement jusqu'à 270 m d'altitude pour atteindre un plateau oscillant entre 800 et 1300 tiges à l'hectare. Les densités des tiges dans les peuplements résineux suivent un patron inverse. Elles sont élevées jusqu'à 270 m d'altitude et descendent ensuite à moins de 800 tiges à l'hectare à mesure que l'altitude augmente. Les densités de feuillus les plus élevées sont observées entre 270 et 280 m d'altitude (1339 tiges/ha) et entre 310 et 320 m d'altitude (1306 tiges/ha), tandis que les densités les plus élevées de conifères se retrouvent dans les deux premières classes d'altitudes, 260-270 m (1483 tiges/ha) et 250-260 m (1184 tiges/ha) (Figure 7D).

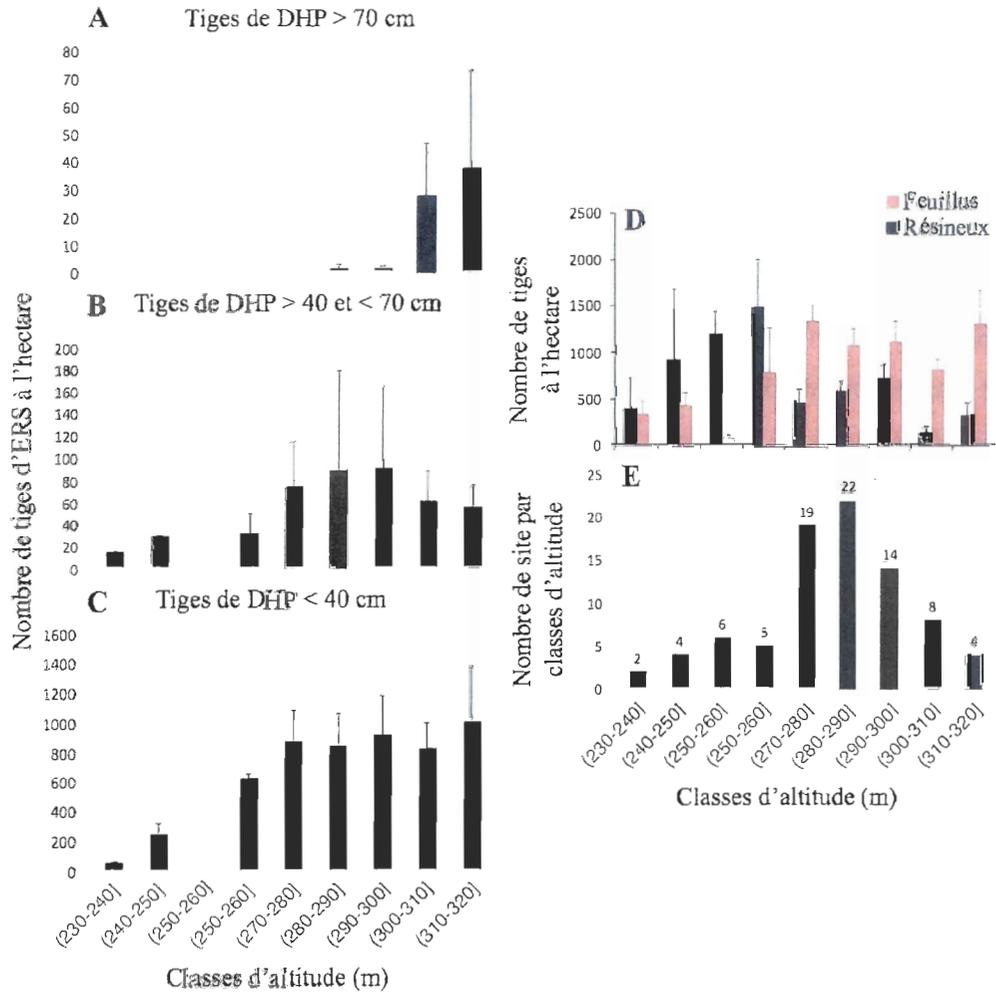


Figure 7. Densité moyenne des tiges en fonction de l'altitude. A : érables à sucre de moins de 40 cm de DHP, B : érables à sucre entre 40 et 70 cm de DHP et C : érables à sucre de plus de 70 cm de DHP. D : Ensemble des feuillus (barres rouges) et des résineux (barres noires). E : Fréquence des sites en fonction de l'altitude. Les barres d'erreur réfèrent aux écarts-types.

3.4. Patron de recrutement

Les zones de fortes proportions d'ERS (60 à 100%) dans le couvert se retrouvent majoritairement aux altitudes les plus élevées et contiennent aussi les plus grosses tiges d'ERS (> 70 cm DHP, placette du groupe TG) (Figure 8A). En même temps, ces placettes présentent une banque de plantule saturée en ERS (60 à 100%) (Figure 8B). Les zones où l'ERS occupe une forte proportion de la banque de plantule sont vont au-delà des zones de fortes proportions d'ERS dans le couvert. On observe même, jusqu'à 40% d'ERS dans la banque de plantule de certaines placettes du groupe S dans lesquelles aucun ERS n'a été répertorié dans le couvert.

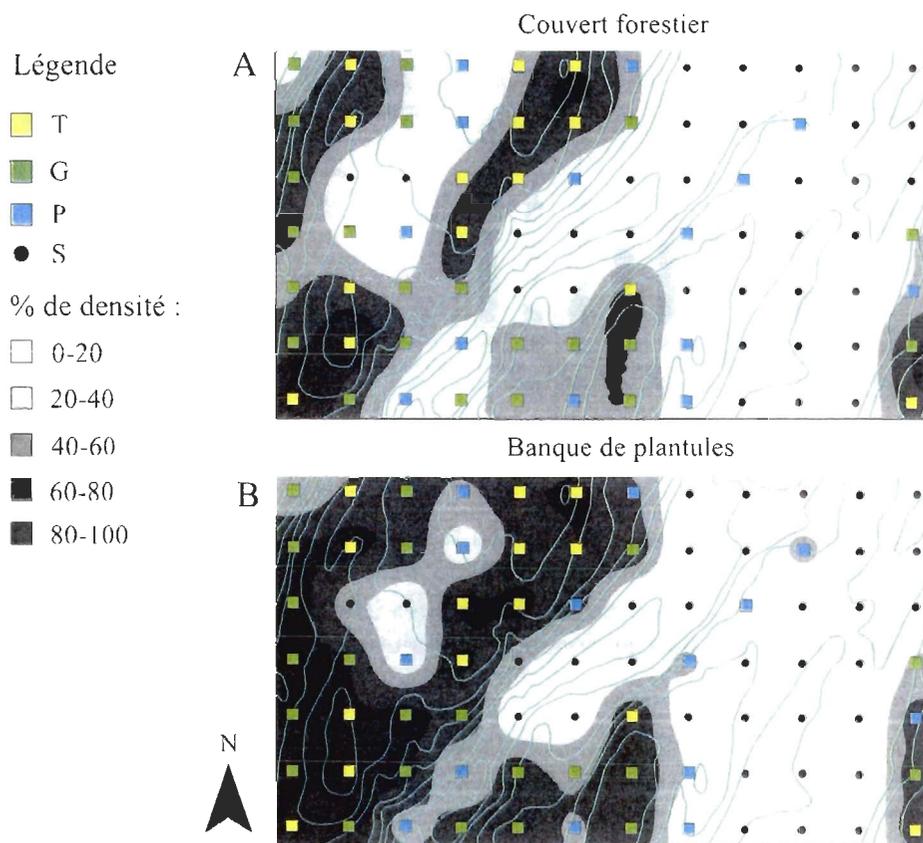


Figure 8. Densité relative (% de toutes les tiges) de l'érable à sucre dans le couvert (A) et dans la banque de plantule (B). Les densités relatives ont été interpolées spatialement à l'aide du krigeage.

Les métriques d'ERS dans la banque de plantule sont assez semblables entre les groupes. Il n'y a pas de différences significatives entre les taux de croissance des plantules d'ERS des 4 groupes (Analyse de variance, $p = 0,103$) ni entre les densités de plantules d'ERS (plantules/m²) des groupes TG, G et P (Analyse de variance, $p = 0,00$). Les groupes TG et G ont tout de même un pourcentage d'ERS dans la banque de plantule plus élevée que les groupes P et S (Tableau 2) (Analyse de variance, $p = 0,00$). Le groupe S, (aucun ERS dans le couvert), a tout de même un pourcentage moyen de 6,6% d'ERS dans la banque de plantule et une densité moyenne de 12 941 semis d'ERS à l'hectare (Tableau 2).

Tableau 2. Métrique des érables à sucre (*Acer saccharum* Marsh.) dans la banque de plantule pour les quatre groupes de placettes.

Groupes	Taux de croissance (cm/année)		Pourcentage d'ERS dans la banque de plantule (%)		Densité de semis (nb de semis/ha)	
	Moyenne	Maximum	Moyenne	Maximum	Moyenne	Maximum
Très Gros érables (TG) (n=14)	1,69 (0,166) ^a	2,88	86,90 (2,82) ^a	100	850 714 (148 891) ^a	2 320 000
Gros érables (G) (n=22)	2,23 (0,39) ^a	9,5	75,63 (4,79) ^a	98,48	1 002 857 (161 163) ^a	2 550 000
Petits érables (P) (n=13)	3,02 (0,55) ^a	5	34,06 (11,10) ^b	73,68	223 750 (92 194) ^{ab}	610 000
Sans érables (S) (n=34)	1,98 (0,52) ^a	11,5	6,61 (2,18) ^c	47,60	12 941 (5 214) ^b	140 000

*Les différences significatives ($\alpha = 0,05$) entre les moyennes des quatre groupes sont représentées par des lettres minuscules. L'erreur type est entre parenthèses.

4. DISCUSSION

4.1. Contexte de l'expansion de l'érable à sucre

Bien qu'il soit absent des relevés de 1930 (Figure 5A), l'ERS est devenu au XX^e siècle l'espèce dominante dans 43% des placettes du territoire étudié (Tableau 1), une situation qui reflète une tendance observée dans l'ensemble de l'aire de répartition de l'espèce. Le patron d'expansion de l'ERS sur le territoire à l'étude est comparable au phénomène d'expansion documenté à sa limite nord de répartition, le long de la transition entre la forêt boréale mixte et la forêt feuillue tempérée. Les interventions sylvicoles y auraient permis l'avancée des essences de la forêt feuillues dans la forêt de conifères (Archambault *et al.* 1998, Jackson *et al.* 2000, Olson et Wagner 2010, Terrail 2013). En ciblant essentiellement les conifères, les coupes du XX^e siècle ont favorisé les feuillus en permettant un accès soudain à la lumière et aux nutriments (Olson et Wagner 2010, Buma et Wessman 2013). La capacité de l'ERS à répondre à ces ouvertures par des poussées de croissance rapide lui aurait permis de profiter de ces opportunités. Dans notre zone d'étude, nous pensons que les coupes de 1926-1927 (Figure 5A) ont déclenché la densification des érablières sommitales et l'expansion des ERS vers le bas des pentes. Bien que la végétation après coupe était principalement composée d'essences résineuses et de feuillus de transition, les érables sont parvenus à se régénérer jusqu'à constituer l'espèce dominante dans une portion substantielle du paysage. Cette capacité de l'ERS à prendre la dominance du couvert, même en présence initiale d'essences pionnières, a aussi été documenté dans d'autres forêts décidues de l'est de l'Amérique du Nord (Brisson *et al.* 1998, Nolet *et al.* 2008, Pilon 2013). Un phénomène différent a été documenté dans l'est des États-Unis où les ERS ont remplacé des forêts dominées par des taxons pyrophiles, comme les chênes (*Quercus spp.*), suite à une baisse d'occurrence des feux (Host *et al.* 1987, McCarthy *et al.* 1987). La régénération d'ERS est aujourd'hui abondante sous le couvert des chênaies tandis que la régénération des chênes en absence de feux répétés est difficile

(McEwan *et al.* 2011), ce qui permet, éventuellement, aux ERS d'atteindre la canopée (Lin et Augspurger 2008, Helmig et Fralish 2011).

4.2. Patron d'expansion de l'érable à sucre

Plusieurs éléments de notre étude confirment les études précédentes qui proposent que les érables du Bas-Saint-Laurent, dans l'est du Québec, ont augmenté leur fréquence et leur dominance depuis l'époque préindustrielle et que cette augmentation a eu lieu à partir des hauts versants, vers les bas de pentes originellement occupés par des forêts à dominance résineuse (Boucher *et al.* 2008, Dupuis *et al.* 2011, Terrail 2013). L'analyse en composantes principales ainsi que la distribution de la densité des tiges nous indiquent que le diamètre et la densité des ERS augmentent avec l'altitude dans les placettes de l'aire d'étude (Figures 6 et 7A). On retrouve, par ailleurs, les plus grosses tiges d'ERS, soit celles de 70-90 cm de DHP, exclusivement à plus de 280 m d'altitude (Figure 7A), laissant entendre qu'il s'agit des plus vieux peuplements d'érables de notre aire d'étude.

Les données des inventaires forestiers les plus récents (Gouvernement du Québec [données du 4^e inventaire de la région 4f]), ainsi que des données supplémentaires retrouvées dans la documentation scientifique (Godman 1965, Burns et Honkala 1990, Lorimer et Frelich 1997) indiquent que les ERS de plus de 70 cm de DHP ont, en général, plus de 170 ans, même en considérant des taux de croissance exceptionnels (Nolet et Bouffard 2005). Ainsi, si ces tiges avaient un minimum de 170 ans lors des inventaires de 2011, elles étaient alors âgées au minimum de 85 ans lors des coupes de 1926-1927 dont elles ont été épargnées, un âge où l'ERS produit généralement des graines en grandes quantités (Prasad *et al.* n.d.). L'absence d'ERS, de plus de 3 pouces de DHP (7,6 cm), dans les placettes de 1930 n'indique donc pas l'absence d'ERS dans la zone d'étude à cette époque, mais plutôt, que ces tiges d'ERS déjà matures étaient trop localisées pour recouper les placettes d'inventaires de l'époque. Il est aussi possible que les placettes de 1930 contenaient des ERS de moins de 3 pouces de DHP qui n'ont pas été comptabilisés. Quoi

qu'il en soit, les peuplements d'ERS que nous observons de nos jours sont certainement issus de la régénération par graines de semenciers isolés ou en petits groupes se trouvant à l'extérieur des placettes de 1930.

L'emplacement des zones de coupes de 1926-1927 (Figure 5A) ainsi que l'âge estimée des tiges d'ERS de plus de 70 cm de DHP indiquent que certains secteurs ou certaines tiges ont été épargnés par les coupes. Il est fort probable que les peuplements sommitaux, trop éloignés ou possédant déjà une fraction feuillue trop importante, aient échappés aux opérations forestières qui ciblaient essentiellement les conifères (Boucher *et al.* 2009). Aucune perturbation décelable n'est ensuite survenue dans l'aire d'étude entre 1927 et l'épidémie de TBE qui a débutée vers 1972 (Figure 5B-C), permettant aux érablières sommitales d'atteindre le stade de forêts matures. Les surfaces terrières de 20 à 30 m²/ha dans les groupes TG et G sont semblables à celle mesurée par Gasser *et al.* (2010) dans un peuplement mature situé plus au sud, dans le domaine bioclimatique de l'érablière à bouleau jaune.

Nos résultats indiquent que les érablières sommitales actuelles (groupe TG et G) sont stables. Ces érablières matures sont saturées en ERS qui y occupe 89% de la surface terrière dans le groupe TG et 68% dans le groupe G (Tableau 1). L'ERS sature aussi la banque de plantules de ces peuplements, avec une densité de semis se situant entre 850 000 et 1 million de semis à l'hectare, représentant en moyenne 75% des individus de la banque de plantules (Tableau 2). Les semis d'ERS y ont un taux de croissance moyen de 2 cm/année (Tableau 2), semblable au taux de croissance mesuré par Gasser *et al.* (2010) dans des conditions similaires. La régénération très dense et la faible abondance d'espèces compétitrices dans les strates inférieures indiquent que ces érablières sont démographiquement stables (Bilodeau 1992, Frelich 2002). Nous pensons que l'érablière à sucre est désormais le type d'écosystème forestier qui se maintient à long terme dans les hauts versants et les sommets de collines de notre aire d'étude. La strate arborescente des nouveaux écosystèmes semble être appauvrie en comparaison des forêts préindustrielles,

qui comprenaient aussi des conifères et d'autres feuillus comme le bouleau jaune et le bouleau blanc (Dupuis *et al.* 2011).

Après s'être densifié dans les peuplements sommitaux, l'ERS aurait colonisé les placettes du groupe P, en périphérie des groupes TG et G. L'ERS y est présent jusque dans les plus basses altitudes (Figure 7A-C) au travers d'un couvert mixte (l'ERS occupe 16,7% du couvert du groupe P). La petite taille et le statut de codominant de l'ERS dans les placettes du groupe P (ERS < 40 cm DHP) suggèrent qu'il s'y serait établi plus récemment que dans les groupes TG et G. L'étude de la structure d'âge des peuplements le long d'une toposéquence permettrait de tester cette hypothèse.

Notre reconstitution de l'histoire des perturbations suggère que la régénération de l'ERS au sein des placettes du groupe P s'est déroulée au travers de la végétation résiduelle des coupes de 1926-1927, et en présence de quelques chablis occasionnés par la tordeuse du bourgeon de l'épinette (Figure 5A-B), ce qui souligne la capacité de l'espèce à se régénérer en faveur de perturbations mineures. Les principaux hôtes de la tordeuse des bourgeons de l'épinette sont l'épinette blanche et le sapin baumier. Lors de graves épidémies le taux de mortalité dépasse généralement 70% (Boulet et Nolet 2013). On connaît mal l'impact de ces épidémies sur la dynamique des forêts mixtes tempérées, mais il est reconnu qu'elles favorisent les feuillus intolérants comme le peuplier faux-tremble et le bouleau blanc, dans les forêts boréales mixtes (Bouchard *et al.* 2006). Il est fort probable qu'en affaiblissant ou en causant la mort d'une grande quantité de conifères, les épidémies aient augmenté les opportunités d'établissement pour les essences non hôtes (Bouchard *et al.* 2005, 2006), dont l'ERS et aient favorisé son expansion.

4.3. Potentiel d'expansion des érables

L'expansion de l'ERS semble en voie de se poursuivre vers les fonds de vallées (groupes P et S) de notre aire d'étude. Dans les plus basses altitudes, où se situe

actuellement le front d'expansion des ERS, la représentation des plantules d'ERS est disproportionnée par rapport à sa représentation dans le couvert (Figure 8). De plus, le taux de croissance des plantules d'ERS ne présente pas de différence significative entre les bas de pentes et les érablières sommitales. Une telle disproportion des semis d'ERS par rapport au couvert a aussi été documentée dans la zone de transition entre la forêt tempérée et la forêt boréale à l'ouest du Lac-Supérieur et pourrait être due, en partie, aux températures plus chaudes des dernières décennies (Fisichelli *et al.* 2013).

Il n'est pas rare que les graines ailés, tel que la disamare de l'ERS, voyagent sur plusieurs centaines de mètres et certains événement climatiques exceptionnels leurs permettent même de voyager sur plusieurs kilomètre (Nathan *et al.* 2002). Ainsi, aucune placette de notre zone d'étude n'est située à une distance assez grande d'un semencier pour y expliquer l'absence de semis d'ERS. L'effet conjoint de la distance et des mauvaises conditions de drainage, cependant, contribuent aux plus faible taux d'établissement de l'ERS dans les placettes des groupes P et S. L'analyse en composante principale indique que les placettes du groupe P, dans lesquelles l'érable occupe une place secondaire dans le couvert, sont situées sur des sites mieux drainés avec une litière moins profonde que la majorité des placettes du groupe S, dans lesquelles l'ERS est absent du couvert (Figure 6). Le pourcentage d'ERS dans la banque de plantule du groupe S (6,6%) est, par ailleurs significativement plus faible que dans les placettes mieux drainées du groupe P (34,1%) (Tableau 2) suggérant que les sites mal drainés avec une litière profonde offrent de moins nombreuses opportunités d'établissement pour les semis d'ERS. La distribution de l'ERS dans les différents écosystèmes d'Amérique du Nord est effectivement dépendante de la distribution des milieux mésiques car l'érable présente de plus grandes difficultés à s'établir dans les milieux mal drainés (Farrar 1996, OMNR 1998, Boulet et Nolet 2013).

4.3.1. Impact des changements climatiques

Les changements climatiques pourraient influencer l'expansion de l'ERS. L'augmentation de la température moyenne mondiale de 0,85°C depuis 1885 (IPCC 2013) a eu un impact perceptible dans plusieurs écosystèmes (Root *et al.* 2003). Ces impacts s'accroîtront probablement alors que des hausses supplémentaires de température de 1,5°C à 2°C sont prévues d'ici la fin du XXI^e siècle (Allen *et al.* 2010, IPCC 2013). On prévoit que ces hausses de températures seront accompagnées de nouveaux patrons de perturbations, de nouvelles réponses écologiques ainsi que des dépassements de seuils au-delà desquels le retour vers les forêts préindustrielles n'est plus possible (Bergeron *et al.* 1998, Parks et Bernier 2010). Dans ce contexte, bien que les feuillus de la forêt tempérée ne semblent pas être en mesure de coloniser les fonds de vallées actuellement occupés par les conifères, l'augmentation de la température pourrait rendre l'environnement inadéquat pour les conifères qui pourraient être remplacés par les feuillus d'ici quelques décennies (Fisichelli *et al.* 2013). Un tel contexte est tout à fait cohérent avec la tendance anticipée de l'expansion de l'ERS vers le fond des vallées.

D'autres éléments tels que l'inertie démographique, les interactions interspécifiques, la présence ou non d'ennemis naturels ainsi que les perturbations ont une part importante à jouer lors de l'établissement d'une espèce et doivent être pris en compte dans les pronostics d'expansions des espèces arborescentes en réponse au réchauffement climatique (Dale *et al.* 2001, Kellman 2004, Canham et Thomas 2010, Fisichelli *et al.* 2013, Graignic *et al.* 2014, Svenning *et al.* 2014). Des augmentations de la fréquence et de la diversité des épidémies sont prédites dans les écosystèmes du nord de la forêt tempérée tels que ceux du Bas-Saint-Laurent avec l'augmentation de la température. Dans ce contexte, l'arrivée de nouveaux insectes défoliateurs qui ont leurs propres réactions aux changements climatiques s'ajoute à la complexité de l'écosystème forestier (Parks et Bernier 2010). Par exemple, la spongieuse (*Lymantria dispar*), qui a atteint depuis 2006 le sud du Bas-Saint-Laurent, est actuellement limitée par la température estivale trop froide, mais le réchauffement climatique lui permettra possiblement de s'étendre au reste du Bas-Saint-Laurent d'ici 2070 (Régnière *et*

al. 2009). Cet insecte cause d'importants dommages aux forêts de feuillus, entraînant des baisses de croissance qui affaiblissent les peuplements et augmentent leur susceptibilité aux autres pathogènes (Horsley *et al.* 2002). Si ces prévisions se concrétisent, le taux de perturbations de la canopée devrait s'accélérer, augmentant les opportunités de changement de composition.

Bien qu'il demeure difficile de prévoir les conséquences des changements climatiques dont la plupart des paramètres écologiques restent encore inconnus, nous prévoyons que l'expansion de l'ERS se poursuivra dans les prochaines décennies. Notre aire d'étude est située en territoire forestier exploité et la coupe des peuplements résineux profitera probablement à l'expansion des peuplements d'ERS vers le bas des pentes, particulièrement dans le cadre des changements climatiques où le climat sera de plus en plus adéquat pour la croissance et le développement de l'ERS et de moins en moins favorable à la croissance et au développement des peuplements boréaux (Fisichelli *et al.* 2013, Graignic *et al.* 2014). Nous proposons donc, que dans un contexte de changement climatique, de fréquence plus élevée des épidémies d'insectes et de poursuite des interventions sylvicoles, l'expansion de l'ERS n'est pas terminée et que l'érablière est désormais le type forestier qui se maintiendra à long terme en milieu forestier mésique. Les aménagistes forestiers devraient considérer le potentiel d'expansion de l'ERS dans la planification des coupes forestières.

5. CONCLUSION

L'expansion récente de l'ERS, dans une vaste portion de son aire de répartition, a été favorisée par les modifications dans le régime de perturbations et le Bas-Saint-Laurent n'y fait pas exception. Alors que plusieurs études portant sur l'expansion de l'ERS dans les forêts du Bas-Saint-Laurent ont comparé la structure et la composition des forêts préindustrielles par rapport aux forêts actuelles, sur de vastes territoires, notre étude aborde le phénomène dans une perspective démographique et écologique, à l'échelle locale. Les coupes qui ont eu lieu dans notre aire d'étude en 1926-1927 pourraient être l'élément déclencheur de la densification des ERS dans les peuplements sommitaux menant à leur expansion vers les bas versants. Présent de manière isolée dans les forêts préindustrielles, l'ERS domine aujourd'hui 43% des placettes du territoire étudié. Ces érablières sommitales, qui affichent une stabilité démographique, auraient ensuite permis l'établissement d'ERS dans les peuplements situés à leur marge. Même s'ils contiennent des ERS, ces peuplements sont toujours dominés par le sapin baumier, suggérant que l'ERS s'y est établi plus récemment que sur les sommets. De plus, dans l'aire d'étude, le front d'expansion de l'ERS s'avance sous les peuplements de bas de pentes fortement dominés par le sapin baumier et l'épinette blanche. L'ensemble de nos résultats supporte l'idée que l'expansion de l'ERS pourrait se poursuivre, en particulier dans un contexte de coupes forestières visant les conifères accompagnés de changements climatiques qui continuera de favoriser la croissance de cette espèce. L'analyse d'une diversité de systèmes sommitaux et des données sur l'âge des ERS permettrait d'étendre ces conclusions à une plus grande échelle.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABRAMS, M. D. 2006. « Ecological and ecophysiological attributes and responses to fire in eastern oak forests ». Dans *Fire in eastern oak forests: Delivering science to land managers*, General Technical Report NRS-P-1. Newton Square, PA: US Department of Agriculture, Forest Service, Northern Research Station., 303 p.
- ABRAMS, M. D., et J.A. DOWNS. 1990. « Successional replacement of old-growth white oak by mixed mesophytic hardwoods in Southwestern Pennsylvania ». *Canadian Journal of Forest Research*, 20: 1864-1870.
- ADAMS, D. et R. ANDERSON. 1980. « Species response to a moisture gradient in central Illinois forests ». *American Journal of Botany*, 67: 381-392.
- ALBRO, S. L., PETERSEN, S. M., BACHMANN, A. C., et P. B. DREWA. 2008. « Effects of fragmentation on juvenile morphology of *Acer saccharum* Marsh. (sugar maple) in temperate forests of Northeastern Ohio, USA ». *Forest Ecology and Management*, 254: 233-238.
- ALLEN, C. D., MACALADY, A. K., CHENCHOUNI, H., BACHELET, D., MCDOWELL, N., VENNETIER, M., KITZBERGER, T., RIGLING, A., BRESHEARS, D. D., HOGG, E. H., GONZALEZ, P., FENSHAM, R., ZHANG, Z., CASTRO, J., DEMIDOVA, N., LIM, J.-H., ALLARD, G., RUNNING, S. W., SEMERCI, A., et N. COBB. 2010. « A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests ». *Forest Ecology and Management*, 259: 660-684.
- AMOS-BINKS, L. J., MACLEAN, D. A., WILSON, J. S., et R.G. WAGNER. 2010. « Temporal changes in species composition of mixedwood stands in northwest New Brunswick: 1946-2008 ». *Canadian Journal of Forest Research*, 40: 1-12.
- ARCHAMBAULT, L., MORISSETTE, J., et M. BERNIER-CARDOU. 1998. « Forest succession over a 20-year period following clearcutting in balsam fir-yellow birch ecosystems of eastern Québec, Canada ». *Forest Ecology and Management*, 102: 61-74.

- BARRAS, N., et M. KELLMAN. 1998. « The supply of regeneration micro-sites and segregation of tree species in a hardwood / boreal forest transition zone ». *Journal of Biogeography*, 25: 871-881.
- BERGERON, Y., ENGELMARK, O., HARVEY, B., MORIN, H., et L. SIROIS. 1998. « Key issues in disturbance dynamics in boreal forests ». *Journal of Vegetation Science*, 9: 463-610.
- BILODEAU, J. 1992. « Écologie des érablières à sucre à leur limite nord de distribution au Saguenay-Lac-Saint-Jean ». Mémoire de Maîtrise, Chicoutimi, Québec, Université du Québec à Chicoutimi, 90 p.
- BOUCHARD, M., KNEESHAW, D., et Y. BERGERON. 2005. « Mortality and stand renewal patterns following the last spruce budworm outbreak in mixed forests of western Quebec ». *Forest Ecology and Management*, 204: 297-313.
- BOUCHARD, M., KNEESHAW, D., et Y. BERGERON. 2006. « Forest dynamics after successive spruce budworm outbreaks in mixedwood forests ». *Ecology*, 87: 2319-2329.
- BOUCHER, Y., ARSENEAULT, D., et L. SIROIS. 2006. « Logging-induced change (1930-2002) of a preindustrial landscape at the northern range limit of northern hardwoods, Eastern Canada ». *Canadian Journal of Forest Research*, 36: 505-517.
- BOUCHER, Y., ARSENEAULT, D., et L. SIROIS. 2009. « La forêt préindustrielle du Bas-Saint-Laurent et sa transformation (1820-2000): implications pour l'aménagement écosystémique ». *Le Naturaliste Canadien*, 133: 60-69.
- BOUCHER, Y., ARSENEAULT, D., SIROIS, L., et L. BLAIS. 2008. « Logging pattern and landscape changes over the last century at the boreal and deciduous forest transition in Eastern Canada ». *Landscape Ecology*, 24: 171-184.
- BOULANGER, Y., et D. ARSENEAULT. 2004. « Spruce budworm outbreaks in eastern Quebec over the last 450 years ». *Canadian Journal of Forest Research*, 34: 1035-1043.
- BOULET, B., et P. NOLET. 2013. *Le guide sylvicole du Québec Tome 1: Les fondements biologiques de la sylviculture*. Québec: Les publications du Québec, 1011 p.
- BRISSON, J., BERGERON, Y., LEDUC, A., et A. BOUCHARD. 1994. « Beech-maple dynamics in an old-growth forest in southern Québec, Canada ». *Écoscience*, 1: 40-46.

- BRISSON, J., BERGERON, Y. et A. BOUCHARD. 1998. « Les successions secondaires sur sites mésiques dans le Haut-Saint-Laurent, Québec, Canada ». *Canadian Journal of Botany*, 66: 1192-1203.
- BRISSON, J., et A. BOUCHARD. 2003. « In the past two centuries, human activities have caused major changes in the tree species composition of southern Québec, Canada ». *Écoscience*, 10: 236-246.
- BUMA, B., et C. A. WESSMAN. 2013. « Forest resilience, climate change, and opportunities for adaptation: A specific case of a general problem ». *Forest Ecology and Management*, 306: 216-225.
- BURNS, R. M., et B.H. HONKALA. 1990. *Silvics of North America, Volume 2: Conifers*. Forest Service, Agricultural Handbook 654. USDA Forest Service, Washington DC, USA, 877 p.
- CANHAM, C. D. 1988. « Growth and canopy architecture of shade-tolerant trees : response to canopy gaps ». *Ecology*, 69: 786-795.
- CANHAM, C. D., et R.Q. THOMAS. 2010. « Frequency, not relative abundance, of temperate tree species varies along climate gradients in Eastern North America ». *Ecology*, 91: 3433-3440.
- CARL, C. M., et A. G. SNOW. 1971. *Maturation of sugar maple seed*. « USDA Forest Service Research Paper », NE-217. Upper Darby: Northeastern Forest experiment station.
- COOPS, N. C., et R. H. WARING. 2011. « Estimating the vulnerability of fifteen tree species under changing climate in Northwest North America ». *Ecological Modelling*, 222: 2119-2129.
- CRAWLEY, M. J. 2007. *The R Book*. Chichester: Wiley, 951 p.
- D'ORANGEVILLE, L., BOUCHARD, A., et A. COGLIASTRO. 2011. « Unexpected seedling growth in the understory of post-agricultural forests from Eastern Canada ». *Annals of Forest Science*, 68: 759-769.
- DALE, V. H., JOYCE, L. A., MCNULTY, S., NEILSON, R. P., AYRES, M. P., FLANNIGAN, M. D., HANSON, P. J., IRLAND, L. C., LUGO, A. E., PETERSON, C. J., SIMBERLOFF, D., SWANSON, F. J., STOCKS, B. J., et M. WOTTON. 2001. « Climate change and forest disturbances ». *Bioscience*, 51: 723-734.

- DUCHESNE, L., OUMET, R., MOORE, J.-D., et R. PAQUIN. 2005. « Changes in structure and composition of maple–beech stands following sugar maple decline in Québec, Canada ». *Forest Ecology and Management*, 208: 223-236.
- DUMONT, A., OUELLET, J.-P., CRÊTE, M. et J. HUOT. 2005. « Winter foraging strategy of white-tailed deer at the northern limit of its range ». *Écoscience*, 12: 476-484
- DUPUIS, S., ARSENEAULT, D., et L. SIROIS. 2011. « Change from pre-settlement to present-day forest composition reconstructed from early land survey records in eastern Québec, Canada ». *Journal of Vegetation Science*, 22: 564–575.
- ENVIRONNEMENT Canada, 2014. « Normales et moyennes climatiques de 1981-2010 ». Dans *Normales climatiques canadiennes*. En ligne. URL : http://climate.weatheroffice.gc.ca/climate_normals/index_e.html. Lien validé le 12 janvier 2014.
- ESRI. 2012. ArcGIS Desktop 10.2. Environmental Research Institute *Inc.*, Redlands, CA, US.
- ETHERIDGE, D. A., MACLEAN, D. A., WAGNER, R. G., et J.S. WILSON. 2006. « Effects of intensive forest management on stand and landscape characteristics in Northern New Brunswick, Canada (1945–2027) ». *Landscape Ecology*, 21: 509-524.
- FARRAR, J. L. 1996. *Les arbres du Canada*. Ottawa: Fides et le Service Canadien des Forêts. 502 p.
- FILAZZOLA, A., TANENTZAP, A. J., et D. R. BAZELY. 2014. « Estimating the impacts of browsers on forest understories using a modified index of community composition ». *Forest Ecology and Management*, 313: 10-16.
- FISICHELLI, N. A., FRELICH, L. E., et P. B. REICH. 2013. « Temperate tree expansion into adjacent boreal forest patches facilitated by warmer temperatures ». *Ecography*, 36: 1-10.
- FORTIN, M.-J., et M. DALE. 2005. *Spatial analysis: A guide for ecologists*. Cambridge: Cambridge University Press, 365 p.
- FRALISH, J. S., et T. G. MCARDLE. 2009. « Forest dynamics across three century-length disturbance regimes in the Illinois Ozark hills ». *The American Midland Naturalist*, 162: 418-449.

- FRELICH, L. E. 2002. *Forest dynamics and disturbance regimes: Studies from temperate evergreen-deciduous forests*. Cambridge: Cambridge University Press, 266 p.
- FRIEDMAN, S. et P. REICH. 2005. « Regional legacies of logging: departure from presettlement forest conditions in northern Minnesota ». *Ecological Applications*, 15: 726-744.
- GASSER, D., MESSIER, C., BEAUDET, M., et M. J. LECHOWICZ. 2010. « Sugar maple and yellow birch regeneration in response to canopy opening, liming and vegetation control in a temperate deciduous forest of Quebec ». *Forest Ecology and Management*, 259: 2006-2014.
- GODMAN, R. M. 1965. « Sugar Maple ». Dans *Sylvics of forest trees of the United States*, sous la dir. de D. of Agriculture, Agriculture Handbook 271, Washington DC.
- GODMAN, R. M., YAWNEY, H. W., et TUBBS, C. H. 1990. « *Acer saccharum* Marsh. Sugar Maple ». Dans *Sylvics of North America*, sous la dir. de (R.M. Burns et B.H. Honkala), Forest Service Agricultural Handbook 654, Volume 2. Washington DC, USA: USDA Forest Service.
- GRAIGNIC, N., TREMBLAY, F., et Y. BERGERON. 2014. « Geographical variation in reproductive capacity of sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.) northern peripheral populations ». *Journal of Biogeography*, 41: 145-157.
- HELMIG, L. M., et J. S. FRALISH. 2011. « Composition, structure, and dynamics of the Illinois Ozark hills forest ». Dans *Proceedings of the 17th Central Hardwood Forest Conference*. (Lexington, KY, 5-7 Avril 2010), pp. 109-127. Newton Square, PA: USDA Forest Service, Northern Research Station.
- HORSLEY, S. B., BAILEY, S. W., RISTAU, T. E., LONG, R. P., et R. A. HALLETT. 2008. « Linking environmental gradients, species composition, and vegetation indicators of sugar maple health in the northeastern United States ». *Canadian Journal of Forest Research*, 38: 1761-1774.
- HIDDING, B., TREMBLAY, J.-P. et S. D. CÔTÉ. 2012. « Survival and growth of balsam fir seedlings and saplings under multiple controlled ungulate densities ». *Forest Ecology and Management*, 276: 96-103.
- HORSLEY, S. B., LONG, R. P., BAILEY, S. W., HALLETT, R. A., et P. M. WARGO. 2002. « Health of eastern North American sugar maple forests and factors affecting decline ». *Northern Journal of Applied Forestry*, 19: 34-44.

- HORSLEY, S. B., STOUT, S. L., et D. S. DECALESTA. 2003. « White-tailed deer impact on the vegetation dynamics of a northern hardwood forest ». *Ecological Applications*, 13: 98-118.
- HOST, G. E., PREGITZER, K. S., RAMM, C. W., HART, J. B., et D. T. CLELAND. 1987. « Landform-mediated differences in successional pathways among upland forest ecosystems in Northwestern Lower Michigan ». *Forest Science*, 33: 445-457.
- HUOT, M., et F. LEBEL. 2012. *Plan de gestion du cerf de Virginie au Québec*. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune: Secteur Faune Québec, Direction générale de l'expertise sur la faune et ses habitats (DGEFH), 578 p.
- HUTCHINSON, T. F., LONG, R. P., FORD, R. D. et E. K. SUTHERLAND. 2008. « Fire history and the establishment of oaks and maples in second-growth forests ». *Canadian Journal of Forest Research*, 38: 1184-1198.
- IPCC. 2013. « Summary for Policymakers ». Dans *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex et P. M. Midgley (eds.)]. Cambridge, United Kingdom et New York, NY, USA: Cambridge University Press, 33 p.
- IVERSON, L. R., PRASAD, A. M., MATTHEWS, S. N., et M. PETERS. 2008. « Estimating potential habitat for 134 eastern US tree species under six climate scenarios ». *Forest Ecology and Management*, 254: 390-406.
- JACKSON, S. M., PINTO, F., MALCOLM, J. R., et E. R. WILSON. 2000. « A comparison of pre-European settlement (1857) and current (1981-1995) forest composition in central Ontario. *Canadian Journal of Forest Research*, 30: 605-612.
- JENKINS, M. A. et G. R. PARKER. 1998. « Composition and diversity of woody vegetation in silvicultural openings of southern Indiana forests ». *Forest Ecology and Management*, 109: 57-74.
- KELLMAN, M. 2004. « Sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.) establishment in boreal forest: results of a transplantation experiment ». *Journal of Biogeography*, 31: 1515-1522.
- LEADBITTER, P., EULER, D. et B. NAYLOR. 2002. « A comparison of historical and current forest cover in selected areas of the Great Lakes- St. Lawrence forest of central Ontario ». *The Forestry Chronicle*, 78: 522-529.

- LEGENDRE, P., et L. LEGENDRE. 1998. *Numerical ecology*. Amsterdam: Elsevier, 870 p.
- LIN, Y., et C. K. AUGSPURGER. 2008. « Long-term spatial dynamics of *Acer saccharum* during a population explosion in an old-growth remnant forest in Illinois ». *Forest Ecology and Management*, 256: 922-928.
- LINDNER, M., MAROSCHEK, M., NETHERER, S., KREMER, A., BARBATI, A., GARCIA-GONZALO, J., SEIDL, R., DELZON, S., CORONA, P., KOLSTRÖM, M., LEXER, M. J., et M. MARCHETTI. 2010. « Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems ». *Forest Ecology and Management*, 259: 698-709.
- LORIMER, C. G. 2001. « Historical and ecological roles of disturbance in Eastern North American forests: 9,000 years of change ». *Wildlife Society Bulletin*, 29: 425-439.
- LORIMER, C. G., et L. E. FRELICH. 1997. « A structural alternative to chronosequence analysis for uneven-aged Northern hardwood forests ». *Journal of Sustainable Forestry*, 6: 347-366.
- MARKS, P. L., et S. GARDESCU. 1998. « A case study of sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.) as a forest seedling bank species ». *Journal of The Torrey Botanical Club*, 125: 287-296.
- MCCARTHY, B. C., HAMMER, C. A., KAUFFMAN, G. L., et P. D. CANTINO. 1987. « Vegetation patterns and structure of an old-growth forest in southeastern Ohio ». *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 114: 33-45.
- MCEWAN, R. W., DYER, J. M., et N. PEDERSON. 2011. « Multiple interacting ecosystem drivers: toward an encompassing hypothesis of oak forest dynamics across eastern North America ». *Ecography*, 34: 244-256.
- MCKENNEY, D. W., PEDLAR, J. H., LAWRENCE, K., CAMPBELL, K., et M. F. HUTCHINSON. 2007. « Potential impacts of climate change on the distribution of North American trees ». *BioScience*, 57: 939-948.
- MORIN, X., VINER, D., et I. CHUINE. 2008. « Tree species range shifts at a continental scale: new predictive insights from a process-based model ». *Journal of Ecology*, 96: 784-794.
- MULLER, S. D., et P. J. H. RICHARD. 2001. « Post-glacial vegetation migration in conterminous Montréal Lowlands, southern Québec ». *Journal of biogeography*, 28: 1169-1193.

- NATHAN, R., KATUL, G.C., HORN, H.S., THOMAS, S.M., OREN, R., AVISSAR, R., PACALA, S.W. et S.A. LEVIN. 2002. « Mechanisms of long-distance dispersal of seeds by wind ». *Nature*, 418: 409-413.
- NOLET, P., et D. BOUFFARD. 2005. *Étude préliminaire des causes de mortalité 10 ans après jardinage*. Ministère des Ressources Naturelles de la Faune et des Parcs: Unité de gestion 64, Institut Québécois d'Aménagement de la Forêt Feuillus (IQAFF), 27 p.
- NOLET, P., DELAGRANGE, S., BOUFFARD, D., DOYON, F. et E. FORGET. 2008. « The successional status of sugar maple (*Acer saccharum*), revisited ». *Annals of Forest Science*, 65: 208p1-208p10.
- NOWACKI, G. J., et M. D. ABRAMS. 1990. « Community and edaphic analysis of mixed oak forests in the ridge and valley province of central pennsylvania ». Dans *Proceedings of the 8th Central Hardwood Forest Conference*. (Radnor, PA, US), pp. 247-260.
- OLSON, M. G., et R. G. WAGNER. 2010. « Long-term compositional dynamics of Acadian mixedwood stands under different silvicultural regimes ». *Canadian Journal of Forest Research*, 40: 1993-2002.
- OMNR. 1998. *A silvicultural guide for the tolerant hardwood forest in Ontario*. Ont. Min. Nat. Resour. Queen's Printer for Ontario, Toronto, 500 p.
- PALLARDY, S. G., NIGH, T. A. et H. E. GARRETT. 1988. « Changes in forest composition in central Missouri: 1968-1982 ». *American Midland Naturalist*, 120: 380-390.
- PARKS, C. G., et P. BERNIER. 2010. « Adaptation of forests and forest management to changing climate with emphasis on forest health: A review of science, policies and practices ». *Forest Ecology and Management*, 259: 657-659.
- PILON, V. 2013. « Dynamique à long terme des érablières à leur limite nordique de répartition au Québec ». Mémoire de maîtrise, Québec, Université Laval, 65p.
- PINTO, F., ROMANIUK, S. et M. FERGUSON. 2008. « Changes to preindustrial forest tree composition in central and northeastern Ontario, Canada ». *Canadian Journal of forest Research*, 38: 1842-1854.
- PRASAD, A. M., IVERSON, L. R., MATTHEWS, S., et M. PETERS. n.d. « A climate change atlas for 134 forest trees species of the eastern United States ». < <http://www.nrs.fs.fed.us/atlas/tree> >. Consulté le 20 décembre 2013.

- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2012. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL: <<http://www.r-project.org/>>.
- RÉGNIÈRE, J., NEALIS, V., et K. PORTER. 2009. « Climate suitability and management of the gypsy moth invasion into Canada ». *Biological Invasions*, 11: 135-148.
- RICHARD, P. J. H., LAROUCHE, A. C., et G. LORTIE. 1992. « Paléophytogéographie et paléoclimats postglaciaires dans l'ouest du Bas-Saint-Laurent, Québec ». *Géographie physique et Quaternaire*, 46: 151.
- RIPLEY, B. D. 1981. *Spatial statistics*, New Jersey : John Wiley and Sons, 250 p.
- ROBITAILLE, A., et J.-P. SAUCIER. 1998. *Paysages Régionaux du Québec Méridional*, Ministère des Ressources Naturelles. Direction de la gestion des stocks forestiers. Québec: Les publications du Québec, 213 p.
- RONDEUX, J. 1983. *La méthode de l'angle critique: une conception particulière de l'échantillonnage appliqué aux inventaires forestiers*. « Document 83.2», Gembloux, Belgique: Faculté des sciences Agronomiques, 24 p.
- ROOT, T. L., PRICE, J. T., HALL, K. R., et S. H. SCHNEIDER. 2003. « Fingerprints of global warming on wild animals and plants ». *Nature*, 421: 57-60.
- SAUCIER, J.-P., BERGER, J.-P., D'AVIGNON, H. et P. RACINE. 1994. *Le point d'observation écologique*, Québec, Ministère des ressources naturelles, Direction de la gestion des stocks forestiers, Service des inventaires forestiers, 116 p.
- SAUNDERS, M. R., et R. G. WAGNER. 2008. « Long-term spatial and structural dynamics in Acadian mixedwood stands managed under various silvicultural systems ». *Canadian Journal of Forest Research*, 38: 498-517.
- SENDAK, P. E., BRISSETTE, J. C., et R. M. FRANK. 2003. « Silviculture affects composition , growth , and yield in mixed northern conifers : 40-year results from the Penobscot Experimental Forest ». *Canadian Journal of Forest Research*, 33: 2116-2128.
- SEYMOUR, R. S., WHITE, A. S., et G. PHILIP. 2002. « Natural disturbance regimes in northeastern North America: evaluating silvicultural systems using natural scales and frequencies ». *Forest Ecology and Management*, 155: 357-367.

- SOREL, C. 2004. « Impacts des perturbations anthropiques du XX^{ième} siècle sur deux forêts du Bas-Saint-Laurent (Québec) ». Mémoire de maîtrise, Rimouski, Québec, Université du Québec à Rimouski, 50 p.
- STEENBERG, J. W. N. 2010. « Climate change impacts and adaptations in the forests of central Nova Scotia ». Mémoire de maîtrise, Halifax, Nova Scotia, Dalhousie University, 212 p.
- SVENNING, J.-C., GRAVEL, D., HOLT, R. D., SCHURR, F. M., THUILLER, W., MÜNKEMÜLLER, T., SCHIFFERS, K. H., DULLINGER, S., EDWARDS, T. C., HICKLER, T., HIGGINS, S. I., NABEL, J. E. M. S., PAGEL, J., et NORMAND, S. 2014. « The influence of interspecific interactions on species range expansion rates ». *Ecography*, 37: 1–12 Early View.
- TERRAIL, R. 2013. « Influence de la colonisation sur les transformations du paysage forestier depuis l'époque préindustrielle dans l'est du Québec (Canada) ». Mémoire de maîtrise, Rimouski, Québec, Université du Québec à Rimouski. 129 p.
- VANDERWEL, M. C., et D. W. PURVES. 2014. « How do disturbances and environmental heterogeneity affect the pace of forest distribution shifts under climate change? » *Ecography*, 37: 10–20.
- VARADY-SZABO, H., et CÔTÉ, M. 2010. *Les changements liés à la composition forestière de la région gaspésienne : D'hier à aujourd'hui*. Note de recherche appliquée. Gaspé: Consortium en foresterie, Gaspésie-Les-îles, 13 p.
- WALCK, J. L., HIDAYATI, S. N., DIXON, K. W., THOMPSON, K., et P. POSCHLOD. 2011. « Climate change and plant regeneration from seed ». *Global Change Biology*, 17: 2145–2161.
- WHITNEY, G. G. et J. P. DECANT. 2003. « Physical and historical determinants of the pre- and post-settlement forests of northwestern Pennsylvania ». *Canadian Journal of Forest Research*, 33: 1683-1697.

