Ressources naturelles Canada
Natural Resources Canada

# Épinette blanche : Taxonomie, phylogénie, biosystématique et géographie botanique

## Revue historique par Roy F. Sutton, PhD

Service canadien des forêts
Centre de foresterie des Grands Lacs
Rapport d'information
GLC-X-32F

Canada

**Centre de foresterie des Grands Lacs, Sault Ste. Marie (Ontario)**
Le Centre de foresterie des Grands Lacs (CFGL) est l'un des cinq centres de recherche faisant partie du Service canadien des forêts (SCF), la voix nationale et internationale du secteur forestier du Canada. Un des principaux mandats du SCF consiste à effectuer des recherches scientifiques sur les forêts canadiennes. Ces recherches peuvent servir à orienter la planification de l'aménagement forestier et les décisions stratégiques et à aider l'industrie forestière, le public et d'autres scientifiques. Les projets de recherche couvrent diverses problématiques liées à la foresterie, notamment les changements climatiques, les incendies de forêt, les ravageurs forestiers et la télédétection. Les résultats de ces travaux de recherche sont divulgués sous la forme de rapports scientifiques et techniques et d'autres publications.

Des renseignements supplémentaires sur les travaux de recherche et publications de Ressources naturelles Canada, du Service canadien des forêts et du Centre de foresterie des Grands Lacs sont disponibles à la page https://www.rncan.gc.ca/science-et-donnees/centres-de-recherche-et-laboratoires/centre-recherche-forets/centre-foresterie-grands-lacs/13460.

Pour télécharger cette publication, accédez à notre bibliothèque en ligne : https://scf.rncan.gc.ca/publication.

## REMERCIEMENTS

Cet historique sur l'épinette blanche (*Picea glauca* [Moench] Voss), présenté dans une série de trois rapports d'information, représente le travail et la passion du regretté Roy F. Sutton du Service canadien des forêts (SCF), du Centre de foresterie des Grands Lacs (CFGL). Tout a été mis en œuvre pour que l'œuvre originale ait été préservée dans son intégralité.

En 2012, le regretté John Scarratt a remis le manuscrit de M. Sutton à l'éditrice du CFGL, Karen Jamieson (retraitée) afin qu'elle le révise. Le manuscrit a été révisé par Brian Haddon, du SCF de Petawawa (retraité) avec l'aide de David Jamieson, du SCF du CFGL. Karen et David ont confirmé toutes les références du manuscrit. Malheureusement, certaines références – qui n'ont pas été retrouvées en raison de leur ancienneté ou de la langue dans laquelle elles avaient été publiées – ont donné lieu à la suppression des sections qui en faisaient mention.

Le document n'a pas été publié à l'époque parce qu'il était trop volumineux et trop couteux à traduire en français. On avait donc décidé de n'en publier que des parties sur Wikipédia (wiki); un stagiaire du CFGL avait même été engagé pour accomplir cette tâche. Karen avait fait correspondre des sections du manuscrit avec des sections sur wiki afin que le contenu puisse être publié.

En 2022, le coordinateur de l'échange de connaissances du CFGL, Stan Phippen, reçoit des demandes d'accès au manuscrit encore non publié de M. Sutton. C'est à ce moment qu'il se demande s'il n'y aurait pas moyen de le publier. S'en sont découlées les décisions suivantes : le manuscrit serait divisé en chapitres présentés dans une série de trois rapports d'information internes; leur publication couvrirait quelques exercices financiers afin d'étaler les coûts liés à la traduction; les rapports contiendraient chacun deux chapitres du manuscrit original et suivraient l'ordre initial des chapitres; chaque rapport ne contiendrait que les références citées dans leur texte respectif; enfin, on ferait mettre à jour les noms scientifiques pour refléter la terminologie actuellement acceptée; elle paraîtrait en annexe dans chaque rapport.

J'adresse mes plus vifs remerciements à toutes les personnes qui ont travaillé sans relâche à la production de ces rapports. Karen Jamieson, David Jamieson et Brian Haddon, qui ont accompli la tâche monumentale d'effectuer les premières révisions du manuscrit. Fiona Ortiz, forestière chargée du transfert de connaissances au CFGL, qui a participé aux dernières révisions en plus d'avoir regroupé les sections et les avoir préparées pour la traduction et la publication. Stan Phippen, qui a également collaboré aux dernières révisions des rapports, géré le processus de traduction et de révision, rendu les rapports accessibles, les a mis en page et les a envoyés pour publication sur le site Web des publications du Service canadien des forêts. Kim Chapman, écologiste forestier au CFGL, qui a aidé à la mise à jour de l'information sur la taxomonie. Shelley Hanninen, gestionnaire de bibliothèque de Ressources naturelles Canada (RNCan), qui a fourni des conseils et des renseignements inestimables sur la finalisation du rapport. MM. Arthur Groot (retraité) et Rob Fleming, du Centre canadien sur la fibre de bois (CCFB) et du Service canadien des forêts, qui ont résumé l'avant-propos des trois rapports dans lequel ils expliquent le but des travaux de M. Sutton. Art et Rob, qui ont fourni de précieux conseils sur la préparation des rapports et qui ont facilité la compréhension de la terminologie que l'auteur a

utilisée. Guy Smith, coordonnateur régional et chef de la politique de transfert des connaissances pour le CCFB à Sault Ste. Marie, qui a mis ses compétences en leadership et en coordination au service de la réalisation des rapports. Nous tenons à remercier le personnel de l'Engagement de 2 milliards d'arbres qui a financé en partie la traduction des rapports. Nous disons un grand merci au personnel du SCF à Ottawa, qui a révisé et corrigé la traduction française afin d'en assurer l'exactitude, ainsi qu'à l'équipe de conception graphique. Si j'ai oublié quelqu'un dans mes remerciements, je vous présente mes plus sincères excuses.

Merci!

**Stan Phippen R.P.F.**

Chef de la Section de l'échange de connaissance, échange de connaissance, transfert de connaissances et des politiques Ressources naturelles Canada, Service canadien des forêts, Centre de foresterie des Grands Lacs, Sault Ste. Marie (Ontario)

# AVANT-PROPOS

En 1968, Roy Sutton présente à l'Université Cornell sa thèse de doctorat « Ecology of young white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss). »[1] Cet ouvrage de 500 pages en comprend 50 qui consistent en une revue de littérature intitulée Botanic-Ecologic Review of White Spruce. L'année suivante, la Direction fédérale des forêts du Canada la publie à son tour à titre de rapport ministériel sous le titre : « Silvics of White Spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss). »[2]

Même si Roy a déjà effectué des recherches sur le terrain sur la régénération de l'épinette blanche avant d'entreprendre les travaux associés à son doctorat, c'est grâce à ces travaux de thèse qu'il se retrouvera au rang de figure prédominante dans le domaine canadien de la recherche en sylviculture. Durant sa longue et productive carrière, Roy continue de consacrer une bonne partie de son énergie au problème de la régénération de l'épinette blanche et aux sujets connexes liés au développement racinaire, à la préparation des sites et à la gestion de la végétation.

Quand en 1993, Roy devient ce retraité de 67 ans, ce n'est qu'en théorie, car il continue de se rendre au travail. En tant que chercheur émérite désormais libéré de demandes administratives, Roy dispose de plus de temps pour s'adonner à sa passion, l'étude de l'épinette blanche. Après tout, n'avait-il pas mentionné l'année précédente que l'« épinette blanche était son espèce favorite »? [3] Roy reprend l'étude de l'épinette blanche là où il l'avait laissée 25 ans plus tôt, toujours avec la même rigueur et cette fois-ci en explorant ses différentes facettes.

Le travail de mise à jour et d'enrichissement de la revue de littérature de la thèse de doctorat de Roy se trouve aujourd'hui contenu dans cette série de trois rapports d'information. Roy avait constaté à l'époque qu'un corpus de recherche considérable avait été publié depuis la réalisation de sa revue initiale. Il a décidé d'intégrer ces nouvelles connaissances à celles de sa thèse; dans un certain nombre de cas, de courtes sections de son travail original apparaissent dans cette série de rapports d'information, soit textuellement, soit légèrement modifiées.

En plus d'avoir mis à jour sa revue de littérature, Roy en avait également élargi l'éventail. Privilégié par son statut de chercheur à la retraite, Roy a eu le temps nécessaire pour traiter intégralement les connaissances sur l'épinette blanche. De plus, les sujets de recherche qui avaient reçu peu ou pas d'attention jusqu'en 1968 (p. ex. culture des tissus) avaient subséquemment émergé dans la littérature scientifique. Le premier rapport fournit un aperçu de la taxonomie, de la phylogenèse, de la biosystématique et de la géographie botanique de l'épinette blanche. Bien que le contenu de certaines sections soit maintenant dépassé étant donné les innovations technologiques subséquentes (p. ex. la génomique), ce rapport présente une discussion rigoureuse sur les connaissances pertinentes de l'époque, telles que celles sur l'écologie, la biogéographie et l'état de succession de l'épinette blanche.

---

[1] Sutton, R.F. 1968. Ecology of young white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss). Ph. D. thesis, Cornell Univ. 500 p.
[2] Sutton, R.F. 1969. Silvics of White Spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss), ministère canadien des Pêches et des Forêts, Pub.no. 1250 de la Direction des forêts, Ottawa (Ontario).
[3] MacDonald H. 1992. Dr. Roy Sutton – Book Review Editor and Scientist. Forestry Chronicle 68(3): 379.

Durant les années 1970 et 1980, alors que Roy est très actif dans le domaine de la recherche sur le reboisement, l'épinette blanche est l'espèce végétale dont la plantation est la plus étendue au Canada, représentant plus du tiers de tous les arbres plantés. [4] Une grande partie de cet effort de plantation visait à établir des plantations dominées par l'épinette blanche à la suite de coupes à blanc. Comme Roy le fait remarquer dans le troisième rapport : « l'épinette blanche qui est plantée dans de vastes espaces où règne un rigoureux climat boréal sans recevoir un tant soit peu de soins protecteurs peut stagner pendant des décennies » et « la régénération de l'épinette blanche sur les terrains de coupe à blanc de la forêt boréale du centre du Canada est freinée par les gelées tardives du printemps, les vérifications des plantations et la concurrence entre les végétaux... ». Il n'en demeure pas moins que durant cette période, y compris celle où Roy est à l'œuvre, les recherches sur l'épinette blanche étaient centrées sur la coupe à blanc, la modélisation de la croissance et d'entretien des peuplements.

L'accent mis sur ce modèle sylvicole devient évident dans le deuxième rapport d'information, qui comporte des sections sur la multiplication végétative (coupes), l'amélioration des arbres et la culture de tissus, des thèmes de recherche liés à la production de matériel de reproduction. Une bonne partie du contenu de la section sur la physiologie est tirée de la recherche réalisée sur le matériel de reproduction de l'épinette blanche.

Le troisième rapport comprend de longues sections sur les éléments de la coupe à blanc et de la modélisation de la croissance : matériel de reproduction, préparation des sites, entretien des peuplements et activités de dégagement. Les autres approches (p. ex. régimes sylvicoles de coupes progressives par bandes et par groupes et gestion d'espèces mixtes) sont sous-représentées dans la section sur la sylviculture. Des concepts plus nouveaux, tels que l'émulation des perturbations naturelles et la gestion de multiples cohortes en sont notamment absents.

Roy n'a pas pu terminer son projet de revue complète sur l'épinette blanche avant qu'il ne décède en 2008. Peut-être n'avait-il pas l'intention de l'achever, entre autres parce qu'il aimait bien bricoler, mais aussi parce qu'il reconnaissait que l'apparition continue de nouvelles recherches faisait en sorte qu'une revue demeurait toujours incomplète. Roy était un érudit méticuleux, fermement enraciné dans les approches traditionnelles de recherche et de publication. Pendant de nombreuses années, longtemps après que le logiciel de traitement de texte est devenu omniprésent, les gens qui passaient près du bureau de Roy pouvaient entendre le chercheur taper sur les touches de sa machine à écrire, en train de pondre ses rapports, ses notes et ses revues. Il est donc un peu surprenant qu'à l'ère de l'informatique, Roy ait cherché une approche novatrice au problème de revues toujours inachevées.

Peu de temps après le lancement de Wikipédia (wiki) en 2001, Roy a commencé à songer à incorporer le contenu de ses revues dans un wiki. Il a très vite saisi les avantages de l'effort collaboratif en ligne : le contenu serait largement accessible, actuel et durable, en plus de permettre de recueillir les connaissances collectives. La vision de Roy s'est concrétisée après sa

[4] Kuhnke, D.H. 1989. Silviculture statistics for Canada.: an 11-year summary. For. Can., Centre de foresterie du Nord, Edmonton (Alberta). Inf. Rep. NOR-X-301.

mort, en 2014, lorsqu'un interne du Centre de foresterie des Grands Lacs a ajouté une quantité considérable de données provenant de la revue de Roy à la page wiki consacrée à *Picea glauca*.

Cette série de comptes rendus d'information rassemble une vaste quantité de données au sujet de l'épinette blanche et elle constitue un monument dédié aux efforts de longue haleine et assidus de Roy Sutton, PhD. La valeur de ce travail n'est aucunement diminuée par le fait qu'il est incomplet, ou encore le fait qu'il reflète une opinion du monde sylvicole qui prévalait à l'époque où Roy œuvrait dans sa vie professionnelle.

Épinette blanche : Taxonomie, phylogénie, biosystématique et géographie botanique, revue historique par Roy F. Sutton, PhD.

Sutton, R.F. (2022); Haddon, B.; Jamieson, K.B.; Jamieson, D.; Phippen, S.V.; Ortiz, F.M. (eds.)

Centre de foresterie des Grands Lacs, Service canadien des forêts, Ressources naturelles Canada, 1219 rue Queen Est., Sault Ste. Marie (Ontario) P6A 2E5

Bibliothèque et Archives Canada offre des renseignements sur le catalogage de cette publication.
Épinette blanche : Taxonomie, phylogénie, biosystématique et géographie botanique, revue historique par Roy F. Sutton, PhD (Rapport d'information, GLC-X-32F).
Publié aussi en anglais sous le titre : « White Spruce: Taxonomy, Phylogeny, Biosystematics and Plant Geography, A Historical Review by Dr. Roy F. Sutton »

Sutton, R.F. (2023); Haddon, B.; Jamieson, K.B.; Jamieson, D.; Phippen, S.V.; Ortiz, F.M. (eds.)

Monographie électronique en format PDF.
Comprend des références bibliographiques.
ISBN : 978-0-660-47119-8 ISSN 2562-0746
No de catal. : Fo123-2/32-2023F-PDF

Le contenu de cette publication ou de ce produit peut être reproduit en tout ou en partie, et par quelque moyen que ce soit, sous réserve que la reproduction soit effectuée uniquement à des fins personnelles ou publiques mais non commerciales, sans frais ni autre permission, à moins d'avis contraire.

On demande seulement :

- de faire preuve de diligence raisonnable en assurant l'exactitude du matériel reproduit;

- d'indiquer le titre complet du matériel reproduit et le nom de l'organisation qui en est l'auteur; et

- d'indiquer que la reproduction est une copie d'un document officiel publié par Ressources naturelles Canada (RNCan) et que la reproduction n'a pas été faite en association avec RNCan ni avec l'appui de celui-ci.

La reproduction et la distribution à des fins commerciales sont interdites, sauf avec la permission écrite de RNCan. Pour de plus amples renseignements, veuillez communiquer avec RNCan à copyright-droitdauteur@nrcan-rncan.gc.ca.

©Sa Majesté le Roi du chef du Canada, représentée par le ministre de Ressources naturelles Canada, 2023.

## TABLE DES MATIÈRES

**REMERCIEMENTS** ..... **III**

**AVANT-PROPOS** ..... **V**

**TABLE DES MATIÈRES** ..... **XI**

**LISTE DES TABLEAUX** ..... **XIV**

**LISTE DES FIGURES** ..... **XV**

**1. TAXONOMIE, PHYLOGÉNIE, BIOSYSTÉMATIQUE** ..... **1**

**1.1 Introduction** ..... **1**

**1.2 Gymnospermae** ..... **1**

**1.3 Pinaceae** ..... **1**

**1.4 *Picea* A.Dietr. - les épinettes** ..... **2**

**1.5 Spéciation** ..... **3**

1.5.1 Chromosomes ..... 6

**1.6 Épinette blanche** ..... **8**

1.6.1 Variation génétique ..... 8

1.6.2 Variété (variété botanique) ..... 14

1.6.3 Cultivar (variété horticole) ..... 16

**1.7 Hybridation** ..... **16**

1.7.1 L'épinette blanche x l'épinette de Sitka ..... 16

1.7.2 L'épinette blanche x l'épinette noire ..... 17

1.7.3 Introgression ..... 18

1.7.4 L'épinette blanche x épinette d'Engelmann ..... 19

1.7.5 L'épinette blanche x l'épinette d'Engelmann x l'épinette de Sitka ..... 22

**1.8 Hybrides artificiels** ..... **22**

**1.9 Études de population** ..... **24**

1.9.1 Séparation morphologique des espèces d'épinettes ..... 24

1.9.2 Séparation des espèces d'épinette par chimiosystématique ..... 25

1.9.3 Variation génétique, structure et évolution des populations de l'épinette d'Engelmann, de l'épinette blanche et de leur complexe hybride naturel en Alberta ..... 26

1.9.4 Provenance ..... 27

1.9.5 Race ..... 30
1.9.6 Population naturelle ..... 30
1.9.7 Écotype ..... 31
1.9.8 Cline ..... 31
**2. GÉOGRAPHIE BOTANIQUE ..... 32**
**2.1 Évolution ..... 37**
**2.2 Climat ..... 43**
2.2.1 Changements climatiques/périodicité (effet sur la répartition à venir) ..... 45
2.2.2 Régions écoclimatiques ..... 48
**2.3 Sols ..... 52**
2.3.1 Fertilité requise en pépinières ..... 56
**2.4 Limites de la répartition actuelle ..... 57**
2.4.1 Limites arctiques ..... 59
2.4.2 Limites alpines ..... 64
2.4.3 Limites altitudinales inférieures ..... 66
2.4.4 Limites Sud ..... 66
2.4.5 Relictes forestières ..... 69
2.4.6 Essences exotiques ..... 69
**2.5 Associations végétales ..... 71**
2.5.1 Types de peuplements ..... 76
**2.6 Variation régionale ..... 99**
2.6.1 Est de l'Amérique du Nord ..... 99
2.6.2 Grands Lacs ..... 101
2.6.3 Provinces des Prairies ..... 101
2.6.4 Yukon, Territoires, Alaska ..... 102
**2.7 Succession écologique ..... 103**
2.7.1 Feux ..... 106
2.7.2 Vent ..... 109
2.7.3 Climax ..... 109
2.7.4 Couverture morte ..... 109

**2.8 Classification(s) écologique(s) ..... 110**
2.8.1 Classification écologique de la Colombie-Britannique ..... 111
2.8.2 Écologie des forêts d'Alaska ..... 118
**RÉFERENCES..... 119**
**ANNEXE ..... 150**
**PROPOS DE L'AUTEUR ..... 160**

## LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. 1 Synonymes botaniques de l'épinette blanche, Mitt. D.D.G. 14:93 (1908) ..... 5

Tableau 1. 2. Synonymes fréquents de l'épinette blanche, *P. glauca* (Moench) Voss ..... 6

Tableau 2. 1. Fourchettes de concentrations des éléments nutritifs présents dans le feuillage de l'épinette blanche à racines nues, selon l'emplacement géographique de la pépinière et le type de stock, en pourcentage de poids sec (d'après Armson et Sadreika, 1979)..... 57

Tableau 2. 2. Valeurs moyennes, minimales et maximales des dimensions et des concentrations en éléments nutritifs de 80 semis d'épinette blanche 1 +0 provenant d'échantillons prélevés annuellement dans une pépinière de la Colombie-Britannique le 15 octobre 1968 – 1978 (d'après Duryea et Landis 1984). ..... 57

Tableau 2. 3. Précision de différentes mesures climatiques permettant de délimiter la frontière sud de la forêt boréale dans l'Ouest canadien. ..... 68

Tableau 2. 4. Quelques caractéristiques autoécologiques des principales essences présentes dans les forêts boréales mixtes (d'après DeLong, 1991). ..... 72

Tableau 2. 5. Répartition géographique des espèces de plantes herbacées et d'arbustes nains dans les peuplements épinette blanche – sapin. La notation de la taille de la population correspond à la couverture de surface en pourcentage. ..... 77

Tableau 2. 6. Relations âge-hauteur de l'épinette blanche en fonction des diverses stations forestières qu'elle peut occuper dans les Territoires du Nord-Ouest (d'après Jeffrey, 1964)..... 99

Tableau 2. 7. Zones et écorégions (Loucks, 1962) des provinces maritimes comptant l'épinette blanche parmi leurs principales essences. ..... 100

Tableau 2. 8. Niveaux hiérarchiques du système de classification du Comité canadien de la classification écologique du territoire (CCCET) (d'après Wiken, 1973). ..... 111

## LISTE DES FIGURES

Figure 2. 1 L'étendue approximative de Picea glauca à 12 000 AP avec la position du front glaciaire, d'après Prest (1970). ..... 32

Figure 2. 2 Plantation brise-vent de *Picea alba* Link (arbres dressés) et de pin mugho (*Pinus mugo*) [Turra] [arbres courbés] près de Viborg dans le Jutland, au Danemark. ..... 69

Figure 2. 3. Emplacements des peuplements échantillonnés (La Roi, 1967). ..... 75

Figure 2. 4 Dans de nombreuses régions des provinces maritimes, les champs abandonnés sont rapidement occupés par des peuplements équiennes d'épinettes blanches. Derrière un jeune peuplement sur un terrain récemment abandonné se trouve un peuplement plus ancien (d'après Loucks, 1962). ..... 79

Figure 2. 5. Courbes d'indice de qualité de station de l'épinette blanche dans les États des Grands Lacs. Celles-ci ont été révisées (Carmean et Hahn 1981) à partir des courbes originales publiées par Gevorkiantz (1957). ..... 96

Figure 2. 6 Diagramme montrant tout changement physiographique-végétatif possible sur les dépôts de rive convexe de la plaine inondable récente. Le sens d'un changement pour lequel on ne dispose que très peu de preuves à l'appui est indiqué par un point d'interrogation. Les stades où la poursuite de l'évolution peut être interrompue par le manque de recrutement d'épinettes blanches sont indiqués. Les types de forêts dont on sait qu'elles sont sujettes à la détérioration et à la désintégration à un point tel qu'il est impossible d'envisager une suite sont également indiqués. ..... 107

## 1. TAXONOMIE, PHYLOGÉNIE, BIOSYSTÉMATIQUE

### 1.1 Introduction

Une brève introduction de la taxonomie et de la phylogénie des plantes permettra de placer l'épinette blanche dans le règne végétal et de rendre compte de son évolution au fil du temps. La taxonomie est la science de l'identification, de la nomenclature et de la classification (Porter, 1967). La phylogénie traite de l'origine et de l'évolution des taxons, c'est-à-dire de toute entité ou groupe taxonomique sans indication de sa catégorie d'appartenance (Lawrence, 1955).

À l'exception de quelques fougères arborescentes et cycas qui atteignent la taille d'un arbre, les arbres modernes sont soit des gymnospermes soit des angiospermes. Les gymnospermes sont apparues à la fin de l'ère paléozoïque, il y a peut-être 250 millions d'années (Spurr et Barnes, 1980). Pendant l'ère mésozoïque, les conifères ont pris avec le temps des formes diverses et les genres sont devenus beaucoup plus répandus que les genres modernes à la fin de la période jurassique ou au début de la période crétacée (Li, 1953; Spurr et Barnes, 1980). L'époque miocène a pris fin depuis 13 millions d'années; à cette époque, les forêts de conifères occupaient de vastes espaces des régions montagneuses de Sibérie et d'Amérique du Nord, tandis que les feuillus mésophytes se repliaient plus au sud en réaction au refroidissement climatique (Wolfe et Leopold, 1967). Pour la première fois, la forêt composée d'épinettes, de sapins et de pruches (*Picea-Abies-Tsuga*) s'étendait depuis les hautes terres de l'Oregon en progressant vers le nord par la Colombie-Britannique jusqu'à l'Alaska (Spurr et Barnes, 1980). Les glaciations de la période pléistocène ont généré d'autres répercussions sur les taxons qui continueront d'avoir lieu avec le réchauffement climatique actuel.

### 1.2 Gymnospermae

Les taxonomistes des plantes attribuent les épinettes à la classe des *Gymnospermae* du groupe des spermatophytes (plantes à graines) du règne végétal. Les gymnospermes (« plantes à graine nue ») produisent des ovules non enfermés dans un ovaire. Cette caractéristique les distingue des autres classes de plantes à graines, les angiospermes, dans lesquelles les ovules sont enfermés dans un ovaire (Warming, 1904; Abercrombie et coll., 1962).

De nombreux botanistes ont reconnu cinq ordres dans la classification des *Gymnospermae* vivants : (1) les Coniférales (ou Conifères), (2) les Ginkgoales, (3) les Taxales, (4) les Cycadales, et (5) les Gnétopsides. Dallimore et Jackson (1966) ont retiré les Coniférales de la famille des *Taxaceae* pour les placer dans un ordre séparé — les Taxales — puis ont divisé les Coniférales en six familles : (1) les araucariacées, (2) les céphalotaxacées, (3) les cupressacées, (4) les pinacées, (5) les podocarpacées et (6) les taxodiacées. Dans le manuel qui présente cette classification, on a également admis que les limites des familles et des genres à inclure dans les Coniférales ne faisaient pas l'unanimité et que la classification n'était pas encore définitive.

### 1.3 Pinaceae

La famille des *Pinaceae* (pinacées) est progressivement devenue dominante vers la fin du Miocène et, contrairement à celle des *Taxodiaceae* (taxodiacées), elle a poursuivi son expansion tout au cours du Pliocène pour maintenant s'étendre jusqu'à la limite subarctique des arbres, où les climats continentaux rigoureux ont empêché l'établissement d'espèces moins résistantes. Cela s'explique par l'évolution des genres; ils sont devenus extrêmement résistants à l'hiver et se sont adaptés à une courte saison de croissance. Par exemple, à l'intérieur de

l'Alaska, la plupart des arbres cessent de croître dès la fin juillet, à une durée de jour de 20 heures et la saison de croissance peut ne prendre que 40 à 50 jours (Sakai et Larcher, 1987).

Les représentants les plus connus des gymnospermes, les nord-américains et les européens, appartiennent à la famille des *Pinaceae* (Lawrence, 1955; Dallimore et Jackson, 1961; Welch, 1991), qui regroupe traditionnellement dix genres : *Abies* Mill., *Cathaya* Chun & Kuang, *Cedrus* Trew, *Keteleeria* Carrière, *Larix* Mill., *Picea* A. Dietr., *Pinus* L., *Pseudolarix* Gordon & Glend., *Pseudotsuga* Carrière, et *Tsuga* (Endler) Carrière.

Les membres de la famille des *Pinaceae* sont principalement des arbres à feuilles persistantes, auxquels font partie les épinettes (*Picea* A. Dietr.). Leurs feuilles adultes linéaires sont disposées en spirale ou, en particulier sur les branches latérales, apparemment en deux rangées ou plus ou, dans certains genres, en touffes (Dallimore et Jackson, 1961). Leurs bourgeons sont écailleux et les fleurs mâles et femelles sont produites séparément sur le même arbre ou sur des arbres différents. Les fleurs mâles sont longues et ressemblent à des chatons, avec de nombreuses étamines, chacune portant deux sacs polliniques oblongs; les grains de pollen sont généralement globulaires avec deux excroissances en forme de vessie qui facilitent la dissémination par le vent. Les fleurs femelles sont disposées dans des structures en forme de cône, chaque fleur étant généralement constituée d'une bractée stérile inférieure et d'une écaille ovulifère supérieure sur la face supérieure de laquelle la graine repose « nue », c'est-à-dire non enfermée dans un ovaire (Dallimore et Jackson, 1961). Les cônes sont principalement ligneux, avec des écailles disposées en spirale. Les bractées se séparent des écailles, sauf à leur base, et sont généralement petites et relativement étroites, mais parfois plus longues que les écailles (dans le *Pinus*, elles disparaissent dans le cône mature). Chaque écaille fertile porte deux graines, inversées et généralement ailées (Dallimore et Jackson, 1966).

Certains botanistes reconnaissent des sous-familles et englobent les épinettes dans la famille des *Abietoideae* (van Gelderen et van Hoey Smith, 1986).

### 1.4 *Picea* A.Dietr. - les épinettes

Pour la première fois en 1827, le terme générique latin *Picea* était appliqué aux épinettes. Avant cette date, et parfois depuis, les épinettes ont été diversement attribuées aux genres des *Pinus* et des *Abies*. Paradoxalement, le terme *Picea* a parfois exclu les épinettes (Hooker, 1896; Welch, 1991).

Les premiers auteurs confondaient constamment les épinettes avec les sapins blancs (sapin gracieux (*Abies amabilis* (Dougl. Ex Loud.), (sapin blanc (*Abies alba* Mill.)) et même avec les pins (*Pinus*) (Edlin, 1965). Brunet (1866 b) a constaté que l'épinette blanche (*Picea glauca* [Moench] Voss) et l'épinette noire (*Picea mariana* [Mill.] BSP) « n'ont pas été parfaitement décrites et sont presque toujours confondues ». Boucher (1664) a reconnu deux sortes d'épinettes, les épinettes verte et rouge :

« L'épinette rouge est d'un bois plus ferme et plus pesant ... elle se dépouille de ses feuilles en automne », épinettes à feuilles caduques!

En plus de la confusion taxonomique, la nomenclature aberrante a donné lieu à ses propres énigmes. Loudon et Gordon ont classé les épinettes dans la catégorie des *Abies* et les sapins blancs dans celle des *Picea* (Dallimore et Jackson, 1961). Pour clarifier la question, la neuvième édition de l'Encyclopaedia Britannica (Anon, 1879) a indiqué que le *Picea* classique correspondait à l'épinette de Norvège (Picea abies (L.) Karst), « c'est-à-dire, *Abies excelsa* ...

évidemment souvent confondus par les auteurs latins avec leurs *Abies*, les *Picea pectinata* des botanistes modernes ».

Le terme « *picea* » pourrait provenir du terme latin « pin rigide » (Oxford English Dictionary, 1971), probablement du pin maratim (*Pinus pinaster* Aiton), originaire de la région méditerranéenne et pilier de l'industrie européenne de la résine. Hereman (1868) était convaincu que le terme « *picea* » provenait de « pic » ou poix. Il est intéressant de noter qu'Evelyn (1664) a ajouté en marge « poix » à côté de la mention textuelle : « L'épinette est une autre sorte de pin. »

La dénomination « épinette » est également très ancienne et de provenance méconnue, mais peut-être dérivée du terme allemand sprossen qui signifie rejetons (Step, 1940) ou jeunes pousses du type utilisé dans la fabrication du soda à l'épinette (Hall, 1949). Toutefois, Edlin (1949) avait avancé l'idée que le nom provenait sans doute du vieux français signifiant Prusse ou (Edlin, 1962) et que l'espèce avait aussi été désignée Prusse en anglais. L'Oxford English Dictionary (1971) avait adopté cet usage « bien que maintenant obsolète ». Jacombe (1920) a constaté que l'épinette de Norvège est devenue « épinette » grâce à l'introduction de « sapins et d'épinettes » en Grande-Bretagne sous le nom de « spruce fir », c'est-à-dire le sapin de Prusse.

Les particularités botaniques qui caractérisent les épinettes sont les suivantes : écorce fine et écailleuse; bourgeons principalement non résineux; aiguilles persistantes solitaires, chacune portée sur une protubérance en forme de cheville (articulation foliaire), qui donne au rameau d'épinette sa rugosité une fois que les aiguilles sont tombées.

**1.5 Spéciation**

Environ cinquante espèces d'épinettes ont été décrites par van Gelderen et van Hoey Smith (1986). Dallimore et Jackson (1966) en ont dénombré soixante « les deux tiers de ce nombre étant peut-être acceptés par la plupart des botanistes modernes, tandis que le reste a été, ou devrait être, réduit à des synonymes ».

Les difficultés taxonomiques présentées par certaines espèces chinoises ont été constatées par Wright (1955) et Dallimore et Jackson (1961). Des incertitudes taxonomiques persistent à l'échelle de l'espèce en Chine et dans la partie occidentale de l'aire des *Picea* en Amérique du Nord (Mitton, 1995).

L'épinette Yezo (*Picea jezoensis* (Siebold & Zucc.) Carrière) peut constituer le lien entre les épinettes de l'Ancien Monde et de l'Ouest américain, y compris l'épinette d'Engelmann (*Picea engelmannii* Engelmann). À l'échelle taxonomique, il est similaire à l'épinette de Sitka (*Picea sitchensis* [Bong.] Carrière) et à l'épinette d'Engelmann, et se croise facilement avec l'épinette blanche (Wright, 1955). Toutefois, Fowler (1966) a découvert que le croisement entre l'épinette Schrenk's (*Picea schrenkiana* Fisch. & C. A. Mey.) et l'épinette Yezo était moins performant que celui de l'épinette Schrenk's et de l'épinette blanche et il a soutenu que si l'épinette Yezo était leur maillon de rattachement, cela irait à contrecourant. Fowler a considéré l'épinette blanche comme étant le lien le plus probable.

En pratique, la différenciation entre les espèces repose normalement sur une ou plusieurs caractéristiques morphologiques, mais les différences biochimiques sont également utiles, en particulier pour l'étude des complexités de l'hybridation.

Selon la zone géographique et le milieu dans lesquels une espèce est apparue pour la première fois, et au sein desquels sa constitution génétique s'est développée par sélection naturelle, une espèce présentera plus ou moins de variation à l'intérieur de son aire de répartition. La différenciation entre les espèces se produit lorsque des caractéristiques divergentes ont évolué par sélection naturelle pour produire des taxons distincts. Cependant, il est difficile de distinguer les espèces botaniques les unes des autres en raison de nombreux facteurs. Indépendamment de l'insuffisance de connaissances de toute la gamme des caractéristiques botaniques au sein d'une forme supposée pure d'une espèce, en particulier d'une espèce aussi largement répandue et dans des régions aussi éloignées que l'épinette blanche (Daubenmire, 1974), aucun critère objectif ne permet de déterminer le facteur distinctif d'une caractéristique qui justifie la délimitation d'une espèce différente. Les limites de la quantité de variation acceptable au sein d'une espèce sont déterminées arbitrairement. L'hybridation entre les espèces, et entre les hybrides et les souches parentales, entraîne d'autres complications.

Le type d'épinette de base a relativement peu changé au cours de l'évolution au sein de la gamme actuelle d'espèces. Bien qu'il existe de nombreuses caractéristiques variables dans l'épinette, la plage de variation d'une seule caractéristique est petite, et chacune peut être associée à presque n'importe quelle combinaison d'autres caractéristiques (Wright, 1955). Au niveau taxonomique, le genre est davantage comparable à une seule espèce de pin (*Pinus*), d'érable (*Acer* L.), ou du frêne (*Fraxinus* L.), qu'à l'ensemble de ces genres au complet. L'excellente capacité de croisement donne à penser que la différenciation a été plutôt faible.

Toutefois, les espèces « septentrionales », notamment les épinettes blanche, noire, d'Engelmann, et de Sitka, présentent plus de variabilité que d'autres espèces comme l'épinette rouge (*Picea rubens* Sarg.), qui se trouve plus au sud sur les voies de migration. Dans le cas de chaque espèce septentrionale, la reconnaissance des races géographiques et des variétés taxonomiques conjuguées à la confusion taxonomique laisse croire à une diversité génétique (Wright, 1955). Ce point de vue est étayé par des preuves issues d'expériences sur la provenance (p. ex. Holst, 1953, 1955, 1958 a, b) et la profusion de noms botaniques (tableau 1.1) et communs (tableau 1.2) qui ont été appliqués à l'épinette blanche.

La nomenclature des espèces, des variétés et des formes est réglementée par les règles établies dans le *Code International de Nomenclature Botanique*; la plus récente version a été adoptée en 1993 par le cinquième congrès international de botanique à Yokohama au Japon et qui a été publié en 1994. La seule façon de faire référence à une plante sans ambiguïté est de donner le genre, l'espèce et l'autorité, à savoir, le nom complet ou abrégé de la personne ou des personnes qui ont été les premières à la décrire correctement de même qu'à publier son nom et sa description.

Si les taxonomistes avaient disposé de données complètement représentatives, ils auraient facilement pu supposer une plus grande homogénéité que ce qui avait été décrit des caractéristiques botaniques des espèces comme l'épinette blanche et l'épinette d'Engelmann

(Daubenmire, 1974). Même après avoir établi de bonnes empreintes botaniques, aucun critère objectif ne permet de déterminer le degré de variation justifiant la reconnaissance des différentes espèces.

Tableau 1. 1 Synonymes botaniques de l'épinette blanche, Mitt. D.D.G. 14:93 (1908)

| **Synonymes botaniques** |
|---|
| *Abies alba* Michaux[a] (pas Miller) |
| *Abies alba* Michaux fils[g] |
| *Abies americana* Du Mont de Courset[a] |
| *Abies arctica* Murray[e] |
| *Abies canadensis* Miller[a] (épinette de Selby [1842] et autres) |
| *Abies curvifolia* Salisbury[a] |
| *Abies glauca* a *curvifolia* Hort[c] |
| *Abies laxa* K. Koch[a] |
| *Abies rubra* Jaume St. Hilaire[a] |
| *Picea alba* Link[a] |
| *Picea canadensis* Britton, Sterns and Poggenberg[a] |
| *Picea canadensis* (Mill.) B.S.P. (pas (Michx.) Link)[d] |
| *Picea canadensis* Koehne[f] |
| *Picea canadensis* var. *glauca* (Moench) Sudw.[d] |
| *Picea glauca* Beisan.[d] |
| *Picea glauca* Voss[f] |
| *Picea laxa* Sargent[a] |
| *Picea nigra* var. *glauca* Carrière[a] |
| *Picea rubra pusilla* Peck[a] |
| *Pinus abies laxa* Muenchhausen[a] |
| *Pinus alba* Aiton[a] |
| *Pinus alba* Lambert[b] |
| *Pinus americana* a *alba* Castiglioni[a] |
| *Pinus canadensis* Du Roi (pas Linnaeus)[a] |
| *Pinus glauca* Moench[b] |
| *Pinus laxa* Ehrhart[a] |
| *Pinus rubra* var. *arctica* Lawson & Son[a] |
| *Pinus rubra* var. *arctica longifolia* Lawson & Son[a] |
| *Pinus tetragona* Moench[a] |

[a]Sargent 1898
[b]Dallimore and Jackson 1961
[c]Nisbet 1905
[d]Little 1953a
[e]Murray 1867
[f]Lacassagne 1934
[g]Brunet 1866a.

Tableau 1. 2. Synonymes fréquents de l'épinette blanche, *P. glauca* (Moench) Voss

| Synonymes | Références |
|---|---|
| Black Hills spruce | Little 1953a |
| Canadian spruce | Forestry Branch 1961 |
| Cat spruce | Forestry Branch 1961 |
| Double spruce[a] | Dallimore and Jackson 1961 |
| Eastern spruce | Little 1953a |
| Eastern Canadian spruce | Streets 1962 |
| Épinette blanche | Fernald 1950 |
| Épinette verte | Boucher 1664 |
| Field spruce | (observation personnelle de l'auteur) |
| Labrador spruce | Dame and Brooks 1901 |
| Northern spruce | Forestry Branch 1961; au Labrador, McElhanney 1940 |
| Pine | Forestry Branch 1961 |
| Sapin blanc | McElhanney 1940 |
| Sapinette blanche | en France, McElhanney 1940 |
| Single spruce | Forestry Branch 1961 |
| Skunk spruce | Forestry Branch 1961 |
| Spruce pine | Dallimore and Jackson 1961 |
| Upland spruce | Kenety 1917 |
| Yellow spruce | Forestry Branch 1961 |

[a] Aussi appliqué à l'épinette noire (Josselyn 1672, Forestry Branch 1961)

### 1.5.1 Chromosomes

Le nombre de 12 chromosomes haploïdes, découvert par Sax et Sax (1933) chez deux espèces d'épinettes, a été confirmé par Santamour (1960) dans 14 espèces d'épinettes, dont l'épinette blanche, l'épinette d'Engelman et l'épinette rouge. Chez la plupart des conifères, le nombre de bases s'élève à 12. Les polyploïdes naturelles, principalement les 4n, mais quelques 3n et 8n, se sont générées au taux de 0,007 % dans le matériel de l'épinette blanche examiné par Winton (1964 b). Dans les épinettes examinées par Sax et Sax (1933), trois des chromosomes étaient nettement hétérobrachiaux (bras de longueur inégale), les autres « plus ou moins isobrachiaux ».

Les conifères ont un grand génome; celui de l'épinette blanche est l'un des plus petits, avec 2C = 17 pg ou $1,7 \times 10^{10}$ bp (Dhillon, 1987) et 75 % de son ADN peut être non codant.
L'identification des chromosomes chez l'épinette blanche n'est pas possible à partir des seules caractéristiques morphologiques, car comme c'est souvent le cas chez les conifères, les chromosomes sont métacentriques et de taille similaire (Khoshoo, 1961; Brown et coll., 1993). Toutefois, Brown et coll. (1993) ont ajouté qu'il y avait « des différences morphologiques suffisantes (p. ex. la longueur, le rapport des bras et la position des constrictions secondaires) entre les chromosomes de l'épinette blanche, grâce auxquelles on a pu identifier dix des douze paires homologues (les chromosomes 6 et 7 étant l'exception, voir ci-dessous). Le chromosome B unique, fréquemment observé dans les cellules de l'extrémité des racines, se distingue

également facilement, tout comme la moitié de la longueur du plus petit chromosome de l'épinette blanche. »

Après avoir mis au point une procédure d'hybridation de l'épinette blanche *in situ* en fluorescence (technique FISH) à l'aide d'une sonde d'ADN ribosomique biotinylé (ADNr) issue du soja, Brown et coll. (1993) ont localisé les loci majeurs de l'ADNr sur les chromosomes en métaphase et dans les noyaux en interphase. Les sites d'hybridation de la sonde d'ADNr marquée à la biotine ont été détectés à l'aide de conjugués anticorps-fluorochrome et d'un microscope confocal à balayage laser. La préparation d'étalements chromosomiques en métaphase appropriés est l'aspect le plus critique et le plus difficile des expériences FISH à réaliser avec l'épinette blanche; les parois cellulaires doivent être complètement digérées, aucune hybridation ne doit avoir été observée, même lorsque l'ADN génomique biotinylé a été utilisé comme sonde (Brown et coll., 1993). La rigidité des extrémités racinaires de l'épinette blanche et la longueur « relativement longue » des chromosomes ont posé des problèmes pour obtenir des préparations en métaphase avec des chromosomes bien préparés (Brown et coll., 1993). Les sites d'hybridation de sonde de l'ADNr ont été détectés sous forme de fluorescence verte à partir des anticorps conjugués par FITC, tandis que les séquences chromosomiques non hybrides avaient émis une fluorescence rouge en raison de la contre-coloration à l'iodure de propidium. Il s'est avéré que l'épinette blanche possédait l'un des plus grands nombres de loci d'ADNr jamais déclarés parmi les espèces végétales, avec au moins 12 et possiblement 14 sites d'ADNr et avec un site présent sur chaque pair de chromosomes séparés. Sur les dix-sept métaphases observées, 19 % ont révélé onze loci d'ADNr, 60 % douze loci, et 11 % treize loci, contrairement à Brown et coll. (1993), qui pensait que l'épinette blanche possédait quatorze loci sur sept paires de chromosomes homologues. Les deux métaphases sur lesquelles treize sites d'hybridation ont été retrouvés étaient de meilleure qualité que les autres analysées dans leur étude. Dix des treize sites d'hybridation observés étaient associés à des constrictions secondaires qui distinguent les paires 2, 3, 4, 5 et 10. Le signal FITC sur le chromosome 2 était systématiquement le plus intense, signe d'un plus grand nombre de répétitions d'ADNr à ce locus. Deux des sites d'hybridation restants ont été découverts sur les chromosomes 6 et 9, non associés à des constrictions secondaires. Le dernier site d'hybridation a été découvert sur des chromosomes qui se chevauchent; puisque « toutes les paires de chromosomes qui ne s'hybrident pas peuvent être identifiées par la morphologie (chromosomes 1, 7, 8, 11 et 12), les chromosomes qui se chevauchent sont, par le processus d'élimination, les chromosomes 6 et 9 » (Brown et coll., 1993). Un locus d'ADNr peut ne pas avoir été accessible par la sonde en raison du chevauchement des chromosomes, ou parce qu'un signal d'hybridation n'a que rarement été observé sur le chromosome 9 dans d'autres préparations en métaphase. Par ailleurs, comme le rapport signal-bruit était constamment élevé, il est possible que le nombre de répétitions d'ADNr au locus du chromosome 9 ait pu se situer aux limites du système de détection de Brown et coll. (1993).

## 1.6 Épinette blanche

L'épinette blanche constitue l'une des cinq espèces d'épinettes originaires du Canada, avec l'épinette rouge, l'épinette de Sitka, l'épinette d'Engelmann et l'épinette noire. Les épinettes blanche et noire sont considérablement répandues à l'échelle de la région boréale entre lesquelles l'interaction est limitée, en raison des différences de préférence de site et de phénologie. En revanche, les épinettes de Sitka et les épinettes blanches s'hybrident dans la zone limitée où leurs aires de répartition se chevauchent. Une interaction plus massive a lieu entre l'épinette d'Engelmann et l'épinette blanche.

### 1.6.1 Variation génétique

Selon la théorie de l'évolution, les espèces comptant une grande population et de larges aires géographiques présenteront beaucoup de variabilité génétique, un effet de la relation positive entre la taille de la population, l'occurrence et l'accumulation des mutations (Mitton 1995). L'épinette blanche est la candidate idéale au développement d'une grande variabilité génétique. La théorie est étayée par des données probantes issues de l'analyse électrophorétique de multiples formes d'enzymes, qui a montré que les conifères sont l'un des groupes de plantes les plus génétiquement variables et que les populations de la plupart des espèces sont caractérisées par un haut degré de variabilité génétique. Toutefois, en dépit d'avoir des avantages distincts par rapport aux marqueurs morphologiques dans le cas des échantillonnages sur la variation génétique des populations forestières, l'électrophorèse des enzymes comporte trois inconvénients majeurs : (1) environ 27 % des substitutions d'acides aminés entraînent une altération de la charge de surface, ce qui fait qu'un grand pourcentage de substitutions demeure sous forme de variation cachée indétectable par le procédé; (2) les variations qui sont détectables par électrophorèse peuvent ne pas constituer un échantillon véritablement aléatoire du génome, car elles représentent principalement des gènes de structure; et (3) la signification biologique de la variation enzymatique observée dans les populations naturelles n'a pas été établie sans équivoque (Boyle et Yeh, 1988).

Les modèles de variation génétique d'une même espèce diffèreront entre les loci génétiques, en raison des effets différentiels des forces évolutives. Furnier et Stine (1992) ont étudié les différenciations entre six loci d'alloenzyme nucléaire et un locus d'ADN chloroplaste (ADNIc) dans un échantillon de plus de 400 épinettes blanches de 22 populations à l'échelle de son aire de répartition. Les chloroplastes sont transmis paternellement chez l'épinette blanche. On aurait pu s'attendre, dans ces 22 populations, à une plus grande différenciation entre les locus ADNIc qu'entre les loci nucléaires en raison de la dérive et du flux de gènes. Dans le cas de certaines tailles de population, cette différence de taille effective de la population peut mener à de la dérive par différenciation des populations résultant d'un locus organite et non d'un locus nucléaire. De même, le flux génétique par graines agira plus efficacement dans l'homogénéisation des populations en fonction des variations des loci nucléaires plutôt qu'en fonction des variations des loci organites, parce que chaque graine porte deux copies de gènes nucléaires pour chaque copie efficace d'un gène organite. Les données de Furnier et de Stine ont démontré une différenciation considérablement plus grande entre les populations résultant des variations du locus d'ADNIc que les populations résultant des variations des loci alloenzymes, ce qui est conforme aux attentes. Par conséquent, il convient de prendre en

compte un mode de transmission héréditaire dans l'interprétation des schémas de variation génétique observés à l'aide des marqueurs génétiques.

Le système de reproduction monoïque pollinisée par le vent, la longévité des arbres et l'absence de discontinuité spatiale des grandes populations de la plupart des espèces de conifères sont des facteurs puissants qui prédisposent les conifères à l'accumulation de variabilité (Hamrick et coll., 1979, 1981; Mitton 1983; Tremblay et Simon, 1989). Cette variation se développera en cas de pressions sélectives différentielles générées par divers facteurs environnementaux, y compris l'hétérogénéité climatique et les différences de sol, ce qui, combiné aux effets de l'isolement par la distance, peut amener une sous-structuration génétique et une différenciation entre les populations (Mitton, 1983).

Les populations petites et isolées en marge de la répartition, comme l'épinette blanche découverte à sa frontière septentrionale à la limite forestière dans l'Est du Canada, pourraient être particulièrement sujettes à la consanguinité et à la dérive génétique, avec moins de variabilité génétique par rapport aux populations des parties centrales de l'aire de répartition (Soulé, 1973). Toutefois, comme l'ont souligné Tremblay et Simon (1989), des études sur l'effet de la marginalité sur les populations d'autres espèces résineuses (Tigerstedt, 1973; Lundkvist, 1979; Yeh et Layton, 1979; Guries et Ledig, 1982) ont donné des résultats mitigés, et les populations marginales d'épinette noire ont montré beaucoup de variabilité génétique (Desponts et Simon, 1987) signe que le flux génétique entre ces populations isolées est resté suffisant pour annuler l'effet de l'isolement géographique.

La variation génétique est également favorisée par l'extension d'immenses aires géographiques dans des milieux naturels très divers (Mitton, 1995). Une évaluation incomplète de la nature botanique d'une espèce complique l'investigation et l'interprétation de la spéciation et de l'hybridité. Wright mentionne que l'obstacle rencontré par les taxonomistes qui ne travaillent qu'avec une faible quantité de matériel constitue une difficulté majeure dans les échantillonnages taxonomiques.

La variation génétique peut être divisée dans des composants additifs et non additifs (Zobel et Talbert, 1984). La variance additive provient des effets cumulatifs des allèles à tous les loci géniques influençant une caractéristique ou un caractère. Les travaux d'amélioration des arbres de conifères des régions du Nord ont porté sur les effets génétiques additifs dans les populations d'accouplement aléatoires, généralement dans les vergers à graines. L'hypothèse implicite dans cette approche, à savoir que d'autres composantes de la variation génétique ne valent pas la peine d'être exploitées, a été remise en question par Boyle et Yeh (1988). La variance non additive comprend les effets de l'interaction d'allèles spécifiques à un locus du gène (dominance) et l'interaction parmi les loci du gène (épistasie). Des écarts de dominance ou de capacité de combinaison spécifique significatifs entraîneront des gains génétiques sous-optimaux à partir de stratégies purement additives. Par conséquent, on doit exploiter des stratégies génétiques non additives pour maximiser les gains de l'amélioration des arbres et on doit miser sur les progrès de la reproduction asexuée, notamment la micropropagation (Boyle et Yeh, 1988).

On peut étudier la variation génétique de diverses façons, y compris en passant par les études de provenance; des semis d'arbres issus de graines récoltées de diverses sources sont plantés ensemble dans des « jardins communs ». On obtient des estimations sur l'héritabilité (proportion de la variation phénotypique totale attribuable à la variation génétique) de presque n'importe quelle caractéristique mesurable. Par exemple, des semis d'épinette blanche provenant de 27 sources de graines sélectionnées le long des gradients latitudinaux dans l'Est et l'Ouest de l'Alberta et le long de quatre gradients altimétriques dans les contreforts de l'Ouest de l'Alberta, ont été cultivés dans chacun de deux environnements contrôlés simulant la photopériode, la température et l'humidité d'une saison de croissance caractéristique de l'Est et de l'Ouest de l'Alberta (Dancik, 1978). Même après une saison de croissance, on a constaté des différences considérables ($P < 0,01$) entre les sources dans chaque environnement. Ces études de provenance permettent de détecter les différences entre les génotypes et les effets des gradients environnementaux, mais ne permettent pas de définir les gènes concernés.

Li et coll. (1997) ont entrepris de déterminer en recourant à un échantillonnage la structure génétique de l'épinette blanche du Québec et du Sud-Est de l'Ontario, d'élaborer des modèles de variation génétique entre les provenances en fonction de facteurs environnementaux, de mettre à l'essai la validité des modèles et de guider les activités de transfert de semences et de délimitation des zones de reproduction de l'épinette blanche au Québec. Les données collectées auprès de chacune des 63 provenances (composées de 263 familles distinctes, 1 à 5 par provenance) comprennent aussi des données sur la hauteur des semis à divers âges, le nombre de branches sur un an et le débourrement et l'apparition des bourgeons sur trois ans. On a constaté de nettes différences de chaque caractéristique parmi les provenances et les familles au sein des provenances. Les provenances et les familles au sein des provenances représentaient des quantités similaires de variabilité génétique. Les modèles de régression ont permis d'expliquer de 19 à 65 % (en moyenne 47 %) de variation de provenance et ont principalement montré un modèle de variation de cline sud-nord et un cline ouest-est moins grand. Li et coll. (1997) ont conclu qu'à l'intérieur de la zone d'étude, les provenances d'épinette blanche pouvaient être transférées de 2° à 3° de latitude sud vers le nord et de plusieurs degrés de longitude sans grands risques.

Alors que Li et coll. (1993, 1997) ont découvert que les provenances et les familles d'épinette blanche dans les provenances au Québec et dans le Sud-Est de l'Ontario représentaient des quantités similaires de variabilité génétique à l'égard des caractéristiques de croissance et de phénologie, Nienstaedt et Riemenschneider (1985), et Tebbetts (1981) ont découvert une variation génétique de 63 à 75 % dans l'épinette blanche présente dans les États des Grands Lacs d'Amérique du Nord (Minnesota, Wisconsin, et Michigan) et dans l'épinette blanche présente dans la vallée de l'Outaouais (Ontario) plantée dans le Maine, ce qui est attribuable aux différences parmi les provenances.

Aucune différence significative n'a été détectée entre de nombreuses caractéristiques des provenances provenant des échantillonnages limités à des zones relativement petites (2 000 à 60 000 $km^2$) dans la partie orientale de la répartition des épinettes blanches (Dhir, 1976; Pollard et Ying, 1979a, b; Khalil, 1985b; Corriveau et coll., 1991). Cela indique que les provenances

d'épinette blanche dans une grande partie de la répartition occidentale ne se différencient que modérément, malgré la grande amplitude écologique de l'espèce.

La variation clonale dans les variables morphologiques, la nutrition minérale, la capacité de croissance des racines, la photosynthèse nette, la répartition des tanins et les caractéristiques des cires cuticulaires et épicuticulaires, ont été évaluées au sein de quatre familles d'épinette blanche issues de croisements contrôlés entre les génotypes sélectionnés. Pour chaque famille, les plantations ont été produites à partir de graines (zygotique) ou par embryogenèse somatique pour la production de trois clones. Au sein d'une même famille et dans des conditions de croissance similaires, plusieurs clones ont nettement différé des semis zygotiques en matière de taille, de diamètre au collet des racines, de masse sèche des aiguilles, de densité de branches, de masse sèche des plantules, de masse sèche des racines et de longueur des aiguilles. La densité de branches (le nombre de branches de premier ordre par hauteur en cm) des plantules et des clones zygotiques ont varié respectivement de 0,8 à 1,4 et de 0,6 à 1,3 branche/cm. La longueur moyenne des aiguilles des semis et des clones zygotiques a varié respectivement de 11 mm à 14 mm et de 11 mm à 17 mm. Pour la plupart des variables (hauteur, masse sèche des nouvelles racines, masse sèche des aiguilles et densité des branches), les différences entre les clones ont été nettement plus grandes que les différences entre les semis zygotiques au sein d'une même famille. Les tanins ont été plus abondants dans les aiguilles de clones que dans les aiguilles des semis zygotiques. Dans certains clones, les tanins ont pris la forme de ruban le long de la vacuole centrale, alors que dans d'autres, ils ont formé des agrégats dispersés dans la vacuole. Dans une famille, N, P et K ont montré des variations considérables dans leur efficacité d'utilisation. Les variations entre les clones ont été observées à la fois dans le potentiel de croissance des racines et dans la photosynthèse nette. Les variations de croissance et de physiologie reflètent les différences génétiquement déterminées entre les clones au sein d'une même famille (Lamhamedi et coll., 2000).

D'autres techniques peuvent déterminer les gènes ou les séquences particulières de l'ADN provenant des graines et aiguilles (réf. Tigerstedt, 1973; Bergmann, 1973; Lundkvist, 1979; Adams, 1981; King et Dancik, 1983; Cheliak et Pitel, 1984; Cheliak et coll., 1987, 1988). L'analyse enzymatique, effectuée selon diverses méthodes, dont l'électrophorèse et la chromatographie, s'est avéré un outil puissant de caractérisation des enzymes, qui sont des protéines qui catalysent une grande variété de réactions chimiques. Les enzymes qui présentent la même fonction catalytique, mais qui proviennent d'organes différents, voire de compartiments cellulaires différents d'un même organe, peuvent être séparés dans les différentes protéines enzymatiques ayant la même spécificité. Les synonymes isoenzyme et isozyme (Markert et Möller, 1959, Bergmeyer et coll., 1963) sont appliqués à un enzyme qui diffère par sa structure protéique, et donc par les conditions optimales de son action, mais qui ont la même spécificité qu'un autre enzyme. Un ensemble de variants des isozymes sont des alloenzymes, qui sont codés par des allèles à un locus (Brown et Moran, 1981).

On a utilisé la chromatographie sur papier (Hanover et Wilkinson 1970) pour évaluer des phénols dans des aiguilles d'épinettes blanches et d'épinettes de Sitka, ainsi que des hybrides présumés de la rivière de Skeena en Colombie-Britannique. Toutefois, l'utilisation d'analyses

électrophorétiques a particulièrement facilité les évaluations de la variation génétique des arbres de forêt qui doivent détecter les différences moléculaires dans les protéines enzymatiques (Copes et Beckwith, 1977; Tobolski et Conkle, 1977; Joly et Adams, 1983). Par exemple, les isoenzymes d'un certain nombre de systèmes enzymatiques dans les germinats de graines récoltées dans des peuplements purs d'épinette blanche, d'épinette de Sitka, et les graines de peuplements d'épinette de composition génétique incertaine, ont été déterminées par Copes et Beckwith (1977) à l'aide d'un appareil électrophorétique similaire à celui décrit par Conkle (1972). Linhart et coll. (1981) ont recouru à la même méthode pour étudier les polymorphismes de protéines.

Wilkinson et coll. (1971) ont utilisé des compositions de monoterpènes afin de diviser l'épinette blanche en deux grands groupes (ouest et est) à l'ouest de la longitude 95° séparant le Manitoba de l'Ontario, mais une étude ultérieure à l'échelle de l'aire de répartition n'a révélé aucune relation entre la variation des alloenzymes et les origines géographiques des populations (Furnier et coll., 1991).

Les études sur les isozymes des populations naturelles offrent une façon pratique d'examiner et de quantifier la variation génétique au sein des conifères (Yeh et El-Kassaby, 1980; King et Dancik, 1983). La variation génétique, mesurée par le nombre d'allèles (c.-à-d. une paire ou une série de caractéristiques mendéliennes alternatives et contrastées, contrôlées par des gènes présents au même locus dans des chromosomes homologues) à un locus k, est le suivant : k = 4Nu + 1, dans lequel N représente la taille de la population et le taux de mutation neutre (Hartl et Clark, 1989). De même, l'hétérozygosité prévue, H, augmente également avec la taille de la population :

$$H = 4\,Nu/(4Nu + 1).$$

Nei (1973) a conçu un ensemble de statistiques qui a permis de répartir la variabilité génétique totale entre les sous-populations et à l'intérieur de celles-ci, et ce, indépendamment des fréquences génotypiques. Comme l'expliquent Yeh et El-Kassaby (1980), HT mesure la variation génétique totale échantillonnée sur toutes les populations et il est une fonction des fréquences allèles globales. Un allèle représente soit un gène d'une paire ou n'importe lequel allèle d'un groupe, et présente des formes de mutation possibles d'un gène au même locus dans des chromosomes homologues (Ford-Robertson, 1971). Hs représente une estimation de la quantité moyenne de variation génétique présente au sein d'une sous-population en termes de son hétérozygosité moyenne. Si toutes les sous-populations forment une seule unité panmictique (résultant d'un mélange général de toutes sortes de qualités et de tendances ancestrales), il n'y a pas de différenciation essentielle entre eux, alors tous les allèles seront également répartis sur l'aire de répartition géographique, et Hs correspondra à HT, une situation inhabituelle par nature. Les populations naturelles ont tendance à se différencier dans les sous-populations par mutation, sélection, dérive aléatoire ou flux génétique restreint.

Yeh et Arnott (1986) ont étudié des zymogrammes de 18 loci à partir d'un échantillon de neuf lots de semences comprenant deux épinettes blanche, trois épinettes de Sitka, ainsi que quatre épinettes hybrides putatives de la zone côtière intérieure d'introgression signalée en Colombie-Britannique. On a découvert une différenciation des fréquences d'allèles suffisante pour

séparer les deux espèces, ainsi que les lots de semences hybrides suspectés. Sur les 18 isoenzymes : 7 (*Dia-1*, *Dia-3*, *Est*, *Mdh-1*, *Mdh-3*, *Pgm*, et *6pg-2*) n'ont montré aucune variation entre espèces; 5 (*Aat-1*, *Aat-2*, *Idh*, *Mdh-2*, et *Pgi*) a montré une différenciation modérée entre les deux espèces et, à l'exception de *Mdh-2*, possédaient des allèles uniques propres à l'espèce, mais à basse fréquence; 6 (*Dia-2*, *Gdh*, *G6p*, *6pg-1*, *6pg-2*, et *Adh*) se sont différenciés très nettement entre les deux espèces, ces dernières ayant un allèle unique (88) à haute fréquence dans l'épinette blanche.

On a utilisé des sondes à ADN pour analyser des lots de semences hybrides et mixtes d'épinette contenant des mélanges d'espèces et des hybrides de l'épinette blanche × épinette d'Engelmann (connu sous le nom d'épinette intérieure (*Picea glauca* var. *albertiana* S. Brown)), ainsi que de l'épinette de Sitka. Sutton et coll. (1991 a) se sont demandé en quoi les polymorphismes de longueur des fragments de restriction de l'ADN chloroplastique (ADNcp) pouvaient être utiles pour déterminer la composition particulière de ces lots de semences. On a créé une bibliothèque de BamHI de l'ADNIc de l'épinette de Sitka dans la base de données pUC8. Deux clones ont été sélectionnés par hybridation avec un fragment BamHI de 10,5 kb de l'ADNIp de l'épinette blanche, qui est spécifique à l'épinette intérieure. L'un deux (pSS4) contenant un fragment BamHI de 4,3 kb a été testé dans la sélection des semences pures et mixées de l'épinette de Sitka et de l'épinette intérieure. On a réussi avec une sonde à sélectionner des échantillons d'ADN totaux afin de déterminer et de quantifier de manière fiable la composition de l'ADNIc de germinats âgés de deux semaines à l'aide d'une taille d'échantillon de 0,5 g, ce qui a permis de détecter moins de 5 % de contamination des espèces. L'analyse des semis d'un lot de semences hybrides a montré qu'il était possible de trouver deux types de chloroplastes chez certains arbres, ce qui laisse croire que les chloroplastes ont pu être transmis de manière biparentale dans les espèces de *Picea*.

Roche (1969) a démontré qu'il y avait une variation géographique de l'épinette intérieure (Jaquish, 1982) dans des études génécologiques de semis plantés en pépinières et sur le terrain. La variable géographique dominante déterminante de la différenciation génétique a été l'altitude de la source de graines, les sources à haute altitude complétant l'élongation des plantules et devenant dormantes plus tôt, et produisant moins de matière sèche que les sources à basse altitude. La variation clinale avec la latitude s'est révélée faible même si le comportement de croissance des sources septentrionales était similaire à celui des sources de haute altitude. Des réactions similaires à la source d'altitude se sont produites dans des tests de provenance de 13 ans sur le terrain (Jaquish et coll., 1984.)

Même le matériel obtenu par embryogenèse somatique, c'est-à-dire de clonage par des techniques de culture tissulaire, ne saurait être considéré comme intrinsèquement homogène dans sa composition génétique (Eastman et coll., 1991). Le terme *somatique* indique que les embryons se développent de manière asexuée. La variation somaclonale reflétant l'instabilité génétique dans la culture tissulaire a été bien documentée (Lassner et Orton, 1983). Toutefois, Eastman et coll. (1991) ont surveillé l'intégrité du génotype de l'épinette intérieure d'origine au cours de la culture tissulaire et ont découvert un manque de variation somaclonale dans l'embryogenèse somatique; aucune variation somaclonale ne s'est produite au cours de

l'initiation et tout au long de l'entretien ultérieur des cultures de la lignée parentale qui a duré 2,5 ans. Par ailleurs, chacun des deux génotypes des épinettes intérieures a donné des profils de développement dépendant de l'acide abscissique fortement similaires entre la lignée parentale et les cultures de sous-clones, ce qui permet de penser que la morphologie d'une culture embryonnaire d'épinette est principalement influencée par le génotype plutôt que par la variation somaclonale (Webster et coll., 1990; Eastman et coll., 1991).

L'évaluation précoce de la provenance, telle que l'utilisation de semences d'épinette blanche d'origine locale pour l'établissement de plantations qu'a défendue Lyons (1925), a mis longtemps à se concrétiser en protocoles systématiques et formels. Avec le temps cependant, les études de provenance ont conduit à une large application de contrôles et de normes en ce qui concerne la collecte et la répartition de semences à grande échelle (Yeatman, 1990). On a recherché davantage d'amélioration génétique de la productivité, de la qualité et de l'uniformité des arbres plantés en recourant à divers programmes de sélection dans des zones ou des régions d'élevage définies, de programmes fondés sur une grande variation génétique des caractères à visée économique observés d'un arbre à l'autre au sein de populations régionales sélectionnées. Les stratégies adoptées reflètent : les différences entre les espèces en termes de possibilités et de contraintes génétiques, écologiques, physiologiques et sylvicoles; les facteurs économiques de valeur et d'échelle; et le large éventail de priorités du gouvernement, de perceptions et de ressources humaines (Yeatman, 1990).

### 1.6.2 Variété (variété botanique)

Une variété d'espèces se distingue généralement par des variations mineures de ses caractéristiques telles que la longueur des feuilles, le nombre de feuilles et la taille du cône. Particulièrement au sein d'une espèce largement répartie au plan géographique, la variation naturelle conduit généralement au développement, dans une partie de son aire de répartition, d'une caractéristique visuellement reconnaissable, quelque peu différente de celle présentée par les arbres ailleurs dans son aire. Si la différenciation ne suffit pas à inciter un taxonomiste à enregistrer une demande de rang particulière, il pourrait décrire la population comme une variété conformément aux règlements du *Code International de Nomenclature Botanique*. Quelques variétés d'épinette blanche ont été décrites, mais à bien des égards la reconnaissance des variétés d'épinette blanche ne sert aucun objectif (Daubenmire, 1974; Nienstaedt et Zasada, 1990). Comme Huxley (1939) l'a formulé : « un nom confère une fausse impression d'importance aux groupes nommés », tandis qu'une fausse étiquette est trop facilement acceptée comme une garantie d'uniformité génétique dans une mesure supérieure à ce qui est justifié par la caractéristique ou les caractéristiques présentées comme distinguant une unité taxonomique (Langlet, 1962).

Une étude sur l'ensemble de l'aire de répartition de l'épinette blanche réalisée par Daubenmire, composée d'échantillons issus de sept populations d'épinette blanche au-delà de l'aire de répartition de l'épinette d'Engelmann, de treize populations au-delà de l'aire de répartition de l'épinette blanche et de treize populations dans la zone de sympatrie, n'a produit aucune preuve à l'appui de la reconnaissance des ségrégations de variétés de P. glauca qui avaient été proposées, « sauf dans la mesure où les essaims hybrides peuvent mériter une

reconnaissance nomenclaturale ». Toutefois, les variétés botaniques qui ont été décrites dans la documentation ont été mentionnées par souci d'exhaustivité.

L'épinette des Black Hills (*Picea glauca* var. *densata* Bailey) dans le Dakota du Sud se caractérise par un feuillage dense vert clair à vert bleuâtre et par une forme de croissance quelque peu compacte (Nienstaedt, 1965b). L'épinette de Porsild (*Picea glauca* var. *porsildii* Raup)[5], à écorce plutôt lisse, mais avec des vésicules de résine semblable à celle du sapin baumier (*Abies balsamea* (L.) Mill.) (Raup, 1947; Farrar, 1995) et un houppier relativement large, se trouve partout sur le territoire du Yukon, dans le Nord de l'Alberta et en Alaska (Little, 1953a; Wright, 1955; Nienstaedt, 1965b). Daubenmire (1974) a souligné que la forme du houppier est « très subjective » et que l'écorce lisse avec des vésicules de résine s'observe également dans l'épinette d'Engelmann.

#### *1.6.2.1 Épinette albertiana*

Le *Picea albertiana* sp. nov. S. Brown de Stewardson Brown (Brown, 1907) n'a jamais obtenu plus qu'une reconnaissance éphémère en tant que nouvelle espèce, mais a reçu par intermittence le statut de variété, p. ex., par Sargent (1922) et Rehder (1940). Toutefois, même si Elwes et Henry (1906-1913) ont également fait référence à l'*albertiana* en tant que variété, ils ont reconnu la possibilité d'une origine hybride. Toutefois, Daubenmire (1974) a indiqué que Brown avait dû choisir « un spécimen des plus remarquables » pour en faire la description. En effet, les recherches ultérieures (p. ex., McKinnon, 1938) n'ont apporté aucune preuve de reconnaissance de l'épinette *albertiana* de Brown à titre d'espèce; il semble maintenant clairement établi que l'*albertiana* ait résulté de l'introgression entre l'épinette blanche et l'épinette d'Engelmann dans la région de chevauchement. L'hybridation introgressive suppose des rétrocroisements répétés des hybrides avec un parent ou les deux (Anderson, 1949). L'appellation *albertiana* à titre de variété ne présente aujourd'hui qu'un intérêt historique[6].

*Picea albertiana* sp. nov. S. Brown, (Brown, 1907) a obscurci l'image taxonomique au cours des premières décennies du 20e siècle. Malgré les « deux mois d'expérience de Brown avec l'arbre ... de la région de Banff, en Alberta, à Field, en Colombie-Britannique », il ne fait guère de doute que la description d'une nouvelle espèce de Brown a dû reposer sur un arbre (« un spécimen des plus remarquables » [Daubenmire, 1974]) issu de l'essaim hybride entre l'épinette blanche et l'épinette d'Engelmann (Wright, 1955; Taylor, 1959). Daubenmire a également mentionné le rapport percutant de McKinnon (1938) selon lequel les nombreux voyages dans les Rocheuses canadiennes qu'ont réalisés McKinnon et son équipe, composée d'A. B. Recknagel, professeur en gestion forestière de la Cornell University et de B. G. Griffith, instructeur en foresterie de l'Université de Colombie-Britannique, n'ont permis de ne trouver aucune trace de l'épinette *albertiana* au cours de l'échantillonnage intense (19,6 km de bande sur cinq zones et 119 ha en deux zones supplémentaires) qu'ils ont effectué dans la vallée du fleuve du haut Fraser. Recknagel (1939) a indiqué que même si on avait toujours supposé que l'épinette d'Engelmann

[5] Note de l'éditeur (Phippen 2022); cette espèce porte désormais le nom « d'épinette d'intérieur (Picea × albertiana S. Brown) », dans le document, on a conservé l'appellation de l'auteur (https://data.canadensys.net/vascan/taxon/22114).

[6] Voir note de l'éditeur ci-dessus.

était l'espèce d'épinette prédominante en Colombie-Britannique septentrionale intérieure, dans ce que l'on appelle le district de Caribou, des études de reconnaissance récentes menées par McKinnon, Griffith et lui-même avaient « définitivement permis de déterminer » que l'épinette blanche, et non l'épinette d'Engelmann, était l'espèce d'épinette dominante le long de la division de Prince Rupert des Chemins de fer nationaux du Canada, entre Prince George et McBride, en Colombie-Britannique, le long de la latitude 54° N entre 120° et 123° de longitude Ouest.

Même si Brown (1907) a indiqué que les cônes de l'épinette *albertiana* étaient plus courts, vastes et sombres que ceux de l'épinette typique *Picea canadensis* (Mill.) B.S.P. [= *Picea glauca*], Horton (1956a) n'a trouvé aucune preuve de cela « ni dans un échantillon de spécimens d'épinette blanche de la région immédiate du spécimen type, ni dans une comparaison approfondie du matériel d'épinette blanche de l'Ouest, de l'Est et de l'Extrême-Nord dans son ensemble ».

### 1.6.3 Cultivar (variété horticole)

La dénomination de la variété cultivée (cultivar) est réglementée par le *Code international pour la nomenclature des plantes cultivées* de 1962. Les noms des cultivars commencent par une majuscule et sont entourés de guillemets simples, alors que les noms des variétés et des formes sont écrits en minuscules sans guillemets (Boom, 1965). Les centaines de variétés horticulturales (den Ouden et Boom 1965; Krüssmann, 1985) ne sont pas présentées ici.

La plupart des complications taxonomiques relatives aux épinettes d'Amérique du Nord se présentent dans les parties occidentales du continent. Les épinettes de l'Est de l'Amérique du Nord présentent quelques problèmes. Le complexe épinette noire/épinette rouge (Morgenstern et Farrar, 1964) provient probablement d'un groupe différent de migration plus ancienne de l'épinette blanche morphologiquement distincte (Wright, 1955). Aucun hybride d'épinette blanche et d'épinette rouge ou de l'inverse n'a été confirmé (Gordon, 1976b).

## 1.7 Hybridation

L'hybridation (croisement entre des populations présentant différents complexes de gènes adaptatifs) est courante dans les populations naturelles de nombreux groupes de plantes ligneuses (Spurr et Barnes, 1980), notamment chez les *Pinaceae* (van Campo-Duplan et Gaussen, 1950). L'hybridation naturelle a souvent lieu dans des zones de contact ou de chevauchement des espèces (Remington, 1968), ainsi que dans les habitats perturbés auxquels aucun parent ne s'est bien adapté (Anderson, 1948, 1949). Une hybridation entre espèces de genre différent, p. ex., entre l'épinette de Sitka et la pruche de l'Ouest (*Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg.), a été signalée (van Campo-Duplan et Gaussen, 1950; Vabre, 1954), mais la documentation ne mentionne aucune liaison intergénérique comportant l'épinette blanche.

### 1.7.1 L'épinette blanche x l'épinette de Sitka

La découverte d'hybridation naturelle entre l'épinette blanche et l'épinette Sitka dans les plantations exotiques au Danemark (Larsen, 1934; Thaarup, 1945; Bornebusch, 1946) a sans doute incité à la recherche d'hybrides dans la zone de chevauchement des aires de répartition. Des hybrides ont ensuite été découverts sur la Péninsule Kenai et à proximité des montagnes Chugach, en Alaska (Little, 1953b; Copes et Beckwith, 1977) et dans les vallées des fleuves

Skeena, Nass et Bulkley à l'ouest du Centre-Nord de la Colombie-Britannique (Roche, 1969; Woods, 1988). Les synonymes de l'hybride sont le *Picea* × *lutzii* Little, *P. glauca* × *sitchensis*, ou l'épinette de Lutz. Il y a de l'hybridation introgressive.

Dans le cas des épinettes blanches et des épinettes de Sitka, une aptitude au croisement moyen supérieure à 50 % est déterminée comme suit :

$$\% \text{ d'aptitude au croisement} = \frac{\text{No des semences entières/cône blanc} \times \text{Sitka}}{\text{No des semences entières/cône blanc} \times \text{blanc,}} \times 100$$

reposant sur 7 ans d'expérimentation, ce qui indique une relation étroite entre les deux épinettes (Fowler, 1987).

Les hybrides Sitka × Engelmann se sont probablement développés dans le Sud-Ouest de la Colombie-Britannique. (Klinka et coll., 1982). L'hybridation pourrait même avoir généré l'épinette *Picea glauca* × *engelmannii* × *sitchensis* (Douglas, 1975; Coupé et coll., 1982; Coates et coll., 1994).

### 1.7.2 L'épinette blanche x l'épinette noire

Des preuves d'hybridation naturelle entre les épinettes blanche et noire, où leur aire de répartition se chevauchent, ont été signalées par Little et Pauley (1958), Larsen (1965, 1989), Roche (1969), Dugle et Bols (1971) et Krajina et coll. (1982). L'origine hybride de l'épinette « Rosendahl » dans le Minnesota décrite par Little et Pauley (1958) a été confirmée par chromatographie par Riemenschneider et Mohn (1975), mais d'autres études (Gordon, 1976b; Parker et McLachlan, 1978) ont mis en doute la possibilité d'hybridation entre l'épinette blanche et l'épinette noire. L'hybridation dans les régions méridionales de leur aire de répartition commune est sans doute rare, au moins en partie, car les fleurs femelles des deux espèces sont rarement réceptives en même temps (Little et Pauley, 1958, Riemenschneider et Mohn, 1975, et Zasada, 1990). Les deux espèces peuvent facilement être séparées par des caractéristiques stables et distinctives. Le phénomène d'hybridation se produit apparemment plus souvent dans les régions septentrionales de leur aire de répartition commune, par exemple au nord du 57° N le long de la route de l'Alaska (Roche, 1969) et le long de la limite forestière septentrionale (Larsen, 1965), ce qui laisse croire à ce que l'on pourrait appeler la « compression saisonnière » pourrait parfois entraîner une réceptivité simultanée. La végétation dans l'écotone forêt-toundra au Lac Ennadai, dans les Territoires du Nord-Ouest, comprend « des formes apparemment intermédiaires entre *Picea mariana* et *P. glauca*… en abondance » (Larsen, 1965). La comparaison de la composition de l'huile présente dans les feuilles de l'épinette de Rosendahl avec celle des deux espèces parentes a montré de nettes différences, ce qui révèle l'origine hybride de l'épinette de Rosendahl (von Rudloff et Holst, 1968). D'autres preuves chromatographiques de l'origine hybride ont été avancées par Riemenschneider et Mohn (1975), mais Gordon (1976 b) est demeuré sceptique sur la possibilité d'un croisement. D'ailleurs, même si les épinettes présentant des caractéristiques superficiellement intermédiaires entre celles des épinettes blanches et noires sont assez courantes dans les zones humides du centre et du nord-ouest de la Colombie-Britannique, Coates et coll. (1994) ont indiqué que ces arbres n'étaient probablement pas des hybrides. L'hybridation naturelle entre ces espèces dans cette zone est supposée rare ou inexistante.

### 1.7.3 Introgression

L'*introgression* ou hybridation *introgressive* est le terme qui s'applique au processus par lequel des hybrides entre espèces distinctes s'entrecroisent. L'introgression fait référence à l'infiltration progressive du germoplasme d'une espèce dans celui d'une autre espèce à la suite d'hybridations et de rétrocroisements répétés, c'est-à-dire du croisement d'un hybride avec l'un de ses parents (Anderson, 1949). Spurr et Barnes (1980) décrivent le processus probable :

« L'introgression se passe vraisemblablement en trois phases : (1) formation initiale des hybrides F1, (2) rétrocroisement avec l'une ou l'autre des espèces parentales et (3) sélection naturelle de certains types de recombinants favorables (Davis et Heywood, 1963). Il s'agit simplement d'un flux génétique entre espèces. Si l'hybridation a lieu entre deux espèces étroitement apparentées, la probabilité de flux génétique est plus élevée que lorsque les espèces ont suffisamment varié pour présenter des patrimoines génétiques bien intégrés, mais différents. Les gènes d'une population seront intégrés dans le patrimoine génétique de l'autre population (quel que soit le rang : espèce, sous-espèce, variété) s'ils améliorent l'harmonie bien intégrée du patrimoine génétique étranger. S'ils ont tendance à perturber l'harmonie, leur fréquence sera réduite; c'est simplement la sélection naturelle en action (Bigelow, 1965). Nous constatons sans surprise des rapports fréquents d'introgression entre les épinettes étroitement apparentées de l'Ouest du Canada... et en particulier entre les épinettes blanches et les épinettes d'Engelmann ». (Nienstaedt et Teich, 1972)

L'introgression a été largement acceptée comme un phénomène représentant une grande partie de la variation trouvée dans certains genres. Toutefois, Spurr et Barnes (1980) ont mentionné que cette acceptation reposait probablement « plus sur la conviction et l'intuition que sur des faits » et que « généralement, l'introgression est supposée ou déduite plutôt que démontré de manière convaincante ». Souvent, la plage de variabilité de l'espèce parentale et l'hybride F1 sont méconnus et il n'existe pas de moyen facile de distinguer les hybrides F1 des rétrocroisements (Dancik et Barnes, 1972) ou rétrocroisements des parents. Les caractéristiques botaniques des populations de plantes ligneuses sont extrêmement variables et avant que l'étendue de l'hybridation et du flux génétique puisse être estimée avec n'importe quel degré de confiance, il est nécessaire de mener des études détaillées sur la variation des parents et des hybrides à l'aide de recueils standardisés et de nombreuses caractéristiques. Toutefois, dans son étude détaillée sur la variation des épinettes noires et rouges, Gordon (1976 b) a trouvé très peu d'introgression et beaucoup moins d'hybridation que ce qui avait été rapporté précédemment.

Néanmoins, il ne fait guère de doute que l'introgression est le facteur clé qui détermine la variation du complexe d'épinette blanche et d'épinette d'Engelmann dans l'Ouest canadien (Li et coll., 1997). Un indice d'hybridité utilisé par Wright (1955), par exemple, a donné des preuves d'introgression étendue entre les épinettes blanches et les épinettes d'Engelmann dans la zone délimitée par les latitudes 51° et 59° N et les longitudes 109° et 124° O. Les analyses des isoenzymes ont confirmé l'hybridation introgressive entre les épinettes blanches et les épinettes de Sitka dans la zone de Skeena en Colombie-Britannique (Copes et Beckwith, 1977).

Dans les essais de provenance à l'échelle de l'aire de répartition menés dans le Nord-Est de l'Amérique du Nord, les populations occidentales ont été dépassées par les populations orientales (Li et coll., 1997).

### 1.7.4 L'épinette blanche x épinette d'Engelmann

L'interaction entre les épinettes blanches et les épinettes d'Engelmann survient là où leur aire de répartition se chevauche, c'est-à-dire dans les vastes zones de Colombie-Britannique, du Montana et du Wyoming; prédominance d'épinettes blanches typiques à des altitudes inférieures à environ 1 500 m et prédominance d'épinettes d'Engelmann typiques à des altitudes supérieures à environ 1 800 m, les deux fusionnant en essaims hybrides introgressifs à des altitudes intermédiaires (Nienstaedt et Zasada, 1990).

La relation taxonomique entre les épinettes blanches et les épinettes d'Engelmann est très étroite (La Roi et Dugle, 1968), même si « les formes pures des épinettes blanches et des épinettes d'Engelmann en Colombie-Britannique sont distinctes sur le plan taxonomique et qu'elles occupent des niches écologiques assez différentes » (Roche, 1969). L'hybridation prend place librement grâce à l'introgression. Daubenmire (1974) a ajouté :

> « Bien que *P. glauca* s'étende des basses terres à la ligne forestière alpine en Alaska, vers le sud, sa présence se limite davantage aux basses altitudes. En revanche, *P. engelmannii* occupe toute son aire de répartition; sa présence est caractéristique de la ceinture forestière subalpine. Toutefois, les prolongements péninsulaires fins suivent des fonds de ravins maintenus frais par le flux descendant d'air froid et d'eau, si bien qu'à l'extrémité inférieure de son étendue totale en altitude, elle chevauchait les variations d'altitude de *P. glauca*. L'hybridation suivie par le rétrocroisement a généré des populations de caractéristiques intermédiaires en matière de physiologie et de morphologie, si bien qu'il y a une forte continuité dans un cline qui s'étend des contreforts, là où P*. glauca* a été peu modifié par l'introgression, à la limite forestière alpine, où *P. engelmannii* existe dans ce qui semble être sa forme quasi pure. »

Dans le Nord de la Colombie-Britannique et de l'Alberta, l'épinette blanche se développe dans sa forme typique, une entité évidente. Autre entité évidente, l'épinette d'Engelmann se présente dans sa forme typique à des altitudes plus élevées dans le sud de ces provinces (Horton, 1959, Taylor, 1959). Le problème de chevauchement entre l'aire de répartition des épinettes blanches et celle des épinettes d'Engelmann a longtemps permis aux taxonomistes de s'entraîner.

Horton (1959) a également commenté la désignation de la forme fine du houppier de *P. albertiana* comme caractéristique : « Dans l'Ouest de l'Alberta, il est possible que les épinettes à houppier étroit et les épinettes à houppier large grandissent ensemble, bien que les premières prédominent. Toutefois, au Nord, dans les Territoires [canadiens], qui se situent bien au-delà de l'aire de répartition de l'épinette d'Engelmann, l'épinette blanche [houppier] est généralement étroite. »

De nombreuses similitudes sont évidentes parmi les populations d'épinettes de l'intérieur des terres de l'Ouest canadien. La vision de Taylor (1959) selon laquelle « même des caractéristiques diagnostiques telles que la longueur moyenne du cône, la forme et les

caractéristiques des écailles ne sont que des extrêmes d'une série d'intermédiaires » lui a permis de conclure que la relation phylogénétique entre les épinettes blanches et les épinettes d'Engelmann était mieux indiquée si on les considérait comme des sous-espèces d'une seule espèce. Hustich (1953) a proposé un amalgame même plus vaste, avec à la fois l'épinette blanche et l'épinette de Norvège en supposant un statut de sous-espèces :

*P. glauca*
ssp. *americana* (= *P. glauca* dans le sens général)
ssp. *abies* (= *P. abies* et *P. obovata*)
var. *europaea* (= *P. abies* de la plupart des auteurs)
var. *obovata* (= *P. obovata* de la plupart des auteurs)

Daubenmire (1974), qui supposait que, dans ce schéma, l'épinette d'Engelmann serait classée comme une sous-espèce ou une variété, a affirmé qu'un « usage enraciné » contrecarrerait toute proposition de révision, quoique « peut-être souhaitable en théorie ».

La reconnaissance des deux espèces, l'épinette blanche et l'épinette d'Engelmann et des essaims hybrides dans la zone de chevauchement, semble maintenant être généralement acceptée. Par conséquent, cette monographie sur l'épinette blanche comprend des renseignements sur l'épinette d'Engelmann et les essaims d'hybrides d'épinette blanche et d'épinette d'Engelmann qui sembleraient contribuer à mieux comprendre l'épinette blanche.

L'indice d'hybridité de Wright (1955) a permis de confirmer l'introgression généralisée supposée entre les épinettes blanches et les épinettes d'Engelmann dans la zone de chevauchement couvrant 8° de latitude et 15° de longitude. Le phénomène génère des arbres qui peuvent varier morphologiquement d'un extrême typique à l'autre extrême typique en passant par tous les intermédiaires. En Colombie-Britannique et en Alberta, le terme « épinette intérieure » s'applique généralement à ce phénomène.

Taylor (1959) a étudié des formes intermédiaires dans la vallée du Haut-Columbia à Banff et dans les zones du lac Cranbrook–Moyie au sud-est de la Colombie-Britannique et de l'Alberta voisine. Il a examiné la variabilité entre chaque arbre des mesures des aiguilles et des cônes prélevés sur environ 70 arbres « sélectionnés de manière aléatoire ». Il n'a trouvé aucune différence notable entre les échantillons prélevés du côté nord des houppiers et ceux du côté sud ni entre les aiguilles des rameaux reproductifs et celles des rameaux végétatifs. La longueur moyenne des aiguilles était de 13,5 mm ± 2 mm, avec des coefficients de variabilité allant d'environ 11 à 20. La longueur des aiguilles variait considérablement sur le même arbre. Les dimensions des cônes, cependant, étaient moins variables; le diamètre moyen était de 13,5 mm avec un écart-type légèrement supérieur à 1 mm et des coefficients de variabilité de 6 à 10. Les longueurs des cônes étaient en moyenne de l'ordre d'environ 42 mm ± 3,5 mm et des coefficients de variabilité similaires à ceux de la longueur du cône. L'écaille du cône s'est avérée être la différence la plus évidente entre les épinettes blanches et les épinettes d'Engelmann. Taylor décrit les écailles de l'épinette blanche comme obovales-triangulaires, quelque peu raides et avec des marges entières, avec un sommet arrondi ou quelque peu aplati. Les écailles de l'épinette d'Engelmann ont été décrites comme minces et quelque peu papyracées et cunéiformes, avec des marges ondulées à érodées (comme si elles étaient rongées), et

généralement érodées à tronquées au sommet. Il a inséré trois classes d'intermédiaires entre ces extrêmes (Taylor, 1959).

La longueur des aiguilles ne différait pas considérablement entre les arbres classés par type de cône, mais « les aiguilles de l'épinette d'Engelmann avaient tendance à être droites et minces, acuminées et quelque peu carrées en coupe transversale, tandis que celles de l'épinette blanche étaient plus fermes, souvent incurvées et arrondies au sommet, tendant à être aplaties du côté dorso-ventral ou en section triangulaire » (Taylor, 1959). Les aiguilles ayant ces caractéristiques dans d'autres combinaisons ont été classées d'« intermédiaires ».

Taylor (1959, tableau 3) a également étudié l'indument des rameaux. Il a découvert que chacun des cinq types de cônes pouvait se développer sur les arbres à rameaux pubescents, mais dans le cas des cônes de l'épinette blanche, ils se sont développés autant sur des rameaux glabres que pubescents.

À l'aide de l'indice d'hybridité, Wright (1955) a trouvé une preuve d'introgression entre les latitudes 51° et 58° N et les longitudes 109° et 124° O. En Alberta, Horton (1956a) a constaté que seules la forme de l'écaille du cône et la nature de l'indument de la plantule (duvet ou pubescence) constituaient des caractéristiques diagnostiques fiables de distinction des deux espèces. Horton a mentionné que ces différences ne justifiaient pas de séparer l'espèce. De même, Taylor (1959) considérait que les épinettes blanches et les épinettes d'Engelmann étaient des sous-espèces au sein d'une seule espèce très variable. Certes, il n'y a pas de discontinuité entre les épinettes blanches typiques à basse altitude et l'épinette d'Engelmann typique à haute altitude, la variation est graduelle et continue (Roche, 1969; Daubenmire, 1974).

C'est la morphologie de l'écaille du cône qui sert le mieux à distinguer l'épinette blanche de l'épinette d'Engelmann (Horton, 1956a, 1959; Taylor, 1959). La forme, la marge, la texture, le degré de rugosité à l'état humide et la phyllotaxie ont été examinés, mais Daubenmire (1974) a constaté que la base de séparation la plus formelle était la quantité d'écailles qui s'étendait au-delà de l'aile des graines. La quantification de ces caractéristiques permettant de juger du degré d'hybridité sur le terrain est impraticable, mais la quantité d'écailles dépassant l'aile de la graine (« partie libre de l'écaille ») est à la fois facile à mesurer et très fiable (Daubenmire, 1974).

On a déterminé « la partie libre de l'écaille » ainsi que le « pourcentage de partie libre de l'écaille » à partir d'une écaille retirée du milieu de cônes modaux imbibés d'eau et pressés à plat. La longueur et la largeur de l'écaille ont été mesurées et le rapport longueur-largeur calculé. La distance entre l'empreinte de l'aile de graine (sans tenir compte du halo décoloré qui entoure souvent l'empreinte réelle) et la pointe de l'écaille du cône a été exprimée en pourcentage de la longueur totale de l'écaille. Les caractéristiques de terrain les plus faciles à utiliser, soit la longueur absolue de la partie libre de l'écaille, pouvant être obtenues à partir d'un cône ouvert même sans découpe se sont avérées 99 % fiables par Daubenmire (1974); ainsi a-t-il caractérisé les espèces pures :

| *Épinette blanche* | *Épinette d'Engelmann* |
|---|---|
| Les brindilles sont habituellement glabres; les aiguilles mesurent jusqu'à 25 mm de long; les cônes ovulifères mesurent jusqu'à 79 mm de long, leur phyllotaxie est presque toujours de 3 à 5, jamais de 5 à 8; les écailles ovulifères mesurent 16,9 mm de long et 13,3 mm de large, 0,91 à 1,74 fois plus long que large, l'écaille s'étendant au-delà de l'aile de la graine de 0,4 à 3,0 mm. | Les brindilles sont habituellement pubescentes; les aiguilles mesurent jusqu'à 50 mm de long; les cônes ovulifères mesurent jusqu'à 79 mm de long, leur phyllotaxie varie, mais souvent de 5 à 8; les écailles ovulifères mesurent 21,0 mm de long et 16,3 mm de large, 0,86 à 2,32 fois plus long que large, l'écaille s'étendant au-delà de l'aile de la graine de 2,7 à 8,6 mm. |

La description de la différence entre l'épinette blanche et l'épinette d'Engelmann est suffisamment claire pour corroborer l'idée que leur relation phylogénétique est celle d'espèces distinctes, notamment si l'on tient compte des données probantes du Pléistocène et de l'Holocène. Alors que les différences entre l'épinette blanche et l'épinette d'Engelmann ne sont pas suffisamment importantes pour invalider la vision de Taylor (1959) selon laquelle il est préférable de les considérer comme des sous-espèces d'une seule espèce, l'existence des deux espèces semble à présent être généralement acceptée.

### 1.7.5 L'épinette blanche x l'épinette d'Engelmann x l'épinette de Sitka

De l'hybridation se produit entre le complexe épinette blanche et d'Engelmann et l'épinette de Sitka, là où leur aire de répartition se chevauche dans le Nord-Ouest de la Colombie-Britannique le long des vallées fluviales, en particulier celles des fleuves Nass et Skeena (Coates et coll., 1994; Coates, 2000). La situation est clairement illustrée par une carte présentée par Coates (2000), modifiée par Krajina et coll. (1982). Dans l'aire de transition de Skeena–Nass, là où la plupart des épinettes semblent constituer un hybride entre l'épinette blanche, l'épinette de Sitka et parfois l'épinette d'Engelmann, toutes les épinettes sont communément appelées « épinettes hybrides » (LePage [7], 2001, communication personnelle)

### 1.8 Hybrides artificiels

La vérification de l'hybridité de certains hybrides ayant l'épinette blanche comme parent femelle est moins difficile que beaucoup d'autres; par exemple, la combinaison épinette blanche x épinette Yezo présente une ou deux rangées stomatiques incomplètes sur la face inférieure des aiguilles et cinq ou six rangées sur la face supérieure, tandis que le parent femelle présente normalement trois ou quatre rangées sur toutes les surfaces et le parent mâle n'a pas de stomates sur la surface inférieure. La vérification d'hybridation est souvent beaucoup plus difficile.

L'épinette blanche a été croisée artificiellement avec succès avec l'épinette du Colorado (*Picea pungens* Engelm.), (Farrar, 1995) l'épinette Schrenk's, l'épinette Koyama's (*Picea koyamai* Shirasawa) et l'épinette Yezo, et plus faiblement avec l'épicéa de Chine (*Picea. asperata* Masters), l'épicéa de Serbie (*Picea. omorika* (Pančić) Purk.) (Farrar, 1995) et l'épinette de Norvège (Fowler, 1966; Santamour, 1967; Ogilvie, 1972). Au cours de la période allant de 1946 à 1963, alors que le Genetics Project (projet de génétique) de l'USDA Forest Service's Northeastern Forest Experiment Station (station d'expérimentation forestière du Nord-Est du service forestier de l'USDA du ministère de l'Agriculture des États-Unis) était localisé au Morris

[7] P. LePage, Research Silviculturist, B.C. Ministry of Forests.

Arboretum à Philadelphia, en Pennsylvanie, les nombreux hybrides d'épinettes produits par Wright (1955) comprenaient des croisements d'épinette blanche comme parent femelle avec les épinettes *engelmannii*, *jezoensis*, *koyamai* et *pungens*. L'hybride épinette blanche × épinette d'Engelmann a présenté de la pubescence des branches du parent mâle, en particulier sur ou près des stérigmates. Par ailleurs, plusieurs caractéristiques de l'épinette du Colorado, comme les aiguilles pointues, les bourgeons aigus, les écailles lâches des bourgeons et l'absence d'odeur de mouffette, ont été exprimées dans les hybrides épinette blanche × épinette du Colorado (Santamour, 1967).

Sur les six croisements entre espèces tentés par Fowler (1966), seul le croisement épinette Schrenk's × épinette blanche a été satisfaisant. Les cinq arbres utilisés comme parents femelles ont produit des graines viables après la pollinisation avec l'épinette blanche, mais le succès de ce croisement a été très différent parmi les cinq parents, un seul pouvant être considéré comme modérément compatible, avec 27,6 graines viables par cône.

L'hybride épinette Schrenk's × épinette blanche a été décrit par Fowler (1966). À six semaines, les semis de l'hybride épinette Schrenk's × l'épinette blanche ont présenté des hypocotyles rouges (Munsell Color Chart 2.5R 4/6), semblables à ceux de l'épinette blanche (2,5 R 4/8), mais différents des hypocotyles jaunes (5,0 Y 7/8) de l'épinette Schrenk's, le parent femelle. Les hypocotyles hybrides se sont estompés en un jaune-rouge jaunâtre (7.5 YR 6/6) à environ 8 à 10 semaines. Les hybrides ont été similaires au parent femelle en ce qui concerne la longueur des cotylédons et étaient légèrement incurvés vers le haut, c'est-à-dire d'apparence intermédiaire entre les cotylédons fortement incurvés vers le haut de l'épinette Schrenk's et les cotylédons horizontaux presque aplatis de l'épinette blanche. Aucune différence nette n'a été constatée dans le nombre de cotylédons entre les hybrides et les parents. Les dernières plantules de semis de l'épinette blanche ont été fortement orthotropes (tendant à former un axe vertical), celles de l'épinette Schrenk's plagiotropes (avec des plantules tendant à se positionner perpendiculairement aux rayons lumineux) et les hybrides intermédiaires. Par rapport à la hauteur totale à 9, 15, 18 et 22 semaines, la hauteur des hybrides a été nettement supérieure à l'un ou l'autre des parents.

Même si l'épinette Schrenk's a été confinée aux montagnes Ala-Tau et Thian Shan du Turkestan, en Asie centrale, Fowler (1966) a estimé qu'elle était « assez étroitement liée » à l'épinette blanche.

Des croisements trihybrides comprenant l'épinette de Lutz ont été réalisés avec l'épicéa de Glehn (*Picea glehnii* (F. Schmidt) Mast.) (2 %), l'épicéa de Likiang (*Picea likiangensis* (Franch.) Pritz.) (1 %), l'épicéa de Serbie (6 %), l'épinette rouge (0,04 %), ainsi qu'avec l'épinette noire (0,04 %) (Gordon 1988). Le croisement de la descendance de l'épinette de Rosendahl a été satisfaisant avec l'épinette rouge (1 %), et, en fonction du parent, le rétrocroisement a été mauvais avec l'épinette blanche (0,08%), mais satisfaisant avec un arbre d'épinette noire (10 %).

L'échec du rétrocroisement entre l'épinette de Lutz et l'épinette de Sitka (Gordon 1988) a permis de donner un plus grand crédit à l'affirmation de Gordon (1984) selon laquelle le

rétrocroisement avec plusieurs hybrides d'épinettes s'était révélé beaucoup moins efficace que prévu.

### 1.9 Études de population

La variation génétique au sein des populations a été estimée par morphométrie et biochimie. Des essais de descendance ou de provenance dans lesquels les descendants d'arbres ont été séparés ont généralement permis de démontrer qu'il y avait eu beaucoup de variation au sein des populations par rapport à la variation entre les populations, y compris le complexe épinette blanche–épinette d'Engelmann (Kiss, 1986) et l'épinette blanche au Québec (Corriveau et coll., 1986).

#### 1.9.1 Séparation morphologique des espèces d'épinettes

Les caractéristiques de l'écaille des cônes, en particulier le rapport longueur largeur, la longueur de la partie libre de l'écaille (distance entre l'empreinte de l'aile de la graine et de la pointe de l'écaille) et le pourcentage de la partie libre de l'écaille (longueur de l'écaille libre exprimée en pourcentage de la longueur totale de l'écaille), découverts par Douglas (1975, cité par Coates et coll. 1994) se sont révélées être les caractéristiques les plus utiles pour distinguer les épinettes en Colombie-Britannique. Les mesures de Douglas concordent étroitement avec celles prises par Daubenmire (1974) dans des échantillons provenant de toute l'aire de répartition de l'espèce.

Douglas a conçu une clé taxonomique de détermination des espèces *Picea* et de leurs hybrides en Colombie-Britannique, dont le résumé, publié par Coupé et coll. (1982), est présenté dans Coates et coll. (1994).

Il convient de prélever des échantillons d'écailles au milieu de chacun des dix cônes issus d'au moins cinq arbres individuels d'une population, puis de calculer une moyenne (Coupé et coll., 1982).

Dans le cas des arbres dépourvus de cônes, d'autres caractéristiques sont nécessaires à la différenciation des espèces et de leurs hybrides. Yeh et Arnott (1986) ont découvert sur des semis cultivés en pépinière en fonction de différentes durées du jour que la dentelure des aiguilles et la configuration des bourgeons terminaux étaient les caractéristiques les plus fiables pour distinguer les lots de semences de l'épinette blanche, de l'épinette de Sitka et de leurs hybrides dans le Nord-Ouest de la Colombie-Britannique. Les hybrides présentant peu ou pas de dentelures d'aiguille ont été assimilés avec l'épinette de Sitka et ceux avec un degré élevé de dentelures ont été assimilés avec l'épinette blanche.

Woods (1988) a réussi à catégoriser les lots de semences comme appartenant à l'épinette de Sitka, à l'épinette intérieure ou aux hybrides en comparant les rendements de croissance des semis en récipient qu'il a exposés à une durée du jour prolongée (régime de l'épinette intérieure) avec ceux qui ne reçoivent pas de lumière supplémentaire (régime de l'épinette de Sitka). Les semis de l'épinette de Sitka cultivés dans des conditions de photopériode prolongée ont eu tendance à devenir excessivement grands, tandis que ceux de l'épinette intérieure cultivés sans cette condition de photopériode prolongée ont bourgeonné tôt et n'ont pas atteint la taille cible. Les lots de semences hybrides ont affiché des comportements

intermédiaires, mais ont eu tendance à donner de meilleurs résultats avec le régime de l'épinette de Sitka (Coates et coll., 1994).

Jeffers (1974) a créé une clé d'identification des semis d'épinette à partir de leur morphologie aux États-Unis.

### 1.9.2 Séparation des espèces d'épinette par chimiosystématique

Ces derniers temps, on a de plus en plus utilisé des méthodes biochimiques, comme les analyses des terpènes et des isoenzymes pour distinguer les espèces et leurs hybrides. L'analyse des isoenzymes (isozymes) est devenue un outil indispensable pour mener des études génétiques portant sur les relations entre les espèces et entre les peuplements. Ce type d'analyse devient de plus en plus en usage dans la détermination de lots de semences (Coates et coll., 1994).

Alors que les caractéristiques morphologiques sont déterminées par de nombreux gènes souvent très influencés par les variations environnementales — chaque gène pouvant produire plusieurs effets différents —, les terpènes et les isozymes sont déterminés par relativement peu de gènes et ne sont pas beaucoup influencés par les conditions environnementales. El-Kassaby et White (1985) ont publié une bibliographie annotée des travaux sur l'analyse et l'identification des isozymes et sur leur utilité dans l'étude de la variabilité génétique.

Ogilvie et von Rudloff (1968) ont étudié la variation entre les épinettes le long d'un gradient altitudinal près du fleuve Bow, en Alberta à l'aide de l'analyse des terpènes d'aiguilles. Les terpènes étaient différents entre l'épinette blanche et l'épinette d'Engelmann et il y avait un gradient altitudinal de formes intermédiaires de ces espèces. Avec les épinettes bleues (du Colorado) et les épinettes d'Engelmann, les monoterpènes des arbres mûrs ont été au moins plus utiles que ceux des semis pour l'identification (Schaefer et Hanover, 1986).

L'existence de l'hybridation introgressive entre l'épinette blanche et l'épinette de Sitka dans la région de Skeena a été confirmée par des études d'isozymes (Copes et Beckwith, 1977; Yeh et Arnott, 1986). Mitton et Andalora (1981) n'ont trouvé aucune preuve d'hybridation entre l'épinette d'Engelmann et l'épinette du Colorado dans les Rocheuses.

On a utilisé des études d'isozymes afin d'établir l'identité de lots de semences en Alberta et en Colombie-Britannique (King et Dancik, 1983; King et coll., 1984; Yeh et Arnott, 1986). La classification des lots de semences présentée par Yeh et Arnott (1986) a été suffisamment différente de celle du ministère des Forêts de Colombie-Britannique pour qu'elle soulève des questions sur l'exactitude des critères que la province a employés pour classer les lots de semences d'épinettes hybrides.

Il est simple et peu coûteux d'effectuer du dépistage de masse et de l'identification à l'aide de terpènes et d'isoenzymes; tandis que l'identification initiale des espèces des peuplements est plus facile à réaliser avec les méthodes taxonomiques traditionnelles basées sur la morphologie, le recours aux analyses biochimiques sert à clarifier les relations lorsque l'identification morphologique conduit à des ambiguïtés (Copes et Beckwith, 1977; Schaefer et Hanover, 1986; Yeh et Arnott, 1986).

### 1.9.3 Variation génétique, structure et évolution des populations de l'épinette d'Engelmann, de l'épinette blanche et de leur complexe hybride naturel en Alberta

Rajora et Dancik (2000) ont étudié la variation génétique, la structure et l'évolution de douze populations d'épinettes d'Englemann putatives, d'épinettes blanches, d'hybrides naturels d'épinettes d'Engelmann, d'épinettes blanches provenant des zones sympatriques et de deux populations d'épinettes blanches des zones allopatriques en Alberta au moyen de 23 loci d'alloenzymes qui détiennent le code génétique de 13 enzymes dans l'aiguille. La plupart des allèles s'étaient répandus, mais on a découvert des allèles uniques dans 9 populations sur 14. Aucun allèle spécifique aux espèces n'a été observé. Cependant, des différences de fréquence allélique ont été observées entre les populations putatives d'épinettes d'Engelmann et d'épinettes blanches sur un certain nombre de loci. Les fréquences de 13 allèles ont montré une corrélation importante avec l'altitude, celles de 11 allèles, une corrélation avec la latitude, et celles de 3 allèles une corrélation avec la longitude. En moyenne, 66,2 % (99 % du critère) des loci ont été polymorphiques, le nombre d'allèles par locus s'est élevé à 1,88, le nombre d'allèles par locus polymorphique a été de 2,88 et les hétérozygoties observées et attendues ont été respectivement de 0,063 et de 0,184. La variabilité génétique des populations d'épinettes blanches allopatriques, d'épinettes d'Engelmann putatives, d'épinettes blanches sympatriques et des populations d'hybrides a été quasi comparable. L'indice de fixation moyen a été de 0,123 dans le cas des populations totales. Les fonctions canoniques discriminantes ont séparé quatre populations d'épinettes d'Engelmann de la cinquième population d'épinettes d'Engelmann putative, des populations d'épinettes blanches allopatriques et sympatriques et d'hybrides putatifs sympatriques. Une analyse typologique des distances génétiques a généralement séparé les populations d'épinettes blanches allopatriques et sympatriques des populations d'épinettes d'Engelmann putatives et des hybrides. La classification hiérarchique en arbre de Wagner a produit deux branches principales à partir de 14 populations: une branche composée de deux populations d'épinettes blanches allopatriques, de deux populations sympatriques et d'une population hybride putative; une autre branche constituée des neuf populations d'épinettes restantes représentant l'épinette d'Engelmann putative, les hybrides putatifs et l'épinette blanche sympatrique Les hybrides putatifs ont affiché des distances inférieures à l'épinette blanche selon l'analyse canonique discriminante, alors qu'ils ont affiché des distances inférieures à l'épinette d'Engelmann putative selon l'analyse de distance génétique. Rajora et Dancik (2000), mentionnant que les identités génétiques alloenzymes s'étaient montré élevées entre l'épinette d'Engelmann putative et l'épinette blanche, et que la différenciation d'allèle était liée à l'altitude en Alberta, ont suggéré, comme Horton (1956 a) et Taylor (1959) l'avaient fait avant lui, qu'il serait préférable de considérer l'épinette d'Engelmann comme une sous-espèce de l'épinette blanche, l'épinette blanche étant *Picea glauc*a ssp. *glauca* et l'épinette Engelmann *Picea glauca* ssp. *engelmannii*.

Comme l'ont résumé Boyle et Yeh (1988) d'après la documentation, la variation d'isozyme, reflétant la diversité entre les populations et au sein d'une même population, s'est révélée de modérée à élevée dans le cas de la plupart des espèces. On a observé 51 % de loci polymorphiques chez l'épinette de Sitka et près de 92 % chez l'épinette noire et chez l'épinette

de Norvège. Cheliak et Pitel (1984) ont observé 85,7 % de loci polymorphiques chez l'épinette blanche et Yeh et Arnott (1986) en ont observé 83,4 %.

### 1.9.4 Provenance

Les termes *provenance*, *source géographique* et *origine géographique* désignent l'aire géographique d'origine occupée par les arbres qui fournissent des semences ou d'autres propagules et, par extension, la provenance des semences ou des propagules eux-mêmes (Callaham, 1964; Jones et Burley, 1973).

La documentation sur les plantes ligneuses abonde en références qui portent sur les différences de caractéristiques morphologiques et physiologiques d'origine génétique. Une grande partie de l'information provient des essais de provenances qui servent à sélectionner les provenances adaptées aux sites où les semis seront plantés (Spurr et Barnes, 1980). On a observé des capacités d'adaptation majeures, principalement le long de gradients latitudinaux et altitudinaux, avec des différences génétiques exprimées par des caractéristiques aussi diverses que la croissance en hauteur, la couleur du feuillage, la teneur en matière sèche des semis, la forme de la tige, l'enracinement, la résistance aux attaques d'insectes, la fécondité, la longueur des trachéides ainsi que la phénologie. Une variation clinale est évidente dans le cas de la plupart de ces caractéristiques. Les parties d'un cline, appelées parfois *écotypes* ou *variétés*, peuvent servir de base pour sélectionner des zones de peuplement semencier, mais l'utilisation de « variétés » à cet égard, même si elle est pratique, peut donner une impression injustifiée d'uniformité au sein du groupe désigné (Spurr et Barnes, 1980); en tout état de cause, le terme *variété* est contraire à la définition approuvée par le *Code International de Nomenclature Botanique*. Langlet (1962) a observé de manière acerbe : « En ce qui concerne l'étude des provenances, l'étude de variabilité écologique entre espèces, la relation entre cette variabilité et l'influence de l'environnement de même que la capacité des différentes populations à se « transférer » dans un environnement qui leur est étranger, on voit qu'il est inutile et déroutant de voir les espèces sillonnées par une jungle de paroles creuses de sous-espèce taxonomique. Il suffit d'indiquer le lieu d'origine. »

La détermination des normes et modèles génécologiques de variation entre populations et au sein d'une même population est essentielle autant pour la bonne gestion génétique des semences réalisée dans le respect de la conservation de la diversité génétique existante que pour le développement et le déploiement de populations améliorées par la sélection (Yeatman, 1990).

Les provenances d'épinettes blanches ont largement différé en matière de croissance et de survie lors d'essais effectués sur un large éventail de zones au Canada et aux États-Unis, mais, comme l'a montré Dhir (1976), les rendements dépendent fortement de la zone elle-même. Dhir a testé 49 descendances d'épinette blanche à pollinisation libre provenant de huit peuplements de la vallée supérieure de l'Outaouais sur trois zones à moins de 16 km l'une de l'autre; il a découvert une quasi double différence entre les meilleures et les pires croissances en hauteur et survies sur 10 ans (6 ans après la plantation). L'influence dominante de la zone sur le rendement de la descendance s'est révélée très variable d'une zone à l'autre.

Les premiers essais de provenance établis depuis la fin des années 1950 jusqu'au milieu des années 1960 ont permis de déterminer des sources de semences très productives au sud-est de l'Ontario, notamment à Beachburg (45,7° N, 76,8° O) et à Peterborough (44,1° N, 78,0° O) (Nienstaedt 1969, Teich 1973b, Teich et coll. 1975, Khalil 1974b). Certaines de ces provenances ont affiché un bon rendement, même éloignées de leur source. Par exemple, dans trois expériences réalisées en Nouvelle-Écosse, les provenances de la vallée de l'Outaouais ont occupé le premier rang à 5 ans (Morgenstern et coll. 1988), mais ont moins bien réussi à Terre-Neuve (Hall 1986). Toutefois, dans les essais réalisés dans cette province portant sur 31 provenances d'épinettes blanches, les résultats 25 ans après la plantation des semences plantées en tant que stock 2 + 2, les provinces de la vallée de l'Outaouais et du Québec ont été systématiquement supérieures à d'autres plantations effectuées sur des sites allant du Nouveau-Brunswick au nord-est de l'Ontario et au sud du Michigan (Hall, 1986).

Les provenances du Sud-Est de l'Ontario ont affiché de bons rendements, notamment dans les essais régionaux réalisés dans les États des Grands Lacs et dans l'Est du Canada (Nienstaedt, 1969; Teich, 1970b; Hall, 1986). En Colombie-Britannique les provenances à croissance rapide qui se sont révélées performantes dans une diversité de milieux ont été repérées dans la « zone de transition de la ceinture humide », qui s'étend de l'est du lac Williams Lake vers le sud en direction du lac Shuswap. La provenance de l'Île-Birch est l'une des provenances supérieures qui semblent avoir toutes les chances de créer de vastes plantations prometteuses en Colombie-Britannique intérieure, au sud de la latitude 55° N (Lester et coll., 1990). Les essais réalisés dans la pépinière Dryden, au nord-ouest de l'Ontario, ont porté sur la croissance en hauteur de l'épinette blanche sur 3 ans provenant d'une collecte de semences de 74 sources (dont Beachburg) effectuée dans le Sud du Manitoba à l'est de l'Ontario, de même que d'une collecte de semences provenant de l'Île-Birch incluant la Colombie-Britannique (Skeates et Irving, 1988). Les provenances de l'Île-Birch et de Beachburg ont poussé le plus dans l'essai, atteignant des hauteurs moyennes de 134 et 114 % par rapport à celles des provenances locales. Au cours d'essais plus anciens réalisés en Ontario, le rendement de ces arbres d'origine différente s'est avéré fortement associé à leur rendement au début de la plantation (Murray et Skeates, 1985).

Des études effectuées à l'échelle régionale et à l'échelle de l'aire de répartition ont ensuite été réalisées (Ying, 1980; Murray and Cheliak, 1985). Des essais de provenance de l'épinette blanche ont été effectués entre 1958 et 1987 sur 49,1 hectares au Canada (Ying et Morgenstern, 1988).

Des données probantes issues de la chimiosystématique, de la morphologie du cône et de la phénologie de la semence font état d'une division est-ouest majeure de la chaîne à environ 95° O, ce qui concorde avec l'hypothèse de l'existence d'un refuge glaciaire au Yukon et dans les Appalaches (Ying et Morgenstern, 1988). La variation dans chaque division est clinale le long des gradients latitudinaux (Nienstaedt et Teich, 1972). L'échantillonnage hiérarchique dans des zones géographiques limitées a présenté une forte variation entre les arbres et une faible variation de croissance d'un peuplement à l'autre (Dhir, 1976), de phénologie des semences (Pollard et Ying, 1979a, b) et de morphologie des cônes (Khalil, 1975).

On a constaté que les provenances d'épinette blanche étaient hétérogènes par rapport à un nombre considérable de caractéristiques génétiquement déterminées, y compris le taux de croissance en hauteur (Holst, 1960, 1962a; Genys, 1965; Nienstaedt, 1969), la densité du bois (Holst, 1960, 1962a), l'angle de la branche (Holst 1962a), le comportement par rapport à la concentration en ions calcium du sol (Farrar et Nicholson, 1967, Cunningham, 1971), les seuils de température de germination (Fraser, 1971), le volume nucléaire et le contenu ADN (Mergen and Thielges, 1967; Miksche, 1968), ainsi que les caractéristiques des aiguilles, des branches et des bourgeons (Nienstaedt et Teich, 1972).

Des différences très nettes entre les provenances ont été découvertes dans un essai de provenance de 25 ans sur la productivité de la masse sèche et sur la variation de la densité du bois (Corriveau et coll., 1988). En ce qui concerne la variation totale de la densité du bois, 20 % ont été attribuables à la provenance, tandis que 80 % ont été attribuables à la variation entre les arbres au sein même des provenances et à l'erreur expérimentale. Ces résultats ont été corroborés par une deuxième étude menée dans des forêts naturelles. Aucune tendance géographique de la densité du bois n'a été remarquée dans la partie échantillonnée de l'aire de répartition naturelle de l'épinette blanche au Québec, mais on a observé que les provenances de certaines régions produisaient un bois de densité plus élevée que la moyenne. Du bois de forte densité a aussi caractérisé plusieurs populations à croissance rapide. On pourrait s'attendre à des gains considérables dans la production de la masse sèche en sélectionnant des populations à croissance rapide, puis en sélectionnant au sein même de ces populations des arbres qui produisent du bois de densité supérieure à la moyenne.

Sur les 36 caractéristiques mesurées sur des semis d'épinette blanche issus de 28 provenances à l'échelle de l'aire de répartition, seules 4 n'ont montré aucune variation nette (principalement $P < 0,01$) entre les provenances (Nienstaedt et Teich, 1972). Les modèles de variation mettent en lumière la présence de tendances clinales et des réactions d'adaptation aux pressions de la sélection imposées par la variation des régimes de précipitation, de photopériode et de température (Farmer et coll., 1983). Les provenances locales ne sont pas forcément les plus productives (Holst, 1969; Teich, 1969), mais en l'absence d'information fiable sur les semis de provenance non locale, les semis locaux des phénotypes souhaitables sont recommandés (Jeffers, 1968; Holst et Teich, 1969; Roche et coll., 1969).

Une analyse des données de hauteur sur 10 ans réalisée dans le cadre des essais de descendance de l'épinette blanche de l'unité de sélection d'East Kootenay et de Prince Rupert (Kiss, 1988) a permis de confirmer les résultats obtenus dans les essais de l'unité de sélection de Prince George (Kiss 1986) en Colombie-Britannique. Les principales conclusions de l'unité de sélection de Prince George se résument comme suit :

1. Les différences de taille et de survie entre les familles ont été considérables. La taille moyenne des 25 % (44) des familles les plus performantes a été de 10,7 % supérieure à la moyenne de tous les descendants, ce qui peut être considéré comme un gain réalisé. La différence de survie entre les familles les plus performantes et les moins performantes (25 %) a été de 5,8 %, une différence considérable compte tenu du taux de survie global élevé de 93 %.

2. En ce qui concerne la croissance en hauteur, l'héritabilité des familles a été de 0,68 ± 0,40, alors que l'héritabilité individuelle a été de 0,26 ± 0,19.
3. Les familles les plus et les moins performantes ont pu être détectées à un âge précoce. Plus de 80 % des familles reconnues comme faisant partie à 3 ans des 25 % supérieurs étaient toujours dans le même groupe à 10 ans. La corrélation entre la taille des familles à 3 et à 10 ans correspondait à la valeur r = 0,846 6.
4. Les interactions génotype-milieu n'ont pas été significatives.

Dans l'unité de Prince Rupert, le gain réalisé grâce au recours des 25 % des familles les plus performantes a été de 8 %. Dans l'unité d'East Kootenay, le gain réalisé a été de 16 % (Kiss, 1988). Comme dans l'unité de Prince George, la plupart des facteurs de combinaison généraux satisfaisants ont pu être définis à l'âge de la plantation de 3 ans (6 ans à partir de la graine); les interactions génotype-milieu se sont révélées faibles.

Aux États-Unis, l'expression *origine des graines* est souvent utilisée comme un synonyme de *provenance* (Schopmeyer, 1974, p.867), mais il peut se révéler coûteux de ne pas reconnaître la différence entre provenance et *origine des graines* (Zobel et Talbert, 1984). On doit employer les termes *origine des graines* ou *source de graines* pour désigner le lieu de collecte d'un lot de semences, par opposition à la zone géographique d'origine.

### 1.9.5 Race

La race géographique est une subdivision d'une espèce composée d'arbres génétiquement similaires, apparentés à une ascendance commune et occupant un territoire particulier auquel elle s'est adaptée par sélection naturelle (Wakeley, 1959, cité par Zobel et Talbert, 1984). La race désigne une variation au sein même d'une espèce qui a évolué naturellement dans les différentes parties de son aire de répartition naturelle sous l'influence des différences dans la latitude, l'altitude, les précipitations ou toute autre variation induite par le milieu entraînant des conséquences sur la température, l'humidité, le sol ou la durée du jour (Holzer, 1965). La variation raciale se manifeste au sein de populations qui se sont développées lorsqu'elles ont grandi ensemble dans un milieu uniforme.

Zobel et Talbert (1984) ont également fait une mise en garde contre l'utilisation du terme « race » pour signifier autre chose que la provenance. Ils pensent que l'usage des cooccurrences comme *race altitudinale, race climatique, race physiologique, race physiographique* et *race édaphique* laisse croire à tort à une cause singulière de variation.

### 1.9.6 Population naturelle

Il s'agit d'une population d'arbres qui, par sélection naturelle, s'est adaptée à un milieu spécifique dans lequel elle a été introduite et non parce que c'est son lieu d'origine. Le concept est important par rapport à l'utilisation de provenances en dehors de leur milieu d'origine. La régénération dans ce nouveau milieu émerge de graines ou d'autres propagules d'arbres introduits qui y ont été performantes. Plus il y aura eu une succession de générations et de sélection, mieux développée sera la population naturelle. Selon Zobel et Talbert (1984), « Le groupe d'individus qui s'adapte le mieux au regard de la croissance et d'une forme souhaitée est désigné collectivement de *population naturelle*. »

### 1.9.7 Écotype

Un *écotype* est un groupe de plantes de génotype similaire qui occupe une niche écologique spécifique. Les écotypes édaphiques se développent chez l'épinette blanche dans l'Est du Canada (Murray et Skeates, 1985). L'existence d'écotypes calcaires a été démontré à la fois en laboratoire (Farrar et Nicholson, 1967) et sur le terrain (Teich et Holst, 1974). Les provenances d'épinette blanche issues de sols de roche mère calcaire et granitique puis plantées sur des sols calcaires et granitiques étaient plus hautes 15 ans après avoir été plantées sur des sols compatibles avec leur provenance que lorsqu'elles avaient été plantées sur des sols différents de leur lieu d'origine. Sur le site calcaire, les provenances calcaires se sont révélées 10 % plus hautes que les provenances granitiques; sur le site granitique, les provenances granitiques se sont révélées 9 % plus hautes que les provenances calcaires. Cette interaction sol-plante s'est montrée forte ($P < 0,001$) et la croissance supérieure des provenances calcaires sur le sol calcaire et de provenances granitiques sur le sol granitique confirme l'hypothèse selon laquelle il existerait des écotypes calcaires d'épinette blanche (Teich et Holst, 1974).

### 1.9.8 Cline

Un cline représente un gradient d'une caractéristique mesurable (Huxley, 1938), notamment associé à un gradient du milieu. Chaque cline est fondé sur une seule caractéristique et il peut y avoir plusieurs clines différents au sein d'une population donnée. Zobel et Talbert (1984) ont présenté un tableau qui compare clines et écotypes.

## 2. GÉOGRAPHIE BOTANIQUE

La répartition historique et actuelle des taxons végétaux, le lieu de leur origine, les études sur la dispersion et la migration, ainsi que l'évolution et la répartition actuelles de la flore sont autant de facteurs qui alimentent la géographie botanique (Spurr et Barnes, 1980) ou la « géographie écologique des plantes » (Daubenmire, 1978), dont le but est de consigner les taxons végétaux et d'expliquer comment ils en sont venus à être répartis comme ils le sont (Good, 1964). Essentiellement géographique, la géographie botanique s'intéresse principalement à la corrélation existant entre les plantes et la répartition des conditions externes de leur habitat, tandis que l'écologie végétale traite d'aspects physiologiques et d'interrelations entre les plantes elles-mêmes avec leur habitat (Good, 1964).

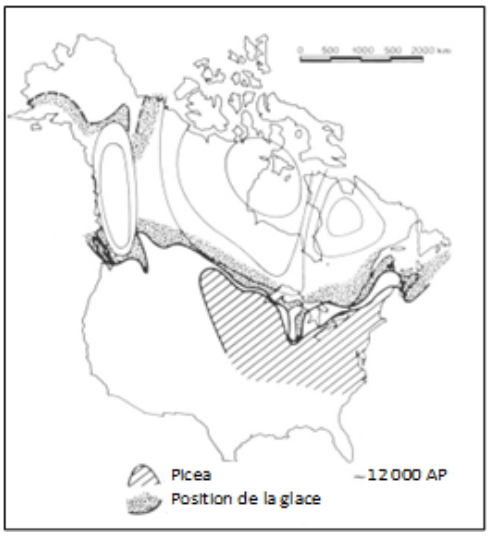


Figure 2. 1 L'étendue approximative de Picea glauca à 12 000 AP avec la position du front glaciaire, d'après Prest (1970).

L'épinette blanche a probablement survécu à la glaciation la plus récente dans deux stations refuges largement séparées : l'une dans le Nord-Ouest du continent, l'autre dans l'Est (Nienstaedt et Teich, 1972). Il est maintenant « bien établi que *Picea*, y compris *P. glauca*, a perduré pendant la dernière époque glaciaire il y a 18 000 AP dans une large ceinture aux États-Unis, entre les latitudes 40° et 35°, s'étendant du nord du Kansas au Missouri, à l'Iowa, à l'Illinois, à la Pennsylvanie et à la Caroline du Nord (Wright, 1981; Baker et coll., 1982; Watts, 1983; Dort et coll. 1985) » (Ritchie et MacDonald, 1986).

L'épinette intérieure, reconnue sur le plan taxonomique, pourrait bien avoir survécu dans la station refuge du Yukon et s'être propagée à partir de là pour rencontrer l'élément typique du Manitoba (Halliday et Brown, 1943). Les preuves génétiques basées sur l'analyse des monoterpènes (Wilkinson et coll., 1971) et le contenu en ADN (Miksche, 1968) soutiennent l'idée de l'existence de deux populations fondatrices (Nienstaedt et Teich, 1972; Farmer et coll., 1983). La comparaison des isoenzymes des déshydrogénases formique (FDH), glutamique (GDH) et lactique (LDH) et des peroxydases cationiques dans des semences provenant du Sud-Ouest du Yukon, y compris des régions englacées et non englacées, de même qu'une partie englacée d'une région similaire dans le Sud de l'Ontario, a appuyé la conclusion selon laquelle la station refuge du Yukon était un centre de diversité génétique. Cependant, les épinettes blanches des deux régions du Yukon ont montré plus de diversité génétique que celles du Sud de l'Ontario (Tsay et Taylor, 1978). La propagation postglaciaire de l'épinette blanche vers le nord a été constante dans les régions de l'Est et du Centre-Ouest de l'Amérique du Nord (Watts, 1983); la propagation vers le nord-est, à partir des centres entièrement glaciaires de la Pennsylvanie et des États adjacents vers le Canada maritime, a commencé vers 14 000 AP et a atteint la côte de l'Atlantique du Centre du Labrador vers 7 000 AP, à un taux d'avancement annuel moyen de 200 à 300 m (Ritchie et MacDonald, 1986). L'extension la plus au nord de l'épinette blanche

dans l'Est du Canada a atteint un maximum entre 3 000 et 4 000 ans avant notre ère avant de se mettre à reculer.

Dans la région des Grands Lacs, il existe de bonnes preuves selon lesquelles la limite forestière aurait progressé vers le nord au fur et à mesure du recul du front glaciaire, à un taux annuel d'environ 200 m. Ritchie et MacDonald (1986) ont présenté une excellente synthèse détaillée de ces preuves.

Une étude des stratigraphies du pollen et des macrofossiles menée dans trois lacs situés le long d'un transect traversant l'écotone de la forêt boréale et de la forêt des Grands Lacs et du Saint-Laurent dans le Nord de l'Ontario a déterminé que la paléoécologie de la forêt postglaciaire précoce avait été dominée par l'épinette blanche. Cette étude a également révélé qu'il y avait eu des mouvements hypsithermaux relatifs à l'écotone au sein de la région des espèces qui avaient réagi individuellement aux changements climatiques et au développement du sol de même que des histoires de végétation contrastées entre le Clay Belt et le Bouclier des zones sèches résultant de conditions climatiques/édaphiques complexes (Liu, 1990).

Le compte rendu de Ritchie et de Macdonald sur la région occidentale anormale mérite d'être cité au long :

> « L'épinette blanche a été recensée », par Watts et Wright (1966) sur le site de Rosebud au Nebraska, en dehors de la zone occupée par la glace laurentidienne. Elle dominait la station à 12 600 AP, comme elle l'a fait ailleurs dans la région des prairies nordiques à la fin de la période glaciaire et son observation le plus au nord-ouest, sous forme de macrofossiles, provient du site Hafichuk dans le Sud de la Saskatchewan (Ritchie et De Vries, 1964). Son aire de répartition nordique à environ 12 000 AP est illustrée à la figure 2.1 [Ritchie et MacDonald, 1986]. Vers 11 000 AP, elle a atteint la zone sèche du mont Riding au Manitoba, où elle a été recensée sous forme de macrofossiles et de pollen (Ritchie, 1964). Une chronologie très similaire de son arrivée et de son expansion a été notée par Mott (1973) sur des stations adjacentes du Centre-Sud de la Saskatchewan [...] Vers 11 000 AP, *Picea* avait atteint la station du lac Lofty, dans le Centre de l'Alberta de sorte que nous supposons qu'au moins une partie du pollen détecté à cet endroit par Lichti-Federovich (1970) proviendrait de l'épinette blanche. Un cône d'épinette blanche daté de 10 400 AP a été observé par MacDonald (1982) à Wedge Lake près de Calgary, en Alberta.
>
> L'étude récente d'un ensemble de stations situées entre le Nord de l'Alberta et les environs du Grand lac de l'Ours a permis de retracer les archives fossiles de l'épinette blanche depuis sa limite dans le Centre de l'Alberta à 11 000 AP jusqu'à sa configuration actuelle (MacDonald, 1984). La glace se serait retirée rapidement dans la région (Andrews 1973) et vers 10 000 AP, une vaste étendue de terre s'étendant du Centre de l'Alberta au Delta Mackenzie (Denton et Hughes, 1981) aurait pu être occupée par des plantes. Au lac Lone Fox, dans le Centre-Nord de l'Alberta, la courbe du pourcentage d'épinette blanche augmente brusquement après 10 000 AP pour atteindre sa valeur maximale (30 %) vers 8 500 AP. La station voisine, désignée sous le nom de lac Yesterday, a été échantillonnée à des intervalles plus éloignés et le pollen des espèces d'épinettes n'a pas été distingué,

mais la courbe de *Picea* a atteint son maximum à environ 9 500 AP. La station du lac Snowshoe dans le Nord-Est de la Colombie-Britannique a donné une courbe collective de *Picea* caractérisée par une augmentation abrupte, passant de 0 à 60 % à environ 9 900 AP. Il n'a pas été possible de dater précisément l'apparition de la forêt d'épinette blanche sur le site du lac Wild Spear, dans les monts Caribou, près de la frontière nord de l'Alberta, car les sédiments à cette altitude sont marneux. Cependant, les datations au radiocarbone de la matière organique au-dessus et en dessous de l'apparition de la forêt d'épinette blanche indiquent qu'elle s'est produite à environ 9 000 AP. La station du Lac Ciel Blanc située près de la frontière nord de la Colombie-Britannique a donné une augmentation de la courbe du pourcentage d'épinettes entre 9 910 et 9 350 AP. L'apparition de la forêt d'épinette blanche s'est produite à 9 050 AP au Lac Mélèze dans les Territoires du Nord-Ouest. Un rapport récent de Slater (1985) montre une courbe d'épinette abrupte passant de 0 à 40 % à une profondeur dans le sédiment datée comme plus jeune que 10 300 et plus ancien que 7 510 AP.

La collection de données portant sur la région du cours inférieur du fleuve Mackenzie a montré que la date moyenne d'arrivée de *Picea* dans 22 stations est de 9 095 AP et que l'épinette blanche est l'épinette dominante dans la plupart de ces stations (Ritchie, 1984a). Des ajouts récents aux stations de la région du Delta Mackenzie, par Ritchie (1984b et un site non publié), confirment la constatation selon laquelle le recensement de pollen d'épinette blanche aurait commencé peu avant 9 500 AP et aurait augmenté rapidement pour atteindre des valeurs maximales vers 8 500 AP.

Nous concluons qu'il n'y a aucune preuve de propagation constante et transgressive de l'épinette le long de la large bande de 2 000 km qui est devenue libre de glace entre la Cordillère et la glace laurentidienne, allant du Centre de l'Alberta jusqu'à la mer de Beaufort. Au contraire, l'épinette a connu une expansion rapide pendant seulement quelques siècles après environ 9 500 AP.

Contrairement au modèle ci-dessus, les recherches récentes en Alaska montrent que l'épinette s'est répandue dans l'Est de l'Alaska à partir du Nord-Ouest du Yukon à environ 9 500 AP (Ager, 1975; les stations de la Tanana Valley) et s'est ensuite répandue lentement vers l'ouest depuis l'intérieur et la chaîne de Brooks jusqu'à l'Ouest de l'Alaska seulement à 5 000 AP (Ager, 1983; Brubaker et coll., 1983; Anderson, 1985; Edwards et coll., 1985). Du pollen d'épinette blanche a été détecté dans plusieurs de ces études, et dans chaque cas, ce fût la première épinette à avoir été recensée et à avoir prospéré.

En résumé, les données polliniques indiquent que le modèle chronologique de recensement de l'épinette blanche et de sa prolifération rapide par la suite n'est pas normal dans l'Ouest canadien intérieur et nécessite donc une explication particulière. Ailleurs, comme d'autres l'ont soit remarqué ou sous-entendu, une explication basée sur une propagation graduelle et transgressive pendant toute la période glaciaire à partir d'une vaste station refuge au sud semble adéquate. » (Ritchie et MacDonald, 1986)

Néanmoins, l'hypothèse selon laquelle l'épinette blanche se serait répandue à partir d'une station refuge béringienne du nord-ouest entièrement glaciaire, en plus de la zone méridionale,

et que les populations modernes d'épinette blanche résultent d'une propagation convergente et d'un mélange des populations béringiennes et méridionales (Raup et Argus, 1982) n'est pas soutenue par des éléments de preuves fossiles qui établiraient la présence d'épinette blanche dans le Nord-Ouest du Canada et l'Alaska adjacent entre 10 000 et 25 000 AP (Ritchie et MacDonald, 1986).

Une autre hypothèse, qui expliquerait une augmentation explosive des populations d'épinettes blanches le long du corridor intérieur occidental par la présence de petites populations d'épinettes blanches à faible production de pollen dans des localités salubres isolées, semble également peu probable (Ritchie et MacDonald, 1986). L'hypothèse proposée par Ritchie et MacDonald (1986) est que des vents forts et persistants soufflant du sud-est le long du front glaciaire en recul, à partir d'environ 10 000 AP, auraient facilité la dispersion des graines, dont une partie aurait glissé sur de longues distances sur la couverture de neige ou la glace pendant l'hiver. Une telle dispersion viendrait s'ajouter à la dispersion aérienne. Cette hypothèse est soutenue par la découverte de dunes fossiles dans le Nord-Ouest de la Saskatchewan qui ont été reconnues comme pouvant être des dunes paraboliques primaires formées sous l'influence de vents essentiellement unidirectionnels et probablement forts du sud-est d'origine adiabatique (David, 1981). Des quantités importantes de graines sont dispersées sous l'influence des vents violents (Dobbs, 1976). Si la vitesse de chute des graines d'épinette blanche est d'environ 1,2 m/sec, comme cela a été déterminé dans le cas des graines d'épinette rouge (Siggins, 1933), les graines provenant de la cime d'une épinette blanche de 25 m de haut pourraient théoriquement être transportées sur près de 360 m par un vent de 65 km/h et peut-être beaucoup plus loin s'il y a de la turbulence et des courants de convection (Rowe, 1955). Les graines qui tombent tardivement sur la couverture de neige croûtée peuvent progresser par saltation sur de très longues distances sous l'influence des vents forts (Dobbs, 1976). La proposition de base, étayée par les reconstitutions des climats mondiaux établies par modèle de circulation générale (Kutzbach et Guetter, 1986), serait que la masse de glace, dont l'épaisseur pouvait atteindre 1 km entre 10 000 et 9 000 AP, aurait été propice à la génération de forts vents adiabatiques, en particulier en hiver (Ritchie et MacDonald, 1986). On estime qu'à cette époque, l'ensoleillement à ces latitudes était supérieur d'environ 10 % à l'ensoleillement actuel; la production de graines aurait été favorisée par la chaleur de l'été et, même si la saison de croissance était courte, la chaleur estivale aurait été suffisante pour permettre aux semis de s'établir. Cette hypothèse demeure plausible.

Le climat a continué à influencer l'évolution de la végétation et les changements climatiques ont continué à avoir des conséquences sur la végétation. La réaction de la végétation locale à un changement de la circulation d'une masse d'air à grande échelle dépend de nombreux facteurs, notamment le type et l'état de la végétation préexistante, la diversité topographique, les particularités hydrologiques et les perturbations locales, ainsi que les variations aléatoires. De même, les changements du climat local (p. ex. température, précipitations ou rayonnement) attribuables à un changement régional uniforme des modèles de circulation à grande échelle varient d'un endroit à l'autre. Ainsi, plutôt que de se concentrer sur la palynologie de lacs individuels, Gajewski (1987) a déterminé les diagrammes de pollen d'arbres (genres seulement) correspondant aux 1 000 à 2 000 dernières années de sept lacs le long d'un transect allant du

Maine au Minnesota avant de soumettre les données à une analyse en composantes principales en vue de déterminer les tendances à long terme, les oscillations à moyenne fréquence et les fluctuations à plus haute fréquence. Les variables sélectionnées portaient sur la nature des anomalies à grande échelle et des changements climatiques. Pour déterminer les changements à grande échelle, Gajewski (1987) n'a pas tenu compte des réactions des espèces individuelles au climat, mais a plutôt analysé les composantes principales de corrélation entre les espèces, puis a comparé l'évolution de la communauté de plusieurs diagrammes polliniques au cours du temps. Dans les trois lacs les plus à l'est, la première composante, soit la plus explicative, a révélé une augmentation à long terme des taxons de la forêt boréale (c.-à-d. « une combinaison de *Picea*, d'*Abies* et d'*Alnus* ») au détriment de *Tsuga*, de *Fagus* L. et d'*Acer*. La première augmentation importante des pourcentages de pollen de *Picea* s'est produite il y a 1 300 ans à Clear Pond situé dans l'État de New York, mais pas avant 300 ans plus tard à Conroy et à Basin Ponds situé dans le Maine. Au lac le plus à l'ouest, le Lake of the Clouds au Minnesota, la tendance à long terme a été à l'expansion des espèces de la forêt boréale aux dépens des espèces plus méridionales, ce qui concorde avec les résultats de plusieurs études locales, par exemple, celles de Wright (1971), Bernabo et Webb (1977) et Davis (1983). Tous les diagrammes polliniques montrent une tendance à long terme qui peut être expliquée par les changements de circulation atmosphérique associés aux phases finales du « refroidissement de Milankovitch », refroidissement graduel des derniers milliers d'années, alors que les températures estivales avaient diminué régulièrement avec la baisse de l'ensoleillement estival (Kutzbach, 1981).

L'hypothèse de Milankovitch sur les changements climatiques mondiaux indique que le rayonnement solaire estival maximal aux hautes latitudes de l'hémisphère Nord s'est produit vers 10 000 AP (Ritchie et coll. 1983). Des expériences préliminaires de simulation climatique ont confirmé l'hypothèse, mais un grand nombre de preuves provenant de la détermination de pollens fossiles en Amérique du Nord indiquent un réchauffement maximal de l'Holocène entre 7 000 et 6 000 ou entre 9 000 et 5 000 AP. Ritchie et coll. (1983) ont rapporté des données provenant de quatre stations dans le Nord du Yukon, centrées sur le delta du fleuve Mackenzie (deux des stations se trouvent au-delà de la limite forestière moderne), qui soutiennent l'hypothèse de Milankovitch. Les données sur l'afflux de pollen à partir d'environ 10 000 AP indiquent qu'il y a eu transition de la toundra à la forêt boréale et des « données particulièrement convaincantes » d'un afflux d'épinettes ont été obtenues de l'une des stations situées au-delà de la limite forestière moderne, ce qui indique selon Ritchie et coll. (1983) qu'il y aurait eu une avancée maximale de la limite des arbres au début de l'Holocène. De plus, le pollen de certains taxons indicateurs (quenouille et myrique baumier) aurait été limité à la période autour de 10 000 AP, tout comme les quantités de pollen de peuplier qui constituaient de 20 à 30 % de l'échantillon total.

Bryson (1966) a souligné l'influence des modèles saisonniers caractéristiques de la dominance climatique de différentes masses d'air dans la détermination des principales zones de végétation de l'Est de l'Amérique du Nord; par exemple, la domination de la forêt boréale par les masses d'air continentales polaires en hiver et au printemps et par les masses d'air tropicales ou du Pacifique en été. Les changements du climat à une fréquence moyenne dans

l'étude de Gajewski (1987) sont cohérents entre les lacs; les changements dans tous les lacs, de 1 700 à 1 500 AP, de 1 200 à 1 000, de 600 à 500 et de 200 AP, coïncident avec la période chaude médiévale de 1 000 à 1 200 après J.-C. et le Petit Âge glaciaire de 1 450 à 1 850 après J.-C. (Lamb, 1977). Gajewski (1987) a conclu que pour interpréter le paysage moderne, il faut considérer la variabilité temporelle des forêts à une échelle importante. Son étude, dans un transect de 25° de longitude de la région Tsuga – Pin blanc – Feuillus nordiques de la formation de forêts à feuilles caduques de l'Est (Braun, 1950) a démontré que la recherche de réactions de la végétation aux changements climatiques ne doit pas se limiter aux écotones ou aux stations « sensibles ». L'augmentation de *Picea* dans toute la zone de même que le déplacement est-ouest du *Tsuga* et de *Fagus* sont des exemples de changements majeurs assez rapides dans cette région forestière.

Les épinettes constituent une composante importante et caractéristique de la forêt boréale circumpolaire. Le genre est largement représenté dans les régions tempérées froides et boréales de l'hémisphère Nord (Sargent, 1922; Scoggan, 1957). Le genre s'est étendu vers le sud à haute altitude dans le Nord du Mexique, le Sud de l'Europe, l'Asie Mineure, l'Himalaya et en Taïwan (Fowells, 1965), car comme l'a indiqué Bell (1881), « la température appropriée à la croissance d'un certain nombre d'espèces peut être la même loin au sud de leur latitude normale, le long des parties élevées du continent, en particulier dans les Appalaches et les montagnes Rocheuses ».

**2.1 Évolution**

Les conifères sont apparus bien avant les angiospermes; ils sont apparus pour la première fois dans les archives fossiles au Carbonifère supérieur il y a environ 300 millions d'années AP, à la fin du Paléozoïque (Porter, 1967). Certains prototypes de conifères avaient des feuilles et des branches semblables à celles des espèces modernes d'*Araucaria*, mais les fougères à graines, les prêles, les lycopodes, « une lignée éteinte de conifères primitifs (Cordaites) » de même que l'ordre ancestral des *Cordaitales* formaient la flore arborescente dominante du Paléozoïque (Spurr et Barnes, 1980).

Les conifères ont évolué de façon constante pendant la dernière partie de l'ère paléozoïque et la première moitié de l'ère mésozoïque. Des formes essentiellement similaires aux genres modernes sont apparues au Jurassique (180 - 135 millions AP) et à la fin de l'ère mésozoïque (environ 63 millions AP), la flore de conifères du monde ne différait pas « matériellement » de celle de l'époque contemporaine (Florin, 1944 a, b, cité par Stebbins, 1950). Les changements évolutifs ultérieurs se sont surtout traduits par des variations sur une série préexistante de modèles architecturaux complexes (Stebbins, 1950).

Au Mésozoïque, les conifères ont proliféré autant au plan morphologique qu'en abondance, atteignant probablement leur plus grande répartition au Jurassique et au début du Crétacé, soit entre 180 et 100 millions AP (Spurr et Barnes, 1980).

Les arbres tropicaux constituaient la végétation dominante à l'époque du Crétacé, lorsque la masse terrestre occupait des latitudes plutôt basses. Depuis le Crétacé, il y a environ 100 millions d'années, la plaque tectonique unique, dont faisait partie la majeure partie de

l'Amérique du Nord (y compris la quasi-totalité de la zone de la forêt boréale), s'éloignait de l'Europe vers le nord-ouest.

La plupart des genres de plantes modernes ont évolué au Miocène entre 25 et 13 millions d'années AP. Les *Pinaceae* sont progressivement devenus dominants au cours du Miocène tardif. Les fossiles de *Picea banksii* n. sp. apparaissent dans des sédiments de la fin du Miocène au début du Pliocène (Hills et Ogilvie, 1970). On pense que *P. banksii*, qui a des affinités morphologiques avec l'épinette de Norvège et, surtout, avec l'épinette blanche, s'est répandu en Amérique du Nord par le pont continental de Béring et a d'abord donné lieu au complexe de l'épinette noire et ensuite au complexe de l'épinette blanche (Ogilvie, 1972). Les *Pinaceae*, contrairement aux *Taxodiaceae*, ont continué à se répandre tout au long du Pliocène; ils sont maintenant répandus jusqu'à la limite forestière subarctique, où les climats continentaux rigoureux ont empêché l'établissement d'espèces moins résistantes. Cela a été rendu possible par l'évolution de genres dotés d'une extrême résistance à l'hiver et adaptés à un court cycle de croissance. En Alaska intérieur, la plupart des arbres cessent leur croissance dès la fin juillet, à une durée du jour de 20 h; la saison de croissance peut être aussi brève que 40 à 50 jours (Sakai et Larcher, 1987) ou même, exceptionnellement, 20 jours (Nienstaedt et Zasada, 1990).

La plupart des espèces modernes existaient déjà au début du Pliocène, il y a 13 millions d'années. La dérive des continents vers des latitudes plus élevées a entraîné des changements climatiques, tout comme le soulèvement dans l'axe nord-sud des principales chaînes de montagnes à l'ouest, ce qui a réduit l'influence des vents de l'océan Pacifique et, par conséquent, diminué les précipitations et a fait augmenter les extrêmes de température dans une grande partie du Centre-Ouest du continent. Certains genres ont pu s'adapter à des rigueurs climatiques croissantes en développant des stratégies de dormance; d'autres genres ont opté pour des climats plus cléments.

La tendance au refroidissement climatique au cours du Miocène et du Pliocène a abouti aux périodes glaciaires du Pléistocène. Dans une grande partie de l'hémisphère Nord, la végétation subtropicale et chaude-tempérée a cédé la place à une végétation mésophyte tempérée, et avant la fin du Miocène, les forêts de conifères occupaient de vastes zones de Sibérie et d'Amérique du Nord autrefois occupées par des feuillus mésophytes (Wolfe et Leopold, 1967); les forêts d'épinettes, de sapins et de tsugas « s'étendaient pour la première fois des zones sèches de [l'actuel] Oregon vers le nord jusqu'en [l'actuelle] Colombie-Britannique et en [l'actuel] Alaska » (Spurr et Barnes, 1980).

À l'époque pliocène, il y a environ 10 millions d'années, la partie occidentale de l'Amérique du Nord était devenue trop fraîche dans les régions côtières humides et trop sèche dans les régions plus chaudes pour que de nombreux arbres angiospermes feuillus puissent persister. Les conifères, qui avaient auparavant occupé des sites frais en haute altitude, étaient devenus plus importants parce qu'ils s'étaient adaptés aux tensions hydriques qui, dans le cas des arbres, résultent autant d'une baisse de température que d'un manque de précipitations. Pendant ce temps, les angiospermes perduraient dans la partie orientale du continent, qui était restée plus hospitalière en raison de l'influence de la chaleur et de l'humidité fournies par les masses d'air des Caraïbes et de l'Atlantique.

Il y a environ 2 millions d'années, l'époque du Pléistocène a été marquée par des périodes glaciaires épisodiques. Les glaciations qui ont suivi ont entraîné de grands changements, directs et indirects, dans la végétation, le drainage et les sols. Au fur et à mesure que les masses de glace continentale se sont développées et que le niveau de la mer a baissé en conséquence, de vastes zones du plateau continental nouvellement exposées sont devenues accessibles à la colonisation vers le sud par des espèces nordiques. Smith avait relevé que :

> Il existe des preuves que l'épinette a poussé au Texas pendant les étages glaciaires...
>
> Les conditions climatiques rigoureuses ont sans aucun doute éliminé de nombreuses espèces, de sorte que les forêts modernes de n'importe quel endroit sont plus homogènes en raison de ces pertes d'espèces. Par ailleurs, les contrastes climatiques entre les différentes régions sont plus importants qu'à la plupart des âges géologiques; des régions plus boisées sont isolées les unes des autres. En Amérique du Nord, s'il y avait eu une chaîne est-ouest de montagnes allant des Carolines à la Californie, comme les Alpes en Europe, la plupart des espèces forestières de l'Amérique du Nord préglaciaire auraient été conduites à l'extinction face à une barrière insurmontable, comme ce fut le cas dans la majeure partie de l'Europe. La forêt a cependant été poussée suivant plusieurs avenues de retrait nord-sud distinctes de sorte qu'un certain nombre de combinaisons d'espèces semble avoir eu une ascendance commune relativement récente. Il n'est pas nécessaire de faire preuve d'une grande imagination pour croire que le pin blanc, le pin argenté, la pruche du Canada, la pruche de l'Ouest, le pin gris et le pin tordu latifolié, l'épinette blanche et l'épinette d'Engelmann, ainsi que d'autres combinaisons au sein d'un même genre, étaient autrefois identiques avant de devenir différents après avoir été séparés dans des régions au milieu différent). (Smith 1980).

Au cours du Quaternaire, les forêts qui nous sont bien connues ont rarement conservé la même composition d'espèces pendant plus de 2 000 ou 3 000 ans (Davis, 1981). Davis a présenté des preuves selon lesquelles les communautés forestières des régions tempérées auraient été des combinaisons fortuites d'espèces, sans histoire évolutive, un point de vue qui serait venu de la reconnaissance alors récente d'intervalles interglaciaires qui se seraient produits au cours du Quaternaire, lorsque la flore moderne a évolué, étaient beaucoup plus courts que ce que l'on croyait auparavant. Plutôt que de durer des centaines de milliers d'années, les intervalles interglaciaires n'ont duré que de 10 000 à 20 000 ans entre lesquels au moins 16 glaciations auraient à leur tour duré de 50 000 à 100 000 ans (Hays et coll., 1969; Emiliani, 1972; Kukla et coll., 1972). La dernière glaciation, celle du Wisconsin, a commencé vers 100 000 AP; les glaciers se sont étendus pour atteindre leur plein déploiement entre 18 000 et 20 000 AP. La glaciation du Wisconsin s'est terminée par un réchauffement soudain qui a fait fondre les nappes glaciaires en quelques milliers d'années seulement (Broecker et van Donk, 1970). Les changements climatiques rapides qui ont mis fin aux glaciations semblent avoir été plus perturbateurs pour la végétation que les changements plus graduels qui leur ont permis de croître.

Le dernier maximum glaciaire a commencé son retrait fluctuant vers 18 000 (16 000 ou 20 000) AP et s'est terminé vers 8 000 AP. Une fois libérées des glaces, les terres ont été rapidement

colonisées par la végétation, notamment par les carex, mais aussi par des arbres boréaux. Dans la région des Grands Lacs, il y a environ 11 850 ans, la réavancée du front glaciaire s'est dirigée vers le sud jusqu'à la partie centrale du bassin du lac Michigan, ce qui a eu pour effet de prolonger la période de l'épinette dans les forêts de la région environnante, mais avec peu d'effet sur les modèles de reverdissement en Nouvelle-Angleterre à l'est et au Minnesota et dans les grandes plaines à l'ouest (Spurr et Barnes, 1980). Cette réavancée semble avoir été un événement local et non le résultat de changements climatiques majeurs (Spurr et Barnes, 1980).

Les variations climatiques régionales auront inévitablement une incidence sur la dynamique de la nappe glaciaire, notamment sur la position du front glaciaire.

Comme le conçoivent Spurr et Barnes (1980), le cours de la végétation forestière et des changements climatiques de la fin de la période glaciaire et de la période postglaciaire a produit successivement en Nouvelle-Angleterre une dominance relative d'épinettes, puis de pins, enfin de feuillus (Deevey, 1949). Les déterminations des dépôts de pollen dans les sédiments de tourbe et d'étang donnent à penser que la toundra se serait formée dans le Sud de la Nouvelle-Angleterre pendant la période d'accroissement du réchauffement qui a suivi le retrait du front glaciaire du Wisconsin, jusqu'à environ 12 000 AP. La toundra a ensuite cédé la place à une région boisée de transition à couvert ouvert d'épinettes – feuillus, qui a d'abord été remplacée par une région boisée à couvert ouvert d'épinettes, puis assez brusquement vers 9 500 AP, par une forêt mixte de feuillus et de conifères (Davis, 1967, 1969). Les dépôts de pollen au cap Breton, en Nouvelle-Écosse, indiquent que l'épinette blanche et l'épinette noire, absentes de la forêt actuelle de la région, auraient été présentes pendant un intervalle climatique interstadiaire, plus frais que le climat actuel (Mott et Prest, 1967).

L'hypothèse selon laquelle l'épinette blanche aurait pu survivre à la dernière période glaciaire dans le Nord-Ouest reste discutable en l'absence de preuves fossiles incontestables (Raup et Argus, 1982; Ritchie, 1987).

On pense que l'étendue de la toundra n'aurait pas été si répandue à la fin de l'ère glaciaire dans la majeure partie de la région occidentale des Grands Lacs, bien que l'on ait trouvé des preuves de son existence dans le Nord-Est du Minnesota et du Michigan (Spurr et Barnes, 1980). Plus au sud, « la forêt d'épinettes se serait apparemment répandue jusqu'au bord de la glace » (Wright, 1971). Les forêts denses d'épinettes postglaciaires dans ce qui est aujourd'hui l'Ohio ont commencé à céder leur place au chêne vers 11 000 à 10 500 AP (Ogden, 1966); les feuillus, comme l'orme et le chêne, ont atteint ce qui est aujourd'hui le Sud du Minnesota vers 9500 AP. Après la période hypsithermale plus chaude et plus sèche, peut-être entre 8 000 et 4 000 AP, la végétation d'épinettes, de mélèzes (Larix) et d'éricacées s'est développée dans les zones de basses terres du Minnesota à la faveur d'un climat plus frais et plus humide.

Dans ce qui est aujourd'hui le Nord du Montana, l'épinette d'Engelmann a été présente dans la première forêt postglaciaire, mais a diminué pendant les conditions plus chaudes et plus sèches datant d'il y a environ 6 600 ans, puis, avec le sapin alpin et le pin argenté, a augmenté avec les conditions ultérieures plus fraîches et plus humides.

On pense que les espèces d'épinette, de bouleau et de la toundra arctique ont survécu pendant les périodes glaciaires dans une vaste station refuge en Alaska intérieur non englacé (Spurr et Barnes, 1980, citant Hansen, 1947, 1955, et Heusser, 1960, 1965).

Les climats continuent de changer. Les variations climatiques récentes dans l'hémisphère Nord, exprimées par les températures de l'air proche de la surface mesurées dans les stations météorologiques terrestres, montrent des tendances générales de réchauffement jusqu'à environ 1940, de refroidissement jusqu'au milieu des années 1960 et de réchauffement à partir d'environ 1970 (Jäger, 1988; Kalma et coll., 1992). Les oscillations climatiques peuvent être abruptes (Yu et Wright, 2001). Un réchauffement planétaire de 0,3 °C à 0,7 °C s'est produit au cours des 100 dernières années, alors que les concentrations atmosphériques de $CO_2$ ont augmenté de 280 à 350 ppm (Kalma et coll., 1992). La plupart des modèles de circulation générale (MCG) actuels simulent remarquablement bien le climat à l'échelle mondiale, mais aucun modèle ne permet encore de simuler de manière réaliste le climat à l'échelle sous-continentale. Les effets topographiques doivent encore être pris en compte à la résolution du modèle, tandis que le paramétrage réel de la surface terrestre demeure non résolu (Kalma et coll., 1992). Les effets du réchauffement planétaire sur la végétation seraient les suivants : augmentation du taux de croissance, augmentation de la transpiration, prolongement de la saison de croissance, raccourcissement du cycle de croissance requis et augmentation générale du rendement de récolte, sauf en cas d'humidité limitante. Le réchauffement est susceptible d'être plus important à des latitudes plus élevées et en hiver, ce qui aurait inévitablement une incidence sur le succès de la régénération et les rythmes de croissance dans toute l'aire de répartition de l'épinette blanche, non seulement à des latitudes et des altitudes élevées, mais aussi en raison du besoin en froid de l'épinette blanche, notamment dans les parties méridionales de son aire de répartition.

Les preuves de changements continus du climat depuis la fin de la dernière période glaciaire sont irréfutables. D'après la documentation sur les avancées et les retraits du pied des glaciers de vallée, par exemple, refléteraient respectivement le refroidissement et le réchauffement des climats. Les conditions postglaciaires clémentes ont duré jusqu'à environ 1 300 apr. J.-C., après quoi les climats nord-américain et européen sont devenus de plus en plus froids jusqu'à environ 1 800 apr. J.-C. On estime généralement que des augmentations de l'ordre de 20 % de dioxyde de carbone atmosphérique et d'autres gaz à effet de serre depuis le début de la révolution industrielle laissent présager un réchauffement planétaire important (Pollard, 1987).

L'impact principal de l'augmentation des concentrations de gaz à effet de serre sur le climat mondial sera de perturber le bilan énergétique de la Terre, perturbation qui aura des conséquences de premier ordre sur l'évaporation, l'humidité, la nébulosité et les précipitations. Les effets géographiques de second ordre sur les configurations des conditions météorologiques, les trajectoires des tempêtes, les zones de sécheresse, etc., seront probablement inévitables :

> « Les meilleurs modèles numériques de l'atmosphère mondiale prévoient de manière unanime que la température moyenne de la basse atmosphère augementera de 1 à 4,5 °C et que le $CO_2$ atmosphérique doublera (Manabe et Wetherald, 1975; Manabe et Stouffer,

1980; Newell et Weare, 1976; Hansen et coll., 1981; Broecker, 1975; et Schlesinger, 1984) » (Harrington, 1987).

La moitié supérieure de cette fourchette est plus probable (Pollard, 1987) et bien que l'augmentation de la température moyenne mondiale prévue semble faible, une augmentation de 2,5 °C pourrait être suffisante pour achever la fonte de la banquise de l'hémisphère Nord. De plus, comme le soulignent Cronin et coll. (1981), si la plate-forme flottante de Ross, dans l'Antarctique, devait être délogée par des températures encore plus élevées, le niveau des mers s'élèverait de 7 m, inondant une grande partie des grandes villes du monde (Harrington, 1987). Des changements climatiques d'une telle ampleur pourraient avoir des conséquences radicales sur les forêts (Winget, 1987) par un « déplacement » important des régions climatiques par rapport aux régions forestières actuelles (Pollard, 1987).

Les changements climatiques mondiaux à venir influenceront les régimes de précipitations et de températures. Là où la température limite actuellement la croissance des forêts, comme dans les régions boréales du Nord, les changements de température seront beaucoup plus importants que sous les tropiques (Warrick et coll., 1986). Les changements dans les précipitations seront plus importants dans les régions semi-arides de basses latitudes que dans les régions de hautes latitudes. Cependant, la situation sera beaucoup moins bien définie aux latitudes moyennes, où se trouve une grande partie des terres productives du Canada (Pollard, 1987).

Dans le Nord du Canada, le réchauffement entraînerait une perte plus précoce du couvert de neige et une réduction de l'albédo. L'effet de ce phénomène sur l'humidité du sol a fait l'objet de débats, notamment en raison des relations indéterminées entre les précipitations et la température dans le contexte du réchauffement de la planète.

Pollard (1987) a indiqué qu'indépendamment de tout changement absolu qui pourrait modifier le régime des précipitations, la nature des précipitations (c.-à-d. pluie, pluie verglaçante, grêle, neige humide, neige sèche, etc.) suivant la température pourrait avoir des conséquences sur la végétation forestière, à la fois directement par des dommages mécaniques et indirectement par des phénomènes de gel et de dégel, y compris le soulèvement par le gel et les effets sur l'humidité du sol, l'accumulation de neige et le ruissellement. Un changement mineur du régime climatique pourrait avoir des conséquences dramatiques sur le milieu forestier au Canada.

Les politiques et les options en matière de régénération pourraient être influencées par le réchauffement climatique, car un climat plus chaud et plus sec entraverait la production de conifères et encouragerait la domination des feuillus (Navratil et coll., 1991). Toute variation de la température et du couvert de neige aura inévitablement une incidence sur les écosystèmes nordiques, notamment en raison de l'influence de ces facteurs sur le pergélisol. Comme l'a déclaré Keeling (1983), l'une des prévisions les plus fiables concernant les effets du réchauffement planétaire est que les latitudes septentrionales connaîtront des changements beaucoup plus importants que les latitudes moyennes, en raison d'une rétroaction impliquant le couvert de neige qui pourrait au moins doubler ou tripler les effets de la variation moyenne

planétaire de la température. En définitive, la productivité des forêts du Grand Nord pourrait augmenter.

**2.2 Climat**

L'épinette blanche tolère une très large gamme de climats. Dans les régions septentrionales de l'aire de répartition de l'espèce, les extrêmes climatiques sont fréquents. Dans une zone d'étude, par exemple, des températures de -54 °C ont été enregistrées en janvier et de 34 °C en juillet (Maini, 1966, Van Cleve et coll., 1986). Des températures quotidiennes moyennes de -29 °C en janvier sont observées dans toute l'aire de répartition en Alaska, au Yukon et dans les Territoires du Nord-Ouest; mais on sait depuis longtemps que les températures minimales hivernales n'ont pas beaucoup d'effets sur la formation des limites forestières, car les conifères rustiques survivent sans dommage dans les climats hivernaux les plus froids d'Amérique du Nord et de Sibérie, où les minima officiels ont déjà respectivement atteint 62 °C et -67 °C (Arno, 1984). Les températures quotidiennes moyennes en juillet vont de 21 °C dans l'extrême sud-est de la zone de distribution à 13 °C dans la majeure partie du reste de l'aire de distribution (Nienstaedt et Zasada, 1990). Les températures maximales ont atteint 43 °C au Manitoba dans les limites de son aire de répartition.

Les précipitations annuelles moyennes diminuent généralement vers l'ouest, passant de 1 270 mm dans les parties orientales de la répartition de l'espèce, à 250 mm dans les Territoires du Nord-Ouest, le Yukon et certaines parties de l'Alaska. Cependant, les tensions hydriques sont les plus fortes le long de la limite Sud de la répartition depuis l'Alberta, la Saskatchewan jusqu'au Manitoba, où des précipitations annuelles moyennes de 380 mm à 510 mm coïncident avec des températures moyennes maximales de 24 °C en juillet (Nienstaedt et Zasada, 1990).

La neige s'accumule en quantité importante dans la plupart des limites forestières alpines d'Amérique du Nord et a des effets à la fois bénéfiques et néfastes sur la croissance et la survie des arbres. À la limite forestière de l'Arctique et à la plupart des limites forestières plus basses, l'épaisseur de neige est modeste et la neige n'est pas un élément majeur influençant la croissance des arbres (Arno, 1984).

Les biologistes et les climatologues ont depuis longtemps remarqué l'adéquation générale des limites arctiques et alpines de la croissance des arbres avec l'emplacement de l'isotherme de 10 °C correspondant au mois le plus chaud (Arno, 1984). D'autres facteurs climatiques ont été suggérés comme jouant un rôle dans la détermination de la position de la limite forestière septentrionale, notamment les degrés-jours d'été cumulatifs, la position du front arctique en juillet, le rayonnement net moyen (surtout pendant la saison de croissance) et les faibles intensités lumineuses (Elliott, 1979a). Aucun de ces facteurs ne définit de manière absolue la limite Nord de l'épinette; la topographie montagneuse du nord de l'Alaska vient compliquer les relations des espèces avec le climat (Densmore, 1980). En tout état de cause, des facteurs autres que climatiques, notamment les facteurs du sol, exercent également une influence importante sur la répartition des espèces.

Jacoby et Ulan (1982) ont utilisé la dendrochronologie remontant à 1686 apr. J.-C. à partir de carottes de sept épinettes blanches poussant sur une fondrière de mousse sur terrain plat mal

drainé recouvrant du pergélisol près de Churchill au Manitoba, pour reconstituer les états des glaces du passé dans un estuaire de la baie d'Hudson.

Les relations entre la croissance de l'épinette blanche et le climat ont été étudiées par Jozsa et coll. (1984), qui ont utilisé les données de largeur et de densité des cernes obtenues par dendrométrie à rayons X. Les fortes datations par recoupement entre les carottes individuelles sélectionnées au hasard et les chronologies sommaires des stations, ainsi que les fortes corrélations entre les dendrochronologies de stations distantes de plusieurs centaines de kilomètres, ont révélé de fortes relations entre le climat et la croissance des arbres. D'autres facteurs non climatiques ont également eu une incidence sur les relations, notamment l'historique des feux locaux, la succession écologique, le sol et les activités humaines.

Larsen (1971) a étudié l'abondance relative de nombreuses espèces végétales, dont l'épinette blanche, dans sept communautés du Centre du Canada septentrional, en recourant à l'analyse en composantes principales. On a observé que la distribution et la fréquence de certaines espèces étaient corrélées aux fréquences des masses d'air.

Depuis les années 1970, les recherches sur les réactions physiologiques des arbres aux conditions limitantes sur le terrain ont encouragé et fait évoluer le développement d'une variété d'instrumentations écophysiologiques portables. La plupart de ces recherches ont été menées sur des limites d'arbres alpines à des latitudes tempérées plutôt que sur des sites de haute latitude moins accessibles (Goldstein et coll., 1985). Des preuves provenant d'études comme celles de Garfinkel et Brubaker (1980), Goldstein (1981) et Ugolini et coll. (1981) mettent de plus en plus en évidence l'importance des conditions de la saison de croissance dans la détermination de l'emplacement de la limite forestière. Le feuillage n'a pas été endommagé par la dessiccation hivernale ou le gel (Goldstein, 1981), et les facteurs liés au bilan hydrique des arbres, par exemple, le déficit de saturation et la température du sol, pourraient être les facteurs déterminants en raison desquels la température ambiante limite la croissance (Goldstein et coll., 1985). On a constaté la fermeture des stomates chez l'épinette blanche dans des conditions propices à l'évapotranspiration et de basses températures du sol. La température du sol semble être une composante importante des relations hydriques de la limite des arbres, puisque les stomates se ferment avec la diminution de la température du sol, même lorsque le sol est très humide et que les besoins des arbres en eau sont faibles ou modérés (Goldstein et coll., 1985).

La grande sensibilité des stomates de l'épinette blanche au déficit de saturation (Hinckley et coll., 1978), à la température du sol et au potentiel de pression du xylème indique sa forte capacité à éviter les faibles potentiels hydriques (Goldstein et coll., 1985). Cela peut expliquer en grande partie la capacité de l'épinette blanche à éviter les dégâts de la dessiccation hivernale en s'empêchant de transpirer lorsque le sol est gelé.

Différents processus biologiques (p. ex. la germination, la croissance et la photosynthèse) ont des minima et des optima de température différents (Tranquillini, 1979). Arno (1984) cite des scientifiques russes anonymes qui ont déterminé que si les degrés-jours supérieurs à 10 °C de 600 °C à 700 °C et de 200 °C à 300 °C étaient respectivement corrélés avec les limites forestières polaires et alpines, les sommes annuelles des températures des feuilles

quotidiennes supérieures à 10 °C atteignaient environ 800 °C dans les deux cas. Les températures plus froides de l'air en montagne aux limites forestières alpines sont apparemment compensées par des augmentations marquées de la température des feuilles. Cette augmentation est une conséquence de l'intensité du rayonnement solaire plus grande aux limites forestières alpines qu'aux limites forestières polaires (Arno, 1984).

Le vent influe indéniablement sur l'emplacement des limites forestières et on pense qu'il est la principale cause du nanisme et de la formation de krummholz sur la plupart des limites forestières alpines. Les arbres sont endommagés mécaniquement par le grésil et par leurs propres branches qui s'agitent. Cependant, si les vents chauds et secs de l'hiver, en particulier ceux qui descendent le long des pentes de topographie élevée, sont certainement à l'origine de la plupart des dommages causés par la « zone de dessiccation hivernale », les espèces d'arbres situées aux limites forestières alpines continentales semblent être résistantes à ces dommages, à condition que les nouvelles pousses aient complètement aoûté (Arno, 1984). L'air immobile et l'insolation effective à des températures et une humidité relative similaires provoquent du dessèchement beaucoup plus marqué chez les conifères rustiques (Marchand et Chabot, 1978; Tranquillini, 1979). Les conifères résistants à la sécheresse sont capables de fermer leurs stomates en cas de vents violents. De plus, le vent refroidit les feuilles, qui restent donc à peu près à la température de l'air. La pression de vapeur de la feuille n'augmente pas, et la tendance à l'évaporation de l'eau ne s'accroît pas. Inversement, de graves pertes d'eau peuvent se produire au printemps, lorsque les arbres sont baignés par une insolation effective qui se reflète sur la neige, que l'air est immobile et plus ou moins chaud, et que les racines et les tiges inférieures sont gelées. Dans ces conditions, la température des feuilles peut être supérieure de 10 °C à celle de l'air et, la perte d'eau augmente (Marchand et Chabot, 1978; Richards, 1981).

L'abrasion du feuillage exposé des krummholz par les vents d'hiver soufflant de la neige augmente les dommages causés par la dessiccation (Hadley et Smith, 1983).

### 2.2.1 Changements climatiques/périodicité (effet sur la répartition à venir)

On s'attend à ce que l'augmentation des concentrations de gaz à effet de serre dans l'atmosphère entraîne une hausse des températures à l'échelle planétaire, avec un réchauffement plus important aux hautes latitudes et un déplacement important vers le nord de la zone de la forêt boréale dans l'hémisphère Nord (Prentice et coll., 1991). À l'aide d'un modèle de succession forestière qui inclut un régime de perturbation généralisé et des effets climatiques réels sur la régénération et la croissance des espèces, on a analysé les conséquences d'un tel changement sur la composition des forêts et la dynamique de la biomasse dans la zone boréonémorale actuelle en Scandinavie. Des augmentations de température de l'ordre de 2 °C à 4 °C en été et de 5 °C à 6 °C en hiver, typiques des effets simulés du doublement du $CO_2$, forceraient la zone boréonémorale à se déplacer de plus de 1 000 km vers le nord depuis le centre de la Suède, où la dominance passerait de l'épinette de Norvège au hêtre, au chêne (*Quercus* L.) et au pin en 150 à 200 ans. Selon les simulations, il faudrait que les précipitations annuelles augmentent de 175 mm à 250 mm pour contrecarrer les effets de la sécheresse, qui autrement réduirait la biomasse forestière et augmenterait la représentation des espèces plus tolérantes à la sécheresse. Les dynamiques forestières

simulées traduisent le résultat net des réactions individuelles des espèces à différents aspects du climat, modulées par des processus de succession qui sont à la même échelle que les effets anthropiques sur le climat.

Les changements climatiques risquent fort d'avoir un effet sur la croissance des arbres. L'impact initial le plus important, cependant, est susceptible d'être sur la régénération plutôt que sur le taux de croissance. Les interrelations entre les arbres et les animaux nuisibles et les maladies seront également touchées et pourraient devenir d'une importance cruciale.

Les changements climatiques passés ont également clairement touché la répartition des espèces végétales, notamment l'épinette blanche. Les forêts du Centre-Nord du Wisconsin, par exemple, ont été précédées par une forêt boréale composée en grande partie d'épinettes blanches avant que le caryer (*Carya* Nuttall) et le noyer cendré (*Juglans cinerea* L.) ne fassent une apparition temporaire, pendant une période supposée plus chaude du climat à la fin de l'époque postglaciaire (Wilson et Webster, 1942).

Vilks et Mudie (1983) ont rapporté des preuves de changements paléocéanographiques et paléoclimatiques postglaciaires dans le Lac Melville au Labrador. Une carotte de marteau-perforateur prélevée en août 1979 a été datée au 14C. On a utilisé les contenus en foraminifères, dinoflagellés et pollens pour reconstruire l'histoire postglaciaire de l'océanographie du fjord et du climat régional. Les assemblages polliniques indiquent une succession de quatre grands types de végétation : la toundra arctique basse avec des aulnes, des bouleaux glanduleux (*Betula nana* L.)et des saules *(Salix* L.; puis, d'environ 8 000 à 7 500 AP, la toundra arbustive/forestière, avec des sapins (*Abies*), des aulnes (*Alnus* Mill.) et des bouleaux nains et glanduleux; suivie, vers 6 000 AP, d'une région boisée d'épinettes et, à partir d'environ 5 000 AP, d'une phase finale de forêt boréale, dominée par les épinettes, mais avec des quantités importantes de pins, de sapins et de bouleaux.

Les forêts boréales du monde, qui occupent quelque 15 millions de $km^2$ en Amérique du Nord et en Eurasie, constituent une source majeure de bois d'œuvre résineux et devraient jouer un rôle important dans le comportement de la végétation aux changements climatiques mondiaux. Une analyse des systèmes, élaborée par Shugart et coll. (1992), fournit une synthèse des modèles et des processus importants qui se produisent dans les forêts boréales; ils passent également en revue les principaux mécanismes qui gouvernent la configuration des forêts dans l'espace et le temps. Les effets des basses températures, de la glace au sol, des insectes, de la compétition végétale, des feux incontrôlés et des changements climatiques sur les forêts boréales sont examinés comme base pour la mise au point du premier modèle informatique à l'échelle mondiale du changement dynamique d'un biome capable de projeter le changement de la forêt boréale sur des échelles de temps allant de décennies à des millénaires de même que le changement de la superficie mondiale de cette forêt.

On a utilisé un modèle paramétrique des processus environnementaux et des configurations végétales pour examiner la sensibilité du pergélisol et des forêts sans pergélisol à Fairbanks, en Alaska intérieur, aux changements de température de l'air et de précipitations qui devraient résulter des changements climatiques induits par le $CO_2$ (Bonan et coll., 1990). Selon les prévisions actuelles, les changements seront plus prononcés en haute latitude, avec 6 °C à 12 °C

en hiver et 2 °C à 6 °C en été. La dynamique forestière et la structure du peuplement de deux types de forêt ont été simulées, dont une forêt épinette blanche/bouleau à papier/peuplier faux-tremble sur une station sans pergélisol bien drainée située à 133 m d'altitude sur une pente de terrasse orientée sud. L'analyse a indiqué que dans les zones sèches de l'Alaska intérieur, l'effet du réchauffement climatique sur l'écologie de la forêt boréale pourrait s'apparenter davantage à une réaction à l'augmentation des besoins potentiels d'évapotranspiration qu'une réaction directe à l'augmentation de la température de l'air.

La sélection des familles d'épinettes blanches dans le contexte des changements climatiques et de la tolérance à la chaleur a été étudiée par Bigras (2000). Pour évaluer les réactions et la plasticité des semis d'épinette blanche aux températures élevées, on a exposé 12 familles à pollinisation libre différant par leur performance de croissance à un traitement thermique de 30 minutes à 42 °C, 44 °C, 46 °C, 48 °C ou 50 °C, avec ou sans préconditionnement thermique à 38 °C pendant 5 heures. Les dommages ont été évalués en fonction des paramètres de fluorescence chlorophyllienne après le préconditionnement à la chaleur, après les traitements thermiques et pendant une période de rétablissement de 7 jours. Les dommages visibles aux aiguilles ont également été évalués après les traitements thermiques et 14 jours plus tard. Les paramètres de fluorescence chlorophyllienne ont indiqué que les semis soumis à un traitement thermique de 42 °C à 43 °C avaient perdu la capacité de phosphoryler et de donner de l'eau au photosystème II. Un traitement thermique de 44 °C à 46 °C a eu pour effet de limiter la capacité des semis à utiliser le NADPH et l'ATP dans le cycle de Calvin. D'après les dommages visibles aux aiguilles, les familles dont la performance de croissance en hauteur a été supérieure ont été plus sensibles au stress thermique que les familles dont la performance de croissance en hauteur s'est révélée intermédiaire ou inférieure. De plus, les familles présentant des performances de croissance en hauteur supérieures ont montré des capacités photochimiques faibles à la lumière (DELTAF/Fm') après traitement thermique. Le préconditionnement à la chaleur a augmenté la thermotolérance des semis. Bigras a conclu que les semis d'épinette blanche présentant des caractéristiques de croissance rapide dans les conditions actuelles pourraient ne pas pousser aussi bien à des températures plus élevées, comme celles qui pourraient se produire avec le réchauffement de la planète.

Barber et coll. (2000) ont constaté qu'il y avait eu réduction de la croissance de l'épinette blanche en Alaska au cours du 20e siècle en raison du stress de sécheresse induit par les températures; ils ont observé que le prolongement de la saison de croissance en haute latitude nord semblait de plus en plus évident d'après les observations par satellite sur l'étendue de la végétation et sur la durée de sa présence. Ce prolongement expliquerait également l'augmentation observée de l'amplitude des variations saisonnières de la concentration atmosphérique en $CO_2$. L'augmentation de la respiration et de la photosynthèse des plantes est bien corrélée aux augmentations de température de ce siècle et constitue donc le lien le plus probable entre les observations relatives à la végétation et au $CO_2$. À partir de ces observations, on a avancé que les augmentations de température auraient stimulé l'absorption du carbone en haute altitude et dans l'ensemble du territoire forestier boréal. Les données multiproxys de cernes (largeur des cernes, densité maximale du bois final et composition isotopique du carbone) de 20 peuplements productifs d'épinettes blanches en Alaska intérieur ont montré

une relation forte et constante au cours des 90 dernières années et indiquent que, contrairement aux prévisions antérieures, la croissance radiale a diminué avec l'augmentation de la température. Le stress de sécheresse induit par les températures a touché de manière disproportionnée l'épinette blanche à la croissance la plus rapide, ce qui suppose que, dans le contexte du récent réchauffement climatique, la sécheresse pourrait avoir limité l'absorption du carbone dans une grande partie de la forêt boréale nord-américaine.

Les limites des écosystèmes fondées en tout ou en partie sur le climat et la végétation changeront en fonction des régimes de température et d'humidité et des différentes réactions métaboliques des espèces aux changements de régime thermiques (Root et Hughes, 2005). Les frontières des grands écosystèmes sous-continentaux reposant sur les variations nord-sud de la température et les variations est-ouest de l'humidité, comme les régions de site (écorégions) en Ontario décrites par Hills (1961) et Crins (2002), se déplaceront en réaction aux changements des facteurs déterminants. Les changements les plus importants dans la composition, la structure et les fonctions des écosystèmes sont susceptibles de se produire aux latitudes nordiques et aux altitudes plus élevées, comme dans les écosystèmes de la forêt boréale, où les changements dans les régimes de perturbation liés aux conditions météorologiques, par exemple les feux et le cycle des éléments nutritifs constituent les principaux facteurs déterminants de la productivité. Parmi les exemples de modifications probables des écosystèmes induites par le climat, on peut citer le recul de la forêt alpine, la transformation de la forêt boréale en tourbière, de la forêt boréale en forêt Grands Lacs – Saint-Laurent, de la limite forestière en steppe de prairie boréale et de la forêt boréale en prairie-parc de tremble.

Beaulieu et Rainville (2005) ont proposé une méthodologie combinant un indice biophysique de qualité de station et un modèle de transfert de source de semences fondé à la fois sur la température et les précipitations afin d'estimer le rendement des plantations d'épinettes blanches dans les conditions actuelles et du réchauffement planétaire à venir. Le modèle d'indice biophysique de qualité de station prévoit la hauteur dominante à 25 ans, prévision qui est ensuite utilisée dans l'estimation du rendement de la plantation à l'aide de tables de rendement. Le modèle de transfert a montré qu'en moyenne, les sources de semences s'adaptaient mieux aux conditions de température de leur emplacement actuel et pouvaient maximiser leur rendement, bien que le transfert de sources de semences vers des stations plus sèches puisse aussi améliorer le rendement des plantations. La simulation de Beaulieu et Rainville prévoyait que le réchauffement climatique devrait favoriser une légère augmentation du rendement des plantations d'épinette blanche dans le Sud du Québec, mais on ne peut s'attendre à obtenir des rendements similaires à partir d'une source de semences rapidement exposée à des conditions plus chaudes par rapport à une source de semences établie dans des conditions de croissance auxquelles elle est adaptée.

### 2.2.2 Régions écoclimatiques

Les facteurs climatiques régissent la disponibilité de l'énergie entrante pour les plantes et déterminent en grande partie la quantité d'humidité disponible, bien que le climat ne puisse être complètement séparé du facteur temps ou de la topographie (Viereck et coll., 1986). Les caractéristiques écoclimatiques, qui varient selon les régions, déterminent la répartition des

espèces et la croissance des plantes (Groupe de travail sur les écorégions, 1989). Les regroupements de régions écoclimatiques forment des provinces écoclimatiques. Par exemple, la province écoclimatique boréale renferme des forêts de conifères ou de conifères et de feuillus à couvert dense, tandis que des forêts mixtes de feuillus et de conifères tolérants à l'ombre poussent naturellement dans la province écoclimatique tempérée froide. L'épinette blanche est une composante caractéristique de la province écoclimatique boréale et on la trouve également dans les provinces écoclimatiques tempérées froides et subarctiques.

Vingt-quatre régions écoclimatiques de la province écoclimatique boréale canadienne ont été reconnues par le Groupe de travail sur les écorégions (1989). L'épinette blanche est absente de seulement sept ou huit d'entre elles, principalement à Terre-Neuve-et-Labrador et dans les régions voisines du Québec et du Nouveau-Brunswick. Dans certaines régions, l'épinette blanche se trouve principalement sur des stations qui diffèrent de la « normale » soit parce qu'elles sont plus humides (p. ex. la région du Haut-boréal océanique [HBo]) soit plus chaudes et plus humides (p. ex. la région du Haut-boréal subhumide [HBs]) soit plus fraîches et plus sèches (p. ex. la région du Bas-boréal de transition [LBt]).

Dans la région écoclimatique du Haut-subarctique [HS], où les étés sont frais, où le gel est fréquent sauf en juillet et en août, où la température annuelle moyenne varie de -5 °C à -20 °C et où les précipitations annuelles moyennes sont de 250 mm à 350 mm, « les stations normales sont caractérisées par des peuplements rabougris et à croissance très libre d'épinette noire et de mélèze laricin, avec des quantités moindres d'épinette blanche » (Groupe de travail sur les écorégions, 1989). À l'aéroport d'Inuvik, la température mensuelle moyenne du mois le plus froid est de -34,4 °C et la température la plus basse jamais enregistrée est de -56,7 °C. Les stations sèches sont souvent couvertes de peuplements ouverts d'épinette blanche; l'épinette blanche, le peuplier baumier (*Populus balsamifera* L.) et le bouleau à papier (*Betula papyrifera* Marsh.) sont communs le long des rivières.

Avec des conditions un peu moins glaciales et des précipitations nettement plus abondantes, les arbres atteignent une taille plus importante et forment des peuplements plus denses dans la région écoclimatique du Bas-subarctique [BS] que dans la région écoclimatique du Haut-subarctique [HS]. Les peuplements ouverts d'épinettes blanches et de bouleaux à papier peuvent dominer les stations les plus sèches et, avec le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.), ils sont également présents sur les stations chaudes et protégées.

Dans la région écoclimatique du Bas-subarctique atlantique [LSa], « les stations normales sont généralement dominées par des forêts d'épinette blanche tapissées de mousses. Des forêts d'épinette blanche occupent également des stations sèches, mais ce sont des lichens qui poussent en sous-étage » (Groupe de travail sur les écorégions, 1989). Les températures mensuelles moyennes sont au-dessus du point de congélation de juin à septembre; les hivers sont froids, mais sont quelque peu adoucis sous l'influence maritime par rapport aux endroits intérieurs adjacents.

Dans la région boréale, l'épinette blanche et l'épinette rouge sont mentionnées par le Groupe de travail sur les écorégions (1989) comme étant des espèces cooccurrentes, mais seulement

dans la région écoclimatique du Bas-boréal de transition [LBt], dans le Sud du Nouveau-Brunswick.

Dans les parties côtières de la région écoclimatique du Bas boréal océanique en Nouvelle-Écosse et au Nouveau-Brunswick, la présence bien visible de l'épinette blanche et l'absence de l'épinette noire sont attribuées à la tolérance de l'épinette blanche aux embruns salés, qui « ont tendance à limiter la croissance de l'épinette noire » (Groupe de travail sur les écorégions, 1989). L'épinette blanche atteint une meilleure forme et une meilleure croissance le long de la côte que l'épinette noire ou le sapin baumier (Loucks, 1962).

L'épinette blanche est également présente dans la province écoclimatique du Tempéré froid qui s'étend vers l'est, au sud des régions boréales, de la région de Sault Ste. Marie en Ontario jusqu'à l'Île-du-Prince-Édouard, y compris dans certaines parties de la Nouvelle-Écosse et du Nouveau-Brunswick. Dans la région écoclimatique du Haut-tempéré froid humide [HCTh], l'épinette blanche est présente sur des stations plus humides que la « normale ». Dans les vallées de la région écoclimatique du Haut-tempéré froid de transition [HCTt] nichent des conifères, dont l'épinette blanche, tandis que les feuillus dominent les crêtes. L'épinette blanche, l'épinette noire et le sapin baumier sont présents sur des sites plus froids et plus humides dans la région écoclimatique du Moyen tempéré froid humide du Sud de l'Ontario.

Principalement sur le territoire du Yukon, la région écoclimatique de la Cordillère subarctique du nord, de type subalpin [NSCs], sur des sites « normaux » à faible altitude, met en scène des peuplements ouverts discontinus d'épinette blanche rabougrie intégrés dans une matrice de saule, de bouleau nain (0,5 – 1,5 m de haut) et de thé du Labrador (*Rhododendron tomentosum* Harmaja). Les talus d'éboulis pierriers orientés sud et ouest présentent une couverture végétale clairsemée d'épinettes blanches, d'arbustes et de mousses.

Dans la région écoclimatique de la Cordillère du nord, de type subalpin [NCs], également principalement dans le territoire du Yukon, une couverture éparse d'arbres rabougris comprend l'épinette blanche ainsi que le sapin alpin et le pin tordu latifolié. À des altitudes plus basses, l'épinette blanche « est dominante partout ». Les sites normaux de la région écoclimatique de la Cordillère du nord, de type boréal [NCb], au sud de la NCs, comportent des communautés d'épinettes blanches et de mousses hypnacées, « qui constituent la végétation climax de la région » (Groupe de travail sur les écorégions, 1989); les sites alluviaux sont occupés par des épinettes blanches et des peupliers baumiers.

Les sites normaux de la région écoclimatique de la Cordillère moyenne, de type alpin [MCa] sont dominés par l'épinette blanche et le sapin alpin intégrés dans une matrice de bouleau nain et de saule (Groupe de travail sur les écorégions, 1989). Dans la région écoclimatique de la Cordillère moyenne, de type boréal [MCb], « l'épinette blanche (croisement d'Engelmann) et, dans une certaine mesure l'épinette noire, avec un sous-étage de mousses hypnacées, représentent la végétation du climax climatique », bien que « les sites normaux soient caractérisés par des forêts à couvert fermé de pin tordu latifolié ». Les sites mal drainés comportent des épinettes noires et des épinettes blanches avec des sous-étages de thé du Labrador, de prêle et de mousses.

L'épinette d'Engelmann et le sapin alpin, « les espèces du climax climatique », sont les plus courants dans les peuplements de fin de succession de la région écoclimatique de la Cordillère du sud, de type subalpin [SCs], mais les sites normaux sont caractérisés par un peuplement de pin tordu latifolié à couvert fermé issu d'un feu (Groupe de travail sur les écorégions, 1989).

La transition entre la végétation boréale et la végétation de la Cordillère sur les pentes inférieures des montagnes Rocheuses et les pentes orientales de la chaîne côtière est représentée par la région écoclimatique de la Cordillère du sud, de type boréal [SCb], où « des forêts mixtes de peuplier faux-tremble, de peuplier baumier, de bouleau à papier, de pin tordu latifolié (*Pinus contorta* Dougl. ex Loud), d'épinette blanche, d'épinette noire et de sapin baumier sont présentes sur les sites normaux » (Groupe de travail sur les écorégions, 1989). Des forêts à couvert fermé de pin tordu latifolié et d'épinette blanche sont présentes à des altitudes plus élevées. L'épinette blanche, l'épinette noire et le sapin baumier sont des espèces du climax climatique sur les sites de zones sèches, l'épinette noire et le sapin baumier prennent place sur les sites mal drainés. Le Groupe de travail sur les écorégions (1989) a remarqué que l'épinette blanche et l'épinette d'Engelmann sont toutes deux présentes dans la région écoclimatique de la Cordillère du sud, de type montagneux [SCm], mais n'a pas décrit les modèles de répartition.

Dans la région écoclimatique de la Cordillère intérieure, de type boréal [ICb], l'épinette blanche et le sapin alpin sont les espèces du climax climatique, mais la végétation du climax climatique ne se développe que sur les sites plus humides que la normale, qui sont vraisemblablement moins sujets aux feux de forêt que les sites normaux.

Une stratification verticale étendue de la végétation caractérise le Centre-Sud de la Colombie-Britannique. Le Groupe de travail sur les écorégions (l989) a choisi de désigner cette zone comme un complexe de plusieurs régions écoclimatiques plutôt que d'essayer de cartographier les régions séparément. La région écoclimatique de la Cordillère intérieure, de type subalpin [ICs] abrite généralement l'épinette d'Engelmann, le sapin subalpin et le pin tordu latifolié sur les sites « normaux », tandis que les sites humides sont généralement dominés par « l'épinette et le sapin ». Dans la région écoclimatique de la Cordillère intérieure, de type subalpin de transition [ICn], les peuplements matures et de fin de succession d'épinette blanche × épinette d'Engelmann, de sapin subalpin (*Abies lasiocarpa* (Hook), de pin tordu latifolié et de douglas vert (*Pseudotsgua menziesii* (Mirb.) Franco) peuvent se développer sur des sites normaux. Et, comme dans les ICs, « l'épinette et le sapin » sont présents sur les sites mal drainés. Les sites plus humides que la normale dans la région écoclimatique de la Cordillère intérieure, de type montagneux [ICm] produisent des peuplements mixtes d'épinette blanche, de douglas vert et d'érable de Douglas (*Acer glabrum* var. *douglasii* (Hook.) Dippel).

Le Groupe de travail sur les écorégions (1989) ne se penche pas sur la manière dont l'épinette blanche et d'autres espèces se répartissent et dans quelles mesures elles sont influencées par les diverses composantes écorégionales, mais pour chaque région écoclimatique, on a présenté un diagramme climatique détaillé d'une station « aussi représentative que possible » de cette région.

#### *2.2.2.1 Subdivisions de la forêt boréale*

La zone boréale nord-américaine a été divisée en deux ou trois sous-zones (Hare, 1950; Hare et Ritchie, 1972; Rowe, 1972; Viereck, 1975). Dans le Nord-Ouest de l'Europe, on a distingué quatre sous-zones boréales: nord, moyenne, sud et hémiboréale (Ahti et coll., 1968). En grande partie fondées sur les zones de végétation forestière bien définies en Finlande, les sous-zones diffèrent non seulement par leur flore et leurs communautés végétales, mais aussi par leur productivité (Koivisto, 1970; Bazilevich et Rodin, 1971) ainsi que par plusieurs autres phénomènes biologiques connexes (Hamet-Ahti, 1976, 1981; Norokorpi, 1986).

### 2.3 Sols

L'épinette blanche est présente sur une grande variété de sols, y compris les sols d'origine glaciaire, lacustre, marine et alluviale, les dolomies basiques sus-jacentes, les calcaires et les granites et gneiss acides du Précambrien et du Dévonien, ainsi que sur les schistes, schistes argileux, schistes ardoisiers et conglomérats sédimentaires du Silurien (Halliday, 1937). La large gamme de sols sur lesquels l'épinette blanche pousse comprend les sols argileux (Wilde et coll., 1949, 1954; Nienstaedt, 1957; Rowe, 1972), même ceux qui deviennent durs lorsqu'ils sont humides et colonnaires lorsqu'ils sont secs (Jameson, 1963), ainsi que des platins de sable et des sols à texture grossière (Section forestière L. 4d, Rowe, 1972). On trouve de très grandes épinettes blanches sur des sols constitués de couches de limons riches entrecoupées de couches de matière organique, résultat des inondations périodiques du printemps (J.M. Robinson[8], communication personnelle, 17 sept. 1969). Sa présence sur certains sols organiques n'est pas fréquente, sauf peut-être sur des sols organiques mésiques peu profonds en Saskatchewan et en association avec l'épinette noire sur des sols organiques dans le Centre du Yukon (Nienstaedt et Zasada, 1990).

Les sols podzolisés, brunisoliques, luvisoliques, gleysoliques et régosoliques (immatures) sont typiques de ceux dans lesquels l'épinette blanche s'enracine dans toute son aire de répartition (Nienstaedt, 1957). Les sols où croît l'épinette blanche sont le plus souvent des alfisols ou des inceptisols (Nienstaedt et Zasada, 1990). Dans la région de podzols du Wisconsin, l'épinette blanche est présente sur les podzols loameux, les gleysols podzolisés loameux, les argiles fortement podzolisées, les argiles podzoliques gleyifiées, les sols de bas versants et les tourbières boisées (Wilde et coll., 1949). Les loams sableux humides favorisent également une bonne croissance (Harlow et Harrar, 1950). Sur les podzols sableux (Wilde et coll., 1949), c'est généralement une espèce secondaire (Nienstaedt et Zasada, 1990). Elle affiche une bonne croissance sur les alluvions humides (Seeley, cité par Nienstaedt, 1957; Jeffrey, 1961, 1964; Lacate et coll., 1965; Viereck, 1973) de berges de cours d'eau et en bordure de marécages (Sargent, 1898; Kenety, 1917; Rowe, 1972). L'épinette blanche pousse bien sur les sols lacustres à drainage bon dans les forêts mixtes de l'Alberta (Heger, 1971), sur les loams argileux à drainage modérément bon en Saskatchewan (Kabzems, 1971) et sur les loams et les argiles humifères (avec une litière éparse et un horizon minéral enrichi en matière organique mélanocrate) dans le district d'Algoma en Ontario (Wilde et coll., 1954).

[8] Service canadien des forêts, Ottawa (Ontario).

Plus la rigueur du climat augmente, moins l'épinette blanche s'accommode de types de sols. La répartition de l'épinette blanche au Labrador semble dépendre presque entièrement de la nature du sol (Sargent, 1898); entre les rives sud-ouest de la baie d'Hudson et les régions Nord-Est de la Saskatchewan, l'épinette blanche n'occupe que des terrains très ciblés, qui sont caractérisés par des sols fertiles ou par un drainage bon (Ritchie, 1956). Robinson[9] (communication personnelle, 17 sept. 1969) a appelé l'épinette blanche le noyer noir du Nord, où « elle ne pousse bien que sur les meilleurs sites », mais « on peut trouver l'épinette blanche près de l'embouchure du fleuve Mackenzie où elle pousse très bien sur au plus 12 pouces » [30 cm] de sol actif sur le pergélisol, à condition qu'il n'y ait pas de couvert de mousses et que la surface du sol soit chaude. Si le sol est recouvert d'une couche isolante de mousses, notamment de sphaignes, la croissance des arbres cesse pratiquement ».

Sur les dépôts fluvioglaciaires secs et profonds du Nord de l'Ontario, l'épinette blanche et le tremble poussent lentement (MacLean, 1960). Cependant, de manière générale, l'épinette blanche est capable de tolérer une sécheresse importante sur les sites fertiles et aucun site fertile n'est trop humide, à moins que l'humidité du sol ne soit stagnante (Sutton, 1968). Un sol fertile est indispensable non seulement à la croissance de l'épinette blanche, mais aussi à la répartition de l'espèce. Une fertilité au moins modérée est nécessaire pour une bonne croissance, mais l'épinette blanche est présente sur de nombreux sites où les carences en éléments nutritifs freinent davantage sa croissance que celle de l'épinette noire, de l'épinette rouge, de l'épinette de Norvège et des pins en général (Heiberg et White, 1951; Lafond, 1954; McLeod, 1956; MacArthur, 1957; Paine, 1960; Swan, 1960). L'épinette blanche a donné de bien moins bons résultats que le mélèze du Japon lors d'un essai de boisement sur des terres agricoles abandonnées situées au sommet d'une colline dans l'État de New York, un site « défavorable » (Cook et Schierbaum, 1948). Les normes minimales de fertilité du sol recommandées dans le cas de l'épinette blanche, suffisantes pour produire 126 à 157 $m^3$/ha de bois à 40 ans, sont beaucoup plus élevées que dans le cas des espèces de pins couramment plantées dans les États des Grands Lacs (Wilde, 1966) : 3,5 % de matière organique, 12,0 mEq/100 g de capacité d'échange, 0,12 % de N total, 44,8 kg/ha de P disponible, 145,7 kg/ha de K disponible, 3,00 mEq/100 g de Ca échangeable et 0,70 mEq/100 g de Mg échangeable.

La couverture morte sous les peuplements dominés par l'épinette blanche réagit de manière différente selon les conditions du site, y compris les conditions résultant d'un historique des perturbations (Nienstaedt et Zasada, 1990). La composition, la biomasse et les propriétés physiques et chimiques des sols minéraux sont touchées. En Alaska, l'accumulation de couches organiques (dont l'épaisseur est plus importante dans les peuplements matures d'épinettes que dans les peuplements de feuillus sur des sites similaires) entraîne une diminution de la température du sol, conduisant dans certains cas à la formation de pergélisol (Viereck, 1970a, b); Viereck et coll., 1983). « Le long de la route Canol au Yukon, de nombreuses épinettes blanches avaient une accumulation de litière allant jusqu'à 12 pouces [30 cm] près des troncs d'arbres... mais le pH de cette litière n'était pas plus élevé que celui de la litière de tremble »

[9] Service canadien des forêts, Ottawa (Ontario).

(Robinson, J.M. [10], communication personnelle 17 sept. 1969). L'acidité du sol minéral échantillonné à une profondeur moyenne de 17 cm dans 13 peuplements d'épinettes blanches sur des terres agricoles abandonnées en Ontario a augmenté de 1,2 unité de pH sur une période de 46 ans (Brand et coll., 1986).

L'épinette blanche tolère une gamme importante de pH du sol (Nienstaedt, 1957). Stone, en communication personnelle avec Nienstaedt[11] (1957), a rapporté que l'épinette blanche se trouvait sur certains sols dont le pH était aussi acide que 4,5 et sur d'autres dont le pH était aussi alcalin que 7,5 dans les couches de surface. Des peuplements vigoureux d'épinettes blanches au Manitoba se sont établis sur des sols dont le pH était de 7,6 à seulement 10 cm sous la surface, et de pH 8,4 à 43 cm sous la surface (Stoeckeler, 1938; USDA Forest Service 1938); la profondeur d'enracinement dans ces sols était d'au moins 81 cm. Un approvisionnement abondant en calcium est commun à la plupart des endroits où poussent l'épinette blanche dans l'État de New York (Nienstaedt et Zasada, 1990). Une chlorose a été observée chez de jeunes épinettes blanches dans des sols de pépinière fortement chaulés à un pH d'environ 8,3 (Stone, cité par Nienstaedt, 1957). Wilde (1966) a estimé que l'épinette blanche au Wisconsin pourrait atteindre un optimum de croissance dans des conditions de pH allant de 4,7 à 6,5, mais qu'elle pouvait atteindre un optimum de croissance dans des conditions de pH pouvant aller jusqu'à 7,0 et peut-être plus (Sutton, 1968). Les alluvions des plaines inondables des rivières du Nord présentent des unités de pH allant de 5,0 à 8,2 (Zasada et coll., 1977). Des écotypes calcaires peuvent exister (Pelletier, 1966) et dans la section B8 de la forêt canadienne, la présence du peuplier baumier et de l'épinette blanche sur certaines moraines côtelées et des argiles semble être corrélée à la teneur importante en chaux de ces matériaux (Rowe, 1972; Stiell, 1976), tandis que les sols calcaires sont des sites favorables pour les relictes nordiques d'épinettes blanches (Hustich, 1953).

Les peuplements matures d'épinettes blanches dans les régions boréales ont souvent des strates de mousses bien développées, dominées par des mousses hypnacées, par exemple l'hylocomie brillante (*Hylocomium splendens* (Hedw.) B.S.G.), la pleurozie dorée (*Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt.), l'hypne plumeuse (*Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not.) et les dicranes (*Dicranum* Hedw. spp.) plutôt que les *Sphagnum* Dill. spp. (Le Roi et Stringer, 1976; Viereck, 1987). L'épaisseur de la strate mousses – matière organique dépasse généralement 25 cm dans le Grand Nord et peut presque atteindre le double de ce chiffre. Les mousses sont en compétition pour les éléments nutritifs et exercent une influence majeure sur la température du sol dans la zone d'enracinement. La formation du pergélisol dans certaines parties de l'Alaska, du Yukon et des Territoires du Nord-Ouest est facilitée par la couche de matière organique isolante (Viereck, 1970a, b; Gill, 1975; Van Cleve et Yarie, 1986). Le rôle du déracinement par le vent (chablis) dans le maintien de la diversification de la flore bryophyte dans les forêts boréales d'épinettes a été décrit par Jonsson et coll. (1990) ainsi que par Jonsson et Dynesius (1993).

[10] J. M. Robinson, Can. Dep. For., For. Res. Branch, Ottawa, Ontario; notes in File Project H-123 Symposium sur l'aménagement de l'épinette noire en Ontario. Mars 1962.
[11] H. Nienstaedt, For. Serv., Lake States For. Exp. Sta., St. Paul MN.

L'interaction entre le pergélisol, le feu et l'épinette blanche a été décrite par Jack Robinson[12] (1962) :

> « À Norman Wells, on trouve d'excellents peuplements d'épinettes blanches sur les îles du fleuve Mackenzie et une étroite bande de bonnes épinettes [blanches] près des berges du fleuve. Derrière, la forêt se transforme en une pessière à épinette noire de type fondrière caractérisée par une épaisse couche de mousses sous laquelle il y a du pergélisol à hauteur du sol minéral. Sur les pentes des monts Franklin, on a constaté des conditions similaires jusqu'à ce que l'on atteigne une zone ayant brûlée intensivement récemment. Le feu avait brûlé tout le couvert de mousses jusqu'à la surface du sol minéral et il n'y avait pas de pergélisol [ici] à la fin juillet à une profondeur de 42 pouces [107 cm]. Plus haut sur la pente et au-dessus de la zone brûlée, on a de nouveau trouvé des sphaignes, des épinettes noires broussailleuses et du pergélisol... Un banc de gravier sur le versant, probablement causé par une ancienne ligne de plage, portait des épinettes blanches à croissance rapide. Ce bon peuplement résultait probablement d'un incendie antérieur... »

Viereck et coll. (1983) ont étudié la végétation, les sols et la productivité forestière de toute une gamme de peuplements forestiers de la taïga l'Alaska intérieur. Les peuplements étaient répartis sur un gradient environnemental allant d'un peuplement de peupliers faux-trembles sur une falaise sèche, abrupte orientée sud, à des peuplements ouverts d'épinettes noires reposant sur du pergélisol sur des pentes orientées nord. Le site le plus froid était composé d'une forêt mixte d'épinettes blanches et d'épinettes noires à la limite forestière. La zone sèche mésique était représentée par des peuplements de succession de bouleau à papier, de peuplier faux-tremble et des peuplements très productifs d'épinette blanche. Plusieurs peuplements situés en plaine inondable représentaient la séquence de succession du peuplier baumier et de l'épinette blanche productifs aux peuplements d'épinette noire établis sur du pergélisol sur les terrasses plus anciennes. Viereck et coll. (1983) ont décrit le gradient environnemental en utilisant deux facteurs pédologiques, soit l'humidité du sol et les degrés-jours du sol (DJS) annuels cumulatifs, qui étaient de 2 217 DJS sur le site le plus chaud sur lequel était établi un peuplement de peupliers faux-trembles et de 480 DJS sur le site le plus froid dominé par le pergélisol sur lequel était établi un peuplement d'épinette noire. Les huiles variaient de cryochreptes alfiques sur la plupart des sites mésiques à cryochreptes histiques pergéliques sur les sites plus froids caractérisés par du pergélisol. Un peuplement d'épinette noire sur pergélisol présentait la plus faible récolte sur pied d'arbres (1586 g/m$^2$) et la plus faible productivité annuelle (56 g/m$^2$), tandis qu'un peuplement mature d'épinettes blanches présentait la plus grande récolte sur pied d'arbres (24,577 g/m$^2$) et une productivité annuelle de 540 g/m$^2$, soit un peu plus de la moitié de celle du peuplement de succession de peupliers baumiers sur alluvions de plaine inondable.

La profondeur de gel dans le sol et son rythme de dégel sous des peuplements denses d'épinettes de Norvège dans la région boréale de Komi (une des républiques fédérées de

[12] J. M. Robinson, Can. Dep. For., For. Res. Branch, Ottawa, Ontario; notes in File Project H-123 Symposium sur l'aménagement de l'épinette noire en Ontario. Mars 1962.

Russie), à l'ouest de l'Oural, ont été étudiés par Deryugin (1989) sur des sites frais et humides. Le gel le plus profond a été observé sur le site frais (47 cm en moyenne), mais sur le site humide, la profondeur moyenne de gel n'était que de 7 cm. Les terres arables voisines ont gelé à une profondeur de 12 cm, les forêts de bouleaux à 32 cm. L'épaisseur de neige et la teneur en humidité du sol ont été les éléments les plus déterminants sur la profondeur du gel. Dans la forêt de bouleaux, le sol a dégelé principalement avant la fonte des neiges, alors que dans la forêt d'épinettes, le sol a dégelé principalement après la fonte des neiges. Dans la forêt dense d'épinettes, le taux de dégel du sol a en moyenne été de 1,8 cm par jour, soit 1,1 cm de moins par jour que dans la forêt de bouleaux, où le dégel s'est terminé 27 jours plus tôt que dans la forêt d'épinettes.

### 2.3.1 Fertilité requise en pépinières

Les besoins en éléments nutritifs de l'épinette blanche, établis à partir des concentrations foliaires que Swan (1971) a déterminées au cours d'expériences de culture dans le sable, sont les suivants : azote 1,50 – 2,50; phosphore 0,18 – 0,32; potassium 0,45 – 0,80; magnésium 0,10 – 0,20; et calcium 0,15 – 0,40, tous en pourcentage de matière sèche. Nienstaedt et Zasada (1990) ont remarqué que ces valeurs, autres que celles du calcium, étaient conformes aux valeurs que Iyer (1977) a publiées à l'issue d'expériences en pépinière sur des semis d'épinette blanche de 3 ans. Quant aux valeurs publiées par Armson et Sadreika (1979) sur le besoin de l'épinette blanche en éléments nutritifs, elles varient selon le type de stock et entre les pépinières du Nord et du Sud de l'Ontario (tableau 2.1).

Bien entendu, les concentrations d'éléments nutritifs dans les tissus végétaux dépendent de nombreux facteurs, parmi eux, les conditions de croissance. L'interprétation des concentrations déterminées par analyse n'est aisée que lorsqu'un élément nutritif est présent en concentration excessivement faible ou, occasionnellement, excessivement élevée. Les valeurs sont influencées par les facteurs écologiques et les interactions entre les 16 éléments nutritifs reconnus comme essentiels aux plantes, dont 13 sont obtenus du sol et sont utilisés en quantités relativement importantes, notamment l'azote, le phosphore, le potassium, le calcium, le magnésium et le soufre (Buckman et Brady, 1969). Les concentrations d'éléments nutritifs dans les conifères varient également en fonction de la saison, de l'âge, du type de tissu échantillonné et de la technique d'analyse. La gamme de concentrations que l'on trouve dans les plantes bien développées (tableaux 2.1 et 2.2) sert à évaluer l'adéquation de certains éléments nutritifs; leur mise en rapport sert à détecter les déséquilibres nutritionnels. La variabilité des données du tableau 2.2 est générale, les extrêmes ne contribuant qu'à une mise en garde à l'égard des résultats. Les minima des éléments nutritifs sont en moyenne 45 % inférieurs aux moyennes, et les maxima 567 % supérieurs.

Les déterminations individuelles fournissent des données d'un certain intérêt, mais, à moins qu'elles ne soient liées à des déséquilibres évidents, elles ne sont pas convaincantes.

Tableau 2. 1. Fourchettes de concentrations des éléments nutritifs présents dans le feuillage de l'épinette blanche à racines nues, selon l'emplacement géographique de la pépinière et le type de stock, en pourcentage de poids sec (d'après Armson et Sadreika, 1979).

| | Type de stock du Nord de l'Ontario | | | | | Type de stock du Sud de l'Ontario | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| **Élément** | **1 +0** | **2 +0** | **3 +0** | **1 +1** | **2 +1** | **1 +0** | **2 +0** | **3 +0** | **1 +1** | **2 +1** | **1 +2** | **2 +2** |
| N | 1,25 à 3,08 | 1,81 à 2,27 | 1,62 à 2,07 | 1,40 à 1,48 | 2,11 à 2,42 | 2,32 à 2,77 | 1,76 à 2,78 | 1,51 à 2,12 | 2,22 à 2,58 | 1,98 à 2,50 | 1,39 à 2,22 | 1,56 à 2,75 |
| P | 0,23 à 0,37 | 0,11 à 0,22 | 0,15 à 0,25 | 0,11 à 0,14 | 0,18 à 0,25 | 0,26 à 0,34 | 0,21 à 0,31 | 0,10 à 0,23 | 0,15 à 0,24 | 0,12 à 0,19 | 0,18 à 0,19 | 0,12 à 0,16 |
| K | 0,28 à 2,63 | 0,54 à 1,92 | 0,50 à 1,25 | 1,41 à 1,69 | 0,58 à 0,82 | 0,67 à 2,10 | 0,42 à 0,63 | 0,59 à 1,20 | 0,55 à 0,64 | 0,53 à 1,14 | 0,45 à 0,67 | 0,18 à 1,15 |
| Ca | 0,47 à 0,92 | 0,57 à 0,83 | 0,07 à 0,99 | 0,31 à 0,50 | 1,04 à 1,18 | 0,30 à 1,07 | 0,70 à 1,63 | 0,63 à 0,81 | 0,31 à 0,81 | 0,29 à 2,04 | 0,20 à 0,83 | 0,81 à 1,70 |
| Mg | 0,10 à 0,13 | 0,08 à 0,10 | 0,07 à 0,11 | 0,08 à 0,09 | 0,10 à 0,11 | 0,08 à 0,14 | 0,09 à 0,13 | 0,09 à 0,11 | 0,06 à 0,10 | 0,06 à 0,12 | 0,07 à 0,10 | 0,06 à 0,21 |

Tableau 2. 2. Valeurs moyennes, minimales et maximales des dimensions et des concentrations en éléments nutritifs de 80 semis d'épinette blanche 1 +0 provenant d'échantillons prélevés annuellement dans une pépinière de la Colombie-Britannique le 15 octobre 1968 – 1978 (d'après Duryea et Landis 1984).

| Variable | Moyenne | Minimum | Maximum | Fourchette de 50 %[a] |
|---|---|---|---|---|
| Poids sec des semis (g) | 0,18 | 0,03 | 0,60 | |
| Longueur de la pousse (cm) | 3,90 | 1,70 | 9,20 | |
| Ratio pousse/racine | 0,57 | 0,24 | 0,97 | |
| N (%) | 2,59 | 0,24 | 3,50 | 2,28 – 2,91 |
| P (%) | 0,32 | 0,22 | 0,42 | 0,30 – 0,35 |
| K (%) | 0,90 | 0,52 | 1,26 | 0,83 – 0,98 |
| Ca (%) | 0,49 | 0,12 | 0,87 | 0,39 – 0,59 |
| Mg (%) | 0,15 | 0,10 | 0,22 | 0,14 – 0,17 |

[a] Fourchette de 50 % des observations; calculée comme moyenne ± de l'écart-type.

### 2.4 Limites de la répartition actuelle

L'épinette blanche a une aire de répartition transcontinentale en Amérique du Nord. Au Canada, sa répartition contiguë englobe la quasi-totalité des régions forestières boréale, subalpine, montagnarde, du Columbia, des Grands Lacs – Saint-Laurent et de l'Acadie (Rowe, 1972) et s'étend dans toutes les provinces et tous les territoires (Direction des forêts, 1961). Sur la côte ouest de la baie d'Hudson, elle s'étend jusqu'à la rivière Seal, à environ 59° N, « à partir de laquelle la limite Nord s'étend apparemment presque directement vers le nord-ouest jusqu'à près de l'embouchure du fleuve Mackenzie, soit environ à 68° de latitude » (Bell, 1881). Collins et Sumner (1953) ont rapporté avoir trouvé de l'épinette blanche à moins de 13 km de la

côte arctique dans la Firth Valley au Yukon, à environ 69° 30’ N, 139° 30’ O. Elle se trouve à moins de 100 km de l’océan Pacifique dans la Skeena Valley, chevauchant l’aire de répartition de l’épinette de Sitka et atteint presque l’océan Arctique à la latitude 69° N dans le district du Mackenzie, les spécimens pouvant atteindre 15 m de hauteur sur certaines des îles du delta près d’Inuvik. La grande variété de conditions écologiques dans lesquelles quatre conifères du Québec, dont l’épinette blanche, sont capables de s’établir a été relevée par Lafond (1966), mais l’épinette blanche s’est révélée plus exigeante que l’épinette noire. Aux États-Unis, l’aire de répartition de l’épinette blanche s’étend au Maine, au Vermont, au New Hampshire, dans l’État de New York, au Michigan, au Wisconsin, au Minnesota et en Alaska (Sargent, 1922; Harlow et Harrar, 1950), où elle atteint le détroit de Béring à 66° 44’ N” à Norton Bay et le golfe d’Alaska à Cook Inlet (Nienstaedt et Zasada, 1990).

Des relictes du sud ont été signalées dans le Sud de la Saskatchewan et dans les collines Cypress du Sud-Ouest de la Saskatchewan (Scoggan, 1957; Nienstaedt et Zasada, 1990) et du Sud-Est de l’Alberta (site Web du parc interprovincial Cypress Hills – http://www.cypresshills. com/ seulement anglais), le Nord-Ouest du Montana (Munns, 1938; Harlow et Harrar, 1950), le Centre-Sud du Montana (Munns, 1938), dans les Black Hills à la frontière entre le Wyoming et le Dakota du Sud (Munns, 1938; Fernald, 1950), à la frontière entre le Manitoba et le Dakota du Nord (Munns, 1938) et à Shushan, dans l’État de New York (Cook et Smith, 1959).

Au cours d’une étude approfondie des types d’épinettes de la Colombie-Britannique intérieure, on a évalué individuellement les spécimens en fonction d’un indice morphologique, car il s’agissait d’assigner chaque échantillon de spécimens soit à l’épinette blanche, à l’épinette d’Engelmann soit aux groupes intermédiaires (Garman, 1957). L’étude a montré que l’épinette blanche était présente dans les bassins versants de la rivière Liard et de la rivière de la Paix, dans le Nord et le Nord-Est de la Colombie-Britannique, et qu’un autre bloc d’épinette blanche était présent sur le plateau entre la chaîne côtière et les montagnes Rocheuses, à l’ouest et à l’est, et entre les latitudes 51° et 55° N. En bas de pente des montagnes, à l’est de ce bloc, on a trouvé le type de variants ou les types intermédiaires qui formaient un corridor passant sur la partie nord du plateau Nechako entre les deux blocs d’épinette blanche. Des spécimens de ce type apparaissent dans diverses combinaisons avec l’épinette de Sitka du bassin de la Nass, au sud de Cedarvale sur le fleuve Skeena. Le type intermédiaire a été observé de nouveau dans la partie sud du sillon des Rocheuses, mais à l’exception de cette zone, de la zone située au sud de la rivière Bonaparte et au sud de la rivière Thompson Nord à Birch Island; par ailleurs l’épinette d’Engelmann est présente, la plupart du temps à des altitudes supérieures à 1 200 mètres.

Garman (1957) a avancé l’hypothèse suivante pour expliquer la répartition de l’épinette blanche et l’épinette d’Engelmann en Colombie-Britannique :

> La glaciation de l’Idaho au Yukon couvrait environ 2 100 km. Au rythme estimé de la désagrégation de la nappe glaciaire (Coleman, 1926, p. 68), la région connue aujourd’hui sous le nom de Colombie-Britannique aurait été libre de glace il y a environ 10 000 ans. Ainsi, le centre géographique de la zone, situé à environ 56° de latitude nord, a pu être occupé par de nombreuses générations d’épinettes depuis la fin de la dernière période glaciaire. L’épinette boréale aurait apparemment migré à basse altitude à partir d’une

station refuge au nord et un type montagnard se serait propagé vers le nord à partir d'un grand réservoir résiduel au sud de la glaciation maximale. Les deux types, qui se sont chevauchés dans leur aire de répartition géographique, présentent aujourd'hui un complexe de types variables composé des espèces migrantes et des variantes produites par leur contact mutuel. Ainsi, l'épinette blanche s'étend de la partie Nord-Estde la province vers le sud jusqu'au Plateau de l'intérieur et peut-être vers le sud en passant par le sillon des Rocheuses jusqu'aux vallées Est et Ouest du Kootenay. L'épinette d'Engelmann, quant à elle, s'étend vers le nord à des altitudes plus élevées dans les chaînes des Cascades, de Monashee, de Selkirk et peut-être des montagnes Rocheuses, ainsi que dans les zones sèches qui entourent le Plateau intérieur.

Les changements climatiques revêtent une importance particulière aux limites septentrionale et méridionale de la forêt boréale et le long des périphéries des relictes (Jozsa et coll., 1984).

### 2.4.1 Limites arctiques

L'un des conifères les plus résistants est l'épinette blanche; elle peut supporter, dans certaines parties de son aire de répartition, une température quotidienne moyenne de -6,7 °C en janvier et des températures minimales extrêmes pouvant atteindre -56,5 °C; les températures minimales de -50 °C sont généralisées dans une grande partie de l'aire de répartition, à l'exception des parties les plus au sud et celles les plus au sud-est (Fowells, 1965). Seule, ou avec l'épinette noire et le mélèze laricin (*Larix laricina* (Du Roi) K. Koch), l'épinette blanche marque la limite Nord de la croissance des arbres (Sutton, 1969). Des épinettes blanches pouvant atteindre 15 m de hauteur sont présentes à 69° N sur des îles du delta du Mackenzie, près d'Inuvik dans les Territoires du Nord-Ouest. Hustich (1966) a décrit les Picea spp. comme étant des marqueurs de la limite la plus au nord de la croissance des arbres en Amérique du Nord.

En Amérique du Nord, la limite forestière arctique ou nordique définit une vaste zone de transition allant du Labrador au nord de l'Alaska. Au Labrador, l'épinette blanche n'est pas abondante et constitue moins de 5 % de la forêt, son aire de répartition coïncidant très étroitement avec celle de l'épinette noire, mais s'étendant légèrement plus au nord (Wilton, 1964).

La détermination de la limite Nord des arbres au Labrador a suscité une grande confusion, les observations aériennes et dans les lacs n'ayant souvent pas été vérifiées par des constatations sur le terrain. Des recherches approfondies menées par Elliott et Short (1979) les ont amenés à proposer la baie de Napaktok (Black Duck) comme véritable limite forestière Nord. On a trouvé de denses forêts d'épinettes blanches sur les terrasses fluvio-glaciaires et les pentes inférieures de la partie sud de la baie. Ces forêts paraissaient très anciennes et contenaient de nombreux arbres tombés. La reproduction avait eu lieu, « avec une grande variété de classes d'âge d'arbres présents ». Des épinettes blanches naines éparses ont été trouvées en amont de la vallée et le long des rives plus élevées du lac, formant une limite d'arbres stressés par l'altitude à environ 140 m. Ces épinettes blanches rabougries n'avaient pas produit de cônes et aucun semis n'a été trouvé.

Contrairement aux limites forestières alpines, la limite forestière du Nord se trouve à basse altitude. La zone de transition forêt arctique – toundra dans le Nord-Ouest du Canada varie en largeur, peut-être de 145 km en moyenne et s'élargit nettement d'ouest en est (Timoney et coll., 1992), ce qui contraste avec les limites forestières alpines télescopées (Arno, 1984). Au nord de la limite forestière arctique se trouve la toundra à pousse basse, et au sud, la forêt boréale.

On peut différencier deux zones à la limite forestière arctique (Löve, 1970, Hare et Ritchie, 1972) : une zone forêt – toundra composée de parcelles éparses de krummholz ou d'arbres rabougris, comprenant des arbres plus grands le long des rivières et sur des sites qui s'insèrent dans une matrice de toundra; et une « forêt boréale à couvert ouvert » ou « forêt à lichens », composée de petits boiséss ouverts d'arbres droits couverts d'un tapis de lichens *Cladonia* spp. La proportion d'arbres par rapport au tapis de lichens augmente du sud vers la « limite de la forêt commerciale », où les arbres couvrent 50 % ou plus du paysage (Black et Bliss, 1978; Arno, 1984).

L'influence des plantes sur le gel du sol près de Fort Yukon est typique des conditions de pergélisol sur les plaines inondables boisées du Nord de l'Alaska intérieur (Benninghoff, 1952) : « L'érosion et le dégel par un cours d'eau à méandres font reculer la limite du pergélisol bien en dessous du niveau du fond du cours d'eau, mais elle remonte sous les dépôts du côté du glissement (Péwé, 1947). La limite du pergélisol s'élève encore de plusieurs pieds dans les nouvelles alluvions pendant la maturation de la forêt de peupliers baumiers initiale; elle s'élève encore plus lorsque cette forêt est remplacée par un peuplement dense d'épinettes blanches ». L'aire de répartition de l'épinette blanche s'étend largement dans la zone de pergélisol continu (« > 80 % de la zone reposant sur le pergélisol ») comme l'illustrent Shilts et coll. (1987).

L'aire de répartition s'étend vers l'ouest depuis Terre-Neuve-et-Labrador et le long de la limite Nord des arbres jusqu'à la baie d'Hudson, les Territoires du Nord-Ouest, le Yukon et le Nord-Ouest de l'Alaska (Fowells, 1965). Bien que Bell (1881) ait insisté sur le fait qu'elle « n'atteint nulle part la Côte de l'Atlantique [d'où elle disparaît] de plus en plus en allant vers le nord », Payette (1980) a remarqué que « l'épinette blanche forme des peuplements purs près du littoral maritime, à l'intérieur de la ceinture de brouillard » dans le Nord du Québec et au Labrador, et qu'elle est « plus ou moins abondante le long de la frange maritime » de Terre-Neuve (Payette, 1980). Sur la côte sud de la baie d'Ungava, l'épinette blanche située à l'embouchure des rivières Whale, George's et Ungava est « assez large pour la construction de bateaux, mais les troncs sont courts et risquent d'être noueux » (Bell, 1881). Sur la côte est de la baie d'Hudson, l'épinette blanche s'étend au nord jusqu'à « environ 57° de latitude », soit quelques milles au-dessus du golfe de Richmond, mais on dit qu'elle s'étend plus au nord à une certaine distance dans les terres. Selon Hearne et Sir John Richardson, on la trouve sur la rivière Coppermine jusqu'à 20 ou 30 milles de la mer. Autour de la baie James, et entre cette baie et les lacs Huron, Supérieur et Winnipeg, elle atteint une bonne taille pour le bois d'œuvre, et même sur les rivières Hayes et Nelson, j'ai vu de bonnes billes saines coupées à plus de 2 pieds de diamètre, montrant de 100 à 140 cernes d'accroissement. Partout dans l'Ouest canadien et en Alaska, l'épinette blanche est présente plus au nord que l'épinette noire et, bien que le

peuplier (*Populus*), le saule et le bouleau puissent être présents le long des cours d'eau bien au-delà des limites de l'épinette dans la toundra, les feuillus ne ressemblent qu'à des arbustes (Hustich, 1953). L'épinette est caractéristique des forêts arborescentes qui s'étendent loin le long des rivières du Nord et se présente sous forme de bouquets épars d'épinettes « naines » sur les terres intermédiaires (Munns, 1938; Halliday et Brown, 1943). Au Manitoba, Scoggan (1957), citant un rapport de 1951, mais autrement non référencé, de Baldwin) a indiqué que la collection d'épinettes blanches la plus au nord se trouvait à la latitude 59° 48′ N, mais Bryson et coll. (1965) ont trouvé des épinettes blanches à la lisière nord de la forêt continue du Centre du Canada, au lac Ennadai, à environ 60° 45′ N, 101°'W, tout juste au nord du coin Nord-Ouest du Manitoba. Bryson et coll. (1965) ont remarqué que la forêt conservait « les mêmes caractéristiques générales que lors de sa première description [par Tyrrell (1897)] en 1896 ». Collins et Sumner (1953) ont signalé avoir trouvé de l'épinette blanche à moins de 13 km de la côte arctique dans la vallée de Firth au Yukon, à environ 69° 30′ N, 139° 30′ W, et Sargent (1922) a noté que l'épinette blanche en Alaska « atteignait le détroit de Béring à 66° 44′ N ».

Le climat, en particulier la température, est évidemment un élément déterminant de la répartition de la flore nordique. Halliday et Brown (1943) ont mentionné que la limite nordique de l'épinette blanche correspondait « très étroitement » à l'isotherme mensuelle moyenne de 10 °C en juillet dans l'Ungava, mais que la limite nordique à l'ouest de la baie d'Hudson était au sud de cette isotherme. D'autres facteurs climatiques qui ont été avancés comme ayant une incidence sur la limite Nord de l'épinette blanche comprennent : les degrés-jours d'été cumulatifs, l'emplacement du front arctique en juillet, le rayonnement net moyen, surtout pendant la saison de croissance, et le peu d'intensité lumineuse (Nienstaedt et Zasada, 1990). La topographie, les conditions du sol et la glaciation peuvent également jouer un rôle important dans le contrôle des limites nord de l'épinette (Drew et Shanks, 1965).

Plusieurs chercheurs, dont Payette (1975, 1976) et Elliott (1979 b), ont soulevé la possibilité qu'au moins certains arbres du Nord du Canada soient des reliques qui se seraient établies quand le climat était plus chaud. Jusqu'à environ 3 500 ans AP, la limite forestière hypsithermale était plus au nord au Québec. Les recherches d'Elliott (1979 b) effectuées le long d'un transect de 140 km de neuf stations d'études allant de la forêt boréale septentrionale (lac Kasba, Keewatin, T.N.-O.) à l'écotone forêt-toundra à l'extrémité nord du lac Ennadai ont appuyé l'hypothèse selon laquelle les arbres du Nord sont des reliques déphasées par rapport au climat actuel. Elle a constaté que le pollen et les semences n'étaient pas viables à la limite forestière et dans l'écotone gel–toundra, que les peuplements d'arbres relatifs à l'écotone n'avaient pas suffisamment de réserves de semences et qu'il y avait une absence presque totale d'arbres juvéniles produits résultant de la reproduction sexuée ou non sexuée dans l'écotone. Ceci était vrai dans le cas de toutes les espèces : épinette blanche, épinette noire et mélèze laricin.

D’autres commentaires d’Elliott (1979 b) méritent d’être répétés in extenso.:

> La production de cônes femelles ne garantit pas la production de semences viables. De nombreux travailleurs nordiques affirment que la production épisodique de cônes est la preuve que l’écotone connaît occasionnellement de bonnes années semencières (Nichols, 1976). Les trois espèces d’arbres de la région du lac Ennadai ont produit des cônes en abondance, mais aucune des semences produites n’était viable, beaucoup d’entre elles ne contenant même pas une graine.
>
> L’absence générale d’arbres juvéniles dans l’écotone forêt–toundra correspond depuis les années 1940 au refroidissement mondial. Le réchauffement mineur de 0,5 à 0,6 °C de 1880 à 1940 (Mitchell, 1961; Lamb, 1966; Miles, 1978) aurait été aussi d’une ampleur insuffisante pour que la plupart des peuplements relatifs à l’écotone aient pu se reproduire sexuellement. Mais il faudra attendre la fin d’études dendrochronologiques avant que l’on puisse procéder à une vérification concrète (....)
>
> Des études palynologiques et des paléosols dans le Keewatin ont montré que la limite forestière s’est trouvée à un minimum de 280 km au nord de son emplacement actuel pendant au moins une partie de la période hypsithermale, et qu’elle s’est retirée au sud de son emplacement actuel vers 3 500 ans AP (....) Les fluctuations climatiques qui ont suivi la période hypsithermale auraient apparemment été d’une ampleur et d’une durée suffisantes pour permettre un nouveau déplacement vers le nord à au moins deux autres reprises.
>
> Les études ci-dessus [citées par Elliott 1979b] montrent que la forêt était présente au lac Dimma, juste au nord du lac Ennadai pendant l’« optimum climatique » secondaire. Larsen a recueilli du charbon de feu de forêt enfoui dans un podzol (sol podzolique) de Dimma Lake (61° 33’ N, 100° 38’ W), qui a été daté au radiocarbone à 1050 ± 180 AP (WIS-17: Bender et coll., 1965). Il semble donc que les peuplements d’arbres relatifs à l’écotone faisaient autrefois partie de la forêt nordique susmentionnée et qu’ils seraient restés sur des sites favorables lorsque la forêt s’est retirée vers le sud, comme en témoignent les arbres morts, les paléosols et les bancs de tourbe avec des dépôts forestiers dans les zones intercalaires. Ces peuplements ont continué à survivre dans l’écotone, en raison de leur capacité à se multiplier de manière végétative, les températures estivales chaudes nécessaires à la régénération sexuelle n’étant pas nécessaires.
>
> Pour qu’un retrait de la ligne forestière se produise, il semble qu’un refroidissement climatique important doive également se produire, ou plus probablement, un refroidissement plus mineur accompagné d’une diminution des précipitations et donc d’incendies de forêt généralisés (Nichols, 1975). On peut alors penser que les arbres nordiques du Keewatin sont dans une situation périlleuse, soit qu’ils se maintiennent à peine par la reproduction asexuée, soit qu’ils battent en retraite. Au contraire, il semble que les arbres du Nord du Labrador – Ungava soient dans un emplacement plus sain; on a observé de la régénération sexuée plus au nord sur la côte du Labrador à la baie Napaktok (57° 56’ N, 62° 35’ W) et dans un peuplement relatif à l’écotone au-dessus de la rivière Koroc dans le Nord-Est du Québec (58° 41’ N, 65° 23’ W) (Elliott et Short, 1979).

Le type de peuplement épinette noire/épinette blanche, où les deux épinettes coexistent en proportion presque égale, présente souvent l'association peuplement ouvert – lichens près des limites Nord et Ouest de la croissance des arbres entre la baie d'Hudson et le Nord-Ouest de l'Alaska et à la limite forestière alpine dans tout l'Alaska et l'Ouest canadien (Viereck, 1980). On trouve également ce type de peuplement dans d'autres zones de la forêt nordique de conifères sur des sites de qualité intermédiaire pour les deux espèces, par exemple d'anciennes terrasses et à la base de pentes orientées sud. Ce type se rencontre sur divers sols, souvent sur du pergélisol. Les peuplements ouverts près de la limite forestière ont une strate arbustive plus ou moins continue de bouleau glanduleux (*Betula glandulosa* Michaux), d'aulne et de saule spp.; les mousses hypnacées sont communes et les lichens *Cladonia* forment des tapis étendus sur les sites plus secs. Le thé du Labrador, l'airelle vigne d'Ida (*Vaccinium vitis-idaea* L.) et la camarine noire (*Empetrum nigrum* L.) sont communs. Les peuplements à couvert fermé des plaines inondables ont un couvert végétal continu de mousses hypnacées, parfois accompagnées de sphaignes.

Afin d'évaluer les relations entre l'expansion de l'épinette blanche et le climat, Payette et Filion (1985) ont déterminé la structure par âge des populations à différents sites à la limite forestière le long de la côte est de la baie d'Hudson, au Québec. Des carottes ont été prélevées sur les tiges à 30 cm au-dessus du sol et les diamètres des tiges ont été mesurés à ce point et à la base de la tige. Le modèle de répartition spatiale de l'épinette blanche a été étudié dans un transect traversant un petit boisé circulaire sur un site exposé près de la limite forestière. La présence, l'âge au collet et le diamètre à la base de la tige ont été notés. La variation de l'âge de l'épinette blanche en fonction de l'altitude au-dessus de la limite forestière a été mesurée dans deux transects altitudinaux dans lesquels l'épinette noire et le mélèze laricin d'origine ont également été échantillonnés. L'influence du feu sur la régénération dans la forêt d'épinettes blanches la plus septentrionale a été évaluée à partir de la structure par âge et de la cartographie des sites de charbon de bois, des sous-fossiles d'épinettes noires carbonisées et du krummholz d'épinettes noires. Le charbon de bois et les sous-fossiles ont été vieillis par détermination au 14C, et les cicatrices de feu et l'âge des arbres après l'incendie ont été utilisés pour la datation absolue et relative des brûlis récents. Les résultats ont montré que les populations d'épinettes blanches à cette limite septentrionale se sont étendues considérablement pendant le réchauffement climatique des 100 dernières années. Cette expansion a commencé vers 1880, mais a été plus importante au cours du 20e siècle, surtout entre 1920 et 1965. Bien qu'il n'y ait pas eu de changement majeur dans l'emplacement de la limite forestière et de la limite forestière latitudinale, les limites forestières altitudinales locales ont augmenté de quelques dizaines de mètres. La limite de régénération par graines a augmenté jusqu'à environ 100 m au-dessus de l'actuelle limite forestière altitudinale au cours de la même période. La densité des arbres a augmenté en dessous de la limite des arbres locaux sur de nombreux sites. À cet endroit, l'expansion de l'épinette s'est faite par étapes, comme l'indiquent les cohortes groupées largement réparties appartenant aux groupes de classes d'âge 10 – 29, 50 – 59 et 70 – 89. Bien que le processus d'expansion ait été stimulé par les anciens arbres semenciers à proximité, la dispersion des graines sur de longues distances a également eu lieu. Le développement de la dispersion contagieuse lors de la formation de petits boisés ou de forêts

d'épinettes blanches a provoqué des changements écologiques locaux, notamment dans les modèles de neige et de la croissance des arbres. La sélectivité liée à l'incendie a influencé la régénération des arbres au cours des siècles passés. La régénération vigoureuse de l'épinette blanche après feu a été stimulée par des conditions climatiques favorables il y a 100 ans dans le site forestier le plus au nord. Payette et Filion (1985) ont conclu que les déplacements de la limite forestière pendant l'Holocène auraient été de faible ampleur dans le Nord du Québec et que les changements climatiques auraient principalement touché la densité des arbres.

Scott et coll. (1987) ont mené des études sur le recrutement des populations d'épinettes blanches de 1785 à nos jours, ainsi que sur leurs réactions aux changements climatiques à la limite forestière près de Churchill au Manitoba. On a observé une distinction entre forêt à couvert ouvert et forêt/toundra par rapport à l'établissement des semis, la forme de la cime et les modèles de croissance des arbres. Les parcelles de forêt/toundra ont montré des signes de transition vers la forêt à couvert ouvert. Là où les deux types de forêts (soit la forêt à couvert ouvert et la forêt/toundra) ont été établis avant le réchauffement climatique majeur du 20e siècle, ils sont capables de résister à l'envahissement et il y a peu de changement dans l'emplacement de la limite forestière. Une fois amorcée, la croissance de la population dans la forêt à couvert ouvert tend à s'autogénérer et semblerait qu'elle sera peu touchée par le refroidissement climatique qui s'ensuivra. L'établissement des semis dans la forêt mature à couvert ouvert établie avant 1 800 apr. J.-C. a diminué pendant le réchauffement climatique.

### 2.4.2 Limites alpines

Les montagnes qui sont suffisamment élevées présentent une limite forestière alpine, à laquelle les arbres atteignent leur limite supérieure d'altitude (Arno, 1984). La frontière, rarement abrupte, définit généralement une zone de transition entre la forêt dense du bas et la toundra alpine sans arbres du haut. Cette zone de transition se trouve « près du sommet des plus hauts pics du Nord-Est des États-Unis, sur les volcans géants du Centre du Mexique, sur les montagnes de chacun des 11 États de l'Ouest et dans une grande partie du Canada et de l'Alaska » (Arno, 1984). La végétation rabougrie (krummholz) constitue généralement la limite supérieure de la végétation.

Les limites forestières alpines reflètent des climats régionaux que viennent modifier la topographie. Les températures de l'air diminuent généralement avec l'augmentation de l'altitude. Dans le cas des montagnes intérieures de l'Ouest des États-Unis, Arno (1984) a estimé un gradient thermique vertical moyen de 1,9 °C (3,5 °F) sur 305 m (1 000 pieds) de dénivelé, soit environ les deux tiers seulement du gradient thermique vertical sec de 9,8 °C par km ou environ 5,4 °F par millier de pieds (Huschke 1959). Dans le cas des montagnes maritimes de l'Ouest des États-Unis, Baker (1944) a estimé un gradient thermique vertical moyen de 0,8 °C (1,4 °F) sur 305 m (1 000 pieds). Geiger (1950), dans des chapitres consacrés à la peau de l'air sur les pentes des montagnes et à l'influence de la topographie, a discuté des variables interactives qui régissent les microclimats créés.

Par rapport aux limites forestières arctiques, les limites forestières alpines peuvent recevoir moins de la moitié du nombre de degrés-jours (>10 °C) si on se base sur la température de l'air, parce que l'intensité de rayonnement solaire est plus grande aux limites forestières alpines qu'aux limites forestières arctiques. Cependant, le nombre de degrés-jours calculé à partir des

températures des feuilles peut être très similaire dans les deux types de limites forestières (Arno, 1984).

La chaleur estivale fixe généralement la limite à laquelle la croissance des arbres peut se produire, car si les conifères de la limite forestière sont très résistants au gel pendant la majeure partie de l'année, ils deviennent sensibles à seulement 1 ou 2 degrés de gel au milieu de l'été (Tranquillini, 1979). Une série d'étés chauds dans les années 1940 semble avoir permis l'établissement d'un « nombre important » de semis d'épinettes au-delà de l'ancienne limite forestière dans les collines près de Fairbanks, en Alaska (Viereck, 1979, Viereck et coll., 1986). Il faut que l'arbre croisse suffisamment pour assurer sa survie. La croissance des arbres est fortement influencée par le caractère venteux des sites de haute altitude. Le vent peut endommager mécaniquement les tissus des arbres de manière directe, notamment s'il souffle des particules et peut également contribuer à la dessiccation du feuillage, en particulier les pousses qui dépassent le couvert neigeux.

À la limite forestière alpine, la croissance des arbres est inhibée lorsqu'un excès de neige tarde à fondre, raccourcissant la saison de croissance au point où les nouvelles pousses n'ont pas le temps de « durcir » avant l'arrivée du gel d'automne. Un manteau neigeux modéré peut toutefois favoriser la croissance des arbres en les isolant du froid extrême pendant l'hiver, en limitant la perte en eau (Sowell et coll., 1996) et en prolongeant l'apport d'humidité pendant le début de la saison de croissance. Cependant, l'accumulation de neige dans les ravines abritées de la chaîne de Selkirk du Sud-Est de la Colombie-Britannique explique selon Shaw (1909) pourquoi la limite forestière (formée d'épinettes d'Engelmann et de sapins subalpins) était 400 m plus bas que sur les zones de transition forestière exposées.

On trouve l'épinette blanche à des altitudes allant jusqu'à 610 m sur le haut plateau central du Labrador au nord de la latitude 52° N (Nienstaedt, 1965) et jusqu'à 910 m sur le versant sud de la chaîne de Brooks dans la vallée de la rivière Dietrich, en Alaska, à environ 68° N de latitude (Densmore, 1980). Avec le pin tordu latifolié, l'épinette noire, le sapin alpin et le mélèze laricin, l'épinette blanche est un composant de la forêt de la limite forestière à la latitude 61° N sur la chaîne Liard, dans les Territoires du Nord-Ouest, et occupe des altitudes allant jusqu'à 1 160 m (Jeffrey, 1964). Les arbres, qui dépassent rarement 5 m de hauteur, présentent une croissance latérale marquée sous l'effet des vents d'ouest desséchants.

L'épinette d'Engelmann plutôt que l'épinette blanche occupe les sites de haute altitude dans l'Ouest de l'Amérique du Nord, mais en raison de la relation entre les deux espèces, et en particulier de l'existence d'essaims hybrides, l'épinette d'Engelmann doit être prise en compte pour autant que cela éclaire un aspect de l'épinette blanche.

L'absorption d'eau et son stockage dans les racines semblent être essentiels à la survie des jeunes épinettes d'Engelmann subalpines qui sont exposées au-dessus du manteau neigeux à la fin de l'hiver et au début du printemps (Boyce et Lucero, 1999). La transpiration est fortement réduite chez les petites gaules lorsqu'elles sont englouties dans le manteau neigeux. Chez les arbres exposés, la quantité d'eau du sol disponible peut être critique à la fin de l'hiver, lorsque les besoins en transpiration augmentent. L'augmentation du taux de transpiration en réaction à la perte du manteau neigeux, associée à de faibles réserves d'eau dans l'aubier et à une période prolongée de gel du sol dans les zones balayées par le vent, peut empêcher l'épinette d'Engelmann de se régénérer dans les zones ouvertes, tant au-dessus qu'en dessous de la limite

forestière. Les dommages cuticulaires causés par la glace soufflée par le vent sont probablement plus importants à la limite forestière (Hadley et Smith, 1983, 1986), mais les dommages causés par la dessiccation sont probablement plus importants à des altitudes plus basses (Boyce et Lucero, 1999).

### 2.4.3 Limites altitudinales inférieures

Les fonds de vallées dans les régions montagneuses (p. ex. dans le Sud du Yukon) peuvent connaître des températures beaucoup plus basses que celles des pentes plus élevées en raison des inversions de température causées par un fort refroidissement par rayonnement en hiver (Senyk, 1983). L'effet est suffisamment fort pour produire une toundra subalpine, alpine ou arctique au fond de la vallée, tout en soutenant des forêts denses d'épinettes ou de sapins 50 m plus haut sur la pente jusqu'à la limite forestière supérieure.

Dans les climats semi-arides, une limite forestière se profile dans le bas des pentes de certaines montagnes; les arbres laissent place à des prairies sèches, des armoises ou de grands arbustes (Arno, 1984). La sécheresse est le principal facteur déterminant. En Colombie-Britannique intérieure, l'épinette blanche pousse à des altitudes aussi basses que 760 m dans l'est de la vallée de la Kootenay (Roche, 1969).

### 2.4.4 Limites Sud

La limite Sud de la répartition de l'épinette blanche est plus complexe. À partir de l'est de la chaîne principale des montagnes côtières de la Colombie-Britannique, la limite Sud continue de l'épinette blanche est l'interface forêt/prairie qui traverse l'Alberta, la Saskatchewan, le Manitoba, les parties Nord du Minnesota et du Wisconsin, le Centre du Michigan, le Nord-Est de l'État de New York et le Maine (Fowells, 1965). Sargent (1922) et Harlow et Harrar (1950) ont également inclus le Vermont et le New Hampshire; et, bien que Dame et Brooks (1901) aient exclu New York et les États plus à l'ouest, ils ont inclus le Massachusetts jusqu'à Amherst et Northampton, « probablement la limite Sud de l'espèce » dans cette région. Nisbet (1905) a indiqué que l'aire de répartition de l'épinette blanche s'étendait jusqu'à la « Caroline », mais il n'a pas reconnu l'épinette rouge comme étant une espèce et l'a probablement assimilée à l'épinette blanche.

Le climatologue Hare (1950) a estimé que la limite entre la formation de la forêt boréale dans l'Est du Canada et la formation de la forêt mixte au sud était « facilement déterminable en termes climatologiques », bien que Hare ait reconnu un écotone de « transition méridionale » entre la forêt boréale et la forêt Grands Lacs – Saint-Laurent; il a admis que « l'écotone entre ces deux formations est moins facile à définir que la [frontière] forêt – toundra ». Les espèces propres à la formation de la forêt mixte Grands Lacs – Saint-Laurent pénètrent les marges méridionales de la forêt boréale; le thuya occidental (*Thuja occidentalis* L.), le frêne noir d'Amérique (*Fraxinus nigra* Marsh.), le pin blanc (*Pinus strobus* L.), le pin rouge (*Pinus resinosa* Ait.), le bouleau jaune (*Betula alleghaniensis* Britt.) et le peuplier à grandes dents (*Populus grandidentata* Michx.) sont tous présents sous forme d'individus ou en petits boisés dans les pénétrations de la forêt boréale en provenance du Sud (Hare, 1950).

Vers les parties méridionales de son aire de répartition, l'épinette blanche est confrontée à une compétition écologique grandissante de la part des feuillus. Certains feuillus peuvent renforcer

leur compétitivité en défavorisant la régénération des conifères par stratégie allélopathique, stratégie qui joue en faveur de leur propre croissance et germination (Tubbs, 1976). Une expansion plus poussée vers le sud de la répartition est inhibée par le besoin en froid de l'épinette blanche.

On a constaté que la limite méridionale de la forêt boréale de l'Ouest canadien présentait une relation « étonnamment étroite » avec l'isoligne zéro de l'indice d'humidité climatique P-PET (Hogg, 1994). On a calculé cet indice en soustrayant l'évapotranspiration potentielle mensuelle (PET) des précipitations mensuelles moyennes (P), que l'on a exprimé en centimètres. L'évapotranspiration potentielle a été déterminée avec la méthode de Jensen-Haise (Bonan, 1989, Jensen et coll., 1990) :

$$PET = CT\ (T - Tx)\ (Rs/\lambda),$$

où T est la température mensuelle moyenne de l'air (°C), Rs est le rayonnement solaire total mensuel moyen (mégajoules par mètre carré) et λ est la chaleur latente de la vaporisation (24,54 MJ· m-2·cm-1 à 20 °C). Les paramètres, CT et Tx, ont été calculés comme suit :

$$C_T = \frac{1}{(38 - [A/152{,}5] + 38/[e2 - e1],}$$

et

$$Tx = -2{,}5 - 1{,}4/(e2 - e1) - A/550,$$

où A est l'altitude de la station au-dessus du niveau de la mer (m), e2 et e1 sont respectivement les pressions de vapeur saturante (kilopascals) aux températures minimales et maximales moyennes de juillet. L'indice d'humidité climatique annuel, P-PET, a été déterminé comme étant la somme des indices d'humidité mensuels (Hogg, 1994).

On a étudié la qualité d'ajustement entre les valeurs des indices climatiques et la répartition de la forêt boréale correspondant à la zone située entre 49° et 54° de latitude Nord et entre 92° et 120° de longitude Ouest (à l'exclusion de la forêt de la Cordillère et des principaux lacs). Cette zone englobe 407 000 $km^2$ de forêt boréale et 470 000 $km^2$ de prairie, y compris la prairie-parc de tremble. On a évalué la qualité d'ajustement en mesurant les zones de forêt boréale et de prairie qui ont été chacune correctement classées par l'isoligne climatique correspondant le plus étroitement à la limite Sud de la forêt boréale. Deux méthodes ont été utilisées : la précision totale, basée sur le pourcentage total de surface correctement classée et la précision KHAT qui fait appel à l'analyse K (Congalton, 1991). La statistique KHAT prend une valeur de 0 % lorsque la classification n'est pas meilleure que celle donnée par le hasard, une valeur de 100 % lorsqu'il y a ajustement parfait. On notera la valeur KHAT très élevée (87 %) (tableau 2.3).

Tableau 2. 3. Précision de différentes mesures climatiques permettant de délimiter la frontière sud de la forêt boréale dans l'Ouest canadien.

| Mesure climatique | Valeur de l'isoligne | Précision globale (%) | Précision KHAT (%) |
|---|---|---|---|
| Indice d'humidité P – PET (cm) | 0 | 94 | 87 |
| Indice d'humidité de Thornthwaite | –5 | 87 | 74 |
| Degrés-jours de croissance | 1 300 | 68 | 33 |
| >5 °C | à | à | à |
| | 1 400 | 77 | 52 |
| Temp. moyenne en juillet °C | 18 | 64 | 27 |
| Temp. annuelle moyenne °C | 1 | 86 | 71 |

Dans l'Ouest canadien, les limites sud de la répartition des principales espèces de conifères boréaux diffèrent d'aussi peu que 3 km et jusqu'à 107 km (Zoltai, 1975). L'aire de répartition de l'épinette blanche s'étend généralement plus loin dans les régions à climat sec que les autres conifères, notamment le long des vallées des rivières Bow, Red Deer, Battle et Saskatchewan Nord. Dans ces situations, l'épinette blanche prédomine dans les fonds de vallée et sur les pentes orientées nord, où l'on s'attend à ce que le rayonnement solaire réduise la PET et contribue à rendre les sols plus humides que dans les plaines adjacentes (Hogg, 1994).

Les régimes de feux passés ont probablement joué un rôle dans la détermination de la limite Sud des conifères. Les vastes conflagrations qui ont balayé à plusieurs reprises les prairies canadiennes et les prairies-parcs de tremble (Bird, 1961; Heinselman, 1981) auraient éliminé les conifères (Axelrod, 1985).

Les résultats de l'étude de Hogg (1994) laissent croire que la répartition des forêts dans les provinces des Prairies serait fortement influencée par l'altitude, même dans les zones de peu de relief. L'indice d'humidité P-PET a montré qu'avec l'altitude l'indice augmentait fortement, en raison des fortes réductions de températures maximales quotidiennes combinées à des augmentations des précipitations. Selon Hogg (1994), cette situation peut expliquer la présence d'une forêt d'épinettes blanches et de pins tordus latifoliés dans les collines Cypress, à la frontière sud de l'Alberta et de la Saskatchewan, une région autrement aride dominée par la basse prairie. Un effet similaire de l'altitude sur l'indice d'humidité climatique est évident au mont Riding dans le Sud-Ouest du Manitoba, ce qui peut expliquer le prolongement vers le sud de la forêt boréale dans cette région.

L'exploitation des forêts dans les 78 cantons du coin sud-est de la région administrative du Sud-Est du ministère des Mines et des Ressources naturelles du Manitoba a commencé dans les années 1870 avec l'établissement des colons dans la région agricole à l'ouest. Les pins blancs et rouges étaient les plus importants, mais quelques épinettes blanches ont également été récoltées. Le volume marchand brut de bois sur les terres publiques, qui représentaient 85 % de la superficie, n'était constitué que de 0,9 % d'épinettes blanches (Jameson et Cayford, 1964).

Nienstaedt et Zasada (1990) ont déclaré que la limite Sud de la ceinture forestière dans laquelle l'épinette blanche définit « plus de 60 % du peuplement total » suit à peu près l'isotherme de 18 °C de juillet, la relation étant « particulièrement étroite au nord-est du lac Supérieur »; sa limite oscillant au nord de l'isotherme dans les provinces des Prairies. Cependant, aucune donnée n'est fournie, en partie peut-être à cause de la difficulté d'établir la ligne de 60 % de

contenu en épinette blanche, qui semble de toute façon s'appliquer davantage à la partie occidentale de la répartition qu'aux parties centrale et orientale.

### 2.4.5 Relictes forestières

Les populations éloignées d'épinette blanche au sud de la répartition principale se trouvent dans le Sud et le Sud-Ouest de la Saskatchewan (Scoggan, 1957), le Nord-Ouest du Montana (Munns, 1938; Harlow et Harrar, 1950), le Centre-Sud du Montana (Munns, 1938), à la frontière entre le Wyoming et le Dakota du Sud (Munns, 1938; Fernald, 1950; Harlow et Harrar, 1950) et à Shushan, dans l'État de New York (Cook et Smith, 1959). Bell (1881) a qualifié d'Engelmann l'épinette des Black Hills du Dakota du Sud et du Montana, ainsi que celui des relictes du Wyoming. Orr (1975) a décrit le climat, la géologie, les sols, la végétation et les apports d'eau dans les 5 150 milles carrés (13 338 $km^2$) des Black Hills, dans le Sud-Ouest du Dakota du Sud et le Nord-Est du Wyoming. Les forêts sont constituées de conifères, principalement de pin ponderosa (*Pinus ponderosa* Dougl. Ex P. & C. Laws.) et aussi d'épinette blanche var. *densata*.

La carte de Munns (1938) a montré à tort une relicte qui chevauchait la frontière entre le Manitoba et le Dakota du Nord. L'épinette blanche est présente dans les Spruce Woods du Centre-Sud du Manitoba (Jameson, 1956), mais elle est absente de la flore indigène des monts Turtle, du moins en territoire manitobain (Bella, 1968) et probablement aussi de la partie nord-dakotaine (Cayford [13], communication personnelle, 1968). M. Cayford a fait référence à une brochure de 1964 intitulée « Common Trees and Shrubs of North Dakota », rédigée par J.M. Molberg (1964) de la North Dakota School of Forestry de Bottineau pour ensuite indiquer que l'épinette blanche ne figurait pas parmi la flore répertoriée dans les monts Turtle.

### 2.4.6 Essences exotiques

En tant qu'essence exotique, l'épinette blanche est répandue, mais peu commune. Elle a été introduite en Angleterre (Hereman, 1868) et dans certaines parties de l'Europe continentale (Nisbet, 1905, Jackson, 1948) en 1700 ou peu après, au Danemark vers 1790 (Sabroe, 1954) et en Tasmanie et à Ceylan peu avant 1932 (Troup, 1932).

Figure 2. 2 Plantation brise-vent de *Picea alba* Link (arbres dressés) et de pin mugho (*Pinus mugo*) [Turra] [arbres courbés] près de Viborg dans le Jutland, au Danemark.

Au Danemark, l'épinette blanche a été largement utilisée dans les brise-vent sur les sols sableux. Nisbet (1905) a relevé que : « Sur les landes du Danemark et les dunes du Jutland, elle est largement utilisée comme frange de protection..., et est réputée être le meilleur des arbres pour cet usage. » La figure 2.2 de Van der Linde (1962) est une photographie de ce type d'épinettes blanches au Jutland, tandis que la photographie aérienne oblique de Sabroe (1954) montre un paysage entier dominé par des haies brise-vent d'épinettes blanches. Les landes de l'Ouest du Jutland ont subi une transformation par rapport à son économie par la mise en place d'un réseau de brise-vent

[13] J. H. Cayford, coordonnateur de programmes (Sylviculture), ministère canadien des Pêches et des Forêts, Direction des forêts, Ottawa (Ontario)

principalement composé de conifères, notamment grâce au travail du Danske Hedeselkab, fondé en 1866, ainsi qu'aux associations coopératives de plantation de brise-vent datant de 1938 (Guyot, 1968). Nisbet (1905) a également constaté que l'épinette blanche fermement enracinée servait très bien en Allemagne à stabiliser les lisières de bois balayées par le vent. Dans une étroite ceinture d'épinettes de Norvège et d'épinettes blanches mixtes sur une crête de colline extrêmement exposée à haute altitude dans le Nord de l'Angleterre, les épinettes de Norvège étaient « complètement naines » alors que les épinettes blanches avaient atteint des hauteurs comprises entre 3 et 4,3 m (Guillebaud et coll., 1920). L'âge de la ceinture n'a pas été noté, mais les peuplements adjacents, âgés de 66 ans, pourraient être de la même époque.

L'Islande, dont le sol et le climat sont semblables à bien des égards à ceux du Nord de la Norvège et de l'Alaska, a également cherché des arbres forestiers exotiques pour compléter sa flore forestière indigène limitée. Entre 1899 et 1913, des semences et des semis de plusieurs espèces de conifères (toutes provenant des lieux qui ont un climat plus doux), dont l'épinette d'Engelmann et l'épinette de Norvège, ont été introduits et plantés dans le Sud, le Nord et le Nord-Ouest de l'Islande (Bjarnason, 1951). Les épinettes ont réussi à produire des graines. Depuis 1936, d'autres importations ont été effectuées, notamment des semences d'épinette blanche d'Alaska et des plants d'épinette d'Engelmann de Norvège provenant de semences situées à 2 800 m au-dessus du niveau de la mer. Bjarnason (1951) a qualifié les résultats de prometteurs.

L'épinette blanche a également été utilisée comme une espèce mineure de plantation en Angleterre (Selby, 1842; Anon, 1879). En Écosse, à Corrour situé dans le comté d'Inverness, Sir John Stirling Maxwell a commencé en 1907 à utiliser l'épinette blanche dans ses plantations pionnières à haute altitude sur de la tourbe profonde. Cependant, les plantations en Grande-Bretagne n'ont généralement pas été satisfaisantes (Edlin, 1962), principalement en raison des dommages causés par les gelées de printemps après que le temps doux ait induit un lessivage rapide plus tôt dans la saison. Toutefois, l'espèce est tenue en haute estime dans la région tourbeuse belge, où elle pousse mieux que les autres épinettes (Fraser, 1933).

Paterson (1958) a évalué l'épinette d'Engelmann « Glauca » (blanche, hybride) en Colombie-Britannique pour une utilisation possible dans la création de forêts britanniques.

Dans le Nord de la Suède, afin de déterminer les possibilités de faire pousser une forêt sur les hauts sommets, Stefansson (1957) a établi des parcelles à des altitudes de 350 m à 725 m à Frostviken (64° 30′ N) avec des semis de 2 ou 3 ans de conifères indigènes et introduits, dont l'épinette blanche. Les examens effectués à intervalles réguliers au cours des 20 premières années après plantation ont montré que, bien que l'épinette blanche ait connu une croissance rapide au début, sa croissance s'est ralentie et elle ne s'est pas montrée totalement résistante au vent.

L'épinette blanche pousse bien dans l'arboretum le plus septentrional du monde, à Trondheim, en Norvège (Wentzel, 1961) et dans de nombreux arboretums du Royaume-Uni, dont Batsford Park, Gloucestershire (Leathart, 1967a) et Tubney, Oxfordshire (Leathart, 1967b).

## 2.5 Associations végétales

L'aire de répartition de l'épinette blanche comprend une grande variété de climats et de sols boréaux et subboréaux; dans différentes parties de l'aire de répartition, les épinettes blanches et alliées s'associent à un grand nombre d'autres espèces. Un aperçu du berceau boréal de l'épinette blanche servira d'introduction à la présentation des associations végétales.

La région de la forêt boréale couvre une large ceinture allant de l'Alaska/Yukon à l'ouest à Terre-Neuve à l'est. Partout où le feu ou d'autres perturbations majeures ont longtemps été absents des habitats de zones sèches raisonnablement productifs, des écosystèmes de forêts de conifères se sont formés, dominés par l'épinette blanche, l'épinette noire, le sapin baumier ou le sapin subalpin, ou selon divers mélanges de ceux-ci (La Roi, 1967), souvent accompagnés du bouleau à papier, du peuplier faux-tremble ou du peuplier baumier.

Sur le plan climatique, la zone boréale se distingue de la zone arctique par le remplacement, en été, des courants aériens arctiques par des masses d'air provenant principalement du Pacifique (Ritchie, 1987). L'apparition plus hâtive du printemps à l'ouest qu'à l'est et l'influence de la baie d'Hudson expliquent le prolongement vers le sud des zones boréale et arctique dans l'Est du Canada.

La zone de forêt boréale est constituée de forêts de conifères à cime étroite, qu'accompagne un élément à feuilles caduques bien visible (Ritchie, 1987). Les proportions des conifères dominants (épinettes blanche et noire, pin gris [*Pinus banksiana* (Lamb.)], mélèze laricin et sapin baumier) varient considérablement en fonction des interactions entre le climat, la topographie, le sol, le feu, les ravageurs et peut-être d'autres facteurs.

La végétation boréale n'atteint jamais la stabilité en raison des interactions entre le feu, la végétation, les relations sol – eau, le gel et le pergélisol (Churchill et Hanson, 1958, Spurr et Barnes, 1980). Les feux incontrôlés produisent une mosaïque de végétation qui favorise une diversité de populations végétales et animales sans cesse changeante (Viereck, 1973). En l'absence du feu, l'accumulation de tourbe de sphaignes sur les terrains plats des zones sèches finit par évincer la végétation de conifères et produire des fondrières de mousse.

Les types de couvert mixte se développent sur une large gamme de régimes d'humidité, de texture du sol et d'épaisseurs de matière organique (Navratil et coll., 1991). Historiquement, l'épinette blanche a été jugée comme étant l'espèce la plus utile et la plus souhaitable dans la zone de la forêt mixte en raison de sa grande taille, de son rendement élevé et de son bois de valeur (Navratil et coll., 1991).

Presque toutes les avenues de succession de la forêt boréale comprennent une phase de forêt mixte (DeLong, 1991). Toutes les espèces se régénèrent après une perturbation, mais l'intensité de la perturbation et la présence ou l'absence d'un emplacement de semenciers adjacent qui n'a pas été perturbé déterminent la composition des espèces qui en résultent. Les perturbations qui n'exposent pas le sol minéral favorisent les espèces à feuilles caduques qui se régénèrent par drageonnement à partir de sections de racines ou de tiges perturbées. Toutes les espèces se régénèrent bien après des perturbations qui exposent de grandes surfaces de sol minéral. Le pin tordu latifolié (P. contorta) et l'épinette noire se régénèrent généralement après

feu pour autant qu'il y ait des cônes en quantité suffisante et qu'ils n'aient pas brûlé. Suite au feu, les graines libérées tombent généralement sur la couverture morte brûlée, un lit de germination qui leur est favorable. Dans le cas de l'épinette blanche, la présence d'une source de semences adjacente qui n'a pas été perturbée est nécessaire, car les semences du peuplement perturbé sont généralement détruites. Cela laisse supposer que l'épinette blanche aurait du mal à s'établir, pourtant c'est l'une des espèces qui dominent le plus en forêt boréale, au moins en partie parce qu'elle peut se régénérer sous couvert forestier (DeLong, 1991).

Toutefois, la capacité de régénération des épinettes n'est pas un réel problème. Le malaise régional, appelé « dépérissement » ou « déclin » lorsque la cause est obscure, est bien connu chez l'épinette de Norvège en Europe, l'épinette rouge dans l'Est de l'Amérique du Nord et, de façon un peu moins évidente, chez les épinettes noires et blanches dans le Canada boréal. Pastor et coll. (1987) ont émis l'hypothèse selon laquelle la litière des épinettes noires et blanches réduirait la disponibilité de l'azote du sol et, soit causerait directement le déclin des épinettes, soit prédisposerait la forêt à dépérir en raison d'autres causes. Il est certain que la litière d'épinettes est pauvre en azote et riche en composés persistants. Des simulations avec le modèle LINKAGES ont montré l'importance de l'azote dans les cycles de déclin en forêt boréale en l'absence de pollution atmosphérique ou d'autres perturbations.

DeLong (1991) a présenté certaines des caractéristiques autoécologiques des principales espèces d'essences boréales : tremble, peuplier baumier, épinette blanche, pin tordu latifolié et épinette noire (tableau 2.4). La dynamique de la forêt boréale mixte est déterminée par l'autoécologie des essences qui la composent.

Tableau 2. 4. Quelques caractéristiques autoécologiques des principales essences présentes dans les forêts boréales mixtes (d'après DeLong, 1991).

| Caractéristique | Tremble | Peuplier baumier | Épinette blanche | Pin tordu latifolié | Épinette noire |
|---|---|---|---|---|---|
| Capacité de régénération sous le couvert forestier | Faible | Faible | Élevée | Faible | Faible |
| Capacité de régénération après une perturbation légère | Élevée | Élevée | Faible | Faible | Faible |
| Capacité de régénération après une forte perturbation | Élevée | Élevée | Élevée | Élevée | Élevée |
| Vulnérabilité aux dommages causés par le feu | Élevée | Faible | Élevée | Élevée | Élevée |
| Teneur en éléments nutritifs de la litière feuillue | Élevée | Élevée | Faible | Faible | Faible |
| Croissance juvénile | Élevée | Élevée | Faible | Mod | Faible |
| Sapidité | Élevée | Élevée | Faible | Mod | Faible |

La forêt boréale « n'est en aucun cas uniforme dans la partie nord-américaine de son aire de répartition » (La Roi, 1967), un point de vue manifestement partagé par Rowe (1972) qui a enrichi la classification de Halliday (1937) de 27 sections en la faisant passer à 45 sections et sous-sections de la région forestière boréale canadienne, parmi lesquelles aucune n'est

homogène. On a reconnu trois sections supplémentaires compte tenu de variations observées en Alaska par La Roi (1967).

À bien des égards, les types d'écosystèmes épinette-sapin peuvent être qualifiés de dominants dans la forêt boréale (Whittaker, 1962). Une analyse de programme de problèmes, élaborée en 1970 par le Service canadien des forêts, a révélé que les forêts épinette-sapin étaient « difficiles à définir bien qu'elles aient été reconnues comme un « type » par les forestiers depuis de nombreuses années ». Une définition provisoire a été avancée : ce type est essentiellement un type de forêt mixte comprenant, en moyenne en volume environ 60 % de conifères (principalement l'épinette blanche et le sapin baumier) et 40 % de feuillus (principalement le bouleau à papier et le peuplier dans un rapport de 50/50), occupant 3,4 millions d'hectares (8,4 millions d'acres).

La Roi (1967) a présenté une étude à l'échelle de l'aire de répartition des types d'écosystèmes épinette blanche – sapin et épinette noire. Les critères de sélection des peuplements d'épinette blanche – sapin étaient les suivants : l'épinette blanche ou le sapin, séparément ou conjointement, représentant plus de 50 % de la surface terrière des arbres vivants, avec une composition similaire contribuant pour plus de 50 % de l'étage dominant; les arbres devant avoir un dhp plus grand que 30 cm. La végétation de cinq strates vasculaires (arbre, arbre bas – gaule, grand arbuste – transgressif, arbuste moyen et bas – transgressif et herbe – arbuste nain – semis) a été répertoriée dans 34 peuplements d'épinette blanche – sapin répartis dans 24 sections de forêt boréale, plus cinq autres peuplements dans les régions des Grands Lacs – Saint-Laurent et de l'Acadie et un peuplement dans la transition boréale – subalpine (figure 2.3). La flore vasculaire se compose de 291 espèces réparties en 147 genres et 47 familles. Le fait que cela n'ait représenté qu'environ un quart du nombre potentiel d'espèces a été attribué à la faible intensité de l'échantillonnage, à la taille de l'unité d'échantillonnage et à l'exclusion de l'habitat de forêt de conifères à couvert fermé défini par les critères de sélection des limites de tolérance ou des amplitudes synécologiques de nombreuses plantes présentes dans d'autres écosystèmes boréaux. La flore des 34 peuplements d'épinette blanche – sapin était plus riche en espèces que celle des 26 peuplements d'épinette noire, surtout dans la strate la plus basse. La similarité floristique entre les deux types d'écosystèmes a été moindre dans la strate la plus basse et la plus élevée dans la strate arborescente. En Alaska et dans l'Ouest du territoire du Yukon, les peuplements d'épinette blanche – sapin ne comprenaient aucun sapin; dans le Sud-Est de Terre-Neuve, aucune épinette blanche n'a été relevée avec le sapin baumier; les peuplements situés entre ces zones contenaient généralement à la fois de l'épinette blanche et du sapin baumier (jusqu'au parc national de Prince Albert, en Saskatchewan) ou du sapin subalpin plus à l'ouest. Le bouleau à papier était présent dans tous les peuplements au sud-est du Grand lac des Esclaves et principalement absent des peuplements de montagne et de piémont dans le Nord-Ouest du Canada, enfin présent en Alaska intérieur. Le peuplier faux-tremble et le peuplier baumier étaient présents dans environ deux tiers des peuplements à l'ouest de la Clay Belt de l'Ontario, au sud de la baie James. Dans les écosystèmes épinette blanche – sapin, la présence de l'épinette noire comptait pour > 61 %; dans les écosystèmes d'épinette noire, la présence de l'épinette blanche allait de 41 à 60 %; l'épinette noire, qui vient en deuxième position après le bouleau à papier comme essence compagne de l'épinette

blanche et du sapin, était presque toujours présente dans les peuplements de la région centrale, mais absente de quatre des cinq peuplements aux extrémités Est et Ouest de la série. Le pin gris a brillé par sa présence dans quatre peuplements entre le Centre de la Saskatchewan et le Centre de l'Ontario. Le sapin subalpin et le pin tordu latifolié étaient présents avec l'épinette blanche dans la transition entre la taïga boréale et subalpine des Rocheuses canadiennes. L'épinette rouge et le bouleau jaune côtoient le sapin baumier et l'épinette blanche dans l'extrême Sud-Est (La Roi, 1967).

Les conclusions de La Roi (1967) sur la strate arbre bas – arbuste haut sont également intéressantes. L'aulne crispé ((*Alnus alnobetula* ssp. *crispa* (Aiton) Raus) a été le seul membre de la strate qui était commun dans la majeure partie de la gamme des peuplements échantillonnés d'épinette blanche – sapin, bien qu'il ait été absent de huit peuplements à l'extrémité orientale de la série. Les autres espèces étaient confinées à l'extrémité Est ou Ouest (à l'exception du noisetier à long bec [*Corylus cornuta* Marsh.]), affichant une présence centrale prédominante. Ces répartitions permettent de séparer les peuplements épinette blanche – sapin en trois secteurs géographiques assez distincts : Nord-Ouest (saule spp.); Centre (aulne crispé, cerisier de Virginie [*Prunus virginiana* L.] et cerisier de Pennsylvanie [*Prunus pensylvanica* L.f.], généralement les seuls arbustes); l'Est du lac Winnipeg (érable à épis [*Acer spicatum* Lamark.], sorbier des montagnes (*Sorbus decora* (Sarg.) C.K. Schneid.) et noisetier à long bec couramment présent).

La Roi (1967) n'a pas observé de discontinuités régionales marquées dans la composition floristique de la strate arbustive moyenne et basse. Quatre espèces largement répandues présentaient des valeurs de présence très élevées : la viorne comestible (*Viburnum edule* Michaux) Rafinesque) (68 %), le gadellier amer (*Ribes triste* Pallas) et le rosier aciculaire (*Rosa acicularis* Lindley) (62 %) et le framboisier rouge (*Rubus idaeus* L.) (59 %). Cependant, il y a eu des changements progressifs et cumulatifs dans la flore de cette strate du Nord-Ouest au Sud-Est, par exemple, la shépherdie du Canada (*Shepherdia canadensis* (L.) Nuttall) a été observée dans 11 des 13 peuplements de l'Alaska au centre de l'Alberta, mais seulement une fois ailleurs; le genévrier commun (*Juniperus communis* L.) qu'on a vu dans six des 11 peuplements du Nord de la Colombie-Britannique au lac Winnipeg et nulle part ailleurs; l'amélanchier à feuilles d'aulne (*Amelanchier alnifolia* (Nuttall) Nuttall ex M. Roemer) a manifesté sa présence dans six des huit peuplements entre le district du Mackenzie, T.N.-O. et le Nord-Ouest de l'Ontario, mais nulle part ailleurs; le chèvrefeuille dioïque (*Lonicera dioica* L.), qu'on a relevé seulement dans huit des douze peuplements entre le Grand lac des Esclaves et le lac Michigan; et le dièreville chèvrefeuille (*Diervilla lonicera* Miller) a seulement été observé dans sept des huit peuplements entre le lac Winnipeg et l'Ouest du Québec.

La répartition des espèces de plantes herbacées et d'arbustes nains dans les 34 peuplements d'épinette blanche – sapin échantillonnés par La Roi (1967) est indiquée dans le tableau 2.5.

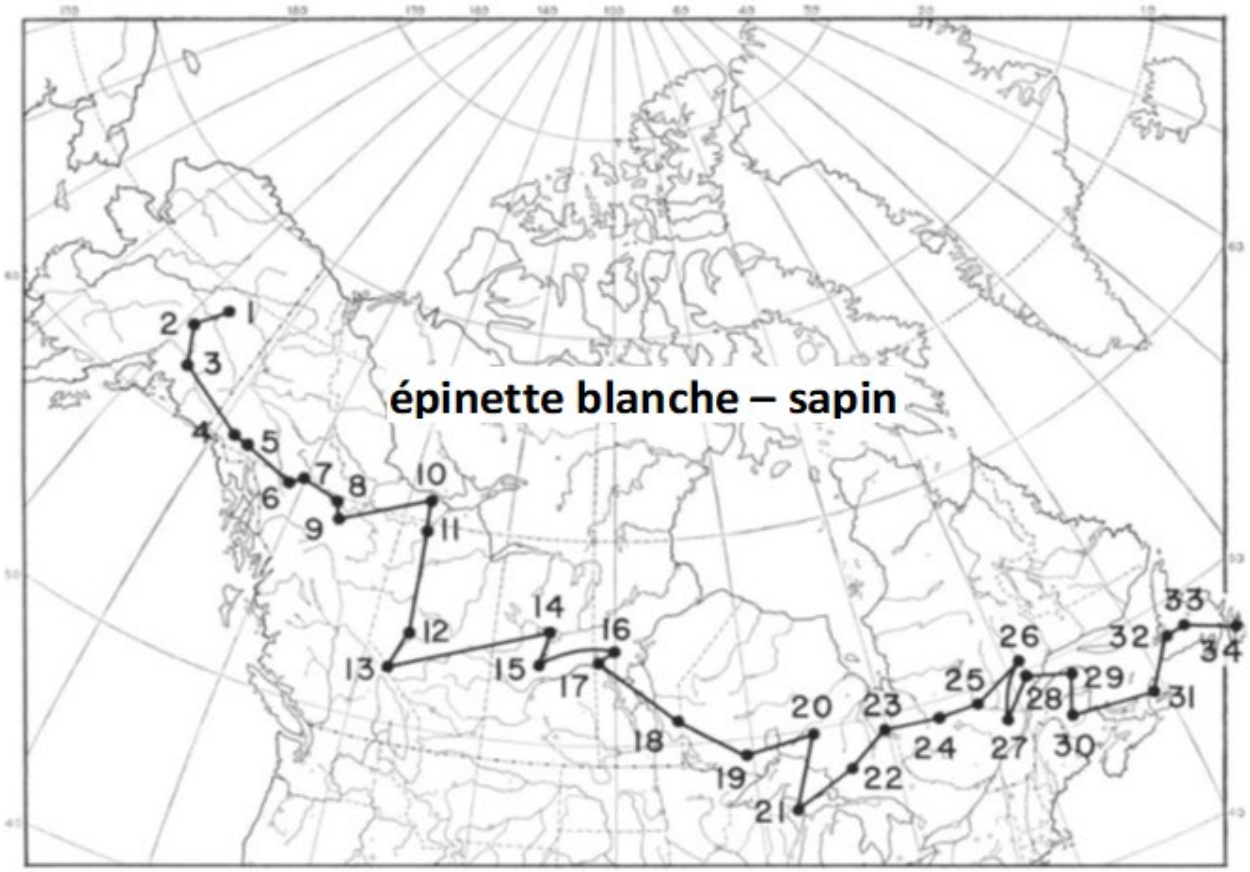

Figure 2. 3. Emplacements des peuplements échantillonnés (La Roi, 1967).

La largeur latitudinale de la forêt boréale se rétrécit dans la section centre est au sud de la baie James en raison de la compression climatique entre l'influence froide et permanente de la baie d'Hudson au nord et les effets plus chauds et bénéfiques des Grands Lacs au sud (Carleton et Maycock, 1978). Les épinettes blanches et noires sont des essences caractéristiques et les autres conifères sont le mélèze laricin (absent seulement de l'extrême nord-ouest), le sapin baumier et le pin gris (prédominant dans les parties centrale et orientale), le sapin alpin et le pin tordu latifolié (dans les parties extrêmes Ouest et Nord-Ouest) (Rowe, 1972). Les forêts sont généralement constituées de conifères, mais il y a un ajout généralisé de bouleau à papier et de ses variétés, de peuplier faux-tremble et de peuplier baumier. Les peupliers sont dominants dans la zone de transition vers la prairie. La proportion d'épinette noire et de mélèze laricin augmente vers le nord (Rowe, 1972), mais le long des vallées fluviales des Basses terres de la baie James dans le centre nord de la région, on trouve une forêt boréale pure à couvert fermé, où prédominent l'épinette blanche et le sapin baumier, le plus souvent en monoculture, mais souvent en peuplements mixtes (Carleton et Maycock, 1978).

Foster (1984) a effectué une analyse floristique de la végétation forestière du Sud-Est du Labrador en utilisant les méthodes phytosociologiques de Braun-Blanquet. Un tableau phytosociologique a été construit avec le programme FORTRAN TWINSPAN, qui produit des classifications hiérarchiques par analyse à deux voies des espèces indicatrices; 88 relevés incorporant 77 espèces sont regroupés en cinq grands assemblages : bouleau; sapin – épinette – mousses hypnacées; épinette – sapin; épinette – *Pleurozium*; et communautés épinettes –

*Sphagnum fuscum* (Schimp.) Klinggr. Les cinq communautés, classées du bouleau à l'épinette – *S. fuscum*, présentent des tendances à la baisse de la productivité, de la qualité de la station et de la richesse de la flore vasculaire, ainsi qu'une importance croissante des espèces oligotrophes, principalement des cryptogames et des arbustes éricacées. L'épinette noire et le sapin baumier représentent plus de 95 % du couvert forestier de cette région, tandis que le bouleau à papier est limité aux pentes humides et à drainage bon et que l'épinette blanche, le tremble et le peuplier baumier sont rares.

Les ensembles de données présentés par Gordon (1981) font partie d'une matrice de contributions de 116 stations internationales de recherche forestière du monde entier qui sont associées à des projets du Programme biologique international. Gordon (1981) a recueilli ces ensembles de données dans le Woodlands Data Set pour faciliter les comparaisons entre un grand nombre de différents écosystèmes forestiers et pour traiter spécifiquement de la productivité. Les données concernent quatre écosystèmes de forêts d'épinettes, représentant une caténaire d'humidité du sol de sites secs, frais, humides et hydromorphes dans la région 5E de l'Ontario. Les principales essences sont les épinettes rouge, noire et blanche, le sapin baumier, la pruche du Canada, l'érable rouge et le bouleau jaune. Les données comprennent de nombreuses variables, comme la saison de croissance, la température et les précipitations moyennes annuelles et de la saison de croissance, etc., les données standard de mesure des peuplements, la biomasse des parcelles et l'incrémentation de tous les éléments (p. ex. les feuilles, les fleurs, les fruits, les branches, l'écorce, etc. de l'étage dominant), les mêmes éléments du sous-étage, les racines vivantes et mortes, les récoltes sur pied au-dessus et en dessous du sol, les indices foliaires, la productivité au-dessus et en dessous du sol, etc., et les principaux flux comme la chute de litière.

### 2.5.1 Types de peuplements

Les types de peuplements forestiers sont définis en fonction de leur composition en essences. La Society of American Foresters (SAF, 1954) a reconnu six types de peuplements dans lesquels l'épinette blanche fait partie intégrante : peuplement pur d'épinette blanche (est); peuplement d'épinette blanche et de sapin baumier; peuplement d'épinette blanche, de sapin baumier et de tremble; peuplement d'épinette blanche, de sapin baumier et de bouleau à papier; peuplement pur d'épinette blanche (ouest); peuplement d'épinette blanche et de bouleau. Dans 13 autres types de peuplements, l'épinette blanche est présente en tant qu'élément accessoire et mineur.

En particulier dans le Centre et l'Est du Canada, l'épinette blanche est un composant plutôt mineur d'une variété de peuplements forestiers vaguement appelés « forêts mixtes », dont une définition provisoire a été incluse dans l'analyse du programme de problèmes pour le Problem Program 07 Spruce – Fir Management entrepris par la région de l'Ontario, Service canadien des forêts, en 1970 : « essentiellement un type de peuplement mixte comprenant en moyenne en volume, environ 60 % de conifères (principalement de l'épinette blanche et du sapin baumier) et 40 % de feuillus (principalement du bouleau à papier et du peuplier dans un rapport de 50/50) ».

Tableau 2. 5. Répartition géographique des espèces de plantes herbacées et d'arbustes nains dans les peuplements épinette blanche – sapin. La notation de la taille de la population correspond à la couverture de surface en pourcentage.

| | Présence | Nombre de peuplements épinette blanche – sapin | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| **Espèces** | **%** | **1** | **2** | **3** | **4** | **5** | **6** | **7** | **8** | **9** | **10** | **11** | **12** | **13** | **14** | **15** | **16** | **17** | **18** | **19** | **20** | **21** | **22** | **23** | **24** | **25** | **26** | **27** | **28** | **29** | **30** | **31** | **32** | **33** | **34** |
| *Vaccinium uliginosum* | 12 | 1 | 1 | 1 | – | – | 1 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| *Solidago multiradiata* | 18 | 1 | – | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| *Gentiana propinqua* | 12 | – | – | 1 | 1 | 1 | 1 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| *Empetrum nigrum* | 21 | 1 | 4 | 3 | – | – | 3 | 1 | – | 1 | 1 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| *Lupinus arclicus* | 15 | – | – | 5 | 1 | – | 2 | 1 | 1 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| *Arctostaphylos rubra* | 15 | – | – | 1 | 3 | 1 | 6 | – | – | – | 1 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| *Salix myrtilli folia* | 15 | – | – | 1 | 1 | – | 6 | – | 1 | – | 1 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| *Achillea millefolium* | 15 | – | – | – | 1 | 1 | 1 | 1 | – | – | – | – | – | 1 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| *Corallorhiza trifida* | 21 | – | 1 | 1 | – | – | 1 | – | 1 | 1 | 1 | – | 1 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| *Hedysarumalpinum* | 18 | – | – | 1 | 1 | 2 | – | – | – | 1 | – | – | – | 3 | – | – | 1 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| *Vacciniumvitis – idaea* | 35 | 2 | 6 | 6 | – | – | 3 | 1 | 5 | 5 | 5 | 1 | – | – | 1 | 1 | 1 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| *Geocaulon lividum* | 35 | 1 | – | – | 1 | – | 1 | 1 | 5 | 2 | 3 | 1 | – | 6 | 1 | 1 | – | 1 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| *Arctostaphylos uva – rusi* | 21 | – | – | – | 1 | 1 | – | 1 | – | – | 1 | – | – | 4 | – | – | 1 | 1 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| *Pyrola asarifolia* | 44 | 3 | 3 | 2 | 1 | – | – | 2 | 2 | 1 | 1 | 1 | 5 | – | 1 | 2 | – | 1 | – | – | 1 | – | – | 2 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| *Carex concinna* | 15 | – | – | | 1 | 1 | – | – | – | – | – | – | – | – | 4 | – | – | 1 | – | 1 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| *Equisetum scirpoides* | 38 | – | 1 | 1 | 1 | – | 1 | – | 1 | 2 | 1 | 1 | – | – | 1 | – | – | 1 | – | 1 | 1 | 1 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| *Mertensia paniculata* | 50 | 1 | 5 | – | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 1 | – | 5 | 6 | – | 4 | 6 | 1 | 1 | | 2 | 3 | | – | 1 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| *Equisedum arvense* | 38 | 1 | 2 | 1 | – | – | | 1 | 1 | 2 | – | 3 | 1 | | 1 | | – | 1 | – | 1 | 1 | – | – | 1 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| *Galiumboreale* | 29 | 3 | – | – | – | 1 | – | 1 | – | – | 1 | 1 | – | 3 | – | 2 | 1 | 1 | 1 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| *Elymus innovatus* | 21 | – | – | – | – | – | – | – | 1 | 2 | 1 | 1 | – | 6 | – | 1 | 1 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | | – | – | – |
| *Epilobium angustifolium* | 53 | 1 | 1 | 2 | 2 | 2 | 1 | 3 | 2 | 1 | 1 | 1 | – | 1 | 1 | 1 | 1 | – | – | – | – | – | – | – | – | 1 | – | – | – | 1 | – | | – | 1 | – |
| *Fragaria sirginiana* | 38 | – | – | – | 1 | 1 | 1 | – | – | – | 1 | 2 | 1 | 5 | 2 | 2 | 1 | 1 | 2 | 1 | – | – | – | – | – | – | – | – | | – | – | – | – | – | – | – |
| *Lathyrus ochroleucus* | 18 | – | – | – | – | – | | – | – | – | 1 | 1 | 1 | 1 | – | 2 | – | 1 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| *Fragaria vesca* | 12 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 2 | 3 | – | 1 | 1 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | | – | – | | – | – | | – | – | – | – |
| *Pyrola virens* | 35 | – | – | – | – | – | – | – | 1 | – | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | – | 1 | – | 1 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| *Habenaria obtusata* | 35 | 1 | 1 | 1 | 1 | | 1 | 1 | | – | – | – | – | – | – | 1 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 1 | 1 | – | 1 | – | – | – | – | 1 | 1 |
| *Equisetum sylvaticum* | 29 | 1 | 2 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 1 | – | 3 | 1 | – | – | – | 1 | 1 | 1 | – | 1 | – | – | – | 1 | – | – | – | – | – | – | – | – |
| *Pyrola secunda* | 85 | 1 | 2 | 2 | 1 | 1 | 1 | 4 | 3 | 2 | 1 | 1 | 1 | 4 | 2 | 2 | 1 | 1 | 1 | – | – | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | – | 1 | 1 | 1 | 1 | – | 1 | – |
| *Viola renifolia* | 47 | – | – | – | – | – | – | 1 | 1 | – | 1 | 1 | 2 | – | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | 1 | 1 | – | 1 | 2 | 1 | 1 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| *Petasites palmatus* | 35 | – | – | – | – | – | 1 | – | 1 | – | – | | 1 | | 2 | 2 | – | 1 | 1 | 2 | 3 | 1 | – | 1 | – | – | 1 | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| *Monesesuniflora* | 68 | 1 | 1 | 1 | 1 | – | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | – | 1 | – | 1 | 2 | – | – | – | – | – | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | – | 1 | 1 | 1 | 1 | – | 1 | 1 | – |
| *Linnaea borealis* | 97 | 6 | 5 | 5 | 3 | 4 | 3 | 4 | 3 | 3 | 3 | 5 | 5 | 6 | 4 | 6 | 2 | 3 | 3 | – | 1 | 2 | 3 | 4 | 2 | 2 | 2 | 1 | 2 | 2 | 2 | 1 | 1 | 3 | 4 |
| *Mitella nuda* | 68 | – | – | – | | – | 1 | 1 | 2 | 1 | 1 | 4 | 6 | – | 4 | 5 | 1 | 1 | 4 | 5 | 6 | 3 | 1 | 4 | 1 | 1 | – | – | 1 | 1 | 1 | – | – | 1 | – |
| *Apocynum androsaemi folium* | 12 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 1 | 1 | 1 | – | – | 1 | – | – | – | – | – | – | | – | – | – | – | – |
| *Cornus canadensis* | 88 | 6 | 3 | – | – | – | 1 | 6 | 2 | 5 | 2 | 6 | 6 | – | 5 | 6 | 1 | 2 | 3 | 1 | 4 | 3 | 6 | 4 | 3 | 3 | 3 | 5 | 3 | 5 | 4 | 3 | 4 | 4 | 5 |
| *Goodyera repens* | 59 | 1 | – | – | – | – | – | – | 1 | 1 | – | 1 | 1 | 2 | 1 | – | 1 | – | 1 | 1 | 1 | 1 | – | 1 | 1 | 1 | – | – | 1 | 1 | – | 1 | – | 2 | 1 |
| *Lycopodiumannotinum* | 56 | 1 | 2 | – | – | – | – | 1 | – | – | – | – | 1 | – | 1 | 1 | – | – | 1 | 1 | 1 | 2 | 1 | 2 | 3 | 1 | 1 | 1 | – | 1 | – | – | 1 | 1 | – |
| *Circaea alpina* | 24 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 1 | – | 1 | 1 | – | – | – | 1 | 1 | – | 1 | – | 1 | – | – | – | – | – | – | – | – | 1 | – |
| *Anemon aquinquefolia* | 21 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 1 | 1 | 1 | 4 | 1 | 1 | 1 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – |
| *Actaea rubra* | 38 | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 2 | 1 | – | 1 | 1 | – | – | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | – | 1 | – | – | 1 | – | – | – | – | 1 | – |

Tableau 2.5. Répartition géographique des espèces de plantes herbacées et d'arbustes nains dans les peuplements épinette blanche – sapin. La notation de la taille de la population correspond à la couverture de surface en pourcentage[a] (cont.)

| | **Présence** | **Nombre de peuplements épinette blanche – sapin** | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| **Espèces** | **%** | **1** | **2** | **3** | **4** | **5** | **6** | **7** | **8** | **9** | **10** | **11** | **12** | **13** | **14** | **15** | **16** | **17** | **18** | **19** | **20** | **21** | **22** | **23** | **24** | **25** | **26** | **27** | **28** | **29** | **30** | **31** | **32** | **33** | **34** |
| *Galium triflorum* | 35 | - | - | - | - | - | - | - | - | | - | - | 2 | - | 1 | 1 | - | - | 1 | 2 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | - | - | - | - | - | - | - | 1 | - |
| *Aralia nudicaulis* | 53 | - | | | | - | - | - | - | - | - | 1 | 6 | - | 6 | 3 | 1 | 3 | 6 | 6 | 5 | 2 | 6 | 5 | 4 | 5 | - | - | 4 | 1 | 1 | 1 | - | - | - |
| *Rubus pubescens* | 62 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | 6 | 6 | | 6 | 5 | 1 | 1 | 5 | 1 | 6 | 1 | 1 | 3 | 2 | 1 | | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | | 1 | - |
| *Aster macrophyllus* | 18 | - | - | - | - | - | - | - | - | | | - | - | - | - | - | - | - | - | 5 | 6 | 1 | 4 | 2 | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| *Habenaria orbiculata* | 12 | - | - | - | - | - | - | - | 1 | - | - | - | - | - | | - | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | - | - | - | - | - | 1 |
| *Gymnocorpium dryopteris* | 44 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 6 | - | 1 | 1 | - | - | - | 1 | 1 | 2 | 1 | 2 | 2 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | - | - | - | 2 | - |
| *Vacciniurn myrtilloides* | 32 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | 1 | 1 | - | - | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | - | 1 | - | - | 1 | 1 | - | - | - |
| *Schizachne purpurascens* | 18 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | 1 | - | 1 | 1 | 1 | - | - | | | | - | 1 | - | - | - |
| *Athyrium filix-femina* | 12 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | - | - | - | - | - | - | 3 | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | - | - | - | - | 1 | - |
| *Cinna latifolia* | 32 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 2 | - | - | | - | - | - | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | - | 1 | - | - | 1 | - | - | 1 | - |
| *Vaccinium anqustifolium* | 15 | - | - | - | - | | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | 1 | 1 | - | 1 | 1 | - | - | - | - | - | | - | - |
| *Maianthemum canadense* | 65 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 2 | - | 3 | 2 | 1 | 1 | 3 | 4 | 1 | 2 | 4 | 3 | 4 | 5 | 2 | 2 | 5 | 1 | 2 | 1 | 4 | 5 | 1 |
| *Pteridium aquilinum* | 12 | - | - | - | - | | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | 1 | - | 1 | - | - | - | - | - | 3 | - | - | - | - |
| *Trientalis borealis* | 59 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 3 | 1 | - | 1 | 3 | 2 | 1 | 1 | 2 | 2 | 2 | 1 | 3 | 2 | 2 | 2 | 1 | 1 | 2 | 2 | 5 |
| *Streptopus roseus* | 41 | - | - | - | - | | - | - | - | - | - | - | - | - | - | | - | - | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | 2 | - | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | - | - |
| *Sreptopus amplexifolius* | 18 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | 1 | 2- | 1 | - | - | - | - | 1 | - |
| *Osmunda claytoniana* | 15 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | - | - | - | - | - | - | 1 | - | 1 | - | 3 | - | - | - | - |
| *Lycopodium obscurum* | 35 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 2 | - | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | - | 1 | - | 1 | 1 | - |
| *Clintonia borealis* | 50 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | 5 | 1 | 1 | 6 | 2 | 3 | 3 | 6 | 1 | 4 | 3 | 2 | 1 | 5 | 1 | 1 |
| *Ozalis montana* | 29 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 3 | - | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 6 | 5 | 2 | - | - | - |
| *Coptis groenlandica* | 47 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | 1 | 1 | 2 | 4 | 2 | 3 | 2 | 1 | 3 | 1 | 2 | 3 | 1 | 1 | 1 |
| *Dryopteris austriaca* | 47 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | 1 | 2 | 1 | 1 | 2 | 2 | 4 | 2 | 3 | 5 | 2 | 1 | 6 | 6 | 6 |
| *Viola incognita* | 29 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 2 | 2 | 1 | - | 1 | 1 | - | - | 1 | | 1 | 1 | 1 | 1 | - |
| *Gaultheria hispidula* | 35 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | - | - | 1 |
| *Monotropa uniflora* | 24 | | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | - | - | - | 1 | - | 1 | - | - | - | - | - | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | - |
| *Solidago macrophylla* | 21 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | - | - | - | - |
| *Thelypteris phegopteris* | 24 | - | | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 2 | - | - | - | 1 | - | 1 | - | - | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | - | - |
| *Lycopodium lucidulum* | 18 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | 1 | - | - | - | - | - | - | - | 1 | 1 | 1 | 1 | - |
| *Listera cordata* | 15 | - | - | | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 | 1 | 1 | - | - | - | - | - | 1 | 1 |

[a] (1 = 0 – 0,33 %, 2 = 0,34 – 1,0, 3 = 1,1 – 2,0, 4 = 2,1 – 3,3, 5 = 3,4 – 5,0, 6 = >5, tiret = absent).

### *2.5.1.1 Peuplement pur d'épinette blanche*

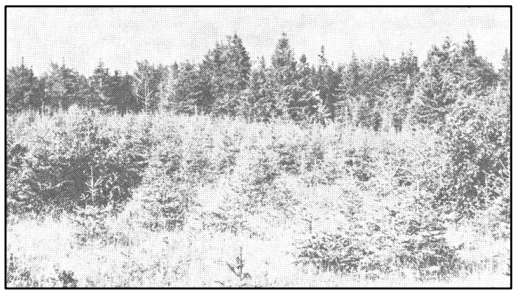

Figure 2. 4 Dans de nombreuses régions des provinces maritimes, les champs abandonnés sont rapidement occupés par des peuplements équiennes d'épinettes blanches. Derrière un jeune peuplement sur un terrain récemment abandonné se trouve un peuplement plus ancien (d'après Loucks, 1962).

L'épinette blanche forme des peuplements purs, par exemple sur des sites humides (« épinette noire »), secs (« épinette des prairies ») et sur des sites de feu en zone sèche dans les provinces des Prairies (Rowe, 1972), dans la ceinture de brouillard côtier du Nord du Québec et du Labrador (Payette, 1980) et sur des terres agricoles épuisées dans l'Est de l'Amérique du Nord (Drinkwater, 1957; Jablanczy, 1969). Dans de nombreuses régions des provinces maritimes du Canada, les champs abandonnés se transforment rapidement en peuplements équiennes d'épinettes blanches (cf. fig. 4 de Loucks, 1962 [figure 2.4]). Des peuplements purs sont également répandus dans toutes les provinces occidentales du Canada, dans les Territoires du Nord-Ouest et en Alaska; ils sont particulièrement communs en Colombie-Britannique septentrionale intérieure. En Alaska et dans le Nord-Ouest du Canada, l'épinette blanche pousse particulièrement bien sur les dépôts fluviaux le long de la rivière de la Paix et d'autres rivières dans le Nord de l'Alberta (Jeffrey, 1961) et en Alaska (Youngblood et Max, 1992). Le développement le plus répandu de peuplements purs ou presque purs d'épinette blanche se trouve en Alaska intérieur, dans les Territoires du Nord-Ouest, en Colombie-Britannique intérieure et en Alberta sur un large éventail de sites, y compris les alluvions du fond des rivières, les plaines inondables et les terrasses des rivières de même que sur les pentes des zones sèches orientées sud (Eyre, 1980, Nienstaedt et Zasada, 1990). Les principales essences compagnes du type de couvert d'épinette blanche en Alaska comptent le bouleau à papier, le peuplier faux-tremble, le peuplier baumier et l'épinette noire. Dans l'Ouest canadien, les autres essences compagnes sont le sapin subalpin, le sapin baumier, le douglas vert, le pin gris et le pin tordu latifolié. L'épinette blanche est estimée être l'espèce climacique, à l'exception de « certains sites de fond de rivière » où l'épinette noire pourrait remplacer l'épinette blanche (Viereck, 1970a). Les essences de transition qui prennent la place de l'épinette blanche comprennent toutes ses principales essences compagnes.

Le type de peuplement d'épinette blanche peut être accompagné d'un petit nombre d'autres essences dans son couvert. En Alaska, les essences compagnes sont le bouleau à papier, le peuplier faux-tremble, le peuplier baumier et l'épinette noire; dans l'Ouest canadien, les autres essences compagnes sont le sapin subalpin, le sapin baumier, le douglas vert, le pin gris et le pin tordu latifolié (Dyrness, 1980). Les essences de transition qui cèdent la place à l'épinette blanche sont le bouleau à papier, le tremble, le peuplier baumier, le pin gris et le pin tordu latifolié. Sur certains sites de fond de rivière, cependant, l'épinette noire peut remplacer l'épinette blanche (Viereck, 1970a). Les stades de succession plus précoces menant au climax de l'épinette blanche sont les types de peuplements épinette blanche – bouleau à papier, épinette blanche – tremble, peuplier baumier, pin gris et pin tordu latifolié. Un peuplement d'épinette blanche présente peu de variations. Le couvert est généralement fermé et les arbres

bien formés, à l'exception de ceux proches de la limite forestière. Chez les peuplements matures d'épinette blanche, on ne trouve guère plus que des mousses. Chez les peuplements en pleine croissance, on trouve des plantes vasculaires quoique peu nombreuses, mais les arbustes et les plantes herbacées qui sont présents « avec un certain degré de régularité » comprennent : l'aulne, les saules, l'airelle vigne d'Ida, la busserole rouge (*Arctous rubra* (Rehder & E.H. Wilson) Nakai), la camarine noire, le rosier aciculaire, les espèces de gadelliers (*Ribes* spp.), la shépherdie du Canada, les espèces de bleuets (*Vaccinium* L. spp.), le quatre-temps (*Cornus canadensis* L.), la linnée boréale *(Linnaea borealis* L.), la mertensie paniculée (*Mertensia paniculata* (Aiton) G. Don), la comandre livide (*Geocaulon lividum* (Richardson) Fernald), la prêle (*Equisetum* L. spp.), la calamagrostide du Canada (*Calamagrostis canadensis* (Michaux) Palisot de Beauvois), les carex spp. (*Carex* L. spp.), ainsi que les mousses et les lichens du sol. Plusieurs types forestiers d'épinettes blanches ont été recensées en Alaska intérieur : épinette blanche/mousses hypnacées; épinette blanche/bouleau nain/mousses hypnacées; épinette blanche/bouleau nain/sphaignes; épinette blanche/benoîte/mousses; épinette blanche/aulne/calamagrostide du Canada (Viereck, 1975, Dyrness, 1980).

La Society of American Foresters (Eyre 1980) ne mentionne qu'un peuplement qui contiendrait l'essence « épinette blanche » parmi les types de peuplements forestiers de l'Est qu'elle a reconnus. Le type de couvert « épinette blanche de l'Est », tel qu'elle l'a défini, englobe l'épinette blanche autant dans les peuplements purs et dans les peuplements mixtes « dans lesquels l'épinette blanche est le composant principal [non défini] » (Payette, 1980).

Dans la majeure partie de son aire de répartition, l'épinette blanche se trouve plus souvent en association avec des arbres d'autres essences plutôt qu'en peuplements purs.

#### *2.5.1.2 Forêts mixtes et épinette blanche*

Mixtes

Malgré le fait que l'épinette blanche ne soit pas omniprésente dans les forêts mixtes boréales, elle conserve une certaine importance. Par exemple, dans la région du lac Édouard du comté de Laviolette au Québec près de la limite Sud-Est du plateau laurentien, la forêt mixte est composée de bouleau jaune, d'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.), de hêtre, de sapin baumier, d'épinette rouge accompagnés parfois d'érable rouge (*Acer rubrum* L.), de bouleau à papier et, de manière éparse sur les crêtes et les bords des lacs, de pin blanc accompagné d'épinette noire et du cyprès blanc (*Chamaecyparis thyoides* (L.) B.S.P.) dans les marécages et sur les rives rocheuses des lacs couvertes de mousses, de mélèze dans certains des marécages les plus ouverts, de tsugas largement dispersés en association avec des feuillus, et du frêne noir d'Amérique (dans les petits marécages; sur les rives des cours d'eau dans les types de zones sèches, on trouve des épinettes blanches éparses, principalement sur des sols alluviaux [Ray, 1956].

Dans le New Hampshire, des épinettes blanches éparses se sont établies sur une terre agricole épuisée parmi une population d'épinettes rouges et de 5 % de sapins baumiers (Baldwin, 1933).

Nienstaedt et Zasada (1990) présentent un excellent résumé du compte rendu de la Society of American Foresters (Eyre, 1980) sur les essences qui accompagnent l'épinette blanche dans un

peuplement forestier. La séparation entre la forêt de l'Est et la forêt de l'Ouest délimite de réelles différences écologiques.

La forêt de l'Est comprend le type de peuplement forestier épinette blanche (Type 107) dans lequel l'épinette blanche est présente soit en peuplements purs, soit en peuplements mixtes dans lesquels elle est le composant principal. Les essences compagnes incluent l'épinette noire, le bouleau à papier, le peuplier faux-tremble, l'épinette rouge, le sapin baumier et, moins fréquemment, le bouleau jaune et l'érable à sucre. En Nouvelle-Angleterre, dans les provinces maritimes du Canada et dans la ceinture de brouillard du Québec et du Labrador, le type de peuplement d'épinette blanche est de peu d'importance et demeure confiné aux champs abandonnés. L'épinette blanche est plus répandue ailleurs dans l'Est du Canada et jusqu'à la limite forestière dans l'Ungava et le long de la baie d'Hudson. Dans le Nord du Québec, la forêt de lichens (*Cladonia*), la forêt de mousses hypnacées et la forêt d'arbustes avec des espèces de bouleau nain et de plantes éricacées constituent les peuplements communs d'épinette blanche.

L'épinette blanche est une essence compagne dans les types de peuplements forestiers de l'Est reconnus par la Society of American Foresters : Dans la région de la forêt boréale : (1) pin gris, (5) sapin baumier, (12) épinette noire, (16) tremble, (18) bouleau à papier, et (38) mélèze laricin. Dans la région de la forêt du Nord : (15) pin rouge, (21) pin blanc, (24) tsuga–bouleau jaune, (25) érable à sucre–bouleau jaune, (27) érable à sucre, (30) épinette rouge–bouleau jaune, (32) épinette rouge, (33) épinette rouge–sapin baumier, (37) thuya occidental du Nord, et (39) frêne noir d'Amérique–orme d'Amérique–érable rouge.

Dans les types 15, 16 et 18, l'épinette blanche prend de plus en plus d'importance dans la composition du peuplement à mesure que les espèces plus tolérantes prennent le dessus.

En Alaska et dans les Territoires du Nord-Ouest, le type de peuplement d'épinette blanche de la forêt de l'Ouest (type 201) est largement confiné aux fonds des cours d'eau, aux plaines inondables des rivières, aux terrasses et aux sites chauds des zones sèches orientés sud. Plus au sud, en Colombie-Britannique et en Alberta, il est réparti plus largement à des altitudes comprises entre 760 m et 1 520 m. En Alaska, les essences compagnes comprennent le bouleau à papier, le peuplier faux-tremble, l'épinette noire et le peuplier baumier. Dans l'Ouest canadien, le sapin subalpin, le sapin baumier, le douglas vert, le pin gris et le pin tordu latifolié sont des essences compagnes importantes.

Le type varie peu et se présente généralement sous forme de peuplements à couvert fermé. Les communautés végétales d'épinettes blanches de l'Alaska intérieur comprennent l'épinette blanche/ mousses hypnacées, l'épinette blanche/ bouleau glanduleux/mousses hypnacées, l'épinette blanche/benoîtes (*Dryas* L.)/mousses, et l'épinette blanche/aulne/calamagrostide du Canada. Deux communautés sont communes dans le Nord-Ouest du Canada et en Alaska : épinette blanche/saule/shepherdie argentée (*Shepherdia* spp.)/verge d'or à rayons nombreux (*Solidago multiradiata* Aiton)/camarine noire (*Empetrum* L. spp.); épinette blanche/saule/shépherdie argentée/gaylussaquier à fruits bacciformes (*Gaylussacia* Kunth spp.) /ronce rampante (*Rubus* L. spp.)/gesse (*Lathyrus* L. spp.).

Cayford (1957) a décrit un type de forêt mixte composé principalement d'épinette blanche et de peuplier faux-tremble qui est largement répandu dans l'Ouest du Canada, à l'est des montagnes Rocheuses. En Colombie-Britannique intérieure, le type de peuplement mixte boréal le plus courant sur les sites en zone sèche est formé de tremble et d'épinette blanche (DeLong, 1991). Deux voies d'évolution sont possibles : soit l'épinette blanche se régénère quelques années après le tremble, soit elle retarde de 20 ans ou plus. La première voie résulte de la combinaison de deux situations : une perturbation importante, généralement un brûlis qui expose le sol minéral coïncidant avec une bonne semencière de graines viables d'épinettes blanches situées à proximité. La régénération peut ainsi s'établir avant que les drageons de tremble ne dominent le site. En l'absence d'une quantité suffisante de semences d'épinette blanche à ce stade, la situation devient propice à l'établissement rapide du tremble et d'autres espèces pionnières très concurrentes, comme la calamagrostide du Canada. La densité des trembles atteint souvent 80 000 tiges/ha dans les jeunes peuplements au cours des cinq premières années.

Entre 30 et 40 ans, la plupart de ces peuplements ont réduit leur densité à 2 000 tiges/ha ou moins, et cette réduction offre une autre occasion à l'épinette blanche de se régénérer. Outre la réduction de la densité des trembles, à ce moment-là, la végétation de sous-étage s'est diversifiée et comprend des plantes herbacées relativement peu compétitives et à faible croissance, telles que le quatre-temps, la ronce acaule (*Rubus pubescens* Rafinesque) et la gesse jaunâtre (*Lathyrus ochroleucus* Hooker). Avec une bonne année semencière et un été plus ou moins humide, l'épinette est capable de se régénérer sur n'importe quel micro-habitat vacant. Ses micro-habitats préférés sont le bois pourri et le sol minéral exposé, mais certains semis peuvent être capables de s'établir sur de la litière de feuilles, et même sur la mousse (DeLong, 1991).

En Colombie-Britannique intérieure, le type de peuplement mixte le plus courant sur les dépôts alluviaux des basses terres est composé du peuplier baumier et d'épinette blanche, un écosystème qui provient généralement d'inondations périodiques, qui ne tuent pas le peuplier baumier et laissent un lit de germination de sol minéral. L'épinette blanche pousse bien sur ces sites riches et humides en l'absence d'inondation majeure qu'elle finira par occuper entièrement (DeLong, 1991).

Les autres types de peuplements mixtes sont rares dans l'Ouest et sont généralement de faible étendue. Les types de peuplement saule/épinette blanche et bouleau à papier sont les plus remarquables d'entre eux. Le type de peuplement mixte saule/épinette blanche se rencontre généralement sur des sites très humides caractérisés par des couches organiques assez épaisses, ce que Rowe (1955) au Manitoba a appelé le type de peuplement d'épinette des marécages, où l'on retrouve l'épinette blanche à un stade de succession avancé sur les sites humides, par exemple dans une zone intercalée entre le mélèze laricin et le type de peuplement mixte des zones sèches épinette–peuplier entourant les bourbiers, un peu à la manière de l'épinette noire ailleurs. Ces sites sont trop humides pour le tremble, mais le peuplier baumier est présent ici et là et le sapin baumier peut envahir les peuplements plus anciens.

Le type de peuplement mixte tremble/épinette blanche est le principal type qui compose la grande section de forêts mixtes (B.18) de la région forestière boréale occidentale de Halliday (1937), qui s'étend du Sud-Ouest du Manitoba vers le Nord-Ouest, le Centre de la Saskatchewan jusqu'au Nord de l'Alberta. Les essences compagnes mineures des deux essences principales sont l'épinette noire, le pin gris, le sapin baumier, le peuplier baumier et le bouleau à papier. Le tremble forme généralement un étage dominant dans les peuplements jeunes et d'âge intermédiaire, mais dans les peuplements plus anciens, les épinettes les plus hautes dépassent le tremble. Au-delà de 70 ans environ, le pourcentage d'épinettes augmente en raison de la détérioration des trembles (Riley, 1952), mais la proportion de trembles dans certains peuplements de plus de 100 ans peut encore être élevée.

Une étude menée dans cinq peuplements mixtes tremble/épinette blanche en Saskatchewan a révélé, sans surprise, que de grandes différences de croissance entre les épinettes libres et les épinettes dominées peuvent se produire (Cayford, 1957). Dans les peuplements mixtes pouvant atteindre l'âge de 100 ans, un peuplement de trembles peut réduire le volume de l'épinette blanche jusqu'à 50 % par rapport à une épinette du même âge qui pousse librement à proximité. Les épinettes blanches occupant un sous-étage dominant de trembles de qualité moindre présenteront des flèches endommagées par le fouettage des trembles au vent et des défauts courants comme une cime fourchue, un coude ou une courbure.

Dans le type de peuplement épinette blanche – tremble (type 251), l'une ou l'autre des essences peut être dominante, mais chacune doit représenter au moins 20 % de la surface terrière totale. Le bouleau à papier et l'épinette noire peuvent également être représentés dans les peuplements d'Alaska, ainsi que le sapin baumier et le pin tordu latifolié dans les peuplements canadiens. Le type épinette – tremble est commun dans tout l'Ouest canadien à des altitudes inférieures, et dans tout l'Alaska intérieur. Les arbustes associés au type en Alaska sont l'aulne crispé, les saules, le raisin d'ours (*Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Sprengel), la shépherdie du Canada, la viorne comestible et l'airelle vigne d'Ida. Les arbustes accompagnateurs dans les provinces des Prairies sont la symphorine blanche (*Symphoricarpos albus* (L.) S.F. Blake), le cornouiller stolonifère (*Cornus sericea* L.), l'amélanchier à feuilles d'aulne et le cerisier du Pacifique (*Prunus virginiana* var. *demissa* (Nuttall) Torrey).

Yao et coll. (2001) se sont servis d'un modèle logistique généralisé de la mortalité des arbres individuels du peuplier, de l'épinette blanche et du pin tordu latifolié constitutifs des peuplements mixtes de l'Alberta pour l'appliquer au peuplier faux-tremble, à l'épinette blanche et au pin tordu latifolié de peuplements constitutifs des peuplements mixtes boréaux de l'Alberta, à partir d'une base de données empirique de placettes d'échantillonnage permanentes.

Prévoir la mortalité des arbres avec précision est une information essentielle de tout système de croissance d'un peuplement (Monserud, 1976, Yao et coll., 2001). Les premiers modèles de mortalité ont établi des prévisions sur le nombre d'arbres par unité de surface, c.-à-d. à l'échelle du peuplement. Les modèles de mortalité des arbres individuels diffèrent des modèles de mortalité à l'échelle du peuplement dans la mesure où chaque arbre individuel pris en compte dans la prévision de croissance reçoit une estimation sur sa probabilité de survie

(Clutter et coll., 1983). La mortalité dans les peuplements mixtes est plus difficile à prévoir que dans les peuplements purs. Yao et coll. (2001) ont modélisé la probabilité de survie des trois essences commerciales (peuplier faux-tremble, épinette blanche, pin tordu latifolié). Ils ont adapté un modèle de survie aux données sur la survie provenant d'intervalles inégaux de mesurage de variables. Ils ont ajusté le modèle avec ces variables en recourant à la méthode de vraisemblance maximale. Les auteurs ont ensuite sélectionné les variables les plus vraisemblables (explicatives) pour ne retenir que celles dont ils pensaient être les plus signficatives sur le processus de mortalité. Enfin, ils ont testé la qualité d'ajustement du modèle à l'aide du test de validité de l'ajustement de Hosmer-Lemeshow. Le modèle ajusté prévoit la probabilité de survie d'un arbre individuel en fonction de son diamètre à hauteur de poitrine (dhp), de sa croissance annuelle en diamètre, de la surface terrière du peuplement, de sa composition en espèces et de la productivité du site. Trois modèles logistiques généralisés de la mortalité des arbres individuels d'épinette blanche, de tremble et de pin tordu latifolié ont confirmé certaines idées reçues concernant les peuplements mixtes de l'Alberta âgés de plus de 30 ans. Le tremble est l'espèce qui vit le moins longtemps et dont la probabilité de survie est la plus faible, tandis que l'épinette blanche est l'espèce qui vit le plus longtemps et dont la probabilité de survie globale est la plus élevée. Même avec une grande surface terrière et beaucoup de trembles, l'épinette tolérante à l'ombre a maintenu un taux de survie élevé. Comme on pouvait s'y attendre, les petits arbres ont présenté beaucoup de mortalité, indépendamment de la surface terrière. Les modèles montrent que la probabilité de survie diminue avec le diamètre du dhp. Les mécanismes de survie avancés pour expliquer ce phénomène comprennent l'augmentation de l'allocation proportionnelle du carbone pour soutenir la respiration, l'augmentation de l'allocation aux radicelles, la diminution de l'efficacité photosynthétique causée par l'augmentation des limitations en éléments nutritifs dans les peuplements plus anciens, le ralentissement génétiquement programmé de la croissance et la diminution de la photosynthèse causée par l'augmentation de la résistance hydraulique dans les arbres plus grands. Dans les peuplements mixtes de peuplier et d'épinette, le peuplier intolérant à l'ombre a une croissance précoce plus rapide et occupe rapidement la strate supérieure du couvert (Peterson et Peterson, 1992). Pendant environ 50 ans, le tremble continue de dominer le couvert, mais l'épinette blanche devient progressivement plus visible dans le sous-étage. Le modèle appliqué au tremble permet de penser que ses chances de survie diminuent avec l'augmentation de la composition en épinette blanche, tandis que le modèle appliqué à l'épinette blanche laisse croire que la compétition du tremble n'influencerait pas de manière importante la mortalité de l'épinette.

Dans le type de peuplement épinette blanche – bouleau à papier (Nienstaedt et Zasada, 1990), l'épinette ou le bouleau peut être dominant et les deux doivent représenter au moins 20 % de la surface terrière totale (type 202). Les essences compagnes sont le tremble, le pin tordu latifolié, le sapin subalpin et l'épinette noire. Ce type est commun dans l'Ouest canadien et en Alaska, du cercle arctique à la péninsule de Kenai. Les espèces du sous-étage comprennent : le saule, l'aulne vert, la viorne trilobée (*Viburnum opulus* var. a*mericanum* Aiton), l'airelle vigne d'Ida, le quatre-temps, le rosier aciculaire et le thé du Labrador (*Rhododendron groenlandicum* (Oeder) Kron & Judd).

Les deux types épinette blanche – tremble et épinette blanche – bouleau à papier sont généralement vus comme des stades de succession forestière devant mener au peuplement climacique pur d'épinette blanche. Le type de peuplement épinette noire – épinette blanche (type 253) peut constituer le peuplement climacique sur certains sites proches des limites forestières altitudinales et septentrionales, ou il peut succéder à l'épinette noire sur certains sites intermédiaires sur les anciennes terrasses fluviales. Le type épinette noire – épinette blanche est le type lichen – région boisée allant de la baie d'Hudson jusqu'au nord-ouest de l'Alaska le long de la limite forestière, type qui peut aussi présenter un couvert ouvert à la limite forestière alpine en Alaska intérieur et dans le Nord-Ouest du Canada. Le type se trouve également sur des sites intermédiaires aux deux espèces, par exemple, d'anciennes terrasses au-dessus de la plaine inondable. Les essences compagnes peuvent comprendre le bouleau à papier, le mélèze laricin, le peuplier baumier, le tremble et le sapin baumier. Une strate arbustive continue de bouleaux glanduleux, d'aulnes et de saules, dans les peuplements ouverts proches de la limite forestière, peut laisser place sur les sites secs à des mousses hypnacées et à des lichens du genre *Cladonia*. Les autres arbustes communs dans ce type de peuplement sont le thé du Labrador, l'airelle des marécages (*Vaccinium uliginosum* L.), l'airelle vigne d'Ida et la camarine noire.

L'épinette blanche est également présente en tant que composant mineur dans huit types de peuplements de l'Ouest : (203) peuplier baumier, (204) épinette noire, (206) épinette d'Engelmann–sapin subalpin, (217) tremble, (218) pin tordu latifolié, (237) pin des Rocheuses, (252) bouleau à papier et (254) épinette noire–bouleau à papier. Plusieurs de ces types de peuplements sont de succession intermédiaire. Par exemple, le bouleau à papier de type 252 peut passer de l'épinette blanche – bouleau à papier à l'épinette blanche pure. Le type 203 peuplier baumier finit par être remplacé par l'épinette blanche.

Dans la forêt boréale canadienne d'épinettes et de sapins, l'aulne vert d'Amérique est le grand arbuste le plus répandu, tandis que le saule arbustif (*Salix arbusculoides* Andersson), le saule glauque (*S. glauca* L.) et le saule de Bebb (*S. bebbiana* Sarg.) sont importants dans l'aire de répartition occidentale. Dans l'est, l'érable à épis, le sorbier des montagnes et le sorbier d'Amérique (*Sorbus americana* Marsh.) sont importants. La viorne comestible, le gadellier amer, le rosier aciculaire et le framboisier sont les arbustes les plus courants des strates moyenne et inférieure. Dans la strate herbacée et arbustive naine, l'épilobe à feuilles étroites (*Chamaenerion angustifolium* (L.) Scopoli), la pyrole unilatérale (*Orthilia secunda* (L.) House), la monésès à une fleur (*Moneses uniflora* (L.) A. Gray), la linnée boréale, la mitrelle nue (*Mitella nuda* L.), le quatre-temps, la goodyérie rampante (*Goodyera repens* (L.) R. Brown), le lycopode innovant (*Spinulum annotinum* (L.) A. Haines) et la prêle sont communs (La Roi, 1967).

Les mousses les plus communes dans les peuplements boréaux canadiens d'épinette – sapin sont la pleurozie dorée, l'hylocomie brillante, l'hypne plumeuse, le dicrane commun (*Dicranum fuscescens* Turn.) et la faucillette à feuilles plissées (*Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske). Les marchantiophytes les plus communes sont ptilidie des forêts (*Ptilidium pulcherrimum* (G. Web.) Hampe), ptilidie des rochers (*Ptilidium ciliare* (L.) Hampe), lophozie (*Lophozia* (Dum.) Dum. spp.), et ciliaire doigts-de-fée (*Blepharostoma trichophyllum* (L.) Dum.). Les lichens communs

comprennent peltigère aphteuse (*Peltigera aphthosa* (L.) Willd.), peltigère canine (*Pelitigera canina* (L.) Willd.), cladine rangifère (*Cladonia rangiferina* (L.) F.H. Wigg.), *Cladina arbuscula* ssp. arbuscula (Wallr.) Hale & W.L. Culb., cladonie étoilée (*Cladonia stellaris* (Opiz) Pouzar & Vezda), cladonie grêle (*Cladonia gracilis* (L.) Willd.), et cétraire d'Islande (*Cetraria islandica* (L.) Ach.) (La Roi and Stringer, 1976).

L'épinette blanche s'associe au sapin baumier et parfois à l'épinette noire et au mélèze laricin dans les zones côtières du Canada atlantique; dans le Maine, une des essences compagne sur le littoral est l'épinette rouge (Payette, 1980). Dans l'Est du Canada et le Nord de la Nouvelle-Angleterre, l'épinette blanche s'associe au bouleau à papier, au tremble, au sapin baumier, à l'épinette rouge, au bouleau jaune et à l'érable à sucre. Les types de peuplements qui n'étaient plus reconnus dans la révision d'Eyre (1980) comprennent l'épinette blanche/sapin baumier et l'épinette blanche/sapin baumier/bouleau à papier, qui sont tous deux « maintenant pris en compte à titre de variante de l'épinette blanche ».

Dans une zone de forêt boréale située entre la baie James et les Grands Lacs, entre les longitudes 75° - 85° W et le nord de la latitude 47° N, l'épinette blanche a été trouvée dans 22 % des 152 peuplements échantillonnés (Carleton et Maycock, 1978). L'épinette noire (63 %), le sapin baumier (55 %), le pin gris (31 %), le peuplier faux-tremble (31 %) et le bouleau à papier (26 %) étaient davantage présents et le peuplier baumier a été observé dans 13 % des peuplements. Aucune autre espèce n'a atteint une présence de 10 %. Des nuages de points portant sur des arbres d'une essence donnée (y compris l'épinette blanche) par rapport au nuage de points de ses gaules laissent croire qu'elles se sont adaptées à la colonisation de sites à peuplement ouvert et non boisés :

> « *Populus balsamifera* et *Picea glauca* envahissent les limons fluviaux nouvellement exposés et certains sites de zones sèches. Contrairement à l'épinette noire, l'épinette blanche perd la majeure partie de sa production annuelle de semences peu après la maturité des cônes, au début de l'automne (Stiell, 1976), ce qui correspond à une période où le niveau des rivières est à son plus bas. De plus, des gaules d'épinette blanche apparaissent dans certains peuplements de zones sèches, recouvrant souvent un substrat sableux grossier et humide. Cependant, on trouve souvent une ou deux vieilles épinettes blanches à proximité de ces peuplements. Cette caractéristique est plus marquée dans les peuplements de pins gris proches du lac Supérieur où l'on observe un « effet de couverture » de l'épinette blanche dans les peuplements les plus communs, un mélange d'épinette blanche, de bouleau à papier et de sapin baumier des zones sèches. Ainsi, on trouve des semis et des gaules d'épinette blanche dans toutes les forêts de la région. » (Carleton et Maycock, 1978)

Les forêts de la péninsule du Labrador comprennent presque toutes des épinettes noires et des sapins baumiers, ainsi que quelques épinettes blanches et mélèzes laricins. L'épinette blanche constitue moins de 5 % de la forêt et son aire de répartition coïncide étroitement avec celle de l'épinette noire, mais s'étend légèrement plus au nord (Wilton, 1964). Dans la région de Melville – Grand Lac, des peuplements mixtes de sapins baumiers, d'épinettes noires et d'épinettes blanches éparses sont typiques des sols profonds des vallées fluviales et des plaines

de basse terre (Wilton, 1959). Dans le type sapin/épinette/bouleau/riche en herbacées non perturbé, l'épinette blanche accompagnant le sapin baumier (78 %) et l'épinette noire (17 %) ne contribue qu'à hauteur de 2 à 3 % au couvert arboré, mais on a observé des spécimens épars qui mesuraient 94 cm de dbh et 32 m de hauteur (Wilton, 1959). Ailleurs dans la péninsule, l'épinette noire est omniprésente et l'épinette blanche rare.

Dans l'Est, on trouve l'épinette blanche avec tout un mélange d'espèces typiques de la région forestière Grands Lacs–Saint-Laurent, par exemple le pin blanc, le pin rouge, le bouleau jaune, l'érable à sucre, le frêne noir d'Amérique et le thuya occidental (Rowe, 1972).

L'épinette blanche est plus fortement représentée dans les parties Nord-Ouest que dans les parties Nord-Est de son aire de répartition. Par exemple, l'épinette blanche est présente « presque partout » dans le Sud du Yukon, tandis que l'épinette noire est « rare ou absente » (Hare, 1950); l'épinette blanche est le seul conifère constitutif des vastes forêts du Delta Mackenzie (Ritchie, 1987). L'épinette blanche s'étend jusqu'à l'océan Arctique le long des rivières qui coulent vers le nord, comme l'Anderson, la Horton et la Coppermine. En revanche, l'épinette blanche est relativement rare dans la majeure partie du Labrador intérieur (Wilton, 1964, Ritchie, 1987). La région Labrador – Ungava, à l'est du lac Saint-Jean, « est en grande partie couverte par des associations de forêt à couvert fermé d'épinette noire et de sapin baumier » (Hare, 1950), bien que l'épinette blanche soit la principale espèce dans le climat humide d'une étroite bande (2 km à 10 km) le long de la côte est de la baie d'Hudson (Ritchie, 1987). Dans la zone boréale centrale du Québec, où les chutes de neige sont les plus abondantes, la forêt est dominée par le sapin baumier et l'épinette noire, tandis que l'épinette blanche n'est présente que localement (Ritchie, 1987). L'épinette blanche est plus commune à l'ouest du lac Saint-Jean dans la péninsule Labrador – Ungava. Le long de la côte atlantique, l'épinette blanche forme la limite forestière en association avec le mélèze laricin et l'épinette noire (Payette, 1983).

Dans la région de la Cordillère (axe principal des montagnes continentales), l'épinette blanche est localement commune dans les habitats submontagnards et de basses terres comme essence compagne du peuplier faux-tremble, mais elle est rare ou absente des communautés subalpines épinette d'Engelmann – sapin subalpin (Ritchie, 1987). L'épinette blanche est présente dans les cinq sections des Régions forestières du Canada de Rowe (1972). Dans la section du pin ponderosa et du douglas vert, l'épinette blanche occupe les plaines fluviales et les bords des criques et, bien qu'elle ait tendance à maintenir une position altitudinale inférieure à celle de l'épinette d'Engelmann, cette dernière espèce se trouve souvent sur les alluvions des basses terres. À des altitudes plus élevées dans la section centrale du douglas vert, le complexe intergrade épinette d'Engelmann – épinette blanche et sapin alpin pénètrent par la forêt subalpine. Dans la section nord du tremble, l'épinette blanche et un peu l'épinette d'Engelmann, ainsi que du pin tordu latifolié et quelques douglas bleus se mélangent au tremble prédominant. Le type de forêt caractéristique de la section de transition montagnarde est constitué d'épinettes blanches au nord, d'épinettes d'Engelmann et d'hybrides blancs × Engelmann ailleurs et enfin de sapins alpins. Sur le côté est de la section, l'épinette d'Engelmann forme des peuplements mixtes avec le thuya géant (*Thuja plicata* Donn ex D. Don)

et la pruche de l'Ouest, ainsi qu'avec le douglas vert. Même dans la section localisée de douglas vert et de pin tordu latifolié, l'épinette blanche, avec un peu d'épinette noire, domine généralement les sites orientés nord, les sites à drainage oblique et les fonds de ravins.

Dans le Nord de la Cordillère, l'épinette blanche est abondante, surtout sur les sols alluviaux et les sols de zones sèches à drainage bon, où elle forme la limite forestière (Ritchie, 1987).

En général, l'épinette blanche a tendance à occuper des sites fertiles qui vont du drainage modérément bon à bon, tandis que l'épinette noire occupe des sites qui sont moins fertiles et mal drainés. Cependant, l'épinette blanche est également présente, quoique de façon moins typique, sur des sites de drainage allant d'imparfait à mauvais, comme dans les écosystèmes *Picea glauca – Equisetum* et *Picea glauca*/*Populus – Cornus*/*Rubus* (Kabzems et coll., 1986) et le type « épinette noire » dans les provinces des Prairies (Rowe, 1972). L'épinette blanche est tout aussi apte que l'épinette noire à résister aux rigueurs climatiques autres que le gel de printemps, mais elle est moins bien adaptée à la régénération après feu.

L'épinette blanche est également présente dans les forêts des régions forestières Grands Lacs – Saint-Laurent et Acadie de Rowe (1972) au Canada, mais moins importante dans les groupes de types épinette – sapin – feuillus dans les régions des États des Grands Lacs (Hansen, 1980) et du Nord-Est (Hansen, 1980) des États-Unis. Les interactions entre les divers composants d'épinette – sapin – feuillus fournissent d'autres informations écologiques et physiologiques utiles.

La section Huron – Ontario comprend l'île Manitoulin, sur laquelle l'érable à sucre forme l'association dominante avec plus ou moins d'érable rouge, d'orme d'Amérique (*Ulmus americana* L.), de tilleul d'Amérique (*Tilia americana* L.), de bouleau jaune, de chêne rouge, de chêne à gros fruits (*Quercus macrocarpa* Michx.), d'ostryer de Virginie (*Ostrya virginiana* (Mill. K. Koch), de hêtre, de peuplier à grandes dents, de bouleau à papier, de frêne blanc d'Amérique (*Fraxinus americana* L.), de frêne noir d'Amérique, de frêne rouge (*Fraxinus pennsylvanica* Marsh.) enfin, d'un petit nombre d'épinette blanche, de pin rouge, de pin blanc, de sapin baumier, de pruche du Canada et, selon Rowe (1972), de thuya géant, bien que Hosie (1969) ait exclu Manitoulin de la répartition. Le thuya occidental est plus fréquent.

La pruche du Canada, le pin blanc, l'épinette blanche et le sapin baumier se retrouvent habituellement sur des matériaux peu profonds, acides ou érodés dans la section du haut St-Laurent et après feu, le peuplier à grandes dents et le bouleau à papier, ainsi que l'épinette blanche et le sapin baumier, jouent un rôle de premier plan dans les peuplements forestiers pionniers (Rowe, 1972).

Dans la section du moyen Saint-Laurent, la forêt mixte dominante reflète à la fois l'influence du climat boréal et des perturbations. Les plus importants types de peuplements sont formés d'épinette blanche et de sapin baumier, ainsi que d'érable à sucre, de bouleau jaune, de pruche du Canada, de pin blanc, d'érable rouge et de bouleau gris (*Betula populifolia* Marsh.). Les essences compagnes locales sont le chêne rouge, le hêtre, le frêne blanc d'Amérique, l'orme d'Amérique et le pin rouge.

Le couvert forestier de la section Laurentienne est principalement constitué de peuplements de feuillus tolérants de zones sèches, avec des forêts mixtes et des forêts de résineux dans les

vallées. Les principales espèces sur les pentes des collines sont le bouleau jaune, l'érable à sucre, l'épinette rouge, le sapin baumier, l'érable rouge et le bouleau à papier; par ailleurs, la pruche du Canada (*Tsuga canadensis* (L.) Carrière), le hêtre, le pin blanc et l'épinette blanche sont répartis sur tout le territoire.

Les espèces caractéristiques de la zone Algonquin – Pontiac sont l'érable à sucre, l'érable rouge, le bouleau jaune, la pruche du Canada et le pin blanc. Elles sont dominantes en plus de se retrouver souvent avec des conifères boréaux, notamment l'épinette rouge et le sapin baumier, mais aussi avec quelques épinettes blanches (Rowe, 1972).

L'épinette blanche, le sapin baumier, le peuplier faux-tremble, le bouleau à papier, le chêne rouge et le tilleul d'Amérique sont tous présents en quantité variable dans toutes les forêts de la section Centre de l'Outaouais, dont les constituants habituels sont l'érable à sucre, le hêtre, le bouleau jaune, l'érable rouge et la pruche du Canada, qui se retrouvent presque toujours accompagnés de pin blanc et de pin rouge. Parmi les autres espèces faiblement représentées, citons le noyer cendré, le caryer cordiforme (*Carya cordiformis* (Wangenh.) K. Koch), le chêne à gros fruits, le frêne blanc d'Amérique et le cerisier tardif (*Prunus serotina* Ehrh.) (Rowe, 1972).

Dans la section de la Baie Georgienne de la région forestière des Grands Lacs et du Saint-Laurent, l'épinette blanche est commune sur les platins de sable et autres sols à texture grossière. Des peuplements broussailleux de pin gris, de peuplier faux-tremble, de chêne rouge, de bouleau à papier, d'épinette blanche et d'épinette noire se trouvent le long des rives rocheuses à sol mince de la Baie Georgienne.

L'érable à sucre, le bouleau jaune, l'épinette blanche, le sapin baumier, le pin blanc et la pruche du Canada sont les espèces associées aux pentes plus riches et bien drainées de la zone des Cantons de l'Est. Sur les crêtes, les milieux exposés et les sols minces, les espèces dominantes sont l'épinette blanche, le sapin baumier et le bouleau à papier. Le bouleau gris, accompagné de l'épinette blanche, du peuplier faux-tremble et du peuplier à grandes dents, domine sur les terres agricoles épuisées (Rowe, 1972).

Immédiatement adjacente à la rive sud du fleuve Saint-Laurent dans la section Témiscouata – Restigouche se trouve une étroite zone de forêt de conifères dominée par l'épinette blanche qu'accompagnent quelques bouleaux à papier, thuyas occidentaux, mélèzes laricins et peupliers faux-trembles. Dans l'arrière-pays, l'ensemble de la forêt est caractérisé par l'érable à sucre, le hêtre et le bouleau jaune au sommet des collines, le sapin baumier et l'épinette blanche dans les vallées. Les plaines alluviales sont couvertes de peupliers baumiers, de frênes noirs d'Amérique, d'ormes d'Amérique et d'épinettes blanches (Rowe, 1972).

La section du Saguenay présente une forêt d'apparence essentiellement boréale, avec des peuplements de pin gris qui dominent dans les zones sablonneuses et des peuplements de peuplier faux-tremble, de bouleau à papier, d'épinette blanche, d'épinette noire et de sapin baumier qui occupent les autres milieux (Rowe 1972).

Dans la section argile d'Haileybury, l'épinette blanche n'est pas abondante et se répartit principalement le long des rivières et des rives des lacs et sur les pentes à drainage bon (Rowe, 1972).

L’association forestière type de la section Temagami est composée de pin blanc avec des bouleaux à papier et des épinettes blanches éparses, ces dernières égalant souvent le pin en abondance. Un autre type commun, mais variable consiste en un mélange de ces essences auquel s’ajoutent encore du sapin baumier, du peuplier faux-tremble et du peuplier à grandes dents (Rowe, 1972).

Dans la section Algoma, le mélange caractéristique se compose de bouleau jaune, d’épinette blanche, de sapin baumier, d’érable à sucre, d’ostryer de Virginie et de thuya occidental. Le pin blanc et, à l’occasion, le pin rouge dominent le haut des pentes raides orientées sud; l’épinette blanche, le cèdre blanc et le sapin baumier occupent le milieu et le bas des pentes. Une association épinette blanche – sapin baumier, qui comprend généralement le bouleau à papier et l’épinette noire, prend place sur les terrasses fluviales et les battures attenantes dans la partie nord de la zone (Rowe, 1972).

La section Quetico présente généralement des peuplements purs et mixtes de pin gris, de peuplier faux-tremble, de peuplier à grandes dents, de bouleau à papier, de sapin baumier, d’épinette blanche et d’épinette noire, associés à des quantités variables de pin blanc et de pin rouge. Le type sapin - épinette blanche - bouleau à papier est particulièrement commun et, dans les zones de faible altitude, on observe souvent le type de peuplement sapin - épinette (Rowe, 1972).

De vastes zones de peuplier baumier, de peuplier faux-tremble, d’épinette blanche, de sapin baumier et de mélèze laricin épars se trouvent à l’arrière-pays des rivières dans la zone de la rivière à la Pluie (Rowe, 1972).

La région forestière acadienne présente également une large représentation de l’épinette blanche, qui n’est absente que dans deux des quatorze zones et sous-zones.

La forêt de la zone des zones sèches du Nouveau-Brunswick est composée principalement de sapin baumier, d’épinette noire, d’épinette blanche et de bouleau à papier, le pin blanc étant souvent présent en mélange avec ces espèces. L’épinette noire est plus commune que l’épinette blanche (Rowe, 1972).

La section haute des rivières Miramichi et Tobique laisse place à l’érable à sucre, le bouleau jaune et le hêtre sur le haut des pentes bien drainées et sur les sommets des collines basses, ainsi que des peuplements mixtes de ces espèces auxquelles s’ajoutent l’épinette rouge, l’épinette blanche, la pruche du Canada et le sapin baumier. Les forêts des vallées fluviales sont composées principalement d’épinettes, de sapins, de cèdres blancs et de mélèzes laricins. De même, dans les parties Nord et Nord-Ouest de la zone, le sapin baumier, le bouleau à papier, l’épinette blanche et l’épinette noire sont bien visibles dans les milieux de zone sèche (Rowe, 1972).

Dans la section de Carleton, les peuplements mixtes sur les longues pentes raides ont pour constituants les plus communs, soit le sapin baumier, l’épinette blanche et la pruche du Canada (Rowe, 1972).

La section littoral atlantique sud de la Nouvelle-Écosse est caractérisée par une étroite bande de forêts de conifères composées d'épinettes blanches, de sapins baumiers et d'épinettes noires qui partagent l'espace avec des bouleaux à papier et des érables rouges. La plupart des forêts se sont régénérées après feu, du défrichement ou toute autre perturbation majeure (Rowe, 1972).

Dans la section littorale Atlantique est, on trouve des peuplements denses et bas de sapin baumier, d'épinette noire et d'épinette blanche le long de la bande côtière. L'épinette blanche est moins abondante que l'épinette noire ou le sapin baumier, sauf le long du littoral immédiat, où la grande tolérance de l'épinette blanche aux embruns salés (Payette, 1980, Groupe de travail sur les écorégions, 1989) permet à l'espèce d'occuper les zones côtières exposées, souvent à l'exclusion des autres espèces. L'épinette blanche forme également des peuplements presque purs dans les anciennes zones de défrichement et les zones perturbées. L'épinette rouge est pratiquement absente (Rowe, 1972).

Dans la zone du plateau du Cap-Breton, le sapin baumier, l'épinette blanche, l'épinette noire et le bouleau à papier sont les principales espèces, le sapin dominant la plupart des types de peuplements. Le mélèze laricin et le sorbier des montagnes sont des espèces compagnes (Rowe, 1972).

L'épinette blanche et le sapin baumier sont les principaux constituants des peuplements de conifères sur les sols à texture fine des basses terres du cap Breton – Antigonish, la grande abondance de l'épinette blanche résultant surtout de son appropriation des terres agricoles abandonnées. Les alluvions sont colonisées par l'épinette blanche, le peuplier baumier, le frêne blanc d'Amérique et parfois l'orme d'Amérique. Les peuplements mixtes d'érable rouge, de bouleau à papier, de bouleau jaune, de sapin baumier et d'épinette blanche ont une préférence pour les terrains accidentés. Les essences qui à l'occasion accompagnent l'érable à sucre, le hêtre, le bouleau jaune et l'érable rouge sur les pentes des hautes terres sont le pin blanc, l'épinette blanche, la pruche du Canada et le sapin baumier. L'épinette rouge est peu commune (Rowe, 1972).

Les peuplements forestiers d'épinette blanche, d'épinette noire, de sapin baumier et de mélèze laricin sont communs sur les plaines de zones sèches et dans les larges fonds de vallée dans l'Ouest et le long de la rive nord de la section de l'Île-du-Prince-Édouard. Sur les terres un peu plus élevées des zones centrales et orientales, les feuillus tolérants prédominent et les conifères longent principalement le bord étroit des cours d'eau; l'épinette rouge et la pruche du Canada prennent place sur les pentes inférieures, l'épinette blanche et le sapin baumier sur les plaines des vallées, l'épinette noire et le mélèze laricin se campent dans les dépressions tourbeuses (Rowe, 1972).

Dans la section de la côte de Fundy, il y a eu une perturbation généralisée qui a entraîné l'établissement de beaucoup d'épinettes blanches. Immédiatement adjacente à la rive nord de la baie, on trouve une forêt éparse de qualité médiocre composée d'épinettes blanches et noires, de sapins baumiers et de mélèzes laricins. Dans l'arrière-pays, le sapin baumier et l'épinette rouge constituent la plupart des peuplements forestiers, bien que l'épinette blanche

et l'épinette noire continuent d'abonder. L'épinette blanche, plutôt que l'épinette rouge, a envahi les anciens champs sur le côté sud de la baie (Rowe, 1972).

Dans la section des Hautes terres du Sud, l'épinette blanche pousse sur des sols à texture un peu plus fine que les sables des basses terres, en compagnie du pin rouge, du pin blanc, de l'érable rouge, du sapin baumier et de l'épinette rouge. L'épinette blanche est l'essence qui a envahi les champs abandonnés là aussi (Rowe, 1972).

Les forêts de milieux bien drainés sont principalement constituées de conifères, dont l'épinette blanche, l'épinette rouge, l'épinette noire, le sapin baumier, la pruche du Canada et le pin blanc. S'ajoutent à ces essences le bouleau à papier, l'érable rouge, l'érable à sucre, le bouleau jaune et le hêtre. Les terres agricoles abandonnées sont envahies par l'épinette blanche, l'épinette rouge et le sapin baumier (Rowe, 1972).

La section Cobequid est la principale région de feuillus de la Nouvelle-Écosse continentale. Sur les crêtes et les collines basses, il pousse généralement des hêtres, des bouleaux jaunes, des érables à sucre et des érables rouges qu'accompagnent quelques épinettes rouges, épinettes blanches et sapins baumiers. Vers le bas des collines dans les ravins et les vallées, où les milieux sont frais et humides, la pruche du Canada, l'épinette rouge, le bouleau jaune, l'érable rouge, le sapin baumier et l'épinette blanche forment des mélanges communs. Il y a eu une conversion marquée à l'épinette blanche sur des terres agricoles abandonnées dans le bassin de Pictou (Rowe, 1972).

Dans les États des Grands Lacs, le sapin baumier est généralement considéré comme étant l'essence clé du type épinette – sapin – feuillu, où « les épinettes, notamment l'épinette blanche, sont couramment associées au type, mais en moins grand nombre » (Hansen, 1980). La durée de vie plus longue et la taille plus importante de l'épinette blanche par rapport au sapin baumier compensent dans une certaine mesure la tolérance moindre à l'ombre de l'épinette blanche, ce qui lui permet de perdurer dans ce type (Hansen, 1980). L'épinette rouge, qui ne s'étend pas jusqu'aux États des Grands Lacs (Barrett, 1980), est le principal partenaire des associations avec l'épinette blanche dans la région du Nord-Est, p. ex. épinette rouge – bouleau jaune et épinette rouge – sapin baumier (Fowells, 1965). Cependant, la composante épinette des peuplements d'épinette-sapin peut être uniquement constituée d'épinette blanche (Frank, 1973).

Les essences avec lesquelles l'épinette blanche est le plus souvent associée dans la partie centrale de son aire de répartition boréale sont l'épinette noire, le sapin baumier, le bouleau à papier, le peuplier faux-tremble et le peuplier baumier. Si l'on prend en compte l'ensemble de son aire de répartition, le nombre d'essences associées augmente fortement et comprend : le mélèze laricin, le pin tordu latifolié, le pin gris, le pin blanc, l'épinette d'Engelmann, l'épinette rouge, le cèdre blanc, l'érable à sucre, l'érable rouge, le bouleau jaune, le bouleau flexible (*Betula lenta* L.), le hêtre, le tilleul d'Amérique, la pruche du Canada, le chêne rouge, le chêne des marais (*Quercus palustris* Münchh.), le frêne blanc d'Amérique, le frêne rouge, le cerisier tardif, le cerisier de Pennsylvanie, l'orme d'Amérique, l'orme liège (*Ulmus thomasii* Sarg.), le charme de Caroline (*Carpinus caroliniana* Walt.) et l'amélanchier arborescent (*Amelanchier arborea* (F. Michaux) Fernald) (Westveld, 1949; Forbes et Meyer, 1955; Nienstaedt, 1957;

Rowe, 1972; Fowells, 1965). En général, la proportion d'épinettes blanches dans la forêt boréale augmente d'est en ouest.

En Alaska intérieur, l'épinette blanche, en plus d'être présente dans un type de peuplement d'épinette blanche pratiquement pur, est une composante majeure de deux autres types de peuplement, soit épinette blanche/tremble (Dyrness, 1980) et épinette blanche/bouleau à papier (Zasada, 1980), dans lesquels l'épinette blanche ou son essence compagne contribue à plus de 20 % de la surface terrière totale.

Les essences compagnes mineures du type peuplement épinette blanche/tremble comprennent le bouleau à papier, l'épinette noire et, en particulier dans l'Ouest du Canada, le sapin baumier et le pin tordu latifolié (Dyrness, 1980; Eyre, 1980). Ce type de couvert se forme généralement après feu et constitue un stade de succession qui peut durer une centaine d'années avant l'atteint un climax dominé par l'épinette blanche. Ce type est présent le plus fréquemment dans des milieux de zone sèche chaudebien drainé. Les arbres tolèrent bien les loams sableux pierreux peu profonds, mais les plus beaux peuplements sont établis sur les loams limoneux et les loams argileux bien drainés (Dyrness, 1980). Les arbustes les plus fréquents dans ce type de couvert en Alaska sont : l'aulne crispé, les espèces de saules, le raisin d'ours, la shépherdie du Canada, la viorne comestible et l'airelle vigne d'Ida. Dans les provinces des Prairies, les arbustes caractéristiques sont la symphorine blanche, le cornouiller stolonifère, l'amélanchier à feuilles d'aulne et le cerisier du Pacifique. Parmi les plantes herbacées typiques, on trouve la comandre livide, la prêle, la calamagrostide du Canada, le quatre-temps et les espèces de carex. Les mousses et les lichens poussant au sol sont importants à l'échelle locale (Eyre, 1980).

Le type de couvert épinette blanche/tremble d'Alaska se transforme en type de couvert épinette blanche/bouleau à papier dans les milieux un peu plus frais et humides. Ce type de couvert est largement répandu en Alaska au-dessus du cercle arctique jusqu'à la péninsule de Kenai et dans l'Ouest canadien. Le tremble, le pin tordu latifolié, le sapin subalpin et l'épinette noire sont des essences compagnes mineures (Eyre, 1980; Zasada, 1980). Le type de couvert épinette blanche/bouleau à papier se trouve généralement dans des milieux de zone sèche de drainage allant de bon à modérément bon et représente souvent un stade de succession entre le type de couvert bouleau à papier et le type de couvert épinette blanche. La végétation moins fréquente comprend des espèces de saules, l'aulne crispé, vert, la viorne comestible, le rosier aciculaire, l'airelle vigne d'Ida, le thé du Labrador, la calamagrostide du Canada, l'épilobe à feuilles étroites, la comandre livide et la prêle. Les mousses hypnacées et les lichens sont de plus en plus présents lorsque la proportion d'épinettes blanches augmente.

Effets des ajouts de feuillus

Rothe et coll. (2003) ont étudié trois peuplements de douglas vert – aulne rouge dans l'Oregon, aux États-Unis, et cinq peuplements d'épinette de Norvège – hêtre commun (*Fagus sylvatica* L.) en Bavière en Allemagne pour tester l'hypothèse selon laquelle les ajouts de feuillus amélioreraient l'état nutritionnel des conifères associés. Sur chaque site, des échantillons d'aiguilles provenant de 20 à 30 conifères avec des proportions variables de feuillus adjacents aux arbres échantillons ont été prélevés et analysés pour la détermination de la masse des

aiguilles et des macroéléments N, P, K, Ca et Mg. Le voisinage de chaque arbre a été décrit par la proportion de surface terrière à feuilles caduques dans un cercle de huit mètres. Les chercheurs ont utilisé des méthodes d'ordination (analyse en composantes principales; analyse de redondance) pour tester la dépendance du modèle nutritionnel multivarié des conifères par rapport à leurs voisins à feuilles caduques. Ils ont analysé les relations bivariées entre la composition des espèces d'arbres et les descripteurs de l'état des aiguilles avec la méthode de corrélation des rangs et la régression. Les analyses statistiques n'ont apporté aucune preuve que les ajouts de feuilles caduques avaient amélioré la nutrition foliaire des conifères. Rothe et coll. (2003) ont conclu que, avec d'autres études empiriques, leurs résultats venaient de montrer que les effets bénéfiques des ajouts de feuillus sur la nutrition des conifères étaient moins importants que ce qui était couramment avancé.

Autoécologie

Des renseignements sur l'autoécologie de 12 essences commerciales présentes dans la région du Centre-Nord (CN) de l'Ontario ont été compilés et présentés par Sims et coll. (1990). Cela fournit aux aménagistes forestiers et aux gestionnaires des ressources qui travaillent dans la région CN des renseignements écologiques vulgarisés sur l'épinette blanche, le sapin baumier, l'épinette noire, le mélèze laricin, le pin gris, le pin rouge, le pin blanc, le thuya occidental, le peuplier baumier, le peuplier faux-tremble, le bouleau à papier et le frêne noir d'Amérique. La région CN dispose d'information sur les conditions de végétation, de sol et de milieu associées à chaque espèce provenant des vastes bases de données de la Northwestern Ontario Forest Ecosystem Classification.

Essences compagnes – Bouleau à papier

« Le sapin est généralement de qualité inférieure à l'épinette et il est plus vulnérable aux insectes et aux maladies... » On pense que la mauvaise qualité du sapin serait en partie attribuable aux maladies résultant des blessures causées par le broutement. Les dégâts de ce type de peuplement sont moindres lorsque le sapin peut se reproduire. La nature du sol en surface semble être d'une importance primordiale pour l'épinette et le sapin, alors que le tremble peut être influencé principalement par le sous-sol » (MacLean, 1960).

Les données quantitatives de l'étude de Maycock et Curtis (1960) n'ont pas indiqué que « *P. glauca* et *A. balsamea* atteignent leur développement optimal dans les milieux mésiques. Au contraire, ces espèces indiquent des relations complètement différentes, *Picea* atteignant un développement optimal dans les milieux secs et *Abies* dans les milieux humides [de la gamme restreinte de milieux où se confine l'épinette blanche]... Aucune des deux espèces ne réussit à se reproduire sous un couvert forestier dense... Dans les peuplements où la reproduction a semblé réussie, la perturbation était ou avait été active, souvent causée par la mort des membres les plus âgés du couvert forestier, par une éclaircie causée par le vent et à quelques endroits, par de légères infestations de tordeuses des bourgeons. Picea et Abies se reproduisent tous deux à profusion dans des milieux ouverts sur des sols minéraux exposés. Les troncs d'arbres renversés au sol constituent également des lits de germination convenables, bien que les jeunes arbres qui s'étaient établis sur des troncs en décomposition n'ont souvent pas naturellement survécu ... [Les grands spécimens de *Picea* et d'*Abies*... [très] souvent...

étaient plus jeunes que les feuillus; sur les rondins pourris, on pouvait observer que les semis avaient pu s'établir à la faveur de l'ouverture créée par la perturbation ... »

Dans le comté d'Itasca, au Minnesota, Grant (1934) a noté que l'épinette blanche « est ici largement confinée à la régénération naturelle de l'association sous-climax sapin - bouleau à papier ». Waldron (1966) a étudié les facteurs ayant une incidence sur la régénération naturelle de l'épinette blanche sur lits de germination dans des peuplements d'épinette blanche mature et de peuplier faux-tremble sur le mont Riding au Manitoba. Les conditions météorologiques, le lit de germination, la litière, la projection verticale du couvert au sol, le milieu, la végétation peu fréquente et les animaux ont joué un rôle important dans la germination, la survie précoce et la croissance de l'épinette blanche. « Il ressort des résultats que la coupe progressive, accompagnée de la préparation de lits de germination en sol minéral dans les milieux forestiers frais à humides à l'aide d'un bouteur et d'une aube radiale, peut servir à créer les conditions propices à l'établissement de la régénération naturelle de l'épinette blanche » (Waldron, 1966).

Frank et Bjorkbom (1973) eux aussi ont estimé que l'application de la méthode de coupe progressive dans le Nord de la Nouvelle-Angleterre et de l'État de New York permettrait à l'épinette et au sapin de se régénérer naturellement. « Avec cette méthode, au moins deux récoltes sont effectuées. La première récolte, faite pour que les semis s'établissent, doit être faite dans une bonne année semencière. Environ un tiers à la moitié de la surface terrière du peuplement doit être enlevée à ce moment-là, et la coupe doit être uniformément répartie. Des récoltes plus importantes pourraient rendre le peuplement vulnérable aux dommages causés par le vent (chablis). Cette récolte doit éliminer les arbres les moins désirés au profit des arbres plus grands et plus vigoureux que l'on souhaite conserver pour qu'ils fournissent les graines. Les facteurs à prendre en compte dans la sélection des arbres sont : leur vulnérabilité au chablis; la réduction des sources de semences des essences moins désirées; l'espacement, la vigueur et la qualité du peuplement semencier. Lorsque la régénération est bien établie, le reste du peuplement d'origine peut être récolté en une ou plusieurs fois » (Frank et Bjorkbom 1973).

Les coupes par bandes et par trouées sont d'autres méthodes décrites par Frank et Bjorkbom (1973) : « Pour le sapin baumier et l'épinette noire, les ouvertures ne doivent pas avoir plus de 2,5 à 3,0 chaînes de Gunter [50 à 60 m] de largeur; pour l'épinette rouge et l'épinette blanche, elles ne doivent pas avoir plus de 6,0 chaînes de Gunter [120 m] de largeur ».

De même, Steneker (1967) a noté que « des coupes d'amélioration expérimentales, visant à favoriser la composante d'épinette blanche des peuplements mixtes au Manitoba, avaient été effectuées pour la première fois par le ministère des Forêts et du Développement rural [sic] en 1936... Plus tard, entre 1951 et 1954, on avait effectué une série de huit coupes de dégagement expérimentales dans des peuplements de 15 à 60 ans au Manitoba et en Saskatchewan afin de déterminer les effets de l'enlèvement partiel et complet du tremble sur la formation d'un sous-étage d'épinette blanche... Les résultats de la croissance sur dix ans... ont montré que : (a) la croissance en diamètre de l'épinette peut être doublée par la suppression du couvert des trembles, (b) la croissance en hauteur de l'épinette en contact physique avec les houppiers des trembles peut, par la suppression immédiate du couvert des trembles, être doublée grâce à la

coupe de dégagement, (c) la stimulation combinée de la croissance en hauteur et en diamètre par les coupes de dégagement peut augmenter d'environ 60 % la production de volume marchand de l'épinette » (Steneker, 1967).

Carmean et Hahn (1981) ont présenté des courbes d'indice de qualité de station (IQS) révisées du sapin baumier et de l'épinette blanche dans les États des Grands Lacs (figure 2.5).

On a planté de l'épinette blanche avec succès dans des peuplements mixtes boréaux à corridors dans le Nord de l'Ontario, par exemple dans le contexte de l'accord de gestion forestière Timmins de la Waferboard Corporation (Smith, 1987) et dans les plantations de George Marek près de Beardmore, en Ontario.

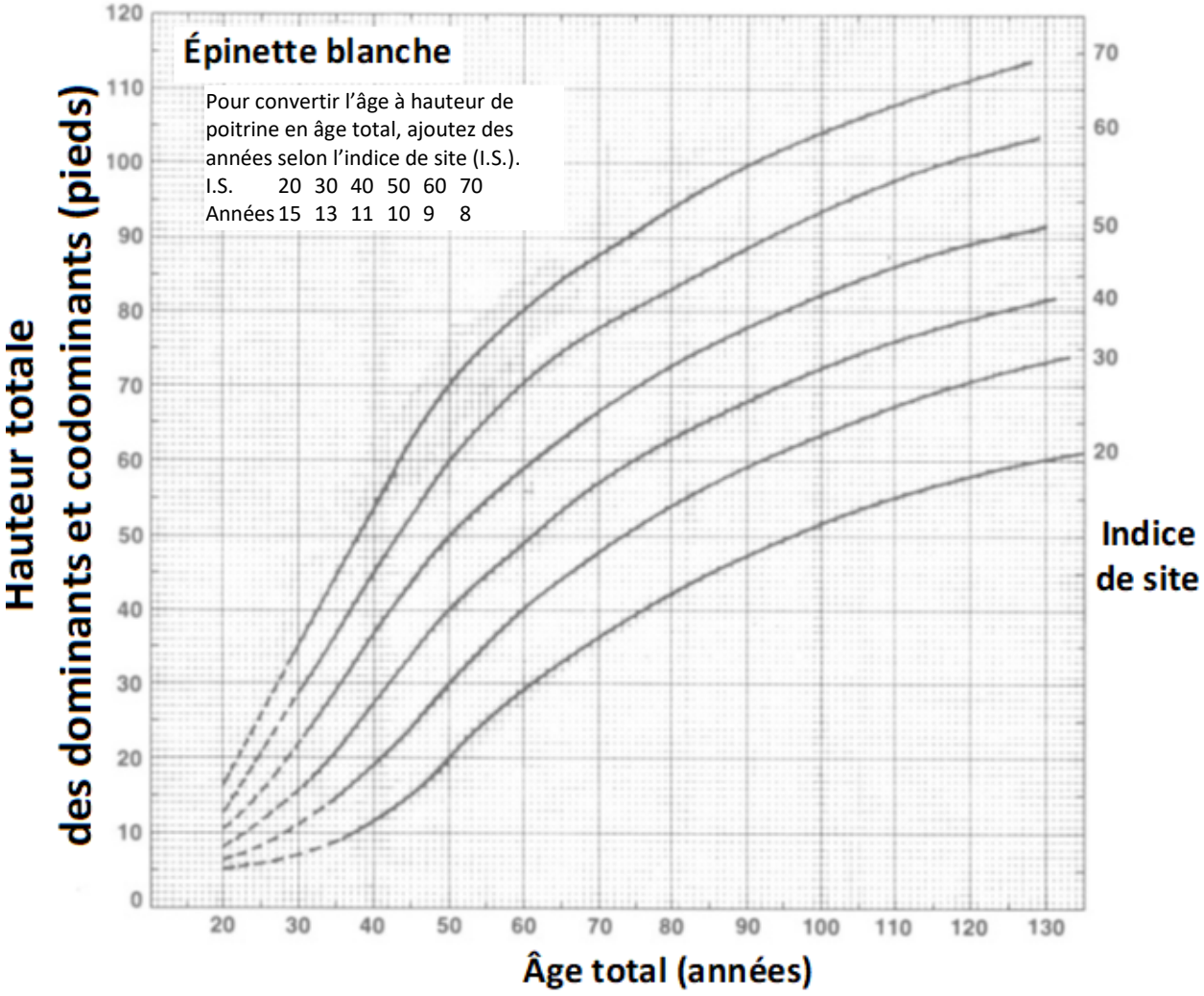


Figure 2. 5. Courbes d'indice de qualité de station de l'épinette blanche dans les États des Grands Lacs. Celles-ci ont été révisées (Carmean et Hahn 1981) à partir des courbes originales publiées par Gevorkiantz (1957).

Essences compagnes - Sapin baumier

L'étude la plus complète sur le sapin baumier est celle de Bakuzis et Hansen (1965). Johnston (1986) a rédigé un manuel d'aménagement sur le sapin baumier pour les États du Centre-Nord. Le sapin baumier forme des peuplements purs aux États des Grands Lacs, mais le plus souvent d'autres espèces l'accompagnent : sur les hautes terres allant de sèches à mésiques, le sapin baumier « est couramment mélangé avec... l'épinette blanche, le bouleau à papier et le peuplier faux-tremble » (Johnston, 1986).

Essences compagnes - Sapin subalpin

L'épinette d'Engelmann « Glauca » et le sapin baumier [14] (*Abies lasiocarpa*), trouvés en mélange uniforme dans une proportion d'environ 80 % d'épinette et 20 % de sapin baumier par volume net, forment ce que Barnes (1937) a décrit comme le peuplement naturel des types de peuplement épinette – sapin baumier de la Colombie-Britannique intérieure centre, où l'épinette (« généralement saine et de bonne qualité ») peut être aussi âgée que 350 ans, et le sapin (« généralement pourri ») jusqu'à 250 ans. La régénération naturelle sous l'étage dominant mature laissé en tant que peuplement résiduel après l'exploitation, bien que « plutôt satisfaisante » présentait aussi une composante d'épinette de seulement 20 %.

Paterson (1958) a observé que les « vraies » forêts épinette - baumier [15] (épinette d'Engelmann « Glauca » – sapin concolore) de la Colombie-Britannique se trouvaient sur des sols podzoliques en faisant référence à l'opinion communément répandue selon laquelle tout sol où les précipitations sont suffisantes pour permettre la croissance d'épinettes formera naturellement avec le temps un podzol sous les *Picea*.

Essences compagnes – Végétation peu fréquente

« La végétation plus rare accompagnant le type tremble – bouleau – épinette – sapin est presque toujours de type herbacées ou grand arbuste – herbacées. Les mousses sont une composante mineure de la plupart des types de végétation, bien qu'elles semblent être plus répandues dans la section forestière B.8 que dans les sections B.4 ou B.9 » (MacLean, 1960).

MacLean (1960) a décrit neuf communautés végétales composées de trembles, de bouleaux, d'épinettes et de sapins, en indiquant les sols typiques et les espèces dominantes, leur abondance et leur fréquence (dominante = caractéristique incontournable de la communauté, abondante = un ou plusieurs spécimens presque toujours visibles de n'importe quel point donné et fréquente = moins évidente, mais constamment rencontrée).

« Le couvert végétal est caractérisé par... [l'aralie à tige nue] *Aralia nudicaulis*, [le streptope rose] *Streptopus roseus*, [le maïanthème du Canada] *Maianthemum canadense*, [la clintonie boréale] *Clintonia borealis*, [la trientale boréale] Lysimachia borealis, [gaillet spp.] *Galium* spp., [la violette pubescente] *Viola pubescens*, [l'aster à grandes feuilles] *Aster macrophyllus*, [le

[14] Barnes 1937 a utilisé le terme « sapin baumier » comme terme courant pour « sapin concolore », maintenant appelé sapin subalpin (Phippen, 2022).

[15] Patterson (1958) a utilisé le terme « sapin baumier », maintenant appelé sapin subalpin (Phippen, 2022).

fraisier de Virginie] *Fragaria virginiana*, et [la ronce à flagelles] *Rubus villosus*» (Wilde et coll., 1954).[16]

Maycock et Curtis (1960) ont constaté que ce n'était pas toutes les espèces herbacées et arbustives qui étaient réparties le long du gradient d'humidité selon une répartition normale. De nombreuses espèces ont montré des relations similaires à celles constatées avec le pin gris et l'épinette noire, soit une préférence envers des conditions sèches et humides. L'épigée rampante (*Epigaea repens* L.), le mélèze laricin, la gaulthérie hispide (*Gaultheria hispidula* (L.) Muhlenberg ex Bigelow), les saules spp. et le bleuet à feuilles étroites (*Vaccinium angustifolia* Aiton) sont de telles espèces. La linnée boréale, le bleuet fausse-myrtille (*Vaccinium myrtilloides* Michaux) et le thé du Labrador en sont d'autres.

« On a rapidement constaté que les arbres n'influençaient apparemment pas le couvert végétal dans la zone de végétation boréale mixte conifères – feuillus de cette région dans la même mesure qu'ils pourraient le faire dans la zone de végétation plus au sud. Souvent, le même type de couvert s'accompagne de combinaisons très différentes d'herbacées et d'arbustes dans le sous-étage. Cette situation pourrait peut-être indiquer que la communauté végétale en sous-étage est principalement composée de strates d'herbacées, d'arbustes, de mousses et de lichens, et que les arbres, en dehors de leur effet sur l'ensemble du milieu, sont des membres accessoires » (Maycock et Curtis, 1960).

Wilde et coll. (1954) ont fait allusion à la rareté relative des arbustes concurrents dans les peuplements forestiers sur podzols calcaires; dans les loams et argiles humifères (rendzines boréales), les arbustes dominent davantage. Wilde et coll. (1954) ont décrit un peuplement vierge comme ayant un sous-étage « presque impénétrable » de 3 à 7 pieds [1 à 2 m] de hauteur, composé de *Viburnum opulus*, *Rhamnus alnifolia*, *A. spicatum*, *Corylus rostrata*, et *Lonicera canadensis*, avec quelques épinettes blanches, sapins baumiers et semis ».

L'épinette blanche est présente dans 79 des 90 sections et sous-sections de la forêt canadienne reconnues par Rowe (1972) : 43 des 45 divisions et subdivisions de la région forestière boréale; deux des trois divisions de la région forestière subalpine; les cinq sections de la forêt montagnarde; les deux sections de la forêt colombienne; 15 des 16 divisions de la région forestière des Grands Lacs et du Saint-Laurent; et toutes sauf deux des 14 divisions de la région de la forêt acadienne. L'espèce n'est absente que de la région de la côte du Pacifique et de la région des forêts à feuilles caduques.

Les données recueillies par Jeffrey (1964) le long du cours inférieur de la rivière Liard (60° – 61° N, 123° 30' W) illustrent la diversité de stations forestières auxquelles fait partie l'épinette blanche accompagnée de sa relation âge-hauteur correspondante (tableau 2.6).

[16] *Aralia nudicaulis* = *Aralia nudicaulis* L., *Streptopus roseus* = *Streptopus lanceolatus* (Aiton) Reveal, *Maianthemum canadense* = *Maianthemum canadense* Desfontaines, *Clintonia borealis* = *Clintonia borealis* (Aiton) Rafinesque, *Trientalis americana* = *Lysimachia borealis* (Rafinesque) U. Manns & Anderberg, *Galium* spp. = *Galium* L. spp., *Viola pubescens* = *Viola pubescens* Aiton, *Aster macrophyllum* = *Eurybia macrophylla* (L.) Cassini, *Fragaria virginiana* = *Fragaria virginiana* Miller, *Rubus villosus* = *Rubus flagellaris* Willdenow, *Eurybia macrophylla* (L.) Cassini, *Fragaria virginiana* = *Fragaria virginiana* Miller, *Rubus villosus* = *Rubus flagellaris* Willdenow

Tableau 2. 6. Relations âge-hauteur de l'épinette blanche en fonction des diverses stations forestières qu'elle peut occuper dans les Territoires du Nord-Ouest (d'après Jeffrey, 1964).

| Type de station forestière | Hauteur (m) | Âge (an) |
|---|---|---|
| Conifères mixtes, haute altitude, Monts Mackenzie | 8 – 11 | 60 – 70 |
| Conifères mixtes, basse altitude | 12 | 60 – 70 |
| Forêt mixte (épinette blanche – bouleau à papier), terrasse escarpée | 24 – 27 | 110 – 130 |
| Forêt mixte, basses terres du Mackenzie | 26 – 32 | 100 |
| Épinette blanche – bouleau à papier, terrasse, loam neutre | 21 – 24 | 80 – 90 |
| | <31 | <170 |
| Forêt mixte, terrasse, sable fortement acide | 21 – 24 | 80 – 90 |
| | <31 | <172 |
| Forêt mixte, terrasse supérieure | 29 – 34 | 110 – 175 |
| | - | <233 |
| Forêt mixte, ancienne plaine inondable, loam modérément à légèrement acide | 27 | 180 – 190 |
| Forêt mixte, ancienne plaine inondable, podzolique très acide | 30 – 33 | 120 – 130 |
| Épinette blanche – bouleau à papier, plaine inondable intermédiaire, loam neutre | 18 – 21 | 100 |
| | 27 – 30 | 140 – 150 |
| Épinette blanche –- peuplier baumier, plaine inondable récente | 30 | 170 – 190 |
| Épinette blanche – bouleau à papier, plaine inondable récente | 24 | 120 |

## 2.6 Variation régionale

### 2.6.1 Est de l'Amérique du Nord

La composition des peuplements en fonction du milieu dans une forêt épinette – sapin – feuillus nordiques dans le Maine a été étudiée par Thorpe (1986). Il a collecté des données le long de transects qui traversent une zone d'étude de 2 136 ha, dont l'altitude se situait entre 400 et 500 m. Les données portaient sur la composition des peuplements, la topographie, le sol, la végétation au sol et sur l'indice de qualité de station (l'IQS). Il a mis en lumière que le ratio sapin baumier/épinette rouge et noire avait augmenté avec la quantité d'éléments nutritifs. La composante épinette est passée de l'épinette noire aux hybrides rouge/noir, puis à l'épinette rouge avec l'amélioration du drainage et de la fertilité du sol. L'épinette blanche et le thuya occidental s'étaient limités aux milieux riches en éléments nutritifs.

#### *2.6.1.1 – N.-O. Nouveau-Brunswick*

Loucks (1960) a étudié une région fraîche et humide du Nord-Ouest du Nouveau-Brunswick où poussent des forêts d'érable à sucre, de hêtre et de bouleau jaune sur les collines, et de sapin baumier, d'épinette blanche, de cèdre et d'épinette noire sur les pentes et au fond des vallées. Il a calculé en se servant des relevés de végétation une matrice d'indices exprimant la similarité entre les peuplements en termes de caractéristiques phytosociologiques. La méthode d'ordination a permis de représenter sur un axe le continuum de ces valeurs d'indices. Les

relevés sur le milieu ont aussi été représentés par le recours à l'ordination statistique. Loucks a créé trois groupes de données sur les caractéristiques stables du milieu : le régime d'humidité, le régime d'approvisionnement en éléments nutritifs et le régime climatique local. Il a transformé les mesures des caractéristiques stables en indices simples. Ainsi, il y a trois caractéristiques stables qui représentaient l'indice du régime d'humidité; six représentaient l'indice du régime d'approvisionnement en éléments nutritifs et quatre représentaient l'indice du régime climatique local. Loucks a constaté que des gradients distincts de composition en essences avaient montré une relation avec les indices. La relation entre la croissance de la forêt, la diversité des espèces et l'indice du régime d'approvisionnement en éléments nutritifs a suivi la courbe de croissance sigmoïde et la comparaison des répartitions des espèces dans les deux ordinations (données de végétation et données sur le milieu) a démontré un degré de correspondance marqué entre les deux. Les axes de l'ordination phytosociologique avaient tendance à suivre la diagonale de l'ordination des valeurs d'indices du milieu. En reportant les différentes parties des axes phytosociologiques sur les valeurs d'indices des trois groupes de caractéristiques stables du milieu, Loucks a pu déterminer lesquelles étaient les plus influentes. Loucks a validé l'importance de l'influence de ces caractéristiques en effectuant des tests. Les tests ont montré que les méthodes d'indices pouvaient prévoir de manière fiable la structure et la composition des communautés forestières sur les stations non perturbées qu'il avait étudiées; il a conclu que la méthode d'ordination canonique offrait un moyen objectif de qualification rationnelle et de classification ultérieure des écosystèmes terrestres.

Loucks (1962) a ensuite élaboré une classification forestière des provinces maritimes canadiennes, dans laquelle il a reconnu des écorégions, chacune ayant ses propres associations d'arbres et son climat. Une version abrégée du tableau 1 de Loucks, qui ne comprend que l'épinette blanche, montre que cette espèce est présente dans six des sept zones et dans 11 des 18 écorégions (tableau 2.7).

Tableau 2. 7. Zones et écorégions (Loucks, 1962) des provinces maritimes comptant l'épinette blanche parmi leurs principales essences.

| Zone | Écorégion | Essences associéesa | Climat associé |
|---|---|---|---|
| Érable à sucre – Tsuga – Pin | Restigouche – Bras d'Or | sM Be bF yB wP | Modérément frais, modérément sec |
| Érable à sucre – Bouleau jaune - Sapin | Zones sèches maritimes | sM Be bF yB wP rS rM | Frais, humide |
| Épinette rouge – Tsuga – Pin | Basses terres maritimes | bF rS bS eH wP rM jP Be | Modérément frais, modérément sec |
| Épinette – Sapin Côte | Baie de Fundy | A) bF wB | Frais, humide |
| | | B) rS bF wB bS yB Mo | Frais, humide |
| | Littoral atlantique | bF bS wB | Frais, humide |
| Sapin – Pin - Bouleau | Hautes terres du Nouveau-Brunswick | (a) bF wB wP | Froid, humide |
| | | (b) bF wB wP tA bS jP rS | Froid, modérément sec |
| | Gaspé – Cap Breton | bF wB bS | Froid, humide |
| Épinette Taïga | Plateau du cap Breton | (a) bS bF | Froid, humide |
| | | (b) bS bF wB Mo | Froid, humide |

[a] Les abréviations des noms d'arbres cité par Day 1967.

### 2.6.2 Grands Lacs

Selon Maycock (1956), les divers membres d'une communauté de conifères des zones sèches de la région Algonquin en Ontario étaient très similaires sur le plan physionomique et les mêmes groupes d'espèces d'arbres (épinette blanche, pin blanc et sapin baumier) constituaient les principaux arbres dominants dans des proportions diverses.

Maycock et Curtis (1960) ont déterminé les relations des espèces avec leur milieu dans la région des Grands Lacs au moyen de deux procédures objectives; ils n'ont trouvé aucun regroupement d'espèces pas même partiel, mais plutôt « une série continue d'amplitudes de tolérance s'intercalant et se chevauchant ».

Ainsi, si l'on persiste à vouloir catégoriser les types de végétation, il n'y a que deux façons de traiter des données : soit que l'on regroupe sans discernement divers types, soit que l'on crée un grand nombre d'associations désordonnées. L'une ou l'autre façon annulerait les avantages visés par la classification. La solution de rechange la plus raisonnable serait de reconnaître la végétation dans sa continuité tout en se gardant la possibilité de créer des classes à des fins théoriques et pratiques. Le gradient d'humidité et les traitements multidimensionnels ont tous deux permis d'obtenir ce résultat souhaité.

Ainsi, les forêts de la région des Grands Lacs ne constituent pas une unité associative distincte. Elles ne constituent pas collectivement un écotone entre deux types de communautés complètement distinctes. Au mieux, on peut les envisager comme une portion d'un gradient de végétation représentant une partie d'un complexe végétal qui, dans les zones du Sud de la région des Grands Lacs, est entièrement composé d'espèces d'arbres latifoliés et qui, dans les zones situées plus au nord, prend un caractère prédominant de résineux-feuillus. De même, un remplacement progressif des essences compagnes du sous-étage a lieu avec des proportions plus importantes de représentants boréaux vers le nord. (Maycock et Curtis, 1960)

***Conversion des tremblaies en couvert de conifères***

Selon Kittredge et Gevorkiantz (1929), les feux « sont principalement la cause de la rareté des conifères et de leur absence sur de vastes étendues de terres occupées par des trembles », car ils détruisent les semis préétablis, les semis et les arbres semenciers.

Dans la publication de Stiell (1976), la conversion de peuplements en peuplements d'épinette blanche ne se voit accorder qu'une page et il n'y a que trois citations bibliographiques à ce sujet. En ce qui concerne la gestion des forêts mixtes, il s'agit d'une lacune importante. La quantité importante de recherches effectuées sur les corridors et autres sujets qui s'est accumulée en Ontario au cours des années précédentes devrait faire l'objet d'une synthèse.

### 2.6.3 Provinces des Prairies

Dans la zone comprise entre la rive Sud-Ouest de la baie d'Hudson et les régions Nord-Ouest de la Saskatchewan, l'épinette blanche occupe des milieux très définis : pentes orientées sud sur sol minéral de texture légère bien drainé et sur alluvions fluviales (Ritchie 1956), ce qui équivaut aux types de forêts mésophytes et de plaine inondable des zones sèches de Raup. La forêt prédominante et stable des milieux mésiques est dominée par l'épinette noire, avec une

flore composée de mousses hydromorphes. L'épinette blanche est rare et ne se trouve que dans des milieux qui lui sont exceptionnellement favorables.

### 2.6.4 Yukon, Territoires, Alaska

Des analyses polliniques ont révélé qu'il y avait eu des changements de végétation régionaux dans la forêt boréale occidentale du Sud-Ouest du Yukon au cours du Pléistocène tardif et de l'Holocène (Cwynar, 1988). Une région boisée de *Populus* avec un sous-étage de shépherdie du Canada et de vastes zones ouvertes dominées par *Artemisia* était présente de 11 030 AP à 9 250 AP. Les populations de genévrier se sont répandues vers 9 700 AP, puis des communautés forestières plus mésiques se sont développées lorsque les populations d'épinette blanche ont augmenté et que le *Populus* a décliné vers 9 250 AP. Vers 6 100 AP, un changement de végétation remarquable s'est produit, de l'épinette blanche et du genévrier, on est passé à une forêt mixte d'épinettes dominée par l'épinette noire. Vers 4 100 AP, l'épinette blanche a augmenté au détriment de l'épinette noire et le genévrier est redevenu important. Dès 1 900 AP, le pin tordu latifolié était devenu dominant alors que l'épinette noire déclinait avant qu'elle ne disparaisse. La séquence de végétation implique une période initiale d'aridité de 11 030 AP à 9 250 AP, une période plus humide de 9 250 AP à 6 100 AP au cours de laquelle l'épinette blanche abondait, puis une période très humide de 6 100 à 4 100 AP au cours de laquelle l'épinette noire dominait. Une période prolongée d'aridité croissante a conduit au climat semi-aride moderne.

Dans le Nord du Yukon, Lichti-Federovich (1973) a obtenu des diagrammes polliniques à partir d'expositions de sédiments du Quaternaire tardif dans la plaine de la rivière Old Crow, où la végétation consiste principalement en une toundra et une toundra arbustive, accompagnée des petits boisés épars formés d'épinette blanche et d'épinette noire. Des reconstitutions de la végétation du Quaternaire tardif ont révélé l'existence d'un climat marqué par trois stades entre le début et la fin des glaciations du Wisconsin: 1) climat de toundra rude, 2) climat de forêt ou de toundra et forêt plus doux et 3) climat de toundra rude. La stratigraphie pollinique des limons et tourbes postglaciaires est incomplète, mais les données laissent croire qu'une végétation similaire à celle d'aujourd'hui se serait établie dans la région vers la moitié de la période postglaciaire.

Le US Bureau of Land Management (BLM 1958) a estimé la superficie de la forêt en Alaska intérieur à 50 millions d'hectares, le type de couvert le plus répandu étant épinette blanche – bouleau.

Des analyses polliniques de sédiments de fond de lac datant de 4 600 années radiocarbone dans la région du lac Healy, en Alaska, ont montré que le pin tordu latifolié avait migré vers la région depuis le sud-est au cours de l'Holocène, mais qu'autrement il n'y avait aucune différence dans la végétation par rapport à celle d'aujourd'hui : épinette blanche, épinette noire, bouleau à papier, bouleau glanduleux, peuplier faux-tremble, peuplier baumier et saules (Anderson 1975).

Raup (1945 a) a émis l'hypothèse selon laquelle les peuplements de trembles et de pins tordus latifoliés le long de la route de l'Alaska, entre Dawson Creek et Whitehorse, devaient leur abondance aux feux, et a conclu qu'ils ne se reproduisaient pas une fois arrivés à maturité,

contrairement aux épinettes blanches et noires et au sapin concolore, les essences les plus mésophytes de la région. Il a mentionné qu'en l'absence de feu, les épinettes et les sapins occupaient le même site génération après génération (Raup, 1945a).

Des forêts d'épinettes blanches, de bouleaux à papier, de trembles et de pins tordus latifoliés occupent l'Alaska intérieur (Raup, 1945b). Par endroits, « la forêt est constituée uniquement de *Picea glauca*, parfois entrecoupée de prairies herbeuses ». Des incendies de grande ampleur ont eu lieu dans un passé lointain et récent. Raup a affirmé que « le seul bois d'œuvre de grande valeur commerciale le long de la route de l'Alaska se trouve dans les plaines inondables des rivières et sur certaines des pentes des piémonts. L'épinette blanche atteint une hauteur de 30,5 m ou plus avec un dhp de 45 cm à 70 cm dans les plaines inondables; le sapin concolore et les épinettes atteignent des dimensions similaires sur les piémonts » (Raup, 1945b).

Les relations entre le milieu et la succession des communautés forestières du bassin versant de la rivière Porcupine en Alaska intérieur ont été étudiées par Yarie (1983). La structure et la fonction des écosystèmes de la taïga sur une zone de 3 600 000 ha dans le Nord-Est de l'Alaska intérieur ont confirmé l'hypothèse selon laquelle la structure et la dynamique de la végétation étaient liées à l'état nutritif du site et à la température du sol. L'ordination montrant les descriptions des communautés modèles et la corrélation des valeurs d'ordination avec les paramètres du milieu ont indiqué que la structure et les fonctions de la végétation témoin trouvée dans la région de Fairbanks, où l'hypothèse a été étudiée, pouvaient être appliquées à la taïga de l'Alaska intérieur. Les stations à forte productivité ont été associées à des températures du sol plus élevées et à moins d'accumulation de matière organique du sol et à de faibles rapports C/N. Les stations à faible productivité, généralement dominées par l'épinette noire, ont été associées à des tendances opposées. L'épinette blanche et les espèces latifoliées occupaient les stations les plus productives.

**2.7 Succession écologique**

La succession forestière dans son sens traditionnel revêt par nature deux particularités qui résistent à l'observation directe (Solomon et coll., 1981). La première particularité réside dans le fait que la composition en espèces des communautés et leur structure évoluent de façon unidirectionnelle dans un espace-temps qui dépasse la durée d'une vie humaine moyenne, si bien qu'il devient difficile de documenter cette évolution. « Nous n'avons guère l'occasion d'observer l'évolution des formes et encore moins la succession des espèces qui se produit au cours de notre vie » (Solomon et coll., 1981). La deuxième particularité qui défie toute description quantitative est celle qui porte sur le point final ou climax.

Cottam (1981), par exemple, a soutenu que le plus gros problème du concept de succession dans la forêt boréale, du moins en Alaska intérieur, était qu'il n'y avait à peu près pas de peuplements de plus de 200 ans. Le feu est universel et si fréquent que toute spéculation sur ce que serait la forêt en l'absence d'incendies semble improductive, bien que Van Cleve et Viereck (1981) aient rapporté les suggestions d'autres personnes selon lesquelles certains peuplements d'épinettes blanches des zones sèches à drainage bon en Alaska pourraient avoir été remplacés par des épinettes noires; ils ont même cité le commentaire de Wilde et Krause (1960, p. 272) sur les peuplements d'épinettes des zones sèches près de Fairbanks : « La faible régénération

de l'épinette blanche sur ces sols recouverts de mousses sème un doute sur la nature climacique de ces espèces dans le milieu subarctique. Une large ouverture dans le couvert forestier est susceptible de provoquer un envahissement par les sphaignes et l'épinette noire, une association qui empêcherait la régénération de l'épinette blanche ». Le climax devient un concept hypothétique face aux feux récurrents.

Les sols, les climats et la disponibilité des espèces influencent tous l'évolution de la succession écologique. Dans le cas le plus simple, un sol minéral nouvellement déposé se végétalise avec le développement de semis issus de semences tombées par hasard sur lui. Van Cleve et Viereck (1981) ont décrit la succession primaire de la plaine inondable de la rivière Tanana, qui part de peuplements composés de saules et d'aulnes et qui évoluent jusqu'à laisser place à des peuplements matures d'épinettes blanches. Jusqu'à ce que suffisamment d'alluvions se soient accumulées pour élever la surface du sol au-dessus de la zone de fréquentes inondations intra-annuelles, ce sont les facteurs physiques et chimiques qui dominent la structure et les fonctions de l'écosystème. Ces surfaces de sol minéral peuvent sembler idéales pour la germination et l'établissement des semences, mais les inondations fréquentes, le dépôt de sédiments et l'érosion les rendent très peu propices à l'établissement des plantes. Les premières plantes à perdurer sont généralement des herbacées telles que le sainfoin alpin (*Hedysarum americanum* (Michaux ex Pursh) Britton), la prêle des prés (*Equisetum pratense* Ehrhart) et la calamagrostide du Canada, ainsi que des arbustes tels que le saule silicicole (*Salix alaxensis* (Andersson) Coville), le saule de l'intérieur (*S. interior* Rowlee) et l'aulne à feuilles minces (*Alnus incana* ssp. *tenuifolia* (Nutt.) Breitung). Dans le cas de l'Alaska, une croûte de sels de plusieurs millimètres d'épaisseur, composée de cristaux de gypse mélangés à des particules de sol, se forme sur la surface nue et peut empêcher la germination et l'établissement du peuplier faux-tremble, qui est absent de la séquence de succession primaire dans la plaine inondable, malgré la source abondante de semences provenant des zones sèches adjacentes. Les stades de mi-succession, qui durent de 75 à 90 ans, prolongent ensuite le stade d'arbuste à couvert fermé jusqu'au stade du peuplier baumier mature. Cependant, ce n'est qu'une fois que l'élévation de la terrasse a atteint le point où le dépôt de sédiments est devenu relativement peu fréquent, ou que le cours de la rivière s'est déplacé de façon suffisante pour entraîner une période de quiescence en ce qui concerne la sédimentation, que l'épinette blanche peut s'établir. L'épinette blanche ne semble pas être capable de survivre à des inondations répétées au cours d'une même année, ni même à un enduit annuel de sédiments sur les aiguilles. Le passage d'un peuplement de peupliers à un peuplement d'épinettes est progressif et peut prendre plus de la moitié d'un siècle (Van Cleve et Viereck, 1981). La croissance de l'épinette blanche est rapide, mais moins que celle du peuplier baumier. Cependant, les épinettes blanches deviennent lentement dominantes à mesure qu'elles grandissent et que les peupliers baumiers commencent à tomber.

L'accumulation d'une épaisse couche organique au fil du temps est peut-être la caractéristique la plus importante de la succession dans la taïga. Alors que l'épaisseur de la couche organique dans la succession de la plaine inondable dépasse rarement de 4 cm à 5 cm avant d'être périodiquement enterrée par le limon déposé par les inondations, le dépôt de matière

organique dans la pessière mature dépasse le taux de décomposition, de sorte que l'épaisseur de la couche augmente progressivement jusqu'à 8 à 10 cm, voire plus.

Les dépôts de plaine inondable dans les Territoires du Nord-Ouest du Canada sont importants par rapport à la formation de types de forêts productives avec une composante d'épinette blanche (Jeffrey 1964). Les surfaces les plus récemment exposées sont occupées par une végétation de bancs de sable ou par des arbustes riverains de saules et d'aulnes *Alnus incana* (L.) Moench); avec l'augmentation de l'altitude, les arbustes cèdent successivement la place à une forêt de peupliers baumiers et d'épinettes blanches. En revanche, les plaines inondables plus anciennes, avec des sols à prédominance de bois brun, supportent généralement une forêt mixte d'épinettes blanches et de peupliers faux-trembles.

Le peuplier baumier – *E. hiemale* [17] et le peuplier baumier – *E. pratense* se trouvent sur des dépôts de rive convexe près de la rivière, le premier étant un peu plus favorable à l'établissement des semis d'épinette blanche que le second. Les forêts des types peuplier baumier – *E. pratense* et peuplier baumier – épinette blanche – *E. pratense* sont vulnérables à la détérioration des peuplements en raison de leurs conditions peu propices à l'établissement de l'épinette blanche. Les peuplements ouverts et en dépérissement sont courants. Jeffrey (1964) a présenté quelques avenues possibles de changement physiographique-végétatif sur des dépôts de rive convexe des plaines inondables récentes de la rivière Liard dans les Territoires du Nord-Ouest (figure 2.6).

Les terrasses, anciennes et modernes le long de la rivière Liard tirent leur origine des dépôts de plaine inondable que l'érosion a ensuite dérivés de sorte qu'ils se trouvent à différentes altitudes jusqu'à 300 m au-dessus du niveau de la rivière. Les forêts les plus courantes sur les terrasses sont des forêts mixtes et des forêts mixtes latifoliées généralement dépourvues d'épinette blanche, sauf sur les pentes raides qui relient une terrasse à une autre. La forêt épinette blanche – peuplier baumier se trouve sur de petites plaines inondables locales de cours d'eau secondaires (Jeffrey, 1964).

Les relations mutuelles entre le cycle des éléments nutritifs, la régénération et la formation ultérieure de la forêt dans les plaines inondables de l'Alaska intérieur ont été examinées par Van Cleve et coll. (1980); ils ont souligné que les différents stades de la succession primaire reflétaient les facteurs physiques, chimiques et biologiques de la structure et des fonctions de l'écosystème. Ainsi, chaque stade de succession présente une combinaison d'espèces en harmonie avec la qualité de la station. Court-circuiter la succession en plantant une espèce de succession tardive comme l'épinette blanche sur une surface de début de succession peut entraîner des taux de croissance nettement réduits faute d'azote en quantité suffisante. Sans l'application de quantités importantes d'engrais, il faudrait utiliser l'aulne en début de succession qui, avec ses apports d'azote, améliorerait la station.

Neiland et Viereck ont remarqué que « la lenteur de l'établissement et de la croissance de l'épinette sous les peuplements de bouleaux [en Alaska] peut être partiellement due aux effets de l'ombrage et de la concurrence générale pour l'eau et les éléments nutritifs, mais peut aussi

[17] *Equisetum hiemale* = *Equisetum hyemale* L.

être plus directement liée au bouleau lui-même. Heikinheimo (1915, cité par Lutz, 1956) a constaté que la cendre de bouleau inhibait les semis d'épinette blanche; Gregory (1966) a constaté que la litière de bouleau avait un effet d'étouffement sur les semis d'épinette » (Neiland et Viereck, 1977).

Sur les stations sèches des zones sèches, en particulier sur les pentes orientées sud, la végétation mature est composée d'épinette blanche, de bouleau à papier, de peuplier faux-tremble ou d'une combinaison de ces espèces. La succession se déroule selon l'un des deux modèles généraux suivants. Dans la plupart des cas, le tremble et le bouleau sont les espèces constitutives du stade de succession après feu avant que les épinettes leur succèdent au stade suivant. À l'occasion, cependant, si les conditions de la station sont optimales et qu'il y a une source de semences, l'épinette blanche envahira les feuillus ou le fera quelques années plus tard, produisant ainsi des peuplements d'épinette blanche d'âge égal sans stade de feuillus intermédiaire.

### 2.7.1 Feux

En Ontario, dans les peuplements de type tremble – bouleau – épinette – sapin qui ont brûlé avant d'atteindre 60 ans, l'épinette représentait 90 % du nombre total de tiges d'épinette et de sapin baumier (MacLean, 1960). Sur les terrains laissés complètement déboisés par le feu, l'épinette ne représentait que 16 % de la reproduction épinette/sapin.

La recolonisation par l'épinette blanche et le sapin baumier d'une forêt qui a été détruite par un feu intense en 1923 a été étudiée 68 ans plus tard par Galipeau et coll. (1997). Ils ont trouvé une structure bimodale des classes d'âge; la première cohorte de régénération ayant commencé à s'établir dans les 5 premières années après le feu poursuivit son établissement pendant plus de 20 ans; la deuxième cohorte de régénération a commencé à s'établir dans les années 1960 pour atteindre son apogée dans les années 1970 et se terminer au milieu des années 1980. La densité moyenne de la cohorte initiale d'épinettes blanches a diminué de 693 à 51 épinettes/ha avec la distance par rapport à la source de semences, mais la deuxième cohorte a montré beaucoup moins de variation avec la distance, avec 17 % de la variation au lieu de 37 % dans la première cohorte. Le matériau parental du sol a déterminé la plus grande partie de la variabilité (30 %) dans la densité de semis d'épinette blanche. La densité des épinettes sur les dépôts de till sableux à loameux a été de quatre à cinq fois supérieure à la densité des épinettes sur les argiles. La distance par rapport à la source de semences a eu une influence secondaire sur la densité des semis. Ensemble, le matériau parental du sol et la distance par rapport à la source de semences ont permis de prévoir 53 % de la régénération de l'épinette blanche après feu.

En Alaska, Van Cleve et Viereck (1981) ont reconnu la séquence de succession typique de l'épinette blanche des zones sèches après feu : stade nouvellement brûlé; stade herbacées – semis d'arbre; stade arbuste – semis d'arbre; stade feuillu dense (bouleau et tremble); stade feuillu mature; stade mixte épinette blanche – feuillu et stade épinette blanche mature/mousses. La colonisation commence généralement par des espèces à semences légères, par exemple, l'épilobe à feuilles étroites et les arbustes de saule, en particulier le saule de Bebb et le saule de Scouler (*Salix scouleriana* Barratt ex Hook.). Le feu stimule les semences viables déjà présentes dans le sol qui se mettent à germer, ce qui peut expliquer l'apparition rapide après feu du géranium de Bicknell (*Geranium bicknellii* Britton) et de la corydale toujours verte (*Corydalis sempervirens* (L.) Borkhausen). Les mousses et les marchantiophytes, notamment l'hépatique des fontaines (*Marchantia polymorpha* L.) et le cératodon pourpre (*Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid), envahissent rapidement les sols minéraux exposés suite au passage d'un feu. Les arbustes tels que la viorne comestible, le rosier aciculaire, les saules, le tremble et le bouleau peuvent repousser à partir des souches et des racines. Un couvert dense d'arbustes et de jeunes arbres se forme lentement, réduit la strate herbacée et occulte la plupart des mousses pionnières. Le bouleau et le tremble peuvent atteindre une densité de 30 000 tiges/ha, mais les semis d'épinette peuvent être abondants quoique peu visibles en raison de leur croissance lente. Au stade de feuillus denses, peut-être 25 à 50 ans après le passage du feu, le tremble et le bouleau font de l'ombre à une grande partie de la végétation en sous-étage, tandis que la viorne comestible et le rosier aciculaire, tolérants à l'ombre, usurpent les saules. Pendant les 50 années suivantes, les feuillus dominent la station, mais l'épinette blanche peut devenir visible dans le sous-étage. Le rosier, la viorne comestible et l'aulne crispé forment une strate arbustive ouverte, avec seulement quelques

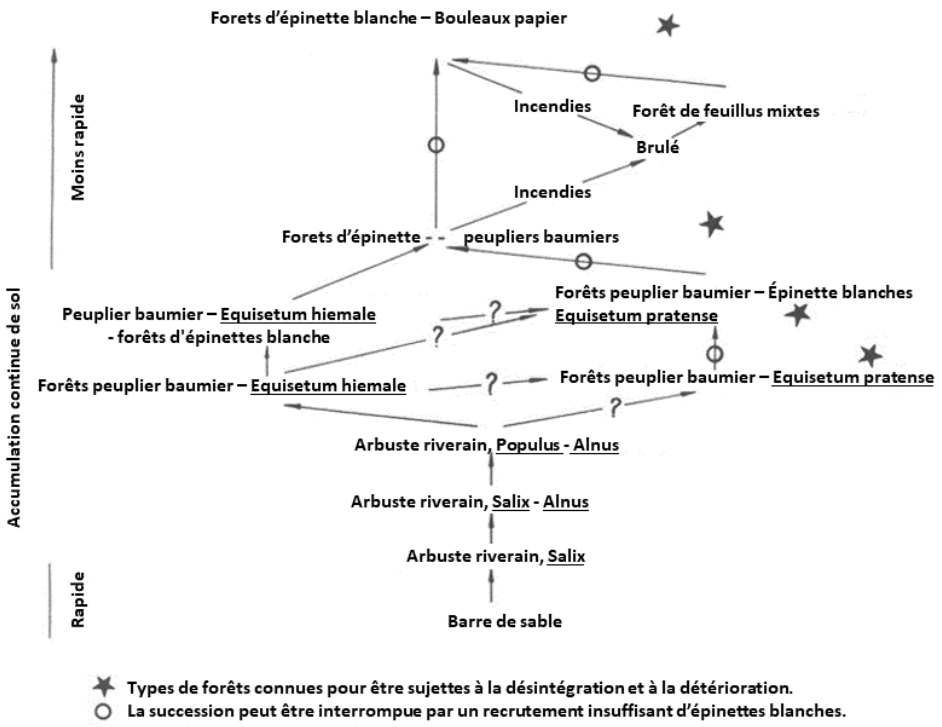


Figure 2. 6 Diagramme montrant tout changement physiographique-végétatif possible sur les dépôts de rive convexe de la plaine inondable récente. Le sens d'un changement pour lequel on ne dispose que très peu de preuves à l'appui est indiqué par un point d'interrogation. Les stades où la poursuite de l'évolution peut être interrompue par le manque de recrutement d'épinettes blanches sont indiqués. Les types de forêts dont on sait qu'elles sont sujettes à la détérioration et à la désintégration à un point tel qu'il est impossible d'envisager une suite sont également indiqués.

restes de bouquets de saule de Bebb. Les espèces sous arbustives que sont la linnée boréale, l'airelle vigne d'Ida et le thé du Labrador forment une strate éparse. La prêle des champs (*Equisetum arvense* L.) et le quatre-temps remplacent la calamagrostide du Canada et l'épilobe à feuilles étroites dans la strate herbacée. L'hylocomie brillante, la pleurozie dorée, les polytrics (*Polytrichum* Hedw.spp.) et le dicrane à balai ne couvrent que 5 % du sol. L'épinette blanche devient dominante environ 100 ans après le passage du feu, souvent avec une composante de bouleau. Le stade de l'épinette mature, avec seulement des restes de bouleaux épars et un épais tapis continu de mousses hypnacées, est atteint environ 200 ans après le passage du feu. Les preuves permettant de déterminer l'évolution ultérieure sont difficiles à trouver.

Les avis sur ce sujet sont variés. Lutz (1956) et Foote (1976) ont estimé que les peuplements d'épinettes blanches constituaient le climax de la végétation sur ces stations, c.-à-d. le point final de la succession après feu sur les stations des zones sèches à drainage bon. Wilde et Krause (1960) ont mis en doute la nature climacique de l'épinette blanche dans les pessières de zones sèches garnies d'une épaisse couche de mousses, en raison de la faible régénération de l'épinette blanche, ainsi que de la probabilité qu'une large ouverture dans le couvert forestier provoque un envahissement par les sphaignes et l'épinette noire, une association qui empêcherait les semis d'épinette blanche de s'établir. Cette possibilité a été admise par Van Cleve et Viereck (1981), qui, cependant, ont remarqué qu'ils n'avaient pas observé que l'épinette noire remplaçait l'épinette blanche sur les pentes orientées sud en Alaska intérieur, « bien que cela se produise dans la séquence de succession sur la plaine inondable ».

Peters et coll. (2005) ont montré l'importance pour la régénération de l'épinette blanche de l'existence d'une interaction étroite entre l'année semencière et le feu. Au cours d'une période de 59 ans, il y a eu une régénération beaucoup plus importante après des feux qui ont eu lieu pendant de bonnes années semencières qu'après des feux qui ont eu lieu pendant des années de moins bonnes années semencières. La rapidité de la détérioration de la réceptivité du lit de germination après feu a été l'un des facteurs principaux de l'interaction feu × année semencière. Leurs recherches ont été menées en Alberta, et, bien qu'une prolongation plus importante de la réceptivité du lit de germination ait été rapportée dans d'autres études (p. ex. Zasada et Gregory, 1969; Purdy et coll., 2002), la relation peut s'appliquer à une zone beaucoup plus large.

Nonobstant l'importance de l'interaction feu × année semencière (Peters et coll., 2005), la régénération ultérieure sera plus importante dans les peuplements dépourvus de source de semences d'épinette blanche au moment où le feu fait rage (Lieffers et coll., 1996). La régénération sur les troncs décomposés peut favoriser une pénétration ultérieure si des semences deviennent accessibles, mais les arbres peuvent ne pas atteindre la maturité reproductive avant le prochain feu, ce qui entraîne le remplacement du peuplement (Peters, 2003). Les stations où la régénération de l'épinette blanche est faible immédiatement après feu peuvent avoir trop peu de semences à long terme pour maintenir la composante épinette blanche, qui peut donc dépendre de façon cruciale de la coïncidence des années de feu avec les années semencières.

### 2.7.2 Vent

Le déracinement des arbres dans les forêts d'épinettes boréales expose une variété de substrats colonisables et peut favoriser la coexistence des espèces végétales. Dans le nord de la Suède, on a mené une étude sur le modèle temporel de perturbation de la couverture morte causée par les arbres déracinés sur une période de 120 ans sur quatre stations boréales d'épinettes de Norvège; on a trouvé une corrélation significative entre la fréquence des vents violents et le nombre d'arbres déracinés; la direction de la chute était étroitement liée à la direction principale des vents violents (Jonsson et Dynesius, 1993). La répartition temporelle était fortement agrégée, entraînant de grandes variations des taux de perturbation entre les différentes décennies.

### 2.7.3 Climax

Maycock et Curtis ont remarqué que « dans les régions nordiques, la question du climax terminal devient très douteuse, car les catastrophes à grande échelle sont courantes et empêchent la fin de la succession. Le climax hypothétique n'a guère de sens dans les zones continuellement soumises aux incendies, aux déracinements par le vent et aux infestations de tordeuses de bourgeons. Ces perturbations, ainsi que d'autres, provoquent une réversion du développement de la succession et permettent l'entrée continue d'espèces adaptées à ces conditions. Dans toute la région des Grands Lacs et vers le nord, *Picea* et *Abies* représentent certainement de telles espèces. Il faut reconnaître que cette question du climax est une prise en compte distincte et à part. Elle ne devrait pas et ne peut pas éviter l'étude de la structure des communautés et des relations entre les espèces et ne devrait certainement pas être autorisée à les remplacer » (Maycock et Curtis, 1960).

### 2.7.4 Couverture morte

Pastor et coll. (1987) ont émis l'hypothèse selon laquelle l'accumulation de litière pauvre en azote sur la couverture morte des pessières et la faible disponibilité de l'azote dans le sol contribuaient au « déclin » des pessières. Leur modèle, LINKAGES, a montré l'importance de ces deux facteurs.

De plus, à mesure que la couche de litière s'épaissit, son effet isolant réduit la température du sol, ce qui ralentit la libération des éléments nutritifs et la croissance des racines. Dans la forêt boréale de l'Alaska, l'épaisseur de couche organique dans les peuplements d'épinettes blanches sur les pentes orientées sud a atteint un maximum de 12 cm, mais, bien que les températures du sol se soient refroidies quelque peu, la somme des degrés-jours reste supérieure à 1 000; de plus, il n'y a pas de pergélisol dans la séquence de succession sur les pentes orientées sud (Van Cleve et Viereck, 1981). Un peuplement récemment brûlé sur le site duquel une couche de cendres foncées a remplacé la majeure partie de la couche organique peut avoir des sommes de degrés-jours du sol dépassant les 2 000 degrés.

La coupe à blanc dans les forêts boréales mixtes dominées par le peuplier faux-tremble et l'épinette blanche modifie les propriétés chimiques de la couverture morte (Hannam et coll., 2005). Cela peut avoir une incidence sur la productivité de ces stations. Hannam et coll. (2005) ont utilisé l'analyse immédiate, la mesure isotopique de carbone 13 (13C) et la spectroscopie de résonance magnétique nucléaire (RMN) 13C à polarisation croisée et rotation à angle magique

(CPMAS) pour détecter des différences dans les caractéristiques de la couverture morte de peuplements non coupés et de peuplements coupés à blanc dominés par l'épinette blanche et le peuplier faux-tremble dans le Nord de l'Alberta. La coupe à blanc avait été effectuée de 3,5 à 4,5 ans plus tôt. L'analyse immédiate n'a révélé aucune différence dans les propriétés chimiques de la couverture morte provenant de peuplements coupés à blanc et non coupés dans l'un ou l'autre type de peuplement, mais le résidu acido-insoluble de la couverture morte provenant de trembles coupés à blanc était enrichi en 13 C par rapport à celui des trembles non coupés. La spectroscopie RMN 13C CPMAS a révélé que la couverture morte issue des coupes à blanc était enrichie en C aromatique total, notamment dans les trembles et appauvrie en C phénolique, notamment dans les pessières. Ces résultats ont été interprétés par Hannam et coll., (2005) comme indiquant une plus grande humification de la couverture morte dans les coupes à blanc, reflétant peut-être des différences entre les types de peuplements dans la quantité de C labile disponible pour la communauté microbienne dans la couverture morte et des réductions dans les apports de surface et souterrains à la couverture morte après la coupe à blanc dans les deux types de peuplements. De tels changements dans les propriétés chimiques de la couverture morte pourraient exacerber les limitations de carbone dans ces sols et avoir une incidence sur le cycle des éléments nutritifs.

**2.8 Classification(s) écologique(s)**

Divers systèmes de classification écologique du territoire ont été élaborés à l'appui de l'aménagement forestier au Canada et ailleurs (Wiken, 1973; Bajzak et Roberts, 1996, Mah et coll., 1996). Le système de classification du Comité canadien de la classification écologique du territoire (CCCET) a d'abord été fondé sur sept niveaux hiérarchiques (tableau 2.8). La classification écologique d'un territoire vise à délimiter et à classer les zones de la surface de la Terre qui se distinguent sur le plan écologique, chaque zone étant envisagée comme un système discret résultant de l'interaction entre des facteurs géologiques, géomorphologiques, édaphiques, végétaux, climatiques, fauniques et humains, l'influence d'un seul ou d'un groupe de ces facteurs variant selon l'ensemble écologique terrestre donné (Wiken, 1986).

Le Groupe de travail sur la classification écologique (1995) a depuis révisé les unités spatiales proposées par le CCCET afin d'intégrer les nouveaux progrès en matière de classification et de cartographie écologiques régionales, de fournir des liens avec d'autres bases de données biophysiques et socio-économiques et de faciliter la récupération des descriptions des écozones et des écorégions. Mais, le Groupe de travail sur la classification écologique (1995) a omis des niveaux de la hiérarchie du CCCET qui ont été décrits comme moins adaptés aux besoins de l'information et de la surveillance de l'environnement. Seuls l'écozone, l'écorégion et l'écodistrict ont été retenuss.

Tableau 2. 8. Niveaux hiérarchiques du système de classification du Comité canadien de la classification écologique du territoire (CCCET) (d'après Wiken, 1973).

| Niveau | Description | Échelle cartographique actuelle |
|---|---|---|
| Écozone | Zones de grandes masses terrestres représentant des ensembles écologiques très généralisés, fondés sur l'idée que la surface de la Terre est interactive et s'adapte continuellement à la combinaison d'éléments biotiques et non biotiques présents à un moment donné (p. ex. le Bouclier boréal). | 1:50 000 000 à 1:10 000 000 |
| Écoprovince | Zones de la surface de la Terre caractérisées par de grandes structures ou formes de relief, de domaines fauniques, de couvertures végétales, de réseaux hydrologiques, de sols et de zones climatiques (p. ex. l'île de Terre-Neuve). | 1:10 000 000 à 1:5 000 000 |
| Écorégion | Partie d'une écoprovince caractérisée par des réactions spécifiques écologiques au climat, qui se manifestent dans la végétation, le sol, l'eau et la faune (p. ex. les basses terres de la péninsule Northern). | 1:3 000 000 à 1:1 000 000 |
| Écodistrict | Partie d'une écorégion caractérisée par un modèle distinctif de relief, de géologie, de géomorphologie, de végétation, d'eau et de faune. | 1:500 000 à 1:125 000 |
| Écosection | Partie d'un écodistrict dans laquelle il existe un modèle fréquent de terrain, de sol, de végétation, de plans d'eau et de faune. | 1:250 000 à 1:50 000 |
| Écosite | Partie d'une écosection qui se caractérise par l'uniformité relative des matériaux d'origine, des sols, des particularités hydrologiques et de la végétation. | 1:50 000 à 1:10 000 |
| Écoélément | Partie d'un écosite se caractérisant par l'uniformité des particularités pédologiques, topographiques, végétales et hydrologiques. | 1:10 000 à 1:2 500 |

### 2.8.1 Classification écologique de la Colombie-Britannique

L'écologie des écosystèmes d'épinettes blanches ou d'épinettes d'Engelmann en Colombie-Britannique a été caractérisée de manière approfondie (Coates et coll., 1994). Les écosystèmes d'épinettes ont été décrits et classés dans le cadre de la classification biogéoclimatique des écosystèmes mise au point par Krajina (1965, 1969) et ses collaborateurs, et adaptée par le ministère des Forêts de la Colombie-Britannique (Pojar et coll., 1987).

L'épinette blanche ou l'épinette d'Engelmann et leurs hybrides sont présents dans 12 des 14 zones biogéoclimatiques de la Colombie-Britannique (Coates et coll., 1994) :

> L'épinette blanche et les hybrides présentant principalement des caractéristiques d'épinette blanche dominent les zones d'épinette noire et blanche des forêts boréales, d'épinette des forêts boréales moyennes et d'épinette – saule – bouleau du Centre et du Nord de l'intérieur. L'épinette d'Engelmann et ses hybrides sont largement répandus dans les zones fraîches de l'épinette en montagne et de l'épinette d'Engelmann – sapin subalpin du Sud de l'intérieur. Les autres zones dans lesquelles l'épinette d'Engelmann « Glauca » est commune, mais non dominante, comprennent les zones intérieures de pruche – cèdre et les zones intérieures de douglas bleu et de pin – épinette des forêts boréales. L'épinette d'Engelmann « Glauca » est également présente ici et là dans les zones du pin ponderosa, de la pruche subalpine et de la pruche de l'Ouest de la zone côtière, ainsi que sous forme de krummholz à basse altitude dans les parties intérieures de la zone de la toundra alpine (Coates et coll., 1994).

Les sections suivantes portent sur la description des épinettes et de leurs essences compagnes, tirées de Coates et coll. (1994) et fournissent un excellent compte rendu de la variété des communautés dans lesquelles les épinettes blanches, les épinettes d'Engelmann « Glauca » et les épinettes d'Engelmann sont présentes en Colombie-Britannique :

***Zone de toundra alpine (AT)***
Sur tout le territoire de la Colombie-Britannique, à l'est de la chaîne Côtière, l'épinette d'Engelmann « Glauca » est l'une des espèces les plus communes des bosquets de végétation rabougrie (les krummholz), mais dans la plupart des régions, elle est dépassée en nombre par le sapin subalpin (*A. lasiocarpa*), qui semble mieux adapté aux conditions difficiles (Kearney, 1982).

Le sapin subalpin est l'essence compagne la plus courante de l'épinette dans la végétation rabougrie. Les autres espèces de conifères compagnes sont le mélèze subalpin (*Larix lyalli* Parl.), le pin à écorce blanche (*Pinus albicaulis* Englemann), le pin flexible (*Pinus flexilis* James) et le pin argenté (*Pinus monticola* Dougl. Ex D. Don) dans le Sud de la Colombie-Britannique et la pruche subalpine (*Tsuga mertensiana* (Bong.) Carrière) sur les pentes orientales de la Cordillère de la côte et dans la région de Revelstoke. Le pin tordu latifolié est une essence compagne mineure dans la plupart des régions de la Colombie-Britannique intérieure, sauf dans les zones alpines sèches du Sud-Ouest du district de Cariboo/Chilcotin où il est abondant (Pojar, 1985). Les éricacées (l'airelle à fruits roses [*Vaccinium scoparium* Leiberg ex Coville], l'airelle à feuilles membraneuses [*Vaccinium membranaceum* Douglas ex Torrey], l'airelle gazonnante [*Vaccinium. cespitosum* Michaux], le cassiope de Mertens [*Cassiope mertensiana* (Bong.) G. Don] et la phyllodoce à feuilles de camarine [*Phyllodoce empetriformis* (Smith) D. Don]) sont communs dans la zone d'accumulation de neige autour de la base des colonies de krummholz.

***Zone épinette – saule – bouleau (SWB)***
L'épinette blanche est le conifère le plus abondant de la zone, sauf aux altitudes supérieures (forêt-parc), où le sapin subalpin domine. L'épinette d'Engelmann et l'hybride blanche × épinette d'Engelmann est une caractéristique principale qui distingue la zone SWB de la zone ESSF, plus au sud.

Le sapin subalpin est l'essence compagne la plus courante de l'épinette blanche dans la zone SWB. L'épinette noire, le pin tordu latifolié et le peuplier tremble sont des essences compagnes plus ou moins mineures. De nombreuses pessières assez ouvertes permettent à une strate arbustive de bien se développer qui est surtout composée d'une variété de saules (saule glauque, saule joli [*Salix planifolia* Pursh], saule de Scouler, saule de Bebb) et de bouleaux d'Alaska. Parmi les autres arbustes communs, citons la potentille frutescente (*Dasiphora fruticosa* L.), la shépherdie du Canada, la camarine hermaphrodite, l'airelle vigne d'Ida, l'airelle gazonnante et le thé du Labrador. Les plantes herbacées communes comptent la linnée boréale, la fétuque de l'Altaï (*Festuca altaica* Trinius), l'épilobe à feuilles étroites, le lupin arctique (*Lupinus arcticus* S. Watson) et la mertensie paniculée. Outre les mousses hypnacées, la pleurozie dorée et l'hylocomie brillante, on trouve une grande variété de lichens au sol.

***Épinette noire et blanche des forêts boréales (BWBS)***
L'épinette blanche est l'espèce d'arbre prédominante dans la BWBS, sauf dans la région de Fort Nelson où les basses terres à drainage mauvais sont dominées par l'épinette noire. L'épinette d'Engelmann est absente, bien que quelques hybrides blanche × Engelmann puissent être présents sur les limites sud de la zone bordant la zone SBS.

Les peuplements mixtes d'épinette blanche et de peuplier faux-tremble (comprenant souvent une composante mineure de peuplier baumier, de bouleau [bouleau à papier, bouleau d'Alaska (*Betula neoalaskana* Sarg.)] ou de pin tordu latifolié) sont les deux essences les plus courantes du couvert forestier dans les stations mésiques chaudes de la BWBS. Sur les stations plus froides, par exemple sur les pentes orientées nord, les peuplements purs d'épinette blanche ou les mélanges d'épinettes blanches et noires dominent. Le pin tordu latifolié est l'essence compagne typique de l'épinette blanche sur les matériaux d'origine à texture grossière, tandis que les mélanges peuplier baumier – épinette sont fréquents dans les plaines inondables. Le sapin subalpin est commun dans les parties occidentales de la zone, mais est rare à l'est des montagnes Rocheuses. Les peuplements d'épinettes noires sur terrains humides comportent souvent une composante mineure d'épinettes blanches à croissance lente. La végétation typique des peuplements d'épinettes blanches des forêts boréales comprend les arbustes communs suivants : le rosier aciculaire, la viorne comestible, la shépherdie du Canada, le saule de Bebb et l'aulne crispé, ainsi que le gadellier amer et le chèvrefeuille involucré (*Lonicera involucrata* (Richardson) Banks ex Sprengel) sur les stations humides, enfin le thé du Labrador et l'airelle vigne d'Ida sur les stations froides. Les plantes herbacées caractéristiques sont la linnée boréale, la ronce acole, la mertensie paniculée, le pétasite des régions froides (*Petasites frigidus* (L.) Fries), la pyrole à feuilles d'asaret (*Pyrola asarifolia* Michaux), le quatre-temps, la calamagrostide du Canada et la prêle sur les stations humides. L'épais tapis de mousses est composé d'hylocomie brillante, de pleurozie dorée, d'hypne plumeuse et du lichen *Peltigera aphthosa*.

***Zone pin – épinette des forêts boréales (SBPS)***
L'épinette blanche vient loin derrière le pin tordu latifolié en importance dans la SBPS. Elle est le plus souvent présente dans le sous-étage du pin, mais on peut trouver des peuplements épars dominés par l'épinette blanche sur les stations humides. L'épinette d'Engelmann pure est absente et tous les hybrides semblent à peu près tous afficher les caractéristiques de l'épinette blanche.

Le pin tordu latifolié est l'essence compagne la plus courante de l'épinette blanche dans la SBPS. L'épinette blanche est également présente avec le peuplier faux-tremble dans les peuplements de succession. Des mélanges d'épinettes noires et blanches occupent les stations froides de basse altitude. Dans les plaines inondables, les peuplements de peuplier de l'Ouest (*Populus trichocarpa* Torr. et A. Gray) et d'épinette blanche sont peu fréquents.

La végétation de sous-bois typique des écosystèmes humides d'épinettes comprend les arbustes suivants : le chèvrefeuille involucré, le rosier aciculaire, la shépherdie du Canada, le genévrier commun, le saule glauque, le bouleau glanduleux, le gadellier lacustre (*Ribes lacustre* (Persoon) Poiret), le gadellier de la baie d'Hudson (*Ribes hudsonianum* Richardson), la viorne

comestible, ainsi que les herbacées suivantes : le quatre-temps, la linnée boréale, l'épilobe à feuilles étroites, le pétasite des régions froides, le fraisier de Virginie, la prêle des champs, la calamagrostide du Canada et la mitrelle nue. Outre les mousses hypnacées habituelles (pleurozie dorée, hylocomie brillante et hypne plumeuse), la couche de mousses est caractérisée par la présence de l'aulacomnie des marais (*Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr.) et des lichens *Peltigera*, *Cladina* et *Cladonia*.

Zone épinette des forêts boréales moyennes (SBS).
L'épinette d'Engelmann « Glauca » (principalement l'hybride blanc × Engelmann, avec quelques épinettes blanches pures) domine partout.

Le pin tordu latifolié est l'essence compagne la plus courante de l'épinette d'Engelmann « Glauca » dans la SBS. Le sapin subalpin est abondant dans les sous-zones plus fraîches et plus humides. Le peuplier tremble et le douglas vert se retrouvent souvent avec l'épinette dans les sous-zones plus chaudes, plus sèches et plus au sud. Le peuplier de l'Ouest est l'essence compagne principale de l'épinette d'Engelmann « Glauca » dans les stations de plaines inondables actives. Par ailleurs, les mélanges d'épinettes blanches et noires sont courants sur les terrains humides.

La végétation de sous-bois des pessières mésiques comprend généralement une strate arbustive modérément bien développée, dominée par l'airelle à feuilles membraneuses, la ronce parviflore (*Rubus parviflorus* Nuttall), la viorne comestible, le rosier aciculaire, l'aulne crispé, une variété d'herbacées (quatre-temps, clintonie uniflore [*Clintonia uniflora* (Menzies ex Schultes) Kunth], ronce acaule, framboisier rampant [*Rubus pedatus* Smith], arnica à feuilles cordées [*Arnica cordifolia* Hooker], smilacine à grappes [*Maianthemum racemosum* (L.) Link], pyrole unilatérale, aralie à tige nue) et d'un riche tapis de mousses hypnacées (pleurozie dorée, hypne plumeuse, hylocomie brillante, ébouriffe triangulaire [*Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst.]). Sur les stations humides d'épinettes, on trouve le chèvrefeuille involucré, le cornouiller stolonifère, le gymnocarpe fougère-du-chêne (*Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newman), la tiarelle trifoliée (*Tiarella trifoliata* L.), la prêle des champs et des mousses *Mnium*. Les espèces caractéristiques des écosystèmes de tourbières, de marais ou de marécages à épinette sont des espèces de saules, de bouleau glanduleux, le thé du Labrador, des espèces de carex et de sphaignes.

***Zone épinette d'Engelmann – sapin subalpin (ESSF)***
Dans la majeure partie du Sud de la Colombie-Britannique, l'épinette domine le couvert des peuplements matures de l'ESSF, tandis que le sapin subalpin est le plus abondant dans le sous-étage. À des altitudes plus élevées, notamment dans le nord et dans les zones humides et à grosses chutes de neige, le sapin subalpin domine et l'épinette ne devient qu'une composante mineure. Dans le Sud de la Colombie-Britannique, l'épinette est un Engelmann pur, mais les caractéristiques de l'épinette blanche deviennent de plus en plus évidentes vers le nord, d'abord seulement à des altitudes plus basses, puis à toutes les altitudes. Aux limites nord de l'ESSF, les caractéristiques de l'épinette d'Engelmann sont rares.

Le sapin subalpin est ubiquiste dans l'ESSF en plus d'être l'essence compagne la plus courante de l'épinette dans toute la zone. Le pin tordu latifolié est l'espèce de transition la plus courante.

Les espèces à feuilles caduques, telles que le peuplier tremble, le bouleau à papier et le peuplier de l'Ouest, sont présentes, mais peu communes. Le pin à écorce blanche et, dans le Sud-Est de la Colombie-Britannique seulement, le pin flexible et le mélèze subalpin sont présents en association avec l'épinette, surtout dans les écosystèmes les plus secs, généralement à haute altitude, où l'épinette se fait rare. À basse altitude dans l'ESSF, les essences compagnes sont le douglas vert, le thuya géant, la pruche de l'Ouest et le pin argenté. La pruche subalpine et le sapin gracieux sont également présents avec l'épinette dans l'ESSF, principalement à proximité de la zone de la pruche subalpine. La communauté végétale dominante dans l'ESSF a un sous-étage d'arbustes d'éricacées, composé principalement de rhododendron à fleurs blanches (*Rhododendron albiflorum* Hooker), d'airelle à feuilles membraneuses, et de menziésie ferrugineuse (*Menziesia ferruginea* J.E. Smith), avec de l'airelle à feuilles ovées (*Vaccinium ovalifolium* Smith) dans les zones à fortes précipitations et de l'airelle à fruits roses dans les zones sèches. Le gadellier lacustre, le bois piquant (*Oplopanax horridus* (Smith) Miquel) et le chèvrefeuille involucré sont des arbustes communs sur les stations humides à hydromorphes. Les herbacées caractéristiques de la forêt ESSF comprennent la valériane de Sitka (*Valeriana sitchensis* Bongard), le gymnocarpe fougère-du-chêne, le framboisier rampant, le streptope rose, le vérâtre vert (*Veratrum viride* Aiton), l'athyrie fougère-femelle (*Athyrium filix-femina*(L.) Roth ex Mertens), le quatre-temps, le lycopode innovant, la tiarelle (*Tiarella* L. spp.) et l'arnica à feuilles cordées. Les bryophytes dominantes comptent la pleurozie dorée, le dicrane à balai et les marchantiophytes feuillus (*Barbilophozia* Loeske spp.). Les lichens abondent au sol et comprennent le *Peltigera* spp., le néphrome arctique (*Nephroma arcticum* L. Torss.) et les Cladonia spp. Aux altitudes supérieures de la forêt-parc de l'ESSF, la forêt à couvert fermé et les îlots arborés d'épinettes et de sapins subalpins sont entrecoupés de prés d'herbes humides et de landes à éricacées plus sèches. Les prairies comportent généralement les plantes herbacées suivantes : valériane de Sitka, vérâtre vert, séneçon triangulaire (*Senecio triangularis* Hooker), lupin arctique, pigamon occidental (*Thalictrum occidentale* A. Gray), épilobe à feuilles étroites, pédiculaire à fleurs bractéolées (*Pedicularis bracteosa* Bentham), castilléjie rouge (*Castilleja miniata* Dougl. Ex Hooker var. *miniata*), vergerette voyageuse (*Erigeron peregrinus*), carex spp. et fausse-luzule spp. (*Luzula* de Candolle spp.). La lande subalpine est composée de la camarine hermaphrodite, du cassiope de Mertens, du cassiope tétragone (*Cassiope tetragona*(L.) D. Don), de la phyllodoce à feuilles de camarine, de la phyllodoce glanduleuse (*Phyllodoce glanduliflora* (Hooker) et de l'airelle gazonnante.

***Zone de l'épinette de montagne (MS)***

L'épinette occupe le deuxième rang en abondance après le pin tordu latifolié dans la zone MS. Les hybrides Engelmann x blanche prédominent, mais l'épinette d'Engelmann pure est présente à des altitudes plus élevées. L'épinette blanche est présente dans certaines parties du Nord de la zone.

Un trait distinctif de la zone MS consiste en la prédominance des peuplements jeunes et matures de pin tordu latifolié issus du feu. L'épinette et quelques sapins subalpins dominent les peuplements de succession tardive, en particulier sur les stations plus humides. Le douglas vert, le peuplier faux-tremble et le mélèze occidental (*Larix occidentalis* Nutt) seulement dans le

sillon des Rocheuses, sont les espèces de transition courantes. Les espèces caractéristiques du sous-étage dans les peuplements d'épinette sont le chèvrefeuille de l'Utah (*Lonicera utahensis* S. Watson), le pachistima myrte (*Paxistima myrsinites* (Pursh) Rafinesque), l'airelle à feuilles membraneuses, l'airelle à fruits roses, l'aulne crispé, la calamagrostide rouge (*Calamagrostis rubescens* Buckley), l'arnica à feuilles cordées, la linnée boréale et la pleurozie dorée. Le rhododendron du Columbia (*Rhododendron neoglandulosum Harmaja*), le gadellier lacustre, et la prêle des champs se trouvent généralement dans les écosystèmes plus humides; le genévrier commun et le raisin d'ours se trouvent sur les stations sèches.

***Zone du pin ponderosa (PP)***

L'épinette blanche ou les hybrides blanche × Engelmann se trouvent rarement dans la zone PP et s'ils y sont, ce ne sont qu'en présence de conditions fraîches, humides et protégées, par exemple dans des murs de rimaye de canyon raides orientés nord.

***Zone de douglas bleu (IDF)***

L'hybride épinette d'Engelmann × épinette blanche est secondaire par rapport au douglas vert; elle se trouve principalement dans les sous-zones plus humides et à des altitudes plus élevées, en transition avec les zones épinette de montagne, épinette des forêts boréales moyennes et épinette d'Engelmann – sapin subalpin.

L'essence compagne la plus courante de l'épinette est le douglas vert, qui domine la zone. Le pin tordu latifolié est abondant dans l'IDF, mais tend à n'être présent qu'en petites quantités sur les stations humides d'épinettes. Le thuya occidental, le mélèze occidental et le sapin grandissime (*Abies grandis* [Douglas ex D. Don]) sont présents avec l'épinette, en particulier dans la partie sud-est de la zone. Le peuplier faux-tremble, le bouleau à papier et le peuplier de l'Ouest sont les espèces de transition courantes. Les communautés végétales mixtes dominées par des arbustes ou des prêles sont typiques des écosystèmes humides et riches qui comprennent des épinettes. Les arbustes associés les plus courants incluent : le gadellier lacustre, le chèvrefeuille involucré, le cornouiller stolonifère, le rosier aciculaire, la symphorine blanche et l'érable de Douglas. La strate herbacée bien développée contient de la linnée boréale, du quatre-temps, de l'aralie à tige nue, de l'actée rouge (*Actaea rubra* (Aiton) Willdenow) et de l'osmorhize de Bertero (*Osmorhiza berteroi* de Candolle), ainsi que des prêles et des carex spp. sur les stations humides. Les forêts de tourbières avec des *Sphagnum* spp., du thé du Labrador et de la gaulthérie hispide sont peu fréquentes, mais ont généralement un couvert arboré pur d'épinettes.

***Zone de pruche – cèdre – intérieure (ICH)***

L'épinette d'Engelmann « Glauca » est une composante secondaire commune des forêts de l'ICH. Elle est plus abondante dans les parties nord et est de la zone, près de la zone d'épinette des forêts boréales moyennes, ou à des altitudes élevées en bordure de la zone d'épinette d'Engelmann – sapin subalpin. Elle est moins abondante dans les parties plus sèches de l'ICH. L'épinette blanche, l'épinette d'Engelmann et leurs hybrides sont tous présents, l'épinette d'Engelmann dominant dans le Sud-Est de la Colombie-Britannique, particulièrement à haute altitude, et l'épinette blanche dominant dans le Nord. Dans la transition côte – intérieur du

Nord-Ouest de la Colombie-Britannique, l'épinette d'Engelmann « Glauca » s'hybride avec l'épinette de Sitka.

L'ICH présente une plus grande diversité d'espèces d'arbres que toute autre zone intérieure. La pruche de l'Ouest et le thuya géant sont les dominants du climax et l'épinette d'Engelmann « Glauca » les accompagne souvent en tant que composante secondaire. Le sapin subalpin est une essence compagne majeure au nord. Le peuplier de l'Ouest, le pin tordu latifolié, le peuplier faux-tremble et le bouleau à papier se retrouvent avec l'épinette dans les communautés de transition dans la majeure partie de la zone. Dans l'ICH central et Sud, l'épinette peut également se trouver en association avec le douglas vert, le mélèze occidental, le pin argenté et le sapin grandissime. Un peuplement typique d'épinettes ou de thuya – épinette dans un écosystème à drainage oblique présente une strate arbustive diversifiée, dominée par le bois piquant, le gadellier lacustre, le cornouiller stolonifère, l'érable de Douglas, la ronce parviflore, la viorne comestible et le chèvrefeuille involucré. Les herbacées caractéristiques comptent notamment le gymnocarpe fougère-du-chêne, l'athyrie fougère-femelle, la tiarelle trifoliée, la violette glabre (*Viola glabella* Nuttall), la circée des Alpes (*Circaea alpina* L.), les streptopes (*Streptopus* Michaux spp.), l'osmorhize de Bertero, la dryoptère dressée (*Dryopteris expansa* ((C. Presl.) Fraser-Jenkins & Jermy) et l'actée rouge. Sur les sites plus marécageux, on trouve du lysichiton d'Amérique (*Lysichiton americanus* Hultén & H. St.John), de la prêle, de l'ébouriffe triangulaire et de l'hylocomie brillante. Les communautés de transition sur les stations mésiques au nord de l'ICH ont un étage dominant mixte d'épinettes, de sapins subalpins, de pins tordus latifoliés, de bouleaux à papier et de peupliers faux-trembles. Les arbustes typiques sont : la ronce parviflore, la viorne comestible, le rosier aciculaire, le pachistima myrte, l'amélanchier à feuilles d'aulne, la shépherdie du Canada, l'aulne crispé et l'airelle à feuilles membraneuses. Les principales plantes herbacées incluent : le quatre-temps, la clintonie uniflore, l'aralie à tige nue, la gesse de la Sierra Nevada (*Lathyrus nevadensis*), la ronce acaule, les maïanthèmes spp. (*Maianthemum* F.H. Wiggers spp.), la pyrole unilatérale, l'osmorhize de Bertero et la pétasite des régions froides. Le tapis de mousses est dominé par l'ébouriffe triangulaire, l'hypne plumeuse, la pleurozie dorée et l'hylocomie brillante.

***Zone côtière de la pruche de l'Ouest (CWH)***

L'épinette blanche est absente de la CWH, mais l'épinette d'Engelmann est présente dans les parties orientales de la sous-zone de transition côte – intérieure dans le Sud-Ouest de la Colombie-Britannique. Une certaine hybridation peut se produire entre l'épinette d'Engelmann et l'épinette de Sitka, mais il y a peu d'indications d'introgression (Klinka et coll., 1982). Un essaim d'hybrides Sitka × blanche × Engelmann est présent aux marges orientales de la sous-zone couvrant les bassins versants des rivières Skeena et Nass (Haeussler et coll., 1984). Dans la sous-zone CWHms, Klinka et coll. (1982) ont trouvé des épinettes d'Engelmann caractérisées par des indices de qualité de station de 35 à 47 m à 100 ans. D'un point de vue de la richesse en espèces, les écosystèmes ont été classés comme appartenant à l'association suivante : athyrie fougère-femelle – bois piquant – thuya géant – sapin gracieux.

### 2.8.2 Écologie des forêts d'Alaska

Viereck (1975) a proposé un système de classification des types de végétation courants de la taïga de l'Alaska fondé sur un gradient de température et d'humidité dans le but de faciliter l'aménagement des ressources naturelles. On utilise couramment la répartition de l'épinette blanche pour indiquer la zone de taïga en Alaska. Les autres espèces d'arbres dont l'étendue est plus limitée dans la zone sont l'épinette noire, le mélèze laricin, le peuplier baumier et le peuplier tremble.

## RÉFERENCES


Abercrombie, M.; Hickman, C.J.; Johnson, M.L. 1962. A dictionary of biology. Aldine Publishing, Chicago IL. 254 p.

Adams, W.T. 1981. Applying isozyme analysis in tree breeding programs. p. 60–64 *dans* Conkle, M.T. (Tech. Coord.). Proc. of the [1979] Symp. on Isozymes of North American Forest Trees and Forest Insects. USDA, For. Serv., Gen. Tech. Rep. PSW-48.

Ager, A.T. 1975. Late Quaternary Environmental History of the Tanana Valley, Alaska. Ohio State Univ., Inst. of Polar Stud., Report 54, cité par Ritchie et MacDonald (1986).

Ager, A.T. 1983. Holocene vegetational history of Alaska. p. 128–141 *dans* H.E. Wright, ed. Late quaternary environments of the United States. vol. 2. The Holocene. University of Minnesota Press, Minneapolis, MN.

Ahti, T.; Hamet-Ahti, L.; Jalas, J. 1968. Vegetation zones and their sections in northwestern Europe. Annales Botanici Fennici 5:169–211.

Anderson, E. 1948. Hybridization of the habitat. Evolution 2:1–9.

Anderson, E. 1949. Introgressive Hybridization. Wiley & Sons, New York NY. 109 p.

Anderson, J.H. 1975. A palynological study of late Holocene vegetation and climate in the Healy Lake area of Alaska. Arctic 28(1):62–69.

Anderson, P.M. 1985. Late Quaternary vegetational change in the Kotzebue Sound area northwest Alaska. Quat. Res. 24:307–321. cité par Ritchie et MacDonald (1986).

Andrews, J.T. 1973. The Wisconsin Laurentide ice sheet: dispersal centers, problems of rates of retreat and climatic implications. Arct. Alp. Res. 5:185–199. cité par Ritchie et MacDonald (1986).

Anon. (C.P.J.) 1879. Fir. pp. 222–225 *dans* vol IX. Encyclopedia Britannica, 9th ed.

Armson, K.A.; Sadreika, V. 1979. Forest tree nursery soil management and related practices – metric edition. Ont. Min. Nat. Resour., Div. For. For. Manage. Branch, Toronto ON. 179 p.

Arno, S.F. 1984. Timberline: Mountain and Arctic Forest Frontiers. The Mountaineers, Seattle, WA. 304 p.

Axelrod, D.I. 1985. Rise of the grassland biome, central North America. Vegetation 82:163–201.

Bajzak, D.; Roberts, B.A. 1996. Development of ecological land classification and mapping in support of forest management in northern Newfoundland, Canada. Environ. Monitoring Assessment 39:199–213.

Baker, F.S. 1944. Mountain climates of the western United States. Ecol. Monogr. 14:223–254.

Baker, R.G.; Rhodes, R.S.; Frest, T.J.; Schwert, D.P.; Ashworth, A.C. 1982. A full-glacial biota from Iowa, Midwestern USA. p. 18 *dans* Abstracts Vol. II, Internat. Union for Quaternary Research, XI Congress, Moscow, 1982.

Baldwin, H.I. 1933. The density of spruce and fir reproduction related to the direction of exposure. Ecology 14:152–156.

Barber, V.A.; Juday, G.P.; Finney, B.P. 2000. Reduced growth of Alaskan white spruce in the twentieth century from temperature-induced drought stress. Nature (London) 405(6787)668–673.

Barnes, G.H. 1937. The development of uneven-aged stands of Engelmann spruce, and probable development after logging. For. Chron. 13 (3):417–457.

Barrett, J.W. 1980. The Northeastern Region. p. 25–65 *dans* J.W. Barrett, ed. 1980. Regional Silviculture of the United States, 2nd ed. Wiley-Interscience, New York NY. 551 p.

Bazilevich, N.J.; Rodin, L.Y. 1971. Geographical regularities in productivity and the circulation of chemical elements in earth's main vegetation types. Soviet Geography Review and Translation 12:24–53.

Bakuzis, E.V.; Hansen, H.L. 1965. Balsam fir, *Abies balsamea* (Linnaeus) Miller: A monographic review. University of Minneapolis Press, Minneapolis, MN. 445 p.

Beaulieu, J.; Rainville, A. 2005. Adaptation to climate change: Genetic variation is both a short-and long-term solution. For. Chron. 81:704–709.

Bell, R. 1881. The northern limits of the principal forest trees of Canada east of the Rocky Mountains. p.38c–56c *dans* Geological and Natural History Survey of Canada, Ottawa ON, Report 1879/1880.

Bella, I.E. 1968. Growth of white spruce planted in the Turtle Mountains. For. Chron. 44:45–46.

Bender, M.M.; Bryson, R.A.; Baerreis, DA. 1965. University of Wisconsin radiocarbon dates I. Radiocarbon 7:399–407.

Benninghoff, W.S. 1952. Interaction of vegetation and soil frost phenomena. Arctic 5:34–44.

Bergmann, F. 1973. Genetic studies in *Picea abies* with the aid of isozyme identification. II. Genetic control of esterase and leucineaminopeptidase isozymes in haploid endosperm of dormant seeds. TAG 43:222–225.

Bergmeyer, H.-U.; Bernt, E.; Hess, B. 1963. Lactic dehydrogenase. p. 736–743 *dans* H.-U. Bergmeyer, ed. Methods of Enzymatic Analysis. Verlag Chemie, GMBH, Weinheim/Bergstr., Academic Press, New York NY.

Bernabo, J.C.; Webb III, T. 1977. Changing patterns in the Holocene pollen record of northeastern North America: a mapped summary. Quat. Res. 8:64–96.

Bigelow, R.S. 1965. Hybrid zones and reproductive isolation. Evolution 19:449–458.

Bigras, F.J. 2000. Selection of white spruce families in the context of climate change: heat tolerance. Tree Physiol. 20:1227–1234.

Bird, R.D. 1961. Ecology of the aspen parkland of western Canada in relation to land use. Can. Dep. Agric., Res. Branch, Ottawa ON, Publ. 1066. 155 p.

Bjarnason, H. 1951. A brief report on the reforestation of Iceland. Skograekt Rikisins, Reykjavik. 14 p.

Black, R.A.; Bliss, L.C. 1978. Recovery sequence of *Picea mariana*–*Vaccinium uliginosum* forests after burning near Inuvik, Northwest Territories, Canada. Can. J. Bot. 56:2020–2030.

[BLM] Bureau of Land Management. 1958. The forest resources of Alaska. The significance of their conservation in the growth and development of Alaska. U.S. Dep. Interior. Bureau Land Manage., Washington DC. 7 p.

Bonan, G.B. 1989. Environmental factors and ecological processes in boreal forests. Annu. Rev. Ecol. Syst. 20:1–28.

Bonan, G.B.; Shugart, H.H.; Urban, D.L. 1990. The sensitivity of some high-latitude boreal forests to climatic parameters. Climatic Change 16(1):9–29.

Boom, B.K. 1965. Short nomenclatural note. p.xii *dans* P. Den Ouden, and B.K. Boom, Manual of Cultivated Conifers. Nijhoff, The Hague, The Netherlands.

Bornebusch, C.H. 1946. Sitka-hvidgran-bastarden. Dansk Skovforen. Tidsskr. 31:42–46.

Boucher, P. 1664. Histoire véritable et naturelle des moeurs et productions du pays de la Nouvelle-France vulgairement dite Le Canada. p. 39–53 *dans* Des Arbres qui Croissent dans la Nouvelle-France, Florentin Lambert, Paris.

Boyce, R.L.; Lucero, S.A. 1999. Role of roots in winter water relations of Engelmann spruce saplings. Tree Physiol. 19:893–898.

Boyle, T.J.B.; Yeh, F.C. 1988. Within-population genetic variation – implications for selection and breeding. p. 20–42 *dans* E.K. Morgenstern and T.J.B. Boyle, eds. Tree Improvement – Progressing Together Sympos., Truro NS, Aug. 1987. Proc. Part 2, 21st Meet. Can. Tree Improv. Assoc.

Brand, D.G.; Kehoe, P.; Connors, M. 1986. Coniferous afforestation leads to soil acidification in central Ontario. Can. J. For. Res. 16(6):1389–1391.

Braun, E.L. 1950. Deciduous Forests of Eastern North America. Blakiston, Philadelphia PA. 596 p.

Broecker, W.S. 1975. Climatic change: are we on the brink of pronounced global warming? Science (Washington DC) 189:460–463.

Broecker, W.S.; van Donk, J. 1970. Insolation changes, ice volumes and the $O^{18}$ record in deep sea cores. Rev. Geophys. Space Phys. 8:169–198.

Brown, A.H.D.; Moran, G.F. 1981. Isozymes and the genetic resources of forest trees. p. 1–10 *dans* M.T. Conkle, Tech. Coord. Proc. Symp. on isozymes of North American forest trees and forest insects. USDA, For. Serv., Pacific Southwest For. and Range Exp. Sta., Berkeley CA, Gen. Tech. Rep. PSW-48.

Brown, G.R.; Amarasinghe, V.; Kiss, G.; Carlson, J.E. 1993. Preliminary karyotype and chromosomal localization of ribosomal DNA sites in white spruce using fluorescence *in situ* hybridization. Genome 36(2):310–316.

Brown, S. 1907. A new spruce from the Canadian Rocky Mountains. Torreya 7:125–126. Cited by Dallimore and Jackson 1961. (cité dans Dallimore et Jackson 1961).

Brubaker, L.B.; Garfinkel, H.L.; Edwards, M.E. 1983. A late Wisconsin and Holocene vegetation history from the Central Brooks Range: implications for Alaskan palaeoecology. Quat. Res. 20:194–214.

Brunet, O. 1866a. Histoire des *Picea* qui se rencontrent dans les limites du Canada. Aux frais de l'auteur, Québec QC. 16 p.

Brunet, O. 1866 b. On the Canadian species of the genus *Picea*. Can. Naturalist and Geologist New Series, Dec. III:102–110.

Bryson, R.A. 1966. Air masses, streamlines, and the boreal forest. Geographical Bulletin 8:228–269.

Bryson, R.A.; Irving, W.H.; Larson, J.A. 1965. Radiocarbon and soil evidence of former forest in the southern Canadian tundra. Science 147(3653):46–48.

Buckman, H.O.; Brady, N.C. 1969. The Nature and Properties of Soils, 7th ed. Macmillan NY. 653 p.

Callaham, R.Z. 1964. Provenance research: investigation of genetic diversity associated with geography. Unasylva 18(2–3):73–74, 40–50.

Carleton, T.J.; Maycock, P.F. 1978. Dynamics of the boreal forest south of James Bay. Can. J. Bot. 56:1157–1173.

Carmean, W.H.; Hahn, J.T. 1981. Revised site index curves for balsam fir and white spruce in the Lake States. USDA, For. Serv., North Central For. Exp. Sta., St. Paul MN, Res. Note NC-269. 4 p.

Cayford, J.H. 1957. Influence of the aspen overstory on white spruce growth in Saskatchewan. Can. Dep. Northern Affairs National Resour., For. Branch, For. Res. Div., Ottawa ON, Tech. Note 58. 12 p.

Cheliak, W.M.; Murray, G.; Pitel, J.A. 1988. Genetic effects of phenotypic selection in white spruce. For. Ecol. Manage. 24:139–149. [Coates et coll. 1994]

Cheliak, W.M.; Pitel, J.A. 1984. Genetic control of allozyme variants in mature tissues of white spruce trees. J. Heredity 75(1):34–40.

Cheliak, W.M.; Yeh, F.C.H.; Pitel, J.A. 1987. Use of electrophoresis in tree improvement programs. For. Chron. 63:89–96.

Churchill, E.D.; Hanson, H.C. 1958. The concept of climax in arctic and alpine vegetation. Bot. Rev. 24:127–191.

Clutter, J.L.; Fortson, J.C.; Pienaar, L.V.; Brister, G.H.; Bailey, R.L. 1983. Timber Management: a quantitative approach. Wiley & Sons, New York, NY.

Coates, K.D. 2000. Conifer seedling response to northern temperate forest gaps. For. Ecol. Manage. 127 (1–3):249–269.

Coates, K.D.; Haeussler, S.; Lindeburgh, S.; Pojar, R.; Stock, A.J. 1994. Ecology and silviculture of interior spruce in British Columbia. Canada/British Columbia Partnership Agreement For. Resour. Devel., Victoria BC, FRDA Rep. 220. 182 p.

Coleman, A.P. 1926. Ice ages - recent and ancient. Macmillan, New York. 296 p.

Collins, G.L.; Sumner, L. 1953. Northeast Arctic: the last great wilderness. Sierra Club Bull. 38:13–26.

Congalton, R.G. 1991. A review assessing the accuracy of classifications of remotely sensed data. Remote Sens. Environ. 37:35–46.

Conkle, M.T 1972. Analyzing genetic diversity in conifers: isoenzyme resolution by starch gel electrophoresis. USDA, For. Serv., Res. Note PSW-264. 5 p.

Cook, D.B.; Schierbaum, D.L. 1948. Planting an adverse site in New York. J. For. 46(5):377.

Cook, D.B.; Smith, R.H. 1959. A white spruce outlier at Shushan, New York. Ecology 40:333–337.

Copes, D.L.; Beckwith, R.C. 1977. Isoenzyme identification of *Picea glauca, P. sitchensis*, and *P. lutzii* populations. Bot. Gaz. (Chicago) 138:512–521.

Corriveau, A.; Beaubien, J.; Daoust, G. 1986. Activités de recherche du S.C.F. en génétique et amélioration des arbres forestiers au Québec. p. 87–92 *dans* C.W. Yeatman and T.J.B Boyle, eds. Proc. 20th Meet. Can. Tree Improv. Assoc., Quebec, QC.

Corriveau, A.; Beaulieu, J.; Daoust, G. 1991. Heritability and genetic correlations of wood characters of Upper Ottawa Valley white spruce populations grown in Quebec. For. Chron. 67 (6):698–705.

Corriveau, A.; Beaulieu, J.; Daoust, G. 1988. Tree genetics and improvement at CFS Quebec: 1985–1987. p. 51–55 *dans* E.K. Morgenstern and T.J.B. Boyle, eds. Tree Improvement – Progressing Together Sympos., Truro NS, Aug. 1987. Proc. Part 1, 21st Meet. Can. Tree Improv. Assoc.

Cottam, G. 1981. Patterns of succession in different forest ecosystems. p.178–183 *dans* D.C. West, H.H. Shugart and D.B. Botkin, eds. Forest Succession: Concepts and Application. Springer-Verlag, New York NY.

Coupé, R.; Ray, C.A.; Comeau, A.; Ketcheson, M.V.; Annas, R.M. 1982. A guide to some common plants of the Skeena area, British Columbia. B.C. Min. For., Res. Branch, Victoria BC.

Crins, W.J. 2002. Ecozones, ecoregions and ecodistricts of Ontario. Map prepared for the ELC Working Group, Ont. Min. Nat. Resour., Queens's Printer for Ontario, Peterborough, ON.

Cronin, T.M.; Szabo, B.J.; Ager, T.A.; Hazel, J.E.; Owens, J.P. 1981. Quaternary climates and sea levels on the U.S. Atlantic coastal plain. Science (Washington DC) 211:233–240.

Cunningham, R.A. 1971. Genotype × environment interactions in white spruce. Univ. Wisconsin, Ph.D. thesis. 141 p.

Cwynar, L.C. 1988. Late quaternary vegetation history of Kettlehole Pond, southwestern Yukon. Can. J. For. Res. 18(10):1270–1279.

Dallimore, W.; Jackson, A.B. 1961. A Handbook of Coniferae including Ginkgoaceae, 3rd (1948) ed. reprinted with corrections. Arnold, London, U.K. 686 p.

Dallimore, W.; Jackson. A.B., revised by Harrison, S.G. 1966. A Handbook of Coniferae and Ginkgoaceae, 4th ed. Arnold, London, U.K. 729 p.

Dame, L.L.; Brooks, H. 1901. Handbook of the Trees of New England. Ginn, Boston MA. 196 p.

Dancik, B.P. 1978. Natural variation and genecology of spruce, birch, and aspen in Alberta. p. 173–175 *dans* Proc. 16th Meet. Can. Tree Improv, Assoc. Part 1., Univ. Manitoba, Winnipeg MB, June 1977.

Dancik, B.P.; Barnes, B.V. 1972. Natural variation and hybridization of yellow birch and bog birch in southeastern Michigan. Silvae Genetica 21:1–9.

Daubenmire, R. 1974. Taxonomic and ecologic relationships between *Picea glauca* and *Picea engelmannii.* Can. J. Bot. 52(7):1545–1560.

Daubenmire, R. 1978. Plant Geography: with special reference to North America. Academic Press, New York NY. 338 p.

David, P.P. 1981. Stabilized dune ridges in northern Saskatchewan. Can. J. Earth Sci. 18:286–310.

Davis, M.B. 1967. Late-glacial climate in northern United States: a comparison of New England and the Great Lakes region. *dans* Quaternary Paleoecology. E.J. Cushing, H.E. Wright, eds. Yale Univ. Press, New Haven CT.

Davis, M.B. 1969. Palynology and environmental history during the Quaternary period. Amer. Scientist 57:317–332.

Davis, M.B. 1981. Quaternary history and the stability of forest communities. p.132–153 *dans* D.C. West, H.H. Shugart and D.B. Botkin, eds. Forest Succession Concepts and Application. Springer-Verlag, New York, NY.

Davis, M.B. 1983. Holocene vegetational history of the eastern United States. p. 166–181 *dans* H.E. Wright, ed. Late-Quaternary Environments of the United States, Vol 2. Univ. Minnesota Press, Minneapolis, MN.

Davis, P.H.; Heywood, V.H. 1963. Principles of Angiosperm Taxonomy. Van Nostrand, New York NY. 558 p.

Day, R.J. 1967. A plea for standard tree name abbreviations. Forestry Chronicle 43(2):121–134.58 p.

Deevey, E.S. 1949. Biogeography of the Pleistocene. Bull. Geol. Soc. Amer. 60:1315–1416.

DeLong, C. 1991. Dynamics of boreal mixedwood ecosystems. p.30–31 *dans* Northern Mixedwood '89: Proceedings of a symposium held at Fort St. John, B.C., Sept. 1989. A. Shortreid, ed. For. Can., Pacific For. Centre, Victoria BC, FRDA Report 164.

den Ouden, P.; Boom, B.K. 1965. Manual of Cultivated Conifers. Nijhoff, The Hague, The Netherlands. 526 p.

Densmore, D. 1980. Vegetation and forest dynamics of the Upper Dietrich River Valley, Alaska. M.S. thesis, North Carolina State Univ., Dep. Bot., Raleigh NC, 183 p. (cité dans Nienstaedt et Zasada 1990).

Denton, G.H.; Hughes, T.J. (eds.) 1981. The Last Great Ice Sheets. Wiley, New York, NY, 484 p. (cité dans Ritchie et MacDonald 1986).

Deryugin, A.A. 1989. [Freezing and thawing of the soil in spruce forests of the central taiga in European Russia.] Lesovedenie 2:76–82.

Desponts, M.; Simon, J.-P. 1987. Structure et variabilité génétique de populations d'épinette noire (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) dans la zone hémiarctique du Nouveau-Québec. Can. J. For. Res. 17:1006–1012.

Deutschen Dendrologischen Gesellschaft. 2014. Mitteilungen der Deutschen Dendrologischen Gesellschaft no.15-17, 1906-1908 (German Edition). Book on Demand Ltd.

Dhillon, S.S. 1987. DNA in tree species. p. 298–313 *dans* J.M. Bonga and D.J. Durzan, eds. Cell and Tissue Culture in Forestry. Vol. 1. General Principles and Biotechnology. Marinus Nijhoff, Dordrecht, The Netherlands.

Dhir, N.K. 1976. Stand, family, and site effects in the Upper Ottawa Valley white spruce. p. 88–97 *dans* Proc. 12th Lake States Forest Tree Improvement Conf., 1975. USDA, For. Serv., Gen. Tech. Rep. NC-267.

Dobbs, R.C. 1976. White spruce seed dispersal in central British Columbia. For. Chron. 52:225–228.

Dort, W.; Johnson, W.C.; Fredlund, G.G.; Rogers, R.A.; Martin, L.D.; Stewart, J.D.; Wells, P.V. 1985. Evidence for an open conifer woodland in the Central Great Plains during the Late Wisconsin glacial maximum. p. 23 *dans* Can. Quaternary Assoc., Lethbridge AB.

Douglas, G.W. 1975. Spruce (*Picea*) hybridization in west-central British Columbia. B.C. Min. For., Forest Science, Smithers BC, unpublished report, cité dans Coates et coll. 1994.

Drew, J.V.; Shanks, R.E. 1965. Landscape relationships of soils and vegetation in the forest–tundra ecotone, Upper Firth River Valley, Alaska–Canada. Ecol. Monogr. 35:285–306.

Drinkwater, M.H. 1957. Field spruce in Nova Scotia. Can. Dep. Northern Affairs National Resour., For. Branch, For. Res. Div., Ottawa ON, Tech. Note 65. 23 p.

Dugle, J.R.; Bols, N. 1971. Variation in *Picea glauca* and *P. mariana* in Manitoba and adjacent areas. Atomic Energy Can., Whiteshell Nuclear Res. Estab., Pinawa MB, Rep. AECL-3681. 63 p.

Duryea, M.L.; Landis, T.D.; 1984. Forest Nursery Manual: Production of Bareroot Seedlings. Springer, The Hague, Netherlands, 385 p.

Dyrness, C.T. 1980. Western forest cover types, Northern Interior (Boreal): White spruce. p.81; White spruce–Aspen. p.82; Black spruce–White spruce. p.84; and Black spruce–Paper birch. p.85. *dans* F.H. Eyre, ed.. Forest Cover Types of the United States and Canada. Soc. Amer. Foresters, Washington DC.

Eastman, P.A.K.; Webster, F.B.; Pitel, J.A.; Roberts, D.R. 1991. Evaluation of somaclonal variation during somatic embryogenesis of interior spruce (*Picea glauca engelmannii* complex) using culture morphology and isozyme analysis. Plant Cell Reports 10(8):425–430.

Edlin, H.L. 1949. British woodland trees, 3rd ed. Batsford, London, UK. 182 p.

Edlin, H.L. 1962. A modern sylva or a discourse of forest trees. 3. The spruces. Quart J. For. 56:292–300.

Edlin, H.L. 1965. A modern sylva or a discourse of forest trees. 15. Silver firs (*Abies* spp.) and Douglas firs (*Pseudotsuga* spp.). Quart. J. For. 59:285–293.

Edwards, M.E.; Anderson, P.M.; Garfinkel, H.L.; Brubaker, L.B. 1985. Late Wisconsin and Holocene vegetational history of the Upper Koyukuk region, Brooks Range AK. Can. J. Bot. 63:616–626.

El-Kassaby, Y.A.; White, E.E. 1985. Isozymes and forest trees: an annotated bibliography. Gov't Can., Can. For. Serv., Pacific For. Res. Centre, Victoria BC, Inf. Rep. BC-X-267. 79 p.

Elliott, D.L. 1979a. The stability of the northern Canadian tree limit: current regenerative capacity. Ph.D. thesis, Univ. Colorado, Dep. Geogr., Boulder CO. 192 p. [Nienstaedt et Zasada 1990]

Elliott, D.L. 1979b. The current regenerative capacity of the northern Canadian trees, Keewatin, N.W.T., Canada: some preliminary observations. Arctic and Alpine Res. 11:243–251.

Elliott, D.L.; Short, S.K. 1979. The northern limit of trees in Labrador: a discussion. Arctic 32(3):201–206.

Elwes, H.J.; Henry, A. 1906-1913. The trees of Great Britain and Ireland. Edinburg, Private Printer, 7 vols.

Emiliani, C. 1972. Quaternary hypsithermals. Quat. Res. 2:270–273.

Evelyn, J. 1664. Sylva. Royal Society, London, U.K. 120 p.

Eyre, F.H. (ed.) 1980. Forest Cover Types of the United States and Canada. Soc. Amer. Foresters, Washington DC. 148 p.

Farmer, R.E.; Knowles, P.; Parker, W.H. 1983. Genetic resources of the North American boreal forest. p. 40–51 *dans* Resources and Dynamics of the Boreal Zone. R.W.; Wein, R.R. Riewe and I.R. Methven, eds. Proc. conference at Thunder Bay ON, August 1982. Assoc. Can. Univ. for Northern Studies, Ottawa ON.

Farrar, J.L. 1995. Trees in Canada. Fitzhenry and Whiteside, Markham ON. 502 p.

Farrar, J.L.; Nicholson, J.J.M. 1967. Response of ten provenances of white spruce seedlings to variable concentration of calcium in the nutrient medium. p. 39–42 *dans* 14th Northeast. For. Tree Improv. Conf. Proc., Toronto ON.

Fernald, M.L. 1950. Gray's Manual of Botany, 8th ed. Amer. Book, New York NY. 1632 p.

Florin, R. 1944a. Die Koniferen des Oberkarbons und des unteren Perms. Paleontographica 7, 85(B):365–456.

Florin, R. 1944b. Die Koniferen des Oberkarbons und des unteren Perms. Paleontographica 7, 85(B):457–654.

Foote, M.J. 1976. Classification, description, and dynamics of plant communities following fire in the taiga of interior Alaska. USDA, For. Serv., Final Report BLM Fire effects study. 211 p.

Forbes, R.D.; Meyer, A.B. (ed.) 1955. Forestry Handbook. Ronald Press, New York NY, variously paged.

Ford-Robertson, F.C. (ed.) 1971. Terminology of Forest Science, Technology, Practice and Products. English language version. Soc. Amer. For., Washington DC. 349 p.

Forestry Branch. 1961. Native Trees of Canada, 6th ed. Canada Dep. Northern Affairs and National Resour., For. Branch, Ottawa ON, Bull. 61. 291 p.

Foster, D.R. 1984. Phytosociological description of the forest vegetation of southeastern Labrador. Can. J. Bot. 62(5):899–906.

Fowells, H.A. 1965. *Picea* (spruces). p. 287–327 *dans* Silvics of Forest Trees of the United States. H.A. Fowells (compiler), USDA, Forest Service, Washington DC, Agric. Handbook No. 271.

Fowler, D.P. 1966. A new spruce hybrid –*Picea shrenkiana* × *P. glauca*. USDA, For. Serv., North Central For. Exp. Sta., Res. Paper NC-6:44–47.

Fowler, D.P. 1987. The hybrid white × Sitka spruce: species crossability. Can. J. For. Res. 17(5):413–417.

Frank, R.M. 1973. The course of growth response in released white spruce – 10-year results. USDA, For. Serv., Northeastern For. Exp. Sta., Upper Darby PA, Res. Pap. NE-258. 6 p.

Frank, R.M.; Bjorkbom, J.C. 1973. A silvicultural guide for spruce–fir in the Northeast.USDA, For. Serv., Northeastern For. Exp. Sta., Upper Darby PA, Gen. Tech. Rep. NE-6. 29 p.

Fraser, G.K. 1933. Studies of certain Scottish Moorlands in relation to tree growth. For. Commission, HMSO, London, U.K. 112 p.

Fraser, D.A. 1971. Temperature–photoperiod interaction on growth of white and black spruce. Paper presented at Jan. 1971 Meet., Eastern Section, Can. Soc. Plant Physiol., Carleton Univ., Ottawa ON.

Furnier, G.R.; Stine, M.; Mohn, C.A.; Clyde, M.A. 1991. Geographic patterns of variation in allozymes and height growth in white spruce. Can. J. For. Res. 21(5):707–712.

Furnier, G.R.; Stine, M. 1992. Interpopulation differentiation for nuclear and organelle genes in white spruce. p. 71 (abstr.) *dans* S.J. Colombo, G. Hogan, V. Wearn, compilers & eds. Proc. 12th North Amer., For. Biol. Workshop: The Role of Physiology and Genetics in Forest Ecosystem Research and Monitoring, Sault Ste. Marie ON, Aug. 1992. Ont. Min. Nat. Res., Ont. For. Res. Instit., and For. Can., Ont. Region.

Gajewski, K. 1987. Climatic impacts on the vegetation of eastern North America during the past 200 years. Vegetatio 68:179–190.

Galipeau, C.; Kneeshaw, D.; Bergeron, Y. 1997. White spruce and balsam fir colonization of a site in the southeastern boreal forest as observed 68 years after fire. Can. J. For. Res. 27:139–147.

Garfinkel, H.L.; Brubaker, L.B. 1980. Modern climate–tree-growth relationships and climatic reconstruction in sub-Arctic Alaska. Nature 286(5776):872–874.

Garman, E.H. 1957. The occurrence of spruce in the interior of British Columbia. B.C. For. Serv., Victoria BC, Tech. Publ. T-49. 31 p.

Geiger, R. 1950. The Climate near the Ground. Harvard Univ. Press, Cambridge MA. 482 p.

Genys, J.B. 1965. Growth potentials of fifteen provenances of white spruce from Canada, tested in Maryland. Chesapeake Science 6:82–85.

Gevorkiantz, S.R. 1957. Site index curves for white spruce in the Lake States. USDA, For. Serv., Lake States For. Exp. Sta., St. Paul MN, Tech. Note No. 474. 2 p.

Gill, D. 1975. Influence of white spruce trees on permafrost-table microtopography, Mackenzie River Delta. Can. J. Earth Sci. 12(2):263–272.

Groupe de travail sur la stratification écologique 1995. Cadre écologique national pour le Canada. Agriculture et Agroalimentaire Canada, Direction générale de la recherche, Centre de recherches sur les terres et les ressources biologiques, et Environnement Canada, Direction générale de l'état de l'environnement, Direction de l'analyse des ecozones, Ottawa/Hull. Rapport et carte nationale 1 / 7 500 000.

Groupe de travail sur les écorégions. 1989. Les régions écoclimatiques du Canada – première approximation. Groupe de travail sur les écorégions du Comité canadien de la classification écologique du territoire. Série de la classification écologique du territoire, N°. 23, Direction du développement durable, Service canadien de la faune, Environnement Canada, Ottawa (Ontario). 119 p. et carte à l 'échelle 1:7500 000.

Goldstein, G.H. 1981. Ecophysiological and demographic studies of white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) at tree-line in the central Brooks Range of Alaska. Ph.D. thesis, Univ. Washington, Seattle WA.

Goldstein, G.H.; Brubaker, L.B.; Hinckley, T.M. 1985. Water relations of white spruce *(Picea glauca* (Moench) Voss) at tree line in north central Alaska. Can. J. For. Res. 15(6):1080–1087.

Good, R. 1964. The Geography of the Flowering Plants, 3rd ed. Wiley and Sons, New York NY. 518 p.

Gordon, A.G. 1976. The taxonomy and genetics of *Picea rubens* and its relationship to *Picea mariana*. Can. J. Bot. 54:781–813.

Gordon, A.G. 1981. Woodlands data set. p. 576–579 *dans* D.E. Reichle, Dynamic Properties of Forest Ecosystems. International Biological Program 23. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK.

Gordon, A.G. 1984. Genetics, genecology and tree improvement of spruce in 1981 and 1982, Sault Ste. Marie ON. p. 94–97 *dans* Proc. 19th Meet. Can. Tree Improv. Assoc.

Gordon, A.G. 1988. Genecological and genetic studies in spruce. p. 58–60 *dans* E.K. Morgenstern and T.J.B Boyle, eds. Tree Improvement – Progressing Together Sympos., Truro NS, Aug. 1987. Proc. Part 1, 21st Meet. Can. Tree Improv. Assoc.

Grant, M.L. 1934. The climax forest community in Itasca county, Minnesota, and its bearing upon the successional status of the pine community. Ecology 15:243–257.

Gregory, R.A. 1966. The effect of leaf litter upon establishment of white spruce beneath paper birch. For. Chron. 42:251–255.

Guillebaud, W.H.; Steven, H.M.; Marsden, R.E. 1920. Rate of growth of conifers in the British Isles. Forestry Commission, HMSO, London, U.K., Bull. 3. 84 p.

Guries, R.P.; Ledig, F.T. 1982. Genetic diversity and population structure in pitch pine (*Pinus rigida* Mill.). Evolution 36:387–402.

Guyot, G. 1968. [The shelterbelts of Jutland.] p. 861–872 *dans* French Min. Agric., Paris, Tech. Bull. 234.

Hadley, J.L.; Smith, W.K. 1983. Influence of wind exposure on needle desiccation and mortality for timberline conifers in Wyoming, USA. Arctic Alpine Res. 15:127–135. (cité dans Coates et coll. 1994).

Hadley, J.L.; Smith, W.K. 1986. Wind effects on needles of timberline conifers seasonal influence on mortality. Ecology 67:12–19. (cité dans Coates et coll. 1994).

Haeussler, S.; Pojar, J.; Geisler, B.M.; Yole, D.; Annas, R.M. 1984. A guide to the Coastal Western Hemlock Zone, Northern Drier Maritime Subzone (CWHf), in the Prince Rupert Forest Region, British Columbia. B.C. Min. of Forests, Res. Section, Victoria BC, Land Manage. Handb. 21.

Hall, C.A. 1949. British Trees. Black, London, U.K. 88 p.

Hall, J.P. 1986. A provenance trial of white spruce in Newfoundland: twenty-five years from seed. Can. For. Serv., St. John's NL, Inf. Rep. N-X-247. 33 p.

Halliday, W.E.D. 1937. A forest classification for Canada. Can. Dep. Mines and Resources, Dominion For. Serv., Ottawa ON, Bull. 89. 50 p.

Halliday, W.E.D.; Brown, A.W.A. 1943. The distribution of some important forest trees in Canada. Ecology 24:353–373.

Hamet-Ahti, L. 1976. Bioticheskie podrazdeleniya boreal'noy zony. Geobotanicheskoe kartografirovanie 1976:51–58.

Hamet-Ahti, L. 1981. The boreal zone and its biotic subdivison. Fennia 159(1):69–75.

Hamrick, J.L.; Linhart, Y.B.; Mitton, J.B. 1979. Relationships between life history characteristics and electrophoretically detectable genetic variation in plants. Annu. Rev. Ecol. Syst. 10:173–200.

Hamrick, J.L.; Mitton, J.B.; Linhart, Y.B. 1981. Levels of genetic variation in trees: influence of life history characteristics. p. 35–41 *dans* M.T. Conkle, ed. Isozymes of North American trees and forest insects. U.S.D.A., For. Serv., Gen. Tech. Rep. PSW-48.

Hannam, K.D.; Quideau, S.A.; Kishchuk, B.E.; Oh, S.W.; Wasylishen, R.E. 2005. Forest-floor chemical properties are altered by clear-cutting in boreal mixedwood forest stands dominated by trembling aspen and white spruce. Can. J. For. Res. 35:2457–2468.

Hanover, J.W.; Wilkinson, R.C. 1970. Chemical evidence for introgressive hybridization in *Picea.* Silvae Genet. 19:17–22.

Hansen, H.P. 1947. Postglacial forest succession, climate, and chronology in the Pacific Northwest. Trans. Amer. Philosoph. Soc. 37 (1):1–130.

Hansen, H.P. 1955. Postglacial forests in south central and central British Columbia. Amer. J. Sci. 253:640–658.

Hansen, H.L. 1980. The Lake States Region. p.67–105 *dans* J.W. Barrett, ed. 1980. Regional Silviculture of the United States, 2nd ed. Wiley-InterScience, New York NY. 551 p.

Hansen, J.; Johnson, D.; Lacis, A.; Lebedeff, S.; Lee, P.; Rind, D.; Russell, G. 1981. Climate impact of increasing atmospheric carbon dioxide. Science (Washington DC) 213:957–966.

Hare, F.K. 1950. Climate and zonal divisions of the boreal forest formation in eastern Canada. Geogr. Rev. 40:615–635.

Hare, F.K.; Ritchie, J. 1972. The boreal bioclimates. Geogr. Rev. 62:333–365.

Harlow, W.M.; Harrar, E.S. 1950. Textbook of Dendrology, 3rd ed. McGraw-Hill, New York NY. 555 p.

Harrington, J.B. 1987. Climatic change: a review of causes. Can. J. For. Res. 17(11):1313–1339.

Hartl, D.L.; Clark, A.G. 1989. Principles of Population Genetics. Sinauer Associates, Sunderland MA. (cité par Mitton 1995)

Hays, J.D.; Saito, T.; Opdyke, H.D.; Burckle, L.H. 1969. Pliocene–Pleistocene sediments of the equatorial pacific: their paleomagnetic, biostratigraphic and climatic record. Geol. Soc. Amer. Bull. 80:1481–1514.

Heger, L. 1971. Site-index/soil relationships for white spruce in Alberta mixedwoods. Can. Dep. Environ., Can. For. Serv., For. Manage. Instit., Ottawa ON, Inf. Rep. FMR-X-32. 15 p.

Heiberg, S.O.; White, D.P. 1951. Potassium deficiency of reforested pine and spruce stands in northern New York. Soil Sci. Soc. Amer. Proc. 15:369–376.

Heikinheimo, O. 1915. Der einfluss der brandwirtschaft auf die Wälder Finnlands. Kaskiviljelyksen Vaikutus Suomen Metsin. Acta Forest. Fenn. 4:1–264, 1–149, 1–59 [Résumé allemand p 1–59]

Heinselman, M.L. 1981. Fire intensity and frequency as factors in the distribution and structure of northern ecosystems. p. 7–57 *dans* Proceedings of the Conference: Fire Regimes in Ecosystem Properties, Dec. 1978, Honolulu, Hawaii. USDA, For. Serv., Washington DC, Gen. Tech. Rep. WO-26.

Hereman, S. 1868. Paxton's Botanical Dictionary (revue et corrigée), Bradbury, Evans, London, U.K. 623 p.

Heusser, C.J. 1960. Late-Pleistocene coniferous environments of North Pacific North America. Amer. Geog. Soc. Spec. Publ. 35. 308 p.

Heusser, C.J. 1965. A Pleistocene phytogeographical sketch of the Pacific Northwest and Alaska. *dans* H.E. Wright and D.G. Frey, eds. The Quaternary of the United States. Princeton Univ. Press, Princeton NJ.

Hills, G.A. 1961. The ecological basis for land-use planning. Ont. Dep. Lands For., For. Res. Branch, Toronto ON, For. Res. Rep. 46. 204 p.

Hills, L.V.; Ogilvie, R.T. 1970. *Picea banksii* n. sp. Beaufort Formation (Tertiary), northwestern Banks Island, Arctic Canada. Can. J. Bot. 48:457–464.

Hinckley, T.M.; Lassoie, J.P.; Running, S.W. 1978. Temporal and spatial variations in the water status of forest trees. For. Sci. Monogr. 20. 72 p.

Hogg, E.H. 1994. Climate and the southern limit of the western Canadian boreal forest. Can. J. For. Res. 24(9):1835–1845.

Holst, M.J. 1953. Tree breeding program at the Petawawa Forest Experiment Station. p. 41–46 *dans* Proc. Lake States Forest Genetics Conference, Mar./Apr. 1953, St. Paul MN. USDA, For. Serv., Lake States For. Exp. Sta., St. Paul MN, Misc. Rep. 22. 83 p.

Holst, M.J. 1955. Some provenance and selection problems in eastern Canadian tree breeding. Pulp Paper Mag. Can., Woodlands Review Nov. 3 p.

Holst, M.J. 1958a. How are our white spruce provenance experiments progressing. Pulp Paper Mag. Can. 59(6):202–203.

Holst, M.J. 1958b. Our co-operative white spruce provenances experiment. Can. Dep. For., For. Res. Branch, Ottawa ON, S. and M. 58–59. 14 p.

Holst, M.J. 1959. Experiments with flower promotion in *Picea glauca* (Moench) Voss and *Pinus resinosa* Ait. p.1654–1658 *dans* Recent Advances in Botany, Vol. 2. Univ. Toronto, Toronto ON.

Holst, M.J. 1960. Genetics as a factor in quality control. Pulp Paper Mag. Can. 61:140–144.

Holst, M.J. 1962. Seed selection and tree breeding in Canada. Can. Dep. For., For. Res. Branch, Ottawa ON, Tech. Note 115. 20 p.

Holst, M.J. 1969. White spruce provenance experiments in eastern Canada. Petawawa For. Exp. Sta., Chalk River ON, unpub. manuscript. (cité dans Roche et coll. 1969)

Holst, M.J.; Teich, A. 1969. Heritability estimates in Ontario white spruce. Silvae Genetica 18:23–27.

Holzer, K. 1965. Standardization of methods for provenance research and testing. IUFRO Congress, Munich, Germany, Vol. III (22):672–718.

Hooker, J. 1896. Handbook of Coniferae grown in the Royal Gardens. (cité dans Welch 1991)

Horton, K.W. 1956. A taxonomic and ecological study of *Picea glauca* and *Picea engelmannii* in North America. Diploma thesis, Oxford Univ., U.K. 103 p.

Horton, K.W. 1959. Characteristics of subalpine spruce in Alberta. Can. Dep. Northern Affairs National Resour., For. Branch, For. Res. Div., Ottawa ON, Tech. Note 76. 20 p.

Hosie, R.C. 1969. Native Trees of Canada, 7th ed. Can. Dep. Fish. For., Can. For. Serv., Ottawa ON. 380 p.

Huschke, R.E. (ed.) 1959. Glossary of Meteorology. Amer. Meteorological Soc., Boston MA. 638 p.

Hustich, I. 1953. The boreal limits of conifers. Arctic 6:149–162.

Hustich, I. 1966. On the forest–tundra and the northern tree-lines. Annales Univ. Turku A.II, Vol. 36:7–47.

Huxley, J.S. 1938. Clines, an auxillary taxonomic principle. Nature 142:219–220.

Huxley, J.S. 1939. Clines: an auxiliary method in taxonomy. Bijfr. tot de Dierk. 27:491–520.

Iyer, J.G. 1977. Effect of micronutrient fertilizers on the growth of white spruce nursery stock. Univ. Wisconsin, Madison WI, Dep. For., For. Res. Notes 203, 4 p.

Jablanczy, A. 1969. Conifer reproduction in old-field spruce stands in the Maritimes. Can. Dep. Fish. For., Ottawa ON, Bi-mo. Res. Notes 25(3):27.

Jackson, A.B. 1948. The Identification of Conifers. Arnold, London, U.K. 152 p.

Jacoby, G.C.; Ulan, L.D. 1982. Reconstruction of past ice conditions in a Hudson Bay estuary using tree rings. Nature 298(5875):637–639.

Jacombe, F.W.H. 1920. What is a “fir” tree and why? Canadian Forestry Journal 16:5–6.

Jäger, J. 1988. Development of climatic scenarios: B. Background to the instrumental record. p. 159–181 *dans* M.L. Parry, T.R. Carter and N.T. Konijn, eds. The Impact of Climatic Variations on Agriculture, Vol. 1. Assessments in Cool Temperate and Cold Regions. IIASA/UNEP, Kluwer, Dordrecht, The Netherlands.

Jameson, J.S. 1956. Planting of conifers in the Spruce Woods Forest Reserve, Manitoba 1904–1929. Can. Dep. Northern Affairs National Resour., For. Branch, For. Res. Div., Ottawa ON, Tech. Note 28. 29 p.

Jameson, J.S. 1963. Comparison of tree growth on two sites in the Riding Mountain Forest Experimental Area. Can. Dep. For., For. Res. Branch, Ottawa ON, Publ. 1019. 36 p.

Jameson, J.S.; Cayford, J.H. 1964. Forestry. p. 94–100 *dans* R.E. Smith and W.A. Ehrlich. Report of the Soil Survey of the South-Eastern Map Sheet Area. Manitoba Soil Survey, Soils Report 14, Manitoba Dep. Agric. Conservation. 108 p.

Jaquish, B 1982. Variation studies in interior spruces (E.P.646,672). p. 61–62 *dans* For. Res. Review 1981–82. B.C. Min. For., Res. Branch, Victoria BC. (cité par Coates et coll. 1994).

Jaquish, B.; Kiss, G.; Ying, C.C. 1984. An evaluation of interior spruce seed zones and seed transfer rules based on genecological provenance and progeny test results. B.C. Min. For. And Lands, Res. Branch, unpubl. Rep. (cité dans Ying et Morgenstern 1988).

Jeffers, R.M. 1968. Parent-progeny growth correlations in white spruce. p. 213–221 *dans* Proc. 11th Meet. Committee For. Tree Breed. Can., Macdonald College, Aug. 1968.

Jeffers, R.M. 1974. Key to identifying young North American spruce seedlings. USDA, For. Serv., North Central For. Exp. Sta., St. Paul MN, Res. Note NC-172. 2 p.

Jeffrey, W.W. 1961. Origin and structure of some white spruce stands on the lower Peace River. Can. Dep. For., For. Res. Branch, Ottawa ON, Tech. Note 103. 20 p.

Jeffrey, W.W. 1964. Forest types along lower Liard River, Northwest Territories. Can. Dep. For., For. Res. Branch, Ottawa ON, Publ. 1035. 103 p.

Jensen, M.E.; Burman, R.D.; Allen, R.G. (eds.). 1990. Evapotranspiration and irrigation water requirements. Amer. Soc. Civil Engineers, New York NY, Ma. Rep. Eng. Pract. 70.

Johnston, W.F. 1986. Manager's handbook for balsam fir in the north central States. USDA For. Serv., North Central Forest Exp. Sta., St. Paul, MN, General Technical Report NC-111. 27 p.

Joly, R.J.; Adams, W.T. 1983. Allozyme analysis of pitch × loblolly pine hybrids produced by supplemental mass-pollination. For. Sci. 29:423–432.

Jones, N. and Burley, J. 1973. Seed certification, provenance nomenclature and genetic history in forestry. Sil. Gen. 22:53–92.

Jonsson, B.G.; Dynesius, M. 1993. Uprooting in boreal spruce forests: long-term variation in disturbance rate. Can. J. For. Res. 23(11):2383–2388.

Jonsson, B.G.; Esseen, P.A.; Jonsson, B. 1990. Treefall disturbance maintains high bryophyte diversity in a boreal spruce forest. J. Ecology 78(4):924–936.

Josselyn, J. 1672. New England’s rarities discovered. Printed at the Green Dragon, St. Paul’s Church yard, London, U.K. Reprinted 1860, Archaeologia Americana 4:137–238.

Jozsa, L.A.; Parker, M.L.; Bramhall, P.A.; Johnson, S.G. 1984. How climate affects tree growth in the boreal forest. Environ. Can., Can. For. Serv., Edmonton AB, Inf. Rep. NOR-X-255. 67 p.

Kabzems, A 1971. Growth and yield of well stocked white spruce in the mixedwood section, Saskatchewan. Saskatchewan Dep. Nat. Resour., For. Branch, Prince Albert SK, Tech. Bull. 5. 75 p. (cité dans Coates et coll. 1994).

Kabzems, A.; Kosowan, A.L.; Harris, W.C. 1986. Mixedwood section in an ecological perspective, Saskatchewan, 2nd ed. Saskatchewan Dep. Parks. Renew. Resour., For. Div., Regina SK/Gov’t Can., Can. For. Serv., FRDA Publ., Tech. Bull. 8. 122 p.

Kalma, J.D.; Laughlin, G.P.; Caprio, J.M.; Hamer, P.J.C. 1992. The Bioclimatology of Frost. Springer-Verlag, Berlin, Advances in Bioclimatology 2. 144 p.

Kearney, M.S. 1982. Recent seedling establishment at timberline in Jasper National Park, Alta. Can. J. Bot. 60:2283–2287. (cité dans Coates et coll. 1994).

Keeling, C.D 1983. Proc. Carbon Dioxide Research Conference: Carbon Dioxide, Science and Consensus 2.1–2.62. Department of Energy Conf. Office of Energy Research, Washington, DC.

Kenety, W.H. 1917. Preliminary study of white spruce in Minnesota. Univ. Minnesota, Cloquet Exp. Sta. MN, Bull. 168. 30 p.

Khalil, M.A.K. 1974. Fifteen years height growth of Great Lakes–St. Lawrence region white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) provenances in Newfoundland. Environ. Can., Can. For. Serv., St. John's NL, Inf. Rep. N-X-120. 38 p.

Khalil, M.A.K. 1975. Early growth of progenies from some phenotypically superior white spruce provenances in central Newfoundland. Silvae Genet. 24(5/6):160–163.

Khalil, M.A.K. 1985. Heritability of juvenile characters of white spruce (*Picea glauca* [Moench] Voss) in central Newfoundland, Canada. Theor. Appl. Gen. 69(3):247–251. [Coates et coll. 1994]

Khoshoo, T.N. 1961. Chromosome numbers in gymnosperms. Silvae Genet. 10:1–9.

King, J.N.; Dancik, B.P. 1983. Inheritance and linkage of isozymes of white spruce. Can. J. Genet. Cytol. 25:430–436. (cité dans Coates et coll. 1994).

King, J.N.; Dancik, B.P.; Dhir, N.K. 1984. Genetic structure and mating system of white spruce (*Picea glauca*) in a seed production area. Can. J. For. Res. 14(5):639–643.

Kiss, G.K. 1986. Genetic improvement of white and Engelmann spruce in British Columbia 1983–85. p. 191–193 *dans* C.W.; Yeatman and T.J.B. Boyle, eds. Proc. 20th Meet. Can. Tree Improv. Assoc. Part 1, Quebec QC.

Kiss, G.K. 1988. Genetic improvement of white and Engelmann spruce. p. 111–112 *dans* E.K. Morgenstern and T.J.B. Boyle, eds. Tree Improvement – Progressing Together Sympos., Truro NS, Aug. 1987. Proc. Part 1, 21st Meet. Can. Tree Improv. Assoc.

Kittredge, J. Jr.; Gevorkiantz, S. R. 1929. Forest possibilities of aspen lands in the Lake States. Minnesota Agricultural Exp. Sta., Minneapolis, Minnestota, Technical Bulletin 60.

Klinka, K.; Feller, M.C.; Scagel, R.K. 1982. Characterization of the most productive ecosystems for the growth of Engelmann spruce (*Picea engelmannii* Parry *ex* Engelm.) in southwestern British Columbia. B.C. Min. For., Victoria BC, Land Manage. Rep. 9. (cité dans Coates et coll. 1994).

Koivisto, P. 1970. Regionality of forest growth in Finland. Commun. Inst. For, Fenn. 71(2):1–76.

Krajina, V.J. 1965. Biogeoclimatic zones and classification of British Columbia. Ecol. Western N. Amer. 1:1–17. (cité dans Coates et coll. 1994).

Krajina, V.J. 1969. Ecology of forest trees in British Columbia. Vol. 2, No. 1 of V.J.; Krajina and R.C. Brooke, eds. Ecology of Western North America. Univ. B.C., Dep. Botany, Vancouver BC, Vol 2. 146 p.

Krajina, V.J.; Klinka, K.; Worrall, J. 1982. Distribution and ecological characteristics of trees and some shrubs of British Columbia. Univ. B.C., Fac. For., Vancouver BC. 131 p.

Krüssmann, G. 1985. Manual of Cultivated Conifers. Timber Press, Portland OR. 361 p.

Kukla, G.J.; Matthews, R.K.; Mitchell, J.M. Jr. 1972. The end of the present interglacial. Quat. Res. 2:261–269.

Kutzbach, J.E. 1981. Monsoon climate of the early Holocene: climate experiment with the earth's orbital parameters for 9000 years ago. Science 214:59–61.

Kutzbach, J.E.; Guetter, P.J. 1986. The influence of changing orbital parameters and surface boundary conditions on the simulated climate of the past 18,000 years. J. Atmos. Sci., (cité par Ritchie et MacDonald 1986)

Lacassagne, M. 1934. Étude morphologique, anatomique et systématique du genre *Picea*. Trav. Lab. Forestier Toulouse t.2 (Ëtudes Dendrol. 3) Art. 1. 292 p.

Lacate, D.S.; Horton, K.W.; Blyth, A.W. 1965. Forest conditions on the Lower Peace River. Can. Dep. For., For. Res. Branch, Ottawa ON, Publ. 1094. 53 p.

Lafond, A. 1954. Les déficiences en potassium et magnésium des plantations de *Pinus strobus*, *Pinus resinosa* et *Picea glauca* de la province de Québec. Assoc. Ing. For. Prov. Québec, Texte des Conf. 34 Assemb. Ann.:65–82.

Lafond, A. 1966. Notes sur l'écologie de quatre conifères du Québec: *Picea mariana, P. glauca, Abies balsamea*, et *Pinus banksiana*. Naturaliste Canadien, Québec 93:823–842.

Lamb, H.H. 1966. The Changing Climate. Methuen, London, U.K. 236 p.

Lamb, H.H. 1977. Climate: Present, Past, and Future. Vol. 2 Climate History and the Future. Methuen, London, UK.

Lamhamedi, M.S.; Chamberland, H.; Bernier, P.Y.; Tremblay, F.M. 2000. Clonal variation in morphology, growth, physiology, anatomy and ultrastructure of container-grown white spruce somatic plants. Tree Physiology 20: 869-880.

Langlet, O. 1962. Ecological variability and taxonomy of forest trees. p. 357–369 *dans* T.T. Kozlowski, ed. Tree Growth, Ronald Press, New York, NY.

La Roi, G.H. 1967. Ecological studies in the boreal spruce–fir forests of the North American taiga. I. Analysis of the vascular flora. Ecol. Monogr. 37:229–253.

La Roi, G.H.; Dugle, J.R. 1968. A systematic and genecological study of *Picea glauca* and *P. engelmannii*, using paper chromatograms of needle extracts. Can. J. Bot. 46(5):649–687.

La Roi, G.H.; Stringer, M.H. 1976. Ecological studies in the boreal spruce–fir forests of the North American taiga. II. Analysis of the bryophyte flora. Can. J. Bot. 54:619–643. [Nienstaedt and Zasada 1990]

Larsen, C.S. 1934. Forest tree breeding. p. 93–113 *dans* Royal Veterinary and Agricultural College Yearbook, Copenhagen, Denmark.

Larsen, J.A. 1965. The vegetation of the Ennadai Lake area, N.W.T.: studies in subarctic and arctic bioclimatology. Ecol. Monogr. 35:37–59.

Larsen, J.A. 1971. Vegetational relationships with air mass frequencies: boreal forest and tundra. Arctic (Montreal) 24(3):177–194.

Larsen, J.A. 1989. The northern forest border in Canada and Alaska: Biotic communities and ecological relationships. Springer-Verlag, New York NY, Appendix C, p. 203–209.

Lassner, M.W.; Orton, T.J. 1983. Detection of somatic variation. p. 207–217 *dans* S.D. Tanksley and T.J. Orton, eds. Isozymes in Plant Genetics and Breeding, Part A. Elsevier Science, Amsterdam, The Netherlands.

Lawrence, G.H.M. 1955. An Introduction to Plant Taxonomy. Macmillan, New York NY. 179 p.

Leathart, P.S. 1967a. Arboricultural meetings, 1966. Quart. J. For. 61(1):64–70.

Leathart. P.S. 1967b. The Tubney arboretum. Quart. J. For. 61(1):73–75.

Lester, D.T., Ying, C.C., and Konishi, J.D. 1990. Genetic control and improvement of planting stock. p. 180–192 *dans* D.P. Lavender, R. Parish, C.M. Johnson, G. Montgomery, A. Vyse, R.A. Willis and D. Winston, eds. Regenerating British Columbia's Forests. Univ. B.C. Press, Vancouver. (cité dans Coates et coll. 1994)

Li, H.L. 1953. Present distribution and habitats of the conifers and taxads. Evolution 7:245–261.

Li, P.; Beaulieu, J.; Corriveau, A.; Bousquet, J. 1993. Genetic variation in juvenile growth and phenology in a white spruce provenance–progeny test. Silvae Genetica 42:52–60.

Li, P.; Beaulieu, J.; Bousquet, J. 1997. Genetic structure and patterns of genetic variation among populations in eastern white spruce (*Picea glauca*). Can. J. For. Res. 27:189–198.

Lichti-Federovich, S. 1970. The pollen stratigraphy of a dated section of Late Pleistocene lake sediment from central Alberta. Can. J. Earth Sci. 7:938–945.

Lichti-Federovich, S. 1973. Palynology of six sections of Late Quaternary sediments from the Old Crow River, Yukon Territory. Can. J. Bot. 51(3):553–564.

Lieffers, V.J.; Stadt, K.J.; Navratil, S. 1996. Age structure and growth and understory white spruce under aspen. Can. J. For. Res. 26(6):1002–1007.

Linhart, Y.B.; Mitton, J.B.; Sturgeon, K.B.; Davis, M.L. 1981. An analysis of genetic architecture in populations of ponderosa pine. p. 53–59 *dans* M.T. Conkle, tech. coord. Proc. Sympos. Isozymes of North American Forest Trees and Forest Insects. USDA, For. Serv., Pacific Southwest For. and Range Exp. Sta., Berkeley CA.

Little, E.L. 1953a. Check list of Native and Naturalized Trees of the United States (including Alaska). USDA, For. Serv., Washington DC, Agric. Handb. 41. 472 p.

Little, E.L. 1953b. A natural hybrid spruce in Alaska. J. For. 51:745–747.

Little, E.L.; Pauley, S.S. 1958. A natural hybrid between black and white spruce in Minnesota. Amer. Midland Nat. 60:202–211.

Liu, K.B. 1990. Holocene paleoecology of the boreal forest and Great Lakes–St. Lawrence forest on northern Ontario. Ecol. Monogr. 60(2):179–212.

Loucks, O.L. 1960. Environmental and phytosociological ordination of a regional forest vegetation. MF? thesis, Univ. New Brunswick, Fredericton, N.B. Abstr *dans* Dissert Abstr. 21(3):438–439. For. Abs. 1961 022-01630.

Loucks, O.L. 1962. A forest classification for the Maritime provinces. p. 86–167 *dans* Proc. Nova Scotia Instit. Sci., Vol. 25(2):1959–1960.

Löve, D. 1970. Subarctic and subalpine: where and what? Arctic and Alpine Res. 2:63–73.

Lundkvist, K. 1979. Allozyme frequency distributions in four Swedish populations of Norway spruce (*Picea abies* K.). I. Estimates of genetic variation within and among populations, genetic linkage and a mating system parameter. Hereditas 90:127–143.

Lutz, H.J. 1956. Ecological effects of forest fires in the interior of Alaska. USDA, For. Serv., Washington DC, Tech. Bull. 1133. 121 p.

Lyons, R.W. 1925. Artificial regeneration of white spruce. For. Chron. 1 (2):9–19.

MacArthur, J.D. 1957. The effects of manure on a white and Norway spruce plantation at Grand'Mère, Quebec. Can. Dep. Northern Affairs National Resour., For. Branch, For. Res. Div., Ottawa ON, Tech. Note 64. 15 p.

MacDonald, G.M. 1982. Late Quaternary paleoenvironments of the Morley Flats and Kananaskis Valley of southwestern Alberta. Can. J. Earth Sci. 19:23–35.

MacDonald, G.M. 1984. Postglacial plant migration and vegetation development in the western Canadian boreal forest. Univ. Toronto, Toronto ON, Ph.D. thesis. (cité dans Ritchie et MacDonald 1986)

MacLean, D.W. 1960. Some aspects of the aspen–birch–spruce–fir type in Ontario. Can. Dep. Northern Affairs National Resources, For. Branch, For. Res. Div., Ottawa ON, Tech. Note 94. 24 p.

Mah, S.; Thomson, A.; Demarchi, D. 1996. An ecological framework for resource management in British Columbia. Environ. Monitor, Assess. 39:119–125.

Maini, J.S. 1966. Phytoecological study of sylvotundra at Small Tree Lake, N.W.T. Arctic 19(3):220–243.

Manabe, S.; Wetherald, R.T. 1975. The effects of doubling the $CO_2$ concentration on the climate and general circulation model. J. Atmos. Sci. 32:3–15.

Manabe, S.; Stouffer, R.J. 1980. Sensitivity of a global climate model to an increase of $CO_2$ concentration in the atmosphere. J. Geophys. Res. 85:5529–5554.

Marchand, P.J.; Chabot, B. 1978. Winter water relations of tree-line plant species on Mt. Washington, New Hampshire. Arctic & Alpine Res. 10:105–116.

Markert, C.L.; Möller, F. 1959. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 45:753. (cité dans Bergmeyer et coll. 1963)

Maycock, P.F. 1956. Composition of an upland conifer community in Ontario. Ecology 37(4):846–848.

Maycock, P.F.; Curtis, J.T. 1960. The phytosociology of boreal conifer–hardwood forests of the Great Lakes region. Ecol. Monogr. 30:1–35.

McElhanney, T.A. 1940. Les Bois du Canada: leurs propriétés et leurs usages. Can. Min. Mines and Resour., Lands, Parks For. Div., Dominion For. Serv., Ottawa ON. 358 p.

McKinnon, F.S. 1938. The relative importance of white spruce in the forest of the upper Fraser Valley. B.C. Min. For. Lands, For. Serv., Victoria BC, Res. Note 5. 4 p. (cité dans Coates et coll. 1994).

McLeod, J.W. 1956. Plantations of the Acadia Forest Experiment Station. Can. Dep. Northern Affairs National Resour., For. Branch, For. Res. Div., Ottawa ON, Tech. Note 31. 25 p.

Mergen, F.J.; Thielges, B.A. 1967. Intraspecific variation in nuclear volume in four conifers. Evolution 21:720–724.

Miksche, J.P. 1968. Quantitative study of intraspecific variation of DNA per cell in *Picea glauca* and *Pinus banksiana*. Can. J. Genet. Cytol. 10:590–600.

Miles, M.K. 1978. Predicting temperature trend in the northern hemisphere to the year 2000. Nature 276:356–359.

Mitchell, J.M. Jr. 1961. Recent secular changes of global temperature. p. 235–250 *dans* R.W. Fairbridge, ed. Solar Variations, Climatic Change, and Related Geophysical Problems. New York Academy Sci. Annals 95.

Mitton, J.B. 1983. Conifers. p. 443–472 *dans* **S.** Tanksley, and T. Orton, eds. Isozyme genetics and breeding. Part B, Elsevier, Dordrecht, The Netherlands.

Mitton, J.B. 1995. Genetics and the physiological ecology of conifers. p. 1–36 *dans* W.K Smith and T.M. Hinckley, eds. Ecophysiology of Coniferous Forests. Academic Press, San Diego CA.

Mitton, J.B.; Andalora, R. 1981. Genetic and morphological relationships between blue spruce, *Picea pungens*, and Engelmann spruce, *Picea engelmannii*, in the Colorado Front Range. Can. J. Bot. 59(11):2088–2094. (cité dans Coates et coll. 1994).

Molberg, J.M. 1964. Common trees and shrubs of North Dakota. 3rd ed. North Dakota State University, Fargo, North Dakota.

Monserud, R.A. 1976. Simulation of forest tree mortality. For. Sci. 22:438–444.

Morgenstern, E.K.; Farrar, J.L. 1964. Introgressive hybridization in red spruce and black spruce. Univ. Toronto, Forestry Fac., Toronto ON, Tech. Rep. 4. 46 p.

Morgenstern, E.K.; Powell, G.R.; Savidge, R.A. 1988. Tree improvement and related studies at the University of New Brunswick 1985–1987. p. 42–45 *dans* E.K. Morgenstern and T.J.B. Boyle, eds. Tree Improvement – Progressing Together Sympos., Truro NS, Aug. 1987. Proc. Part 1, 21st Meet. Can. Tree Improv. Assoc.

Mott, R.J. 1973. Palynological studies in central Saskatchewan: pollen stratigraphy from lake sediment sequences. Geol. Surv. Can., Ottawa ON, Paper 72–49. 18 p. (cité dans Ritchie et MacDonald 1986).

Mott, R.J.; Prest, V.K. 1967. Stratigraphy and palynology of buried organic deposits from Cape Breton, Nova Scotia. Can. J. Earth Sci. 4:709–724.

Munns, E.N. 1938. The distribution of important forest trees of the United States. USDA, For. Serv., Washington DC, Misc. Publ. 287. 176 p.

Murray, A. 1867. Description of a new conifer from Arctic America. J. Bot. 5:253–254.

Murray, G.; Cheliak, W. 1985. Genetics of white spruce, larches and hardwood, Petawawa 1981–82. p. 130–132 *dans* Proc. 19th Meet. Can. Tree Improv. Assoc., Toronto ON, Aug. 1983. (cité dans Ying et Morgenstern 1988).

Murray, G.; Skeates, D.A. 1985. Variation in height of white spruce provenances after 10 and 20 years in five field tests. p.82–89 *dans* E.M. Demeritt, ed. Proc. 29th Northeastern Forest Tree Improvement Conference, Univ. West Virginia, Morgantown WV.

Navratil, S.; Branter, K.; Zasada, J. 1991. Regeneration in the mixedwoods. p. 32–48 *dans* A. Shortreid, ed. Proc. Northern Mixedwood '89: a symposium at Fort St. John, B.C., Sept. 1989. For. Can., Pacific For. Centre, Victoria BC, FRDA Report 164.

Nei, M. 1973. Analysis of gene diversity in subdivided populations. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 70:3321–3323. (cité dans Mitton 1995).

Neiland, B.J.; Viereck, L.A. 1977. Forest types and ecosystems. p. 109–136 *dans* North American Forest Lands at Latitudes North of 60 Degress, Proc. sympos., Univ. Alaska, Fairbanks AK, Sept. 1977.

Newell, R.E.; Weare, B.C. 1976. Factors governing tropospheric mean temperature. Science (Washington DC), 194:1413–1414.

Nichols, H. 1975. The time perspective in northern ecology: palynology and the history of the Canadian boreal forest. In Proceedings of the Circumpolar Conference on Northern Ecology. Ottawa, 15–18 September 1975. National Research Council of Canada. Vol I:157–165.

Nichols, H. 1976. Historical aspects of the northern Canadian tree line. Arctic 29(1):38–47.

Nienstaedt, H. 1957. Silvical characteristics of white spruce (*Picea glauca*). USDA, For. Serv., Lake States For. Exp. Sta., St. Paul MN, Pap. 55. 24 p.

Nienstaedt, H. 1965. White spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss). p. 318–327 *dans* H.A. Fowells, compiler. Silvics of Forest Trees of the United States. USDA, For. Serv., Washington DC, Agric. Handb. 271.

Nienstaedt, H. 1969. White spruce seed source variation and adaptation to 14 planting sites in northeastern United States and Canada. p.183–194 *dans* Proc. Part 2, 11th Meet. Committee For. Tree Breed., Macdonald College, Ste. Anne de Bellevue QC, 1968. (cité dans Ying et Morgenstern 1988).

Nienstaedt, H.; Teich, A. 1972. The genetics of white spruce. USDA, For. Serv., Res. Pap. WO-15. 24 p.

Nienstaedt, H.; Riemenschneider, D.E. 1985. Changes in heritability estimates with age and site in white spruce, *Picea glauca* (Moench) Voss. Silvae Genet. 34(1):34–41. (cité dans Coates et coll. 1994)

Nienstaedt, H.; Zasada, J.C. 1990. *Picea glauca* (Moench) Voss. p. 204–226 *dans* R.M. Burns and B.H Honkala, Tech. Coord. Silvics of North America, Vol. 1, Conifers. USDA, For. Serv., Washington DC, Agric. Handbook 654.

Nisbet, J. 1905. The Forester. Blackwood and Sons, Edinburgh and London, U.K., Vol. 1. 506 p.

Norokorpi, Y. 1986. White spruce regeneration options on fine-textured mineral soils of the boreal mixedwood ecoregion in Alberta. Alberta For. Serv., Refor. Reclam. Branch, Edmonton AB. 125 p.

Ogden, J.G., 3rd. 1966. Forest history of Ohio. I. Radiocarbon dates and pollen stratigraphy of Silver Lake, Logan County, Ohio. Ohio J. Science 66:387–400.

Ogilvie, R.T. 1972. Speciation in the North American spruces and its relation to white spruce. p. 1–7 *dans* R.G. McMinn, ed. White Spruce: the Ecology of a Northern Resource. Proc. Symp., Edmonton AB, June 1971. Can. Dep. Environ., Can. For. Serv., Edmonton AB, Inf. Rep. NOR-X-40.

Ogilvie, R.T.; von Rudolf, E. 1968. Chemosystematic studies in the genus *Picea* (Pinaceae). IV. The introgression of white and Engelmann spruce as found along the Bow River. Can. J. Bot. 46(7):901–908.

Orr, H.K. 1975. Watershed management in the Black Hills: the status of our knowledge. *dans* Leaf, C.F. Watershed management in the Rocky Mountain subalpine zone: the status of our knowledge. USDA, For. Serv., Rocky Mount. For. Range Exp. Sta., Fort Collins CO, Res. Pap. RM-141. 12 p.

Oxford English dictionary 1971. Compact Edition, Clarendon Press, Oxford, U.K. 4116 p.

Paine, L.A. 1960. Studies in forest pathology. XXII. Nutrient deficiencies and climatic factors causing low volume production and active deterioration in white spruce. Can. Dep. Agric., For. Biol. Div., Ottawa ON, Publ. 1067. 29 p.

Parker, W.H.; McLachlan, D.G. 1978. Morphological variation in white and black spruce investigation of natural hybridization between *Picea glauca* and *P. mariana*. Can. J. Bot. 56:2512–2520. (cité dans Coates et coll. 1994).

Pastor, J.; Gardner, R.H.; Dale, V.H.; Post, W.M. 1987. Successional changes in nitrogen availability as a potential factor contributing to spruce declines in boreal North America. Can. J. For. Res. 17(11):1394–1400.

Paterson, D.N. 1958. Some observations of the virgin spruce–fir forest in the British Columbia interior, with thoughts of reforestation in Great Britain. Empire For. Rev. 37(4):399–407.

Payette, S. 1975. The northern limit of the forests on the eastern shore of Hudson Bay New-Quebec Canada. Naturaliste Canadien 102 (3): 317–329.

Payette, S. 1976. Succession ecologique des forêts d'épinette blanche et fluctuations climatiques, Poste-de-la-Baleine, Nouveau-Québec. Can. J. Bot. 54:1394–1402. (cité dans Coates et coll. 1994).

Payette, S. 1980. Eastern forest cover types, Boreal Forest Region: white spruce. p.15 *dans* F.H. Eyre, ed. Forest Cover Types of the United States and Canada. Soc. Amer. Foresters, Washington DC. 148 p.

Payette, S. 1983. The forest tundra and present tree lines of the northern Quebec-Labrador peninsula. p. 3–23 *dans* P. Morisset and S. Payette (eds.). Tree-line ecology: Proceedings of the Northern Quebec Tree-line Conference. Quebec, Canada.

Payette, S.; Filion, L. 1985. White spruce expansion at the tree line and recent climatic change. Can. J. For. Res. 15(1):241–251.

Pelletier, J.R. 1966. Tree breeding in Canada. Commonw. For. Rev. 45(1):9–10.

Peters, V.S. 2003. Keystone processes affect succession in boreal mixedwoods – the relationship between masting in white spruce and fire history. Univ. Alberta, Edmonton AB, Dissertation. (cité dans Peters et coll. 2005)

Peters, V.S.; Macdonald, S.E.; Dale, M.R.T. 2005. The interaction between masting and fire is key to white spruce regeneration. Ecology 86(7):1744–1750.

Peterson, E.B.; Peterson, N.M. 1992. Ecology, management, and use of aspen and balsam poplar in the prairie provinces. For. Can., Edmonton AB, Spec. Rep. 1.

Péwé, T.L. 1947. Permafrost and geomorphology in the lower Yukon River valley. (Abstract) Geol. Soc. Amer. Bull. 58:1256. (cité dans Benninghoff 1952).

Pojar, J. 1985. Ecological classification of lodgepole pine in Canada. pp. 77–88 *dans* D.M. Baumgartner, R.G. Krebill, J.T. Arnott and G.F. Weeman (compilers). Lodgepole pine the species and its management. Symp. Proc. Cooperative Extension, Washington State University, Pullman, WA.

Pojar, J.; Klinka, K.; Meidinger, D.V. 1987. Biogeoclimatic ecosystem classification in British Columbia. For. Ecol. Manage. 22:119–154. (cité dans Coates et coll. 1994).

Pollard, D.F.W. 1987. Forestry and climate change: facing uncertainty. Document présenté à Faculty of Forestry, Univ. Toronto ON, Nov. 1987. p. 39 texte dactylographié.

Pollard, D.F.W.; Ying, C.C. 1979a. Variance in flushing among and within stands of seedling white spruce. Can. J. For. Res. 9(4):517–521.

Pollard, D.F.W.; Ying, C.C. 1979b. Variation in response to declining photoperiod among families and stands of white spruce. Can. J. For. Res. 9(4):443–448.

Porter, C.L. 1967. Taxonomy of Flowering Plants, 2nd ed. Freeman, San Francisco CA. 472 p.

Prentice, I.C.; Sykes, M.T.; Cramer, W. 1991. The possible dynamic response of northern forests to global warming. Global Ecol. and Biogeography Letters 1(6):129–135. [TreeCD 39/95]

Prest, V.K. 1970. Quaternary geology of Canada. p. 676–764 *dans* R.J.E. Douglas, ed. Geology and Economic Minerals of Canada. Can. Dep. Energy, Mines and Resources, Ottawa ON. (cité dans Ritchie et MacDonald 1986).

Purdy, B.G.; Macdonald, S.E.; Dale, M.R.T. 2002. The regeneration niche of white spruce following fire in the mixedwood boreal forest. Silva Fennica 36:289–306.

Rajora, O.P.; Dancik, B.P. 2000. Population genetic variation, structure, and evolution in Engelmann spruce, white spruce, and their natural hybrid complex in Alberta. Can. J. Bot. 78:768–780.

Raup, H.M. 1945a. Forests and gardens along the Alaska Highway. Geogr. Rev. 35(1):22–48.

Raup, H.M. 1945b. Vegetation along the Alaska Highway and the north Pacific Coast. N.Y. Bot. Gard. 46:177–191.

Raup, H.M. 1947. The botany of southwestern Mackenzie. Sargentia No. 6. 275 p., Arnold Arboretum, Jamaica Plan MA.

Raup, H.M.; Argus, G.W. 1982. The Lake Athabaska sand dunes of northern Saskatchewan and Alberta, Canada. 1. The land and vegetation. Nat. Museums Can., Ottawa ON, Botany 12:1–96. (cité dans Ritchie et MacDonald 1986).

Ray, R.G. 1956. Site-types, growth and yield at the Lake Edward Forest Experimental Area Quebec. Can. North. Affairs National Resour., For. Branch, For. Res. Div., Ottawa ON, Tech. Note 27. 53 p.

Recknagel, A.B. 1939. Notes on the Upper Fraser River Valley spruce of British Columbia. J. For. 37(8):656–657.

Rehder, A. 1940. Manual of Cultivated Trees and Shrubs, 2nd ed. Macmillan, New York NY. 996 p.

Remington, C.L. 1968. Suture-zones of hybrid interaction between recently joined biotas. Evolutionary Biol. 2:321–428.

Richards, J.H. 1981. Ecophysiology of a deciduous timberline tree, *Larix lyallii* Parl. Ph.D. thesis, Univ. Alberta, Edmonton AB. 228 p. (cité par Arno 1984)

Riemenschneider, D.; Mohn, C.A. 1975. Chromatographic analysis of an open-pollinated Rosendahl spruce progeny. Can. J. For. Res. 5:414–418. (cité dans Coates et coll. 1994).

Riley, C.G. 1952. Studies in forest pathology. IX. *Fomes igniarius* decay of poplar. Can. J. Bot. 30(6):710–734.

Ritchie, J.C. 1956. The vegetation of northern Manitoba. I. Studies in the southern spruce forest zone. Can. J. Bot. 34(4):523–561.

Ritchie, J.C. 1964. Contributions to the Holocene paleoecology of westcentral Canada. I. The Riding Mountain area. Can. J. Bot. 42:182–196. (cité dans Ritchie et MacDonald 1986).

Ritchie, J.C. 1984a. Past and Present Vegetation of the Far Northwest of Canada. Univ. Toronto Press, Toronto ON. 251 p.

Ritchie, J.C. 1984b. A Holocene pollen record of boreal forest history from the Travaillant Lake area, Lower Mackenzie River Basin. Can. J. Bot. 62:1385–1392.

Ritchie, J.C. 1987. Postglacial Vegetation of Canada. Cambridge Univ. Press, Cambridge, U.K. 178 p.

Ritchie, J.C.; DeVries, B. 1964. Contributions to the Holocene palaeoecology of westcentral Canada. II. A late glacial deposit from the Missouri Coteau. Can. J. Bot. 42:677–692. (cité dans Ritchie et MacDonald 1986).

Ritchie, J.C.; Cwynar, L.C.; Spear, R.W. 1983. Evidence from north-west Canada for an early Holocene Milankovitch thermal maximum. Nature 305(5930):126–128.

Ritchie, J.C.; MacDonald, G.M. 1986. The patterns of post-glacial spread of white spruce. J. Biogeography 13(6):527–540.

Roche, L. 1969. A genecological study of the genus *Picea* in British Columbia. New Phytology 68:505–554. (cité dans Coates et coll. 1994)

Roche, L.; Holst, M.S.; Teich, A.H. 1969. Genetic variation and its exploitation in white and Engelmann spruce. For. Chron. 45:445–448.

Root, T.L.; Hughes, L. 2005. Present and future phenological changes in wild plants and animals. p. 61–69 *dans* T.E. Lovejoy and L. Hannah, eds. Climate Change and Biodiversity, Yale Univ. Press, New Haven CT.

Rothe, A.; Ewald, J.; Hibbs, D.E. 2003. Do admixed broadleaves improve foliar nutrient status of conifer tree crops? For. Ecol. Manage. 172:327–338.

Rowe, J.S. 1955. Factors influencing white spruce reproduction in Manitoba and Saskatchewan. Can. Dep. Northern Affairs and National Resources, For. Branch, For. Res. Div., Ottawa ON, Project MS-135, Silv. Tech. Note 3. 27 p.

Rowe, J.S 1972. Les Régions forestières du Canada. Ministère de l'Environnement, Service canadien des forêts, Ottawa ON, Publication no. 1300F. 172 p.

Sabroe, A.S. 1954. Forestry in Denmark, 3rd ed. Danish Heath Soc., Copenhagen. 118 p.

[SAF] Society of American Foresters. 1954. Forest cover types of North America (exclusive of Mexico). Soc. Amer. For., Washington DC. 67 p.

Sakai, A.; Larcher, W. (eds.) 1987. Frost Survival of Plants. Springer-Verlag, New York NY. 321 p.

Santamour, F.S. 1960. New chromosome counts in *Pinus* and *Picea*. Silvae Genetica 9:87–88.

Santamour, F.S. 1967. Growth and characteristics of some hybrid spruces. Morris Arbor. Bull. 18:18–20.

Sargent, C.S. 1898. The Silva of North America. A description of the trees which grow naturally in North America exclusive of Mexico. Vol. XII. Coniferae. Houghton Mifflin, Riverside Press, Cambridge, Boston MA. 144 p.

Sargent, C.S. 1922. Manual of the Trees of North America, 2nd corrected ed. Houghton and Mifflin, Boston, 510 p., réimprimé en 1961 en 2 volumes, Dover Publications, New York NY, Vol. 1. 910 p.

Sax, K.; Sax, H.J. 1933. Chromosome number and morphology in the conifers. J. Arnold Arbor. 14:356–375.

Schaefer, P.R.; Hanover, J.W. 1986. Taxonomic implications of monoterpene compounds of blue and Engelmann spruces. For. Sci. 32(3):725–734. (cité dans Coates et coll. 1994)

Schlesinger, M.E. 1984. Climate model simulations of $CO_2$-induced climatic change. Adv. Geophys. 26:141–235.

Schopmeyer, C.S. (Tech. Coord.) 1974. Seeds of Woody Plants in the United States. USDA, For. Serv., Washington DC, Agric. Handb. 450. 883 p.

Scoggan, H.J. 1957. Flora of Manitoba. Can. Dep. Northern Affairs and National Resources, Nat. Museum Can., Ottawa ON, Bull. 140. 619 p.

Scott, P.A.; Hansell, R.I.C.; Fayle, D.C.F. 1987. Establishment of white spruce populations and responses to climatic change at the treeline, Churchill, Manitoba, Canada. Arctic Alpine Res. 19(1):45–51.

Selby, P.J. 1842. A history of British forest-trees. Van Voorst, London. 540 p.

Senyk, J.P. 1983. Ecological land classification and evaluation in southern Yukon: an aid in identifying research and management requirements. p. 70–82 *dans* R.W. Wein, R.R. Riewe and I.R. Methven, eds. Resources and Dynamics of the Boreal Zone. Proc. Conference, Aug. 1982, Thunder Bay ON, Association of Canadian Universities for Northern Studies.

Shaw, C.H. 1909. The causes of timberline on mountains: the role of snow. Plant World 12:169–181.

Shilts, W.W.; Aylsworth, J.M.; Kaszycki, C.A.; Klassen, R.A. 1987. Canadian shield. p. 119–161 *dans* Geomorphic Systems of North America. Graf, W.L., ed. Geol. Soc. Amer., Boulder CO, Centennial Special Volume 2.

Shugart, H.H.; Leemans, R.; Bonan, G.B. (eds.) 1992. A Systems Analysis of the Global Boreal Forest. Cambridge Univ. Press, Cambridge, U.K. 565 p.

Siggins, H.W. 1933. Distribution and rate of fall of conifer seeds. J. Agric. Res. 47:119–128.

Sims, R.A.; Kershaw, H.M.; Wickware, G.M. 1990. The autecology of major tree species in the North Central Region of Ontario. Canada/Ont. FRDA, Sault Ste. Marie/Thunder Bay ON, COFRDA Report 3302/NWOFTDU Tech. Rep. 48. 126 p.

Skeates, D.A.; Irving, D.E. 1988. Nursery indications of white spruce provenance variability in northwestern Ontario. Ont. Min. Nat. Resour., Ont. Tree Improv. For. Biomass Instit., Maple ON, For. Res. Rep. 122. 13 p.

Slater, D.S. 1985. Pollen analysis of postglacial sediments from Eildun Lake District of Mackenzie, N.W.T., Canada. Can. J. Earth Sci. 22:663–674.

Smith, D.M. 1980. The forests of the United States. p. 1–23 *dans* J.W. Barrett, ed. Regional Silviculture of the United States, 2nd ed. Wiley-Interscience, New York NY.

Smith, F.W. 1987. Silvicultural research in coniferous subalpine forests of the central Rocky Mountains. p. 15–20 *dans* C.A. Troendle, M.R. Kaufmann, R.H. Hamre R.P. Winokur (Tech. Coordinators). Management of Subalpine Forests: Building on 50 years of Research. USDA, For. Serv., Rocky Mount. For. Range Exp. Sta., Gen. Tech. Rep. RM-149. 253 p. (cité dans Coates et coll. 1994).

Solomon, A.M.; West, D.C.; Solomon, J.A. 1981. Simulating the role of climate change and species imiigration in forest succession. p. 154–178 *dans* D.C. West, H.H. Shugart and D.B. Botkin, eds. Forest Succession: Concepts and Application. Springer-Verlag, New York NY.

Soulé, M. 1973. The epistasis cycle: a theory of marginal populations. Annu. Rev. Ecol. Syst. 4:165–181.

Sowell, J.B.; McNulty, S.P.; Schilling, B.K. 1996. The role of stem recharge in reducing the winter desiccation of *Picea engelmannii* (Pinaceae) needles at alpine timberline. Amer. J. Bot. 83:1351–1355.

Spurr, S.H.; Barnes, B.V. 1980. Forest ecology, 3rd ed. Wiley, New York NY. 687 p.

Stebbins, C.L. 1950. Variation and Evolution in Plants. Columbia Univ. Press, New York NY. 643 p.

Stefansson, E. 1957. Førsøk med olika barrtrad vid Avardo och Murasen I Frostviken. [Essais avec différents conifères Avardo et Murasen dans Frostviken]. Norrlands SkogsForb. Tidskr. 1957(2):129–271.

Steneker, G.A. 1967. Growth of white spruce following release from trembling aspen. Can. Dep. For. Rural Devel., For. Branch, Ottawa ON, Publ. 1183. 16 p.

Step, E. 1940. Wayside and Woodland Trees: A Guide to the British Sylva. Warne, London, U.K. 186 p.

Stiell, W.M. 1976. White spruce: artificial regeneration in Canada. Dep. Environ., Can. For. Serv., Ottawa ON, Inf. Rep. FMR-X-85. 275 p.

Stoeckeler, J.H. 1938. Soil adaptability of white spruce. J. For. 36:1145–1147.

Streets, R.J. 1962. Exotic Forest Trees in the British Commonwealth. Clarendon Press, Oxford, U.K. 765 p.

Sutton, B.C.S.; Flanagan, D.J.; El-Kassaby, Y.A. 1991. A simple and rapid method for species determination of spruce seedlots using restriction fragment length polymorphism. Silva Gen. 40:119-123.

Sutton, R.F. 1968. Ecology of young white spruce (*Picea glauca* [Moench] Voss). Ph.D. thesis, Cornell Univ., Ithaca NY, Univ. Microfilms, Ann Arbor, Michigan MI, 68–11645. 500 p.

Sutton, R.F. 1969. Silvics of white spruce (*Picea glauca* [Moench] Voss). Can. Dep. Fish. For., For. Branch, Ottawa ON, Publ. 1250. 57 p. (cité dans Coates et coll. 1994).

Swan, H.S.D. 1960. The mineral nutrition of Canadian pulpwood species. I. The influence of nitrogen, phosphorus, potassium and magnesium deficiencies on the growth and development of white spruce, black spruce, jack pine and western hemlock seedlings grown in a controlled environment. Pulp Paper Res. Instit. Can., Montreal QC, Woodlands Res. Index No. 116, Tech. Rep. 168. 66 p.

Swan, H.S.D. 1971. Relationships between nutrient supply, growth and nutrient concentrations in the foliage of white and red spruce. Pulp Pap. Res. Inst. Can., Woodlands Pap. WR/34. 27 p.

Taylor, T.M.C. 1959. The taxonomic relationship between *Picea glauca* (Moench) Voss and *P. engelmannii* Parry. Madrono 15(4):111–115. (cité dans Coates et coll. 1994).

Tebbetts, R.P. 1981. Early results of an Ottawa valley white spruce progeny test planted in Maine. p. 140–146 *dans* Proc. 2nd Northcentral Tree Improv. Conf., Madison WI. Univ. Wisconsin, Madison WI.

Teich, A.H. 1969. Genetic improvement of white spruce by provenance and individual tree selection. Petawawa For. Exp. Sta., Chalk River ON, unpub. Manuscript. (cité dans : Roche et coll. 1969)

Teich, A.H. 1970. Research on the genetic basis of white spruce improvement: Petawawa 1968-1970. p. 95-99 *dans* 12th Meet. Comm. For. Tree Breed. Can. Quebec QC.

Teich, A.H. 1973. Predicting potential increase in volume growth by progeny testing white spruce plus trees. Can. Dep. Environ., Can. For. Serv., Ottawa ON, Bi-mo. Res. Notes 29(4):27–28.

Teich, A.H.; Holst, M.J. 1974. White spruce limestone ecotypes. For. Chron. 50 (3):110–111.

Teich, A.H., Skeates, D.A.; Morgenstern, E.K. 1975. Performance of white spruce provenances in Ontario. Ont. Min. Nat. Resour./Can. For. Serv., Joint Rep. No. 1. 8 p.

Thaarup, P. 1945. Bastarden Sitkagran x Hvidgran. Dansk Skovforen. Tidsskr. 30:381–384.

Thorpe, J.P. 1986. An analysis of stand composition in relation to site in an area of spruce–fir–northern hardwoods in Maine. Thesis, Yale Univ. Sch. For., New Haven CT, 245 p. Abstr. Diss. Abstr. Internat., B, Sci. Engineer. 1987, 47(9):3603-B.

Tigerstedt, P.M.A. 1973. Studies on isozyme variation in marginal and central populations of *Picea abies*. Hereditas 75:47–60.

Timoney, K.P.; La Roi, G.H.; Zoltai, S.C.; Robinson, A.L. 1992. The high subactic forest–tundra of northwestern Canada: position, width, and vegetation gradients in relation to climate. Arctic 45:1–9.

Tobolski, J.J.; Conkle, M.T. 1977. Enzyme identification of Austrian × Japanese red pine hybrids in seed from mixed pollen from controlled crosses. p. 35–41 *dans* Proc. 10th Central States For. Tree Improv. Conf.

Tranquillini, W. 1979. Physiological Ecology of the Alpine Timberline: tree existence at high altitudes with special reference to the European Alps. Springer-Verlag, New York NY. 137 p. (cité dans Coates et coll. 1994).

Tremblay, M.; Simon, J.P. 1989. Genetic structure of marginal populations of white spruce (*Picea glauca*) at its northern limit of distribution in Nouveau-Quebec. Can. J. For. Res. 19(11):1371–1379.

Troup, H.S. 1932. Exotic Forest Trees in the British Empire. Clarendon Press, Oxford, U.K. 268 p.

Tsay, R.C.; Taylor, I.E.P. 1978. Isoenzyme complexes as indicators of genetic diversity in white spruce, *Picea glauca*, in southern Ontario and the Yukon Territory. Formic, glutamic, and lactic dehydrogenases and cationic peroxidases. Can. J. Bot. 56:80–90.

Tubbs, C.H. 1976. Effect of sugar maple root exudate on seedlings of northern conifer species. USDA, For. Serv., Res. Note NC-213. 2 p.

Tyrrell, J.B. 1897. Geol. Surv. Can., Ottawa ON, Ann. Rep. 1896, Vol. 9. (cité dans Bryson et coll. 1965, original non vu)

Ugolini, F.C.; Reanier, R.E.; Ray, G.H.; Hedges, J. 1981. Pedological, isotopic, and geochemical investigations of the soils at the boreal alpine tundra transition in northern Alaska. Soil Sci. 131:359–374.

USDA Forest Service. 1938. White spruce on alkaline soils. USDA, For. Serv., Lake States For. Exp. Sta., St. Paul MN, Tech. Note 134. 1 p.

Vabre, A. 1954. L'hybride *Tsugo-Picea Hookeriana* et ses parents étude des plantules. Bull. Soc. d'Histoire Naturelle de Toulouse T.89 Tome 1 Vol. V, Article XV. 8 p.

van Campo-Duplan, M.; Gaussen, H. 1950. Sur quatre hybrides de genres chez les Abietinées. Soc. d'Histoire Naturelle de Toulouse, Bull. 84:95–109.

Van Cleve, K.; Viereck, L.A. 1981. Forest succession in relation to nutrient cycling in the boreal forest of Alaska. p. 185–211 *dans* D.C. West, H.H. Shugart and D.B. Botkin, eds. Forest Succession: Concepts and Application. Springer-Verlag, New York NY.

Van Cleve, K.; Dyrness, R.; Viereck, L. 1980. Nutrient cycling in interior Alaska flood plains. p. 11–18 *dans* M. Murray and R.M. Van Veldhuizen, eds. Proc. Workshop, Fairbanks, Alaska, Nov. 1979. USDA, For. Serv., Pacific Northwest For. Exp. Sta., Portland OR, Gen. Tech. Rep., PNW-107. 52 p.

Van Cleve, K.; Chapin, F.S.; Flanagan, P.W.; Viereck, L.A.; Dyrness, C.T. (eds.). 1986. Forest Ecosystems in the Alaskan Taiga. Springer-Verlag, New York NY. 230 p.

Van Cleve, K.; Yarie, J. 1986. Interaction of temperature, moisture, and soil chemistry in controlling nutrient cycling and ecosystem development in the taiga of Alaska. p. 160–189 *dans* K. Van Cleve, F.S. Chapin, P.W. Flanagan, L.A. Viereck and C.T. Dyrness. eds. 1986. Forest Ecosystems in the Alaskan Taiga. Springer-Verlag, New York NY.

Van der Linde, J. 1962. Trees outside the forest. p. 141–208 *dans* Forest Influences, United Nations, FAO, For. For. Prod. Studies, No. 15.

van Gelderen, D.M.; van Hoey Smith, J.R.P. 1986. Conifers. Royal Boskoop Horticultural Society/Timber Press, Portland OR. 375 p.

Viereck, E.G. 1987. Alaska's wilderness medicines – healthful plants of the North. Alaska Publishing, Edmonds, Washington WA. 107 p. [Nienstaedt et Zasada 1990]

Viereck, L.A. 1970a. Forest succession and soil development adjacent to the Chena River in interior Alaska. Arctic Alp. Res. 2(1):1–26.

Viereck, L.A. 1970b. Soil temperatures in river bottom stands in interior Alaska. p. 223–233 *dans* Proc. Ecology of the Subarctic Regions, July–Aug. 1966, Helsinki, Finland, UNESCO. [Nienstaedt et Zasada 1990]

Viereck, L.A. 1973. Wildfire in the taiga of Alaska. Quaternary Res. 3:465–495.

Viereck, L.A. 1975. Forest ecology of the Alaska taiga. Circumpolar Conference on Northern Ecology, Sept. 1975, Ottawa ON. National Res. Council, Ottawa ON, Proc. I:1–22. [Youngblood 1993]

Viereck, L.A. 1979. Characteristics of treeline plant communities in Alaska. Holarctic Ecol. 2:228–238.

Viereck, L.A. 1980. Western forest cover types, northern interior (boreal): Black spruce–White spruce. p.84 *dans* F.H. Eyre, ed. Forest Cover Types of the United States and Canada. Soc. Amer. Foresters, Washington DC.

Viereck, L.A.; Dyrness, C.T.; Van Cleve, K.; Foote, M.J. 1983. Vegetation, soils, and forest productivity in selected forest types in interior Alaska. Can. J. For. Res. 13(5):703–720.

Viereck, L.A.; Van Cleve, K.; Dyrness, C.T. 1986. Forest ecosystem distribution in the taiga environment. p.22–43 *dans* Forest Ecosystems in the Alaskan Taiga. K.; Van Cleve, F.S. Chapin, P.W. Flanagan, L.A. Viereck and C.T. Dyrness, eds. Springer-Verlag, New York NY.

Vilks, G.; Mudie, P.J. 1983. Evidence for postglacial paleoceanographic and paleoclimatic changes in Lake Melville, Labrador, Canada. Arctic and Alpine Res. 15(3):307–319.

von Rudloff, E.; Holst, M.J. 1968. Chemosystematic studies in the genus *Picea* (Pinaceae). III. The leaf oil of a *Picea glauca* x *mariana* hybrid (Rosendahl spruce). Can. J. Bot. 46(1):1–4.

Wakeley, P.C. 1959. *dans* Proceedings of forest genetics short course. North Carolina State Univ., Raleigh NC. Unpubl. Mimeo. (cité dans Zobel et Talbert 1984).

Waldron, R.M. 1966. Factors affecting natural white spruce regeneration on prepared seedbeds at the Riding Mountain Forest Experimental Area, Manitoba. Can. Dep. For. Rural Devel., For. Branch, Ottawa ON, Deptl. Publ. 1169. 41 p.

Warming, E. 1904. A Handbook of Systematic Botany. Potter, M.C. (traduction, ed.), Allen and Unwin, London, UK. 620 p.

Warrick, R.A.; Gifford, R.M.; Parry, M.L. 1986. CO, climatic change and agriculture. - In: B. Bolin, R. Dods, J. Jiger and R.A. Warrick, eds. The greenhouse effect climatic change and ecosystems. SCOPE 29, New York, pp. 393-473.

Watts, W.A. 1983. Vegetational history of the eastern United States 25 000 to 10 000 years ago. p. 294–310 *dans* S.C. Porter, ed. Late Quaternary Environments of the United States. Vol. 1. The Late Pleistocene. Univ. Minnesota Press, Minneapolis MN.

Watts, W.A.; Wright, H.E. 1966. Late-Wisconsin pollen and seed analysis from the Nebraska sandhills. Ecology 47:202–210.

Webster, F.B.; Roberts, D.R.; McInnis, S.M.; Sutton, B.C.S. 1990. Propagation of interior spruce by somatic embryogenesis. Can. J. For. Res. 20(11):1759–1765.

Welch, H.J. 1991. The Conifer Manual, Volume 1. Kluwer Academic, Dordrecht, The Netherlands. 436 p.

Wentzel, K.F. 1961. Weisstannen im nördlichsten Arboretum der Welt. Allg. Forstzetschr. 16(49):707–708.

Westveld. R.H. 1949. Applied Silviculture in the United States, 2nd ed. Wiley and Sons, New York NY. 590 p.

Whittaker, R.H. 1962. Classification of natural communities. Bot. Rev. 28:1–239.

Wiken, E. 1973. Terrestrial ecozones of Canada. Lands Division, Environ. Can., Ottawa, Ontario. Ecological Land Classification Series No 19. 26 p.

Wiken, E.B. 1986. Terrestrial EcoZones of Canada. Ecological Land Classification Series No. 19. Lands Directorate, Environ. Can. 26 p. and map.

Wilde, S.A. 1966. Soil standards for planting Wisconsin conifers. J. For. 64(6):389–391.

Wilde, S.A.; Krause, H.H. 1960. Soil–forest types of the Yukon and Tanana Valleys in subarctic Alaska. J. Soil Sci. 11:266–274.

Wilde, S.A.; Wilson, F.G.; White, D.P. 1949. Soils of Wisconsin in relation to silviculture. Wisconsin Conserv. Dep., Madison WI, Publ. 525–49. 171 p.

Wilde, S.A.; Voigt, G.K.; Pierce, R.S. 1954. The relationship of soils and forest growth in the Algoma district of Ontario, Canada. J. Soil Sci. 5:22–38.

Wilkinson, R.C.; Hanover, J.W.; Wright, J.W.; Flake, R.H. 1971. Genetic variation in monoterpene composition of white spruce (*Picea glauca* [Moench] Voss). For. Sci. 17(1):83–90.

Wilson, L.R.; Webster, R.M. 1942. Microfossil studies of three northcentral Wisconsin bogs. Trans. Wisconsin Acad. Sci. Arts Lett. 34:177–193. Biol Abstr. 17:19575.

Wilton, R.F. 1964. The forests of Labrador. Can. Dep. For., For. Res. Branch, Ottawa ON, Publ. 1066. 72 p.

Wilton, W.C. 1959. Forest types of the Grand Lake and northwestern Lake Melville areas of Labrador. Can. Dep. Northern Affairs and National Resources, For. Branch, For. Res. Div., Ottawa ON, Tech. Note 83. 30 p.

Winget, C.H. 1987. Forest management strategies to address climatic change. Paper presented at 1st N. Amer. Conf. on Preparing for Climate Change: A Cooperative Approach, Washington DC. 10 p. typescript.

Winton, L.L. 1964. External needle morphology of diploid and polyploid juvenile white and black spruce. Univ. Minnesota, School For., Minneapolis MN, Minnesota For. Note 145. 2 p.

Wolfe, J.A.; E.B. Leopold. 1967. Neogene and Early Quaternary Vegetation of Northwestern North America and Northeastern Asia, p. 193–206. *dans* The Bering Land Bridge, D.M. Hopkins,ed. Stanford Univ. Press, Stanford, California.

Woods, J. 1988. Nursery trials of Sitka–interior spruce hybrids. For. Can./B.C. Min. For., Victoria BC, FRDA Memo 059.

Wright, H.E. 1971. Late Quaternary vegetational history of North America. p. 425–464 *dans* K.K. Turekian, eEd. The Late Cenozoic Glacial Ages. Yale Univ. Press, New Haven CT.

Wright, H.E. 1981. Vegetation history east of the Rocky Mountains 18 000 years ago. Quat. Res. 15:113–125.

Wright, J.W. 1955. Species crossability in spruce in relation to distribution and taxonomy. For. Sci. 1(4):319–349.

Yao, X.; Titus, S.J.; MacDonald, S.E. 2001. A generalized logistic model of individual tree mortality for aspen, white spruce, and lodgepole pine in Alberta mixedwood forests. Can. J. For. Res. 31:283–291.

Yarie, J. 1983. Environmental and successional relationships of the forest communities of the Porcupine River drainage, interior Alaska. Can. J. For. Res. 13(5):721–728.

Yeatman, C.W. 1990. Forty years of tree improvement – Where do we stand? p. 1–17 *dans* F.C. Yeh, J.L. Klein and S. Magnussen, eds. Picking the Winners Sympos., Edmonton AB, Aug. 1989. Proc. 22nd Meet. Can. Tree Improv. Assoc., Part 2.

Yeh, F.C.; Arnott, J.T. 1986. Electrophoretic and morphological differentiation of *Picea sitchensis, Picea glauca,* and their hybrids. Can. J. For. Res. 16(4):791–798.

Yeh, F.; Layton, C. 1979. The organization of genetic variability in central and marginal populations of lodgepole pine *Pinus contorta*. Can. J. Genet. Cytol. 21:487–503.

Yeh, F.C.; El-Kassaby, Y.A. 1980. Enzyme variation in natural populations of Sitka spruce (*Picea sitchensis*). 1. Genetic variation patterns among trees from 10 IUFRO provenances. Can. J. For. Res. 10:415–422.

Youngblood, A.; Max, T.A. 1992. Dispersal of white spruce seed on Willow Island in interior Alaska. USDA, For. Serv., Pacific NW Res. Sta., Portland OR, Res. Pap. PNW-RP-443, 17 p.

Ying, C.C. 1980. White spruce genetics, Petawawa 1977–78. p. 163–168 *dans* Proc. 17th Meet, Can. Tree Improv. Assoc., Gander NL, Aug. 1979.

Ying, C.C.; Morgenstern, E.K. 1988. The status of provenance research in Canada. p. 1–19 *dans* E.K. Morgenstern and T.J.B. Boyle, eds. Tree Improvement – Progressing Together Sympos., Truro NS, Aug. 1987, 21st Meet. Can. Tree Improv. Assoc., Proc. Part 2.

Yu, Z.; Wright, H.E. 2001. Response of interior North America to abrupt climate oscillations in the North Atlantic region during the last deglaciation. Earth-Sci. Rev. 52:333–369.

Zasada, J.C. 1980. Some considerations in the natural regeneration of white spruce in interior Alaska. p. 25–29 *dans* **M.** Murray, and R.M. Van Veldhuizen, eds. Forest Regeneration at High Latitudes. Proc. Workshop, Fairbanks AK, Nov. 1979. USDA, For. Serv., Pacific Northwest For. Exp. Sta., Portland OR, Gen. Tech. Rep., PNW-107. 52 p.

Zasada, J.C.; Gregory, R.A. 1969. Regeneration of white spruce (*Picea glauca* [Moench] Voss) with reference to interior Alaska: a literature review. USDA, For. Serv., Pacific Northwest For. Range Exp. Sta., Portland OR, Res. Pap. PNW-79. 37 p.

Zasada, J.C.; Van Cleve, K.; Werner, R.A.; McQueen, J.A.; Nyland, E. 1977. Forest biology and management in high-latitude North American forests. p. 137–195 *dans* Proc. North American Forest Lands at Latitudes North of 60 degrees. Sympos., Univ. Alaska, Fairbanks AK, Sept. 19–22, 1977.

Zobel, B.; Talbert, J. 1984. Applied Forest Tree Improvement. Wiley & Sons, New York NY. 505 p.

Zoltai, S.C. 1975. Southern limit of coniferous trees on the Canadian prairies. Can. Dep. Environ., Can. For. Serv., Edmonton AB, Inf. Rep., NOR-X-128. 12.

## ANNEXE

| Nom scientifique dans le rapport[1] | Nom commun[1] | Nom anglais commun[1] | Nom scientifique mis à jour[2] | Nom anglais mis à jour[2] |
|---|---|---|---|---|
| *Abies alba* Mill. | sapin blanc | European silver fir | *A. alba* | silver firs |
| *Abies amabilis* Dougl. ex J. Forbes | sapin gracieux | Pacific silver fir | *Abies amabilis* | silver firs |
| *Abies balsamea* (L.) Mill. | sapin baumier | balsam fir | *Abies balsamea* [L.] | balsam fir |
| *Abies excelsa* Lam. | - | - | *Abies excelsa* | - |
| *Abies grandis* (Douglas ex D. Don) Lindley | sapin grandissime | grand fir | *Abies grandis* | grand fir |
| *Abies lasiocarpa* (Hook.) Nutt. | sapin subalpin | subalpine fir | *Abies lasiocarpa* (Hook.) Nutt. | alpine fir |
| *Abies* Mill. | sapin | fir | *Abies* | - |
| *Acer glabrum* var. *douglasii* (Hook.) Dippel | érable nain | Douglas maple | *Acer glabrum* Torr. var. *douglasii* | Douglas maple |
| *Acer* L. | érable | maple | *Acer* | - |
| *Acer rubrum* L. | érable rouge | red maple | *Acer rubrum* L. | red maple |
| *Acer saccharum* Marsh. | érable à sucre | sugar maple | *Acer saccharum* Marsh. | sugar maple |
| *Acer spicatum* Lamarck | érable à épis | mountain maple | *Acer spicatum* | - |
| *Actaea rubra* (Aiton) Willdenow | actée rouge | red baneberry | *Actaea rubra* | - |
| *Alnus alnobetula* ssp. *crispa* (Aiton) Raus | aulne crispé | American green alder | *Alnus crispa* | green alder |
| *Alnus incana* (L.) Moench | aulne blanc | grey alder | *Alnus incana* | - |
| *Alnus incana* ssp. *tenuifolia* (Nutt.) Breitung | aulne à feuilles minces | mountain alder | *Alnus tenuifolia* | - |
| *Alnus* Mill. | aulne | alder | *Alnus* | - |
| *Amelanchier alnifolia* (Nuttall) Nuttall ex M. Roemer | amélanchier à feuilles d'aulne | saskatoon | *Amelanchier alnifolia* | - |
| *Amelanchier arborea* (F. Michaux) Fernald | amélanchier arborescent | downy serviceberry | - | downy serviceberry |
| *Aralia nudicaulis* L. | aralie à tige nue | wild sarsaparilla | *Aralia nudicaulis* | - |
| *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Sprengel | raisin d'ours | common bearberry | *Arctostaphylos uva-ursi* | common bearberry |
| *Arctous rubra* (Rehder & E.H. Wilson) Nakai | busserole rouge | red bearberry | - | red-fruit bearberry |
| *Arnica cordifolia* Hooker | arnica à feuilles cordées | European silver fir | *A. alba* | silver firs |

| Nom scientifique dans le rapport[1] | Nom commun[1] | Nom anglais commun[1] | Nom scientifique mis à jour[2] | Nom anglais mis à jour[2] |
|---|---|---|---|---|
| *Athyrium filix-femina* (L.) Roth ex Mertens | athyrie fougère-femelle | common lady fern | *Athyrium filix-femina* | - |
| *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr. | aulacomnie des marais | ribbed bog moss | *Aulacomnium palustre* | - |
| *Barbilophozia* Loeske spp. | barbille | pawwort | *Barbilophozia* spp. | - |
| *Betula alleghaniensis* (Britt.) | bouleau jaune | yellow birch | *Betula alleghaniensis* | yellow birch |
| *Betula glandulosa* Michaux | bouleau glanduleux | glandular birch | *Betula glandulosa* | Resin birch |
| *Betula lenta* L. | bouleau flexible | cherry birch | - | sweet birch |
| *Betula nana* L. | bouleau nain | dwarf birch | *Betula nana* | dwarf birch |
| *Betula neoalaskana* Sarg. | bouleau d'Alaska | Alaska paper birch | *B. neoalaskana* | - |
| *Betula papyrifera* Marsh. | bouleau à papier | paper birch | *Betula papyrifera* Marsh. | paper birch |
| *Betula populifolia* Marsh. | bouleau gris | grey birch | *Betula populifolia* | gray birch |
| *Blepharostoma trichophyllum* (L.) Dum. | ciliaire doigts-de-fée | hairy threadwort | *Blepharostoma trichophyllum* | - |
| *Calamagrostis canadensis* (Michaux) Palisot de Beauvois | calamagrostide du Canada | bluejoint reedgrass | *Calamagrostis canadensis* | bluejoint grass |
| *Calamagrostis rubescens* Buckley | calamagrostide rouge | pine reedgrass | *Calamagrostis rubescens* | - |
| *Capnoides sempervirens* (L.) Borkhausen | corydale toujours verte | pink corydalis | *Corydalis sempervirens* | - |
| *Carex* L. spp. | carex | sedge | *Carex* spp. | sedge species |
| *Carpinus caroliniana* Walt. | charme de Caroline | blue-beech | - | blue-beech |
| *Carya* Nuttall | | | *Carya* | |
| *Carya cordiformis* (Wangenh.) K. Koch | caryer cordiforme | bitternut hickory | *Carya cordiformis* | bitternut hickory |
| *Cassiope mertensiana* (Bong.) G. Don | cassiope de Mertens | white mountain heather | *Cassiope mertensiana* | - |
| *Cassiope tetragona* (L.) D. Don | cassiope tétragone | four-angled mountain heather | *Cassiope tetragona* | - |
| *Castilleja miniata* Dougl. Ex Hooker var. *miniata* | castilléjie rougeâtre | great red paintbrush | *Castelleja miniata* | - |
| *Cathaya* Chun & Kuang | - | - | *Cathaya* | - |
| *Cedrus* Trew | cèdre | cedar | *Cedrus* | - |
| *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. | cératodon pourpre | fire moss | *Cedrus* | - |
| *Cetraria islandica* (L.) Ach. | cétraire d'Islande | true Iceland lichen | *Ceratodon purpureus* | *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. |

| **Nom scientifique dans le rapport[1]** | **Nom commun[1]** | **Nom anglais commun[1]** | **Nom scientifique mis à jour[2]** | **Nom anglais mis à jour[2]** |
|---|---|---|---|---|
| *Chamaecyparis thyoides* (L.) B.S.P. | cèdre blanc de l'Atlantique | Atlantic white-cedar | *Cetraria islandica* | - |
| *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scopoli | épilobe à feuilles étroites | fireweed | *Chamaecyparis thyoides* | white-cedar |
| *Circaea alpina* L. | circée alpine | small enchanter's nightshade | *Epilobium angustifolium* | fireweed |
| *Cladina arbuscula* ssp. *arbuscula* (Wallr.) Hale & W.L. Culb. | - | - | *Circaea alpina* | - |
| *Cladonia gracilis* (L.) Willd. | cladonie grêle | smooth soldiers lichen | *C. sylvatica* | - |
| *Cladonia rangiferina* (L.) F.H. Wigg. | cladine rangifère | grey reindeer lichen | *C. gracilis* | - |
| *Cladonia* spp. | - | - | *Cladonia rangiferina* | - |
| *Cladonia stellaris* (Opiz) Pouzar & Vezda | cladonie étoilée | star-tipped reindeer lichen | *Cladonia* spp. | - |
| - | - | - | *Cladonia stellaris* (Opiz) Pouzar & Vezda | - |
| *Clintonia borealis* (Aiton) Rafinesque | clintonie boréale | yellow clintonia | *C. alpestris* | - |
| *Clintonia uniflora* (Menzies ex Schultes) Kunth | clintonie uniflore | single-flowered clintonia | *Clintonia borealis* | - |
| *Cornus canadensis* L. | quatre-temps | bunchberry | *Clintonia uniflora* | - |
| *Cornus sericea* L. | cornouiller hart-rouge | red-osier dogwood | - | bunchberry |
| *Corylus cornuta* Marsh. | noisetier à long bec | beaked hazlenut | *Cornus stolonifera* | red-osier dogwood |
| *Dasiphora fruticosa* (L.) Rydberg | potentille frutescente | shrubby cinquefoil | *Corylus cornuta* | - |
| *Dicranum fuscescens* Turn. | dicrane commun | curly heron's-bill moss | *Potentilla fruticosa* | - |
| *Dicranum* Hedw. spp. | espèces de dicranes | broom mosses | *Dicranum fuscescens* | - |
| *Diervilla lonicera* Miller | dièreville chèvrefeuille | northern bush-honeysuckle | *Dicranum* Hedw. spp. | - |
| *Dryas* L. | dryade | mountain avens | *Diervilla lonicera* | - |
| *Dryopteris expansa* (C. Presl.) Fraser-Jenkins & Jermy | dryoptère dressée | spreading wood fern | *Dryas* | avens |
| *Empetrum* L. spp. | camarine | crowberry | *Dryopteris assimilis* | - |
| *Empetrum nigrum* L. | camarine noire | black crowberry | *Empetrum nigrum* | black crowberry |
| *Epigaea repens* L. | épigée rampante | trailing arbutus | *Epigaea repens* | - |
| *Equisetum arvense* L. | prêle des champs | field horsetail | *Equisetum arvense* | - |
| *Equisetum hyemale* L. | prêle d'hiver | common scouring-rush | *Equisetum hiemale* | - |
| *Equisetum* L. spp. | prêle | horsetail | - | horsetail |

| **Nom scientifique dans le rapport[1]** | **Nom commun[1]** | **Nom anglais commun[1]** | **Nom scientifique mis à jour[2]** | **Nom anglais mis à jour[2]** |
|---|---|---|---|---|
| *Equisetum pratense* Ehrhart | prêle des prés | meadow horsetail | *Equisetum pratense* | - |
| *Erigeron peregrinus* (Banks ex Pursh) Greene | vergerette voyageuse | wandering fleabane | *Erigeron peregrinus* | - |
| *Eurybia macrophylla* (L.) Cassini | aster à grandes feuilles | large-leaved aster | *Aster macrophyllum* | - |
| *Fagus* L. | hêtre | beech | *Fagus* | - |
| *Fagus sylvatica* L | hêtre commun | European beech | - | European beech |
| *Festuca altaica* Trinius | fétuque de l'Altaï | northern rough fescue | *Festuca altaica* | - |
| *Fragaria virginiana* Miller | fraisier des champs | Virginia strawberry | *Fragaria virginiana* | - |
| *Fraxinus* L. | frêne | ash | | ash |
| *Fraxinus americana* L. | frêne blanc | white ash | *Fraxinus americana* L. | white ash |
| *Fraxinus nigra* Marsh. | frêne noir | black ash | *Fraxinus nigra* | black ash |
| *Fraxinus pennsylvanica* Marsh. | frêne rouge | red ash | *Fraxinus pennsylvanica* | red ash |
| *Galium* L. spp. | gaillet | bedstraw | *Galium* spp. | - |
| *Gaultheria hispidula* (L.) Muhlenberg ex Bigelow | petit thé | creeping snowberry | *Gaultheria hispidula* | - |
| *Gaylussacia* Kunth spp. | gaylussaquier | huckleberry | *Gaylussacia* spp. | huckleberry |
| *Geocaulon lividum* (Richardson) Fernald | comandre livide | northern comandra | - | northern comandra |
| *Geranium bicknellii* Britton | géranium de Bicknell | Bicknell's geranium | *Geranium bicknellii* | - |
| *Goodyera repens* (L.) R. Brown | goodyérie rampante | dwarf rattlesnake-plantain | *Goodyera repens* | dwarf rattlesnake-plantain |
| *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newman | gymnocarpe fougère-du-chêne | common oak fern | *Gymnocarpium dryopteris* | - |
| *Hedysarum americanum* (Michaux ex Pursh) Britton | sainfoin alpin | alpine hedysarum | *Hedysarum alpinum* | - |
| *Hylocomium splendens* (Hedw.) B.S.G. | hylocomie brillante | stairstep moss | *Hylocomium splendens* (Hedw.) B.S.G. | - |
| *Juglans cinerea* L. | noyer cendré | butternut | *Juglans cinerea* L. | butternut |
| *Juniperus communis* L. | génévrier commun | common juniper | *Juniperus communis* | - |
| *Keteleeria* Carrière | | | *Keteleeria* | |
| *Larix laricina* (Du Roi) K. Koch | mélèze laricin | tamarack | *Larix laricina* (Du Roi) K. Koch | tamarack |
| *Larix lyalli* Parl. | mélèze subalpin | subalpine larch | *Larix lyalli* | alpine larch |
| *Larix* Mill. | mélèze | larch | *Larix* | - |
| *Larix occidentalis* Nutt. | mélèze de l'Ouest | western larch | *Larix occidentalis* | western larch |

| Nom scientifique dans le rapport[1] | Nom commun[1] | Nom anglais commun[1] | Nom scientifique mis à jour[2] | Nom anglais mis à jour[2] |
|---|---|---|---|---|
| *Lathyrus* L. spp. | gesses | vetchling | *Lathyrus* spp. | peavine |
| *Lathyrus nevadensis* S. Watson | gesse de la Sierra Nevada | Sierra Nevada vetchling | *Lathyrus nevadensis* | - |
| *Lathyrus ochroleucus* Hooker | gesse jaunâtre | creamy-coloured vetchling | *Lathyrus ochroleucus* | creamy peavine |
| *Linnaea borealis* L. | linnée boréale | twinflower | - | twinflower |
| *Lonicera dioica* L. | chèvrefeuille glauque | limber honeysuckle | *Lonicera dioica* | - |
| *Lonicera involucrata* (Richardson) Banks ex Sprengel | chèvrefeuille involucré | bracted honeysuckle | *Lonicera involucrata* | - |
| *Lonicera utahensis* S. Watson | chèvrefeuille d'Utah | Utah honeysuckle | *Lonicera utahensis* | - |
| *Lophozia* (Dum.) Dum. spp. | lophozie | notchwort | *Lophozia* spp. | - |
| *Lupinus arcticus* S. Watson | lupin arctique | arctic lupin | *Lupinus arcticus* | - |
| *Luzula* de Candolle spp. | luzule | woodrush | *Luzula* spp. | - |
| *Lysichiton americanus* Hultén & H. St.John | lysichiton d'Amérique | yellow skunk cabbage | *Lysichiton americanum* | - |
| *Lysimachia borealis* (Rafinesque) U. Manns & Anderberg | trientale boréale | northern starflower | *Trientalis americana* | - |
| *Maianthemum canadense* Desfontaines | maïanthème du Canada | wild-lily-of-the-valley | *Maianthemum canadense* | - |
| *Maianthemum* F.H. Wiggers spp. | smilacine | Solomon's seal | *Maianthemum* spp. | - |
| *Maianthemum racemosum* (L.) Link | smilacine à grappes | large false Solomon's seal | *Maianthemum racemosa* | - |
| *Marchantia polymorpha* L. | marchantie polymorphe | green-tongue liverwort | *Marchantia polymorpha* | - |
| *Menziesia ferruginea* J.E. Smith | menziésie ferrugineuse | false azalea | *Menziesia ferruginea* | - |
| *Mertensia paniculata* (Aiton) G. Don | mertensie paniculée | tall bluebells | - | tall lungwort |
| *Mitella nuda* L. | mitrelle nue | naked mitrewort | *Mitella nuda* | naked bishops-cap |
| *Moneses uniflora* (L.) A. Gray | monésès uniflore | one-flowered wintergreen | *Moneses uniflora* | one-flowered wintergreen |
| *Nephroma arcticum* L. Torss. | néphrome arctique | arctic kidney lichen | *Nephroma arcticum* | - |
| *Oplopanax horridus* (Smith) Miquel | bois piquant | devil's club | *Oplopanax horridus* | - |
| *Orthilia secunda* (L.) House | pyrole unilatérale | one-sided wintergreen | *Pyrola secunda* | one-sided wintergreen |
| *Osmorhiza berteroi* de Candolle | osmorhize de Bertero | mountain sweet cicely | *Osmorhiza chilensis* | - |
| *Ostrya virginiana* (Mill.) K. Koch | ostryer de Virginie | eastern hop-hornbeam | *Ostrya virginiana* (Mill.) | hop-hornbeam |
| *Paxistima myrsinites* (Pursh) Rafinesque | pachistima myrte | falsebox | *Paxistima myrsinites* | - |

| **Nom scientifique dans le rapport[1]** | **Nom commun[1]** | **Nom anglais commun[1]** | **Nom scientifique mis à jour[2]** | **Nom anglais mis à jour[2]** |
|---|---|---|---|---|
| *Pedicularis bracteosa* Bentham | pédiculaire à fleurs bractéolées | bracted lousewort | *Pedicularis bracteosum* | - |
| *Pelitigera canina* (L.) Willd. | peltigère canine | dog pelt lichen | *P. canina* | - |
| *Peltigera apthosa* (L.) Willd. | peltigère aphteuse | common freckle pelt lichen | *Peltigera apthosa* | - |
| *Petasites frigidus* (L.) Fries | pétasite des régions froides | arctic sweet coltsfoot | *Petasites palmatus* | - |
| *Phyllodoce empetriformis* (Smith) D. Don | phyllodoce à feuilles de camarine | pink mountain heather | *Phyllodoce empetriformis* | - |
| *Phyllodoce glanduliflora* (Hooker) Coville | phyllodoce glanduleuse | yellow mountain heather | *Phyllodoce glandulifera* | - |
| *Picea* A. Dietrich | épinettes | spruces | *Picea* | spruces |
| *Picea abies* (L.) Karst | épinette de Norvège | Norway spruce | *Picea abies* (L.) Karst | Norway spruce |
| *Picea asperata* Masters | épicéa de Chine | dragon spruce | *Picea asperata* Masters | - |
| *Picea banksii* n. sp. | - | - | *Picea banksii* n. sp. | - |
| *Picea canadensis* (Mill.) B.S.P. [=*P. glauca*] | - | - | *P. canadensis* Mill.) B.S.P. [=*P. glauca*] | - |
| *Picea engelmannii* Engelmann | épinette d'Engelmann | Engelmann spruce | *P. engelmannii* Parry | Engelmann spruce |
| *Picea glauca* (Moench) Voss | épinette blanche | white spruce | *Picea glauca* [Moench] Voss | white spruce |
| *Picea glauca* × *P. sitchensis* | épinette de Lutz | Lutz spruce | *P. glauca* × *sitchensis* | Roche spruce |
| *Picea glauca* × *P. mariana* | épinette Rosendahl | Rosendahl spruce | *P. glauca* × *P. mariana* | Rosendahl spruce |
| *Picea glauca* var. *densata* Bailey | épinette Black Hills | Black Hills spruce | *P. glauca* var. *densata* Bailey | Black Hills spruce |
| *Picea glauca* var. *porsildii* Raup | épinette Porsild | Porsild spruce | *P. glauca* var. *porsildii* Raup | Porsild spruce |
| *Picea glehnii* (F. Schmidt) Mast. | épicéa de Glehn | Sakhalin spruce | *Picea glehnii* | - |
| *Picea jezoensis*(Siebold. & Zucc.) Carr. | épinette Yezo | Yezo spruce | *Picea jezoensis* | - |
| *Picea koyamai* Shirasawa | épinette Koyama's | Koyama's spruce | *Picea koyamai* Shirasawa | - |
| *Picea likiangensis* (Franch.) Pritz. | épicéa de Likiang | Lijiang spruce | *Picea likiangensis* | - |
| *Picea mariana* (Mill.) B.S.P | épinette noire | black spruce | *P. mariana* [Mill.] BSP | black spruce |
| *Picea omorika* (Pančić) Purk | épicéa de Serbie | Serbian spruce | *Picea omorika* (Pančić) Purk | - |
| *Picea pectinata* Lam. | - | - | *Picea pectinata* | - |
| *Picea pungens* Engelm. | blue spruce | épinette du Colorado | *Picea pungens* Engelm. | - |
| *Picea rubens* Sarg. | épinette rouge | red spruce | *P. rubens* Sarg. | red spruce |
| *Picea schrenkiana* Fisch. & C. A. Mey. | épinette Schrenk's | Schrenk's spruce | *Picea schrenkiana* | - |

| Nom scientifique dans le rapport[1] | Nom commun[1] | Nom anglais commun[1] | Nom scientifique mis à jour[2] | Nom anglais mis à jour[2] |
|---|---|---|---|---|
| *Picea sitchensis* (Bong.) Carrière | épinette de Sitka | Sitka spruce | *Picea sitchensis* [Bong.] | Sitka spruce |
| *Picea x albertiana* S. Brown | - | interior spruce | *Picea albertiana* sp. nov. S. Brown | - |
| *Picea x lutzii* Little | épinette de Lutz | Lutz spruce | *Picea* × *lutzii* | Roche spruce |
| *Pinus albicaulis* Englemann | pin à écorce blanche | whitebark pine | *Pinus albicaulis* | whitebark pine |
| *Pinus banksiana* (Lamb.) | pin gris | jack pine | *Pinus banksiana* Lamb. | jack pine |
| *Pinus contorta* Dougl. ex Loud. | pin tordu | lodgepole pine | *Pinus contorta* Dougl. ex Loud | lodgepole pine |
| *Pinus flexilis* E. James | pin flexible | limber pine | *Pinus flexilis* | limber pine |
| *Pinus L.* | pin | pine | *Pinus* | - |
| *Pinus monticola* Dougl. Ex D. Don | pin argenté | western white pine | *Pinus monticola* | western white pine |
| *Pinus mugo* (Turra) | pin mugo | mugo pine | *Pinus montana* Mil. | - |
| *Pinus pinaster* Aiton | pin maritim | maritime pine | *Pinus pinaster* Aiton. | - |
| *Pinus ponderosa* Dougl. ex Laws. & C. Laws. | pin ponderosa | ponderosa pine | - | ponderosa pine |
| *Pinus resinosa* (Ait.) | pin rouge | red pine | *Pinus resinosa* | red pine |
| *Pinus strobus* (L.) | pin blanc | white pine | *Pinus strobus* | white pine |
| *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. | pleurozie dorée | red-stemmed feathermoss | *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. | - |
| *Polytrichum* Hedw. spp. | polytric | haircap moss | *Polytrichum* spp. | - |
| *Populus balsamifera* L. | peuplier à grandes dents | balsam poplar | *Populus balsamifera* L. | balsam poplar |
| *Populus grandidentata* Michx. | - | large-toothed aspen | *Populus grandidentata* | bigtooth aspen |
| *Populus* L. | - | poplar | *Populus* | - |
| *Populus tremuloides* Michx. | peuplier faux-tremble | trembling aspen | *Populus tremuloides* Michx. | trembling aspen |
| *Populus trichocarpa* Torr. & A. Gray | peuplier de l'Ouest | black cottonwood | *P. balsamifera* ssp. *trichocarpa* | black cottonwood |
| *Prunus pensylvanica* L. f. | pin cherry | cerisier de Pennsylvanie | *Prunus pensylvanica* | - |
| *Prunus serotina* Ehrh. | black cherry | cerisier tardif | *Prunus serotina* Ehrh. | black cherry |
| *Prunus virginiana* L. | chokecherry | cerisier de Virginie | *Prunus virginiana* | - |
| *Prunus virginiana* var. *demissa* (Nuttall) Torrey | western chokecherry | cerisier du Pacifique | *Prunus virginiana var. Demissa* | western chokecherry |
| *Pseudolarix* Gordon & Glend. | mélèze | larch | *Pseudolarix* | - |
| *Pseudotsgua menziesii* (Mirb.) Franco | douglas de Menzies | Douglas-fir | *Pseudotsgua menziesii* (Mirb.) | Douglas-fir |
| *Pseudotsuga Carrière* | douglas de Menzies | douglas-fir | *Pseudotsuga* | - |
| *Ptilidium ciliare* (L.) Hampe | ptilidie des rochers | ciliate fringewort | *P. ciliare* | - |

| Nom scientifique dans le rapport[1] | Nom commun[1] | Nom anglais commun[1] | Nom scientifique mis à jour[2] | Nom anglais mis à jour[2] |
|---|---|---|---|---|
| *Ptilidium pulcherrimum* (G. Web.) Hampe | ptilidie des forêts | tree fringewort | *Ptilidium pulcherrimum* | - |
| *Ptlium crista-castrensis* (Hedw.) De Not. | hypne plumeuse | knight's plume moss | *Ptlium crista-castrensis* (Hedw.) De Not. | - |
| *Pyrola asarifolia* Michaux | pyrole à feuilles d'asaret | pink pyrola | *Pyrola asarifolia* | - |
| *Quercus* L. | chêne | oak | *Quercus* | oak |
| *Quercus macrocarpa* Michx. | chêne à gros fruits | bur oak | *Quercus macrocarpa* Michx. | bur oak |
| *Quercus palustris* Münchh. | chêne des marais | swamp pin oak | - | Northern pink oak |
| *Rhododendron albiflorum* Hooker | rhododendron à fleurs blanches | white-flowered rhododendron | *Rhododendron albiflorum* | - |
| *Rhododendron groenlandicum* (Oeder) Kron & Judd | thé du Labrador | common Labrador tea | *Ledum groenlandicum* | Labrador tea |
| *Rhododendron neoglandulosum* Harmaja | rhododendron glanduleux | western Labrador tea | *Ledum glandulosum* | - |
| *Rhododendron tomentosum* Harmaja | petit thé du Labrador | northern Labrador tea | *Rhododendron tomentosum* | northern Labrador tea |
| *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst. | ébouriffe triangulaire | electrified cat's-tail moss | *Rhytidiadelphus triquetrus* | - |
| *Ribes hudsonianum* Richardson | gadellier de la baie d'Hudson | northern black currant | *R. hudsonianum* | - |
| *Ribes* L. spp. | groseillier | currant | - | currant |
| *Ribes lacustre* (Persoon) Poiret | gadellier lacustre | bristly black currant | *Ribes lacustre* | - |
| *Ribes triste* Pallas | gadellier amer | swamp red currant | *Ribes triste* | - |
| *Rosa acicularis* Lindley | rosier aciculaire | prickly rose | *Rosa acicularis* | - |
| *Rubus flagellaris* Willdenow | ronce à flagelles | northern dewberry | *Rubus villosus* | - |
| *Rubus idaeus* L. | framboisier rouge | red raspberry | *Rubus idaeus* | - |
| *Rubus* L. spp. | mûre sauvage | raspberry | *Rubus* spp. | dewberry |
| *Rubus parviflorus* Nuttall | ronce à petites fleurs | western thimbleberry | *Rubus parviflorus* | - |
| *Rubus pedatus* Smith | ronce à feuilles pédatifides | five-leaved dwarf bramble | *Rubus pedatus* | - |
| *Rubus pubescens* Rafinesque | ronce pubescente | dwarf raspberry | *Rubus pubescens* | trailing raspberry |
| *Salix alaxensis* (Andersson) Coville | saule feutré | Alaska willow | *Salix alaxensis* | - |
| *Salix arbusculoides* Andersson | saule arbustif | little-tree willow | *Salix arbusculoides* | littletree willow |
| *Salix bebbiana* Sarg. | saule de Bebb | Bebb's willow | *S. bebbiana* | Bebb willow |
| *Salix glauca* L. | saule glauque | grey-leaved willow | *S. glauca* | gray willow |

| **Nom scientifique dans le rapport[1]** | **Nom commun[1]** | **Nom anglais commun[1]** | **Nom scientifique mis à jour[2]** | **Nom anglais mis à jour[2]** |
|---|---|---|---|---|
| *Salix interior* Rowlee | saule de l'intérieur | sandbar willow | *S. interior* | - |
| *Salix* L. | saule | willow | - | willow |
| *Salix planifolia* Pursh | saule à feuilles planes | tea-leaved willow | *S. planifolia* | - |
| *Salix scouleriana* Barratt ex Hook. | saule de Scouler | Scouler's willow | *S. scouleriana* | - |
| *Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske | faucillette à feuilles plissées | sickle moss | *Drepanocladus uncinatus* | - |
| *Senecio triangularis* Hooker | séneçon triangulaire | arrow-leaved ragwort | *Senecio triangularis* | - |
| *Shepherdia canadensis* (L.) Nuttall | shépherdie du Canada | soapberry | *Shepherdia canadensis* | - |
| *Solidago multiradiat*a Aiton | verge d'or à rayons nombreux | northern goldenrod | *Solidago multiradiat*a | northern goldenrod |
| *Sorbus americana* Marsh. | sorbier d'Amérique | American mountain-ash | *S. americana* | American mountain-ash |
| *Sorbus decora* (Sarg.) C.K. Schneid. | sorbier plaisant | showy mountain-ash | *Pyrus decora* | - |
| *Sorbus* L. | sorbier | mountain-ash | *Sorbus* | - |
| *Sphagnum* Dill. spp. | sphaignes | peat mosses | *Sphagnum* Dill. spp. | - |
| *Sphagnum fuscum* (Schimp.) Klinggr. | sphaigne brune | brown peat moss | *Sphagnum fuscum* | - |
| *Spinulum annotinum* (L.) A. Haines | lycopode innovant | stiff clubmoss | *Lycopodium annotinum* | stiff clubmoss |
| *Streptopus lanceolatus* (Aiton) Reveal | streptope rose | rose twisted-stalk | *Streptopus roseus* | - |
| *Streptopus* Michaux spp. | streptope | twistedstalk | *Streptopus* spp. | - |
| *Symphoricarpos albus* (L.) S.F. Blake | symphorine blanche | thin-leaved snowberry | *Symphoricarpos albus* | common snowberry |
| *Thalictrum occidentale* A. Gray | pigamon de l'Ouest | western meadow-rue | *Thalictrum occidentale* | - |
| *Thuja occidentalis* (L.) | thuya occidental | eastern white cedar | *Thuja occidentalis* | cedar |
| *Thuja plicata* Donn ex D. Don | thuya géant | western red cedar | *Thuja plicata* | western red cedar |
| *Tiarella* L. spp. | tiarelle | foamflower | *Tiarella* spp. | - |
| *Tiarella trifoliata* L. | tiarelle trifoliée | three-leaved foamflower | *Tiarella trifoliata* | - |
| *Tilia americana* L. | tilleul d'Amérique | basswood | *Tilia americana* L. | basswood |
| *Tsuga* (Endler) Carrière | pruche | hemlock | *Tsuga* | - |
| *Tsuga canadensis* (L.) Carrière | pruche du Canada | eastern hemlock | - | eastern hemlock |
| *Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg. | pruche de l'Ouest | western hemlock | *Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg. | - |
| *Tsuga mertensiana* (Bong.) Carrière | pruche subalpine | mountain hemlock | *Tsuga mertensiana* | mountain hemlock |
| *Ulmus americana* L. | orme d'Amérique | white elm | *Ulmus americana* L. | white elm |
| *Ulmus thomasii* Sarg. | orme liège | rock elm | - | rock elm |
| *Vaccinium angustifolium* Aiton | bleuet à feuilles étroites | early lowbush blueberry | *Vaccinium angustifolia* | - |

| Nom scientifique dans le rapport[1] | Nom commun[1] | Nom anglais commun[1] | Nom scientifique mis à jour[2] | Nom anglais mis à jour[2] |
|---|---|---|---|---|
| *Vaccinium cespitosum* Michaux | airelle gazonnante | dwarf bilberry | *Vaccinium caespitosum* | - |
| *Vaccinium* L. spp. | bleuet | blueberry | - | blueberry species |
| *Vaccinium membranaceum* Douglas ex Torrey | airelle à feuilles membraneuses | mountain huckleberry | *V. membranaceum* | - |
| *Vaccinium myrtilloides* Michaux | bleuet fausse-myrtille | velvet-leaved blueberry | *Vaccinium myrtilloides* | - |
| *Vaccinium ovalifolium* Smith | airelle à feuilles ovées | oval-leaved blueberry | *Vaccinium ovalifolium* | - |
| *Vaccinium scoparium* Leiberg ex Coville | airelle à fruits roses | grouseberry | *Vaccinium scoparium* | - |
| *Vaccinium uliginosum* L. | airelle des marécage | bog bilberry | *Vaccinium uliginosum* | bog blueberry |
| *Vaccinium vitis-idaea* L. | airelle rouge | mountain cranberry | *Vaccinium vitis-idaea* | mountain cranberry |
| *Valeriana sitchensis* Bongard | valériane de Sitka | Sitka valerian | *Valeriana sitchensis* | - |
| *Veratrum viride* Aiton | vérâtre vert | green false hellebore | *Veratrum viride* | - |
| *Viburnum edule* (Michaux) Rafinesque | viorne comestible | squashberry | *Viburnum edule* | - |
| *Viburnum opulus* var. *americanum* Aiton | viorne trilobée | highbush cranberry | *Viburnum trilobum* | highbush cranberry |
| *Viola glabella* Nuttall | violette glabre | stream violet | *Viola glabella* | - |
| *Viola pubescens* Aiton | violette pubescente | downy yellow violet | *Viola pubescens* | - |

[1] Noms communs et noms scientifiques mis à jour.
[2] Noms scientifiques et noms anglais originaux, tels qu'ils figurent dans le rapport.

**Source de renseignements :**

Baldwin, K. et coll.2020. Zones de végétation du Canada: une perspective biogéoclimatique (Rapport d'information GLC-X-25F). Ressources naturelles Canada, Service canadien des forêts, Centre de foresterie des Grands Lacs. 190p. (https://cfs.nrcan.gc.ca/publications?id=40508)

Baldwin, K. et coll. 2020. Vegetation Zones of Canada: a Biogeoclimatic Perspective (Information Report GLC-X-25). Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Great Lakes Forestry Centre 172 p. (https://cfs.nrcan.gc.ca/publications?id=40507)

Canadensys: http://www.canadensys.net/

Kim Chapman, Ressources naturelles Canada, Service canadien des forêts, Centre de foresterie des Grands Lacs

EPPO Global Database: https://gd.eppo.int/

Ressources naturelles Canada - Arbres: https://aimfc.rncan.gc.ca/fr/arbres

Fire Effects Information System (FEIS) – USDA: https://www.feis-crs.org/feis/

Fleurs Fruits Feuilles de: https://fleurs-fruits-feuilles-de.com/

Société québécoise de bryologie: http://www.societequebecoisedebryologie.org/

## PROPOS DE L'AUTEUR

Le 2 juin 2008, dans sa 82e année, Roy Sutton décède chez lui à Sault Ste. Marie en Ontario au terme d'une longue maladie. Roy nait en 1926 à Stourbridge, Worcestershire en Angleterre. Il grandi à Birmingham en Angleterre et va à l'école secondaire jusqu'à ce qu'il ait presque 16 ans. L'exposition de Roy à la foresterie débute tôt à des camps d'été rattachés à la Forestry Commission du Royaume-Uni, où on lui confie des tâches comme écorcer les étais de mine et couper la partie supérieure des chênes en bois de corde destiné à la fabrication du charbon de bois.

Roy est appelé à effectuer son service militaire à l'âge de 18 ans; on l'affecte à la Royal Signal Communications Unit en août 1944. En août 1945, Roy est déployé à l'étranger et sert en Inde, à Ceylan, à Singapour et à Hong Kong.

En 1947, Roy rentre en Angleterre puis s'engage comme travailleur forestier pour la Forestry Commission en 1948. Il est rapidement sélectionné pour une formation de deux ans à Parkend dans le Gloucestershire, une des quatre écoles de formation forestière de la Forestry Commission. Après avoir obtenu son diplôme, Roy travaille un an aux opérations forestières à titre de forestier de terrain pour la Forestry Commission. On l'encourage à s'inscrire au programme de baccalauréat ès science forestière à l'Université d'Edinburgh, où il obtiendra son diplôme en 1955 en plus des meilleurs résultats scolaires de sa classe. Roy reçoit une bourse de recherche de deuxième cycle, la Beaverbrook Post-Graduate Fellowship, pour étudier la foresterie au Canada, ce qui le mène à la première étape de sa brillante carrière en science forestière canadienne. En 1957, il obtient son diplôme de maîtrise ès science forestière de l'Université du Nouveau-Brunswick, dont la thèse porte sur la morphologie de l'humus forestier.

En 1956, Roy joint le gouvernement fédéral et commence ce qu'il aura décrit par la suite comme son « histoire d'amour de 50 ans avec les ministères de foresterie fédéraux successifs suivis des Affaires du Nord et Ressources naturelles », travaillant d'abord à Ottawa (1956 à 1960), puis à Richmond Hill (1960 à 1966), avant de finalement déménager à Sault Ste. Marie en 1966.

En juin 1992, un article du Forestry Chronicle cite Roy : « ma passion, c'est l'épinette blanche ». Cette passion aura débuté avec ses études de doctorat à l'Université Cornell à New York. Il y obtient son diplôme en 1968 après avoir présenté une thèse de 500 pages qu'il aura intitulée Ecology of young white spruce (*Picea glauca* [Moench] Voss).

Au sein du Service canadien des forêts, une grande partie de la carrière hautement productive de Roy aura porté sur la sylviculture de l'épinette blanche. Il aura été l'auteur de plus de 100 publications; les travaux de ce chercheur dévoué, minutieux et tenu en estime de tous font progresser la science et la pratique de la foresterie. Le départ à la retraite officielle de Roy en 1993 changera peu le rythme de ses activités de recherche. À titre de scientifique émérite, il continuera jusqu'en 2007 de travailler et de publier. Dans la foulée des travaux effectués pour

sa thèse de doctorat, Roy se donne comme projet de retraité d'intégrer le vaste corpus de recherche publié sur l'épinette blanche dans une importante monographie. Cette monographie, en voie de traverser les étapes du processus de publication, contient toute la contribution de Roy à l'avancée des connaissances sur l'épinette blanche, le legs de toute une vie de dévouement consacrée à son espèce de prédilection. Roy aura apporté une contribution importante à l'Institut forestier du Canada/Canadian Institute of Forestry, en jouant le rôle de directeur de la critique de livres pour The Forestry Chronicle de juin 1973 à décembre 1991. Au cours de cette période, il s'occupe des critiques de livres de chaque numéro et en écrit lui-même un grand nombre. En 1985, l'IFC/CIF reconnaît les services exceptionnels que Roy leur a rendus en lui attribuant un prix spécial. Sa contribution de longue date à l'IFC/CIF et à la science forestière est aussi reconnue en 1999 lorsqu'il est admis comme membre (ou Fellow) de l'Institut.

Les intérêts de Roy pour la foresterie n'auront pas seulement été limités aux aspects scientiques. Il aura pu en apprécier les aspects pratiques sur son propre lot forestier en appliquant les connaissances que ses résultats de recherche lui avaient livrés. De plus, il aura compté parmi les membres de l'Ontario Woodlot Association.

Bien que Roy ait axé sa vie professionnelle sur la science forestière, cela ne l'aura pas empêché de jouer un rôle de premier plan au sein de la communauté artistique de Sault Ste. Marie. Il aura été président du Conseil des arts de Sault Ste. Marie et secrétaire et membre du conseil d'administration du Community Theatre Board. En 2005, la ville lui décerne le prix de reconnaissance communautaire du Cultural Advisory Board pour « sa contribution et son engagement importants au bien-être culturel de la communauté. »

Roy aura été un époux et un père dévoué. Il laisse derrière lui son épouse Maria et ses deux filles, Penelope et Patience.[18]

**Utilisé avec la permission de l'Institut forestier du Canada / Canadian Institute of Forestry (2022)*.

[18] September/October 2008, Vol. 84, No. 5 — The Forestry Chronicle.

**Pour voir plus de publications liées à la foresterie, rendez-vous sur le site Web des publications du Service canadien des forêts à :**

**scf.rncan.gc.ca/publications**