

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC EN ABITIBI-TÉMISCAMINGUE

RÉGÉNÉRATION FORESTIÈRE EN FORÊT BORÉALE MIXTE :  
RÔLE DU BOIS MORT COMME SUBSTRAT D'ÉTABLISSEMENT ET DYNAMIQUE SAPIN-PEUPLIER  
SUITE AUX PRATIQUES SYLVICOLES ADAPTÉES

MÉMOIRE  
PRÉSENTÉ  
COMME EXIGENCE PARTIELLE  
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE  
EXTENSIONNÉE DE  
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

PAR  
EMILIE ROBERT

AOÛT 2010

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL  
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

## REMERCIEMENTS

Merci à mes directeurs Brian Harvey et Suzanne Brais qui m'ont très bien encadré. Leur compassion et leur soutien m'ont permis de terminer ce projet malgré un moment difficile. Merci à Mylène Bélanger, Josée Frenette et Vincent Pellicer pour leur travail sur le terrain. Dans le cadre de son stage, Vincent a travaillé avec moi sur le terrain et au laboratoire dans le sous-projet sur les pratiques sylvicoles adaptées. Sa motivation et sa galanterie ont rendu le travail efficace et agréable. Josée a travaillé avec moi au début du terrain pour l'inventaire des semis sur le bois mort. Elle a investi beaucoup de temps et d'énergie à l'identification des semis. Je la remercie pour sa rigueur et sa minutie. Mylène a ensuite pris la relève pour ce qui est du dénombrement des semis. Ce fut un « travail de moine », mais sa capacité d'émerveillement et son énergie ont rendu la tâche facile. Merci les filles pour votre aide, vos encouragements et votre amitié. Merci à Marc Mazerolle pour son aide en statistique. Les heures passées dans son bureau aboutissaient toujours en solutions concluantes. De ce fait, les analyses statistiques sont appropriées et font appel à des procédures encore peu utilisées. Les données physico-chimiques obtenues en laboratoire proviennent du travail de Hedi Kebli et Manuella Strukelj-Humphery. Le Fonds forestier québécois de la recherche sur la nature et les technologies (FQRNT) a contribué au financement de la présente étude. Finalement, merci à vous qui lisez le présent mémoire.

## TABLE DES MATIÈRES

<i>Table des matières</i> .....	<i>iii</i>
<i>Liste des Tableaux</i> .....	<i>v</i>
<i>Liste des figures</i> .....	<i>vii</i>
<i>Résumé</i> .....	<i>ix</i>
<b>1 Introduction générale</b> .....	<b>1</b>
<b>2 Établissement et survie initiale de la régénération naturelle: rôle des débris ligneux au sol</b> .....	<b>9</b>
<b>2.1 Résumé</b> .....	<b>9</b>
<b>2.2 Introduction</b> .....	<b>10</b>
<b>2.3 Méthodologie</b> .....	<b>14</b>
2.3.1 Site d'étude.....	14
2.3.2 Caractéristiques sommaires des peuplements.....	16
2.3.3 Plan d'échantillonnage.....	16
2.3.4 Analyses statistiques.....	19
<b>2.4 Résultats</b> .....	<b>21</b>
2.4.1 Caractéristiques des peuplements.....	21
2.4.2 Caractéristiques des billes.....	21
2.4.3 Caractéristiques des billes expliquant la présence de semis.....	23
2.4.4 Caractéristiques qui expliquent la présence de semis au sol.....	31
2.4.5 Différences sol - bille.....	32
<b>2.5 Discussion</b> .....	<b>35</b>
2.5.1 Caractéristiques des débris ligneux grossiers favorisant l'établissement et la survie des semis.....	35
2.5.2 L'établissement des semis.....	36
2.5.3 La survie des semis.....	37
2.5.4 Facteurs expliquant la présence de semis au sol.....	37
2.5.5 Différences entre les espèces.....	38

2.5.6	Conclusion et implications sylvicoles.....	39
<b>3</b>	<b><i>Régénération naturelle en sapin et tremble : Conséquences des pratiques sylvicoles adaptées en forêt boréale mixte</i></b> .....	<b>41</b>
<b>3.1</b>	<b>Résumé.....</b>	<b>41</b>
<b>3.2</b>	<b>Introduction .....</b>	<b>42</b>
<b>3.3</b>	<b>Méthodologie.....</b>	<b>45</b>
3.3.1	Site d'étude.....	45
3.3.2	Dispositif expérimental.....	45
3.3.3	Inventaires de la strate arborescente et de la régénération.....	46
3.3.4	Indices de compétition .....	51
3.3.5	Ratio d'étalement.....	51
3.3.6	Indice de défilement .....	52
3.3.7	Analyses statistiques.....	53
<b>3.4</b>	<b>Résultats .....</b>	<b>57</b>
3.4.1	Peuplements originaux et effets de la coupe sur la strate arborescente .....	57
3.4.2	Évolution de la régénération en sapin en fonction des traitements et du temps....	57
3.4.3	Évolution de la régénération en tremble en fonction des traitements et du temps	63
3.4.4	Évolution des densités relatives de la régénération en fonction des traitements et du temps .....	66
3.4.5	Croissance de la régénération en sapin en fonction des traitements et du temps ..	69
3.4.6	Croissance de la régénération en tremble en fonction des traitements et du temps .....	69
3.4.7	Effet de la compétition sur la croissance de la régénération en sapin et en tremble .....	72
<b>3.5</b>	<b>Discussion .....</b>	<b>75</b>
<b>3.6</b>	<b>Conclusion et implications sylvicoles .....</b>	<b>78</b>
<b>4</b>	<b><i>Conclusion générale</i></b> .....	<b>80</b>
<b>5</b>	<b><i>Bibliographie</i></b> .....	<b>82</b>

## LISTE DES TABLEAUX

Tableau 2.1 Classification du niveau de décomposition des billes (Szewczyk et Szwagrzyk 1996) .....	12
Tableau 2.2 Composition et caractéristiques des peuplements échantillonnés .....	22
Tableau 2.3 Corrélations entre les facteurs physico-chimiques et les caractéristiques de recouvrement des billes.....	28
Tableau 2.4 Effet des différents facteurs sur l'établissement des semis au sol en 2007, toutes essences confondues.....	31
Tableau 2.5 Effet de la classe de décomposition et de l'essence des semis sur la différence de densité en semis au sol et sur la bille.....	34
Tableau 3.1 Sélection de modèles pour l'évolution des densités de la régénération et de la croissance en fonction des traitements et du temps.....	54
Tableau 3.2 Sélection de modèles pour l'effet de la compétition sur la croissance de la régénération en 2006 .....	56
Tableau 3.3 Surface terrière de la strate arborescente ( $\geq 5$ cm DHP) et densité de la régénération des peuplements immédiatement après les traitements de coupe (2001) et en 2008.....	58
Tableau 3.4 Effets du traitement et du temps depuis l'application des traitements sur la densité de la régénération en sapin pour trois classes de hauteur. Sélection de modèles basée sur le critère d'information d'Akaike.....	61
Tableau 3.5 Effets du traitement et du temps depuis l'application des traitements sur la densité de la régénération en tremble pour trois classes de hauteur. Sélection de modèles basée sur le critère d'information d'Akaike .....	64

Tableau 3.6 Effets du traitement et du temps depuis l'application des traitements sur la densité relative de la régénération en sapin pour trois classes de hauteur. Sélection de modèles basée sur le critère d'information d'Akaike .....	67
Tableau 3.7 Effets du traitement et du temps depuis l'application des traitements sur la croissance du sapin. Sélection de modèles basée sur le critère d'information d'Akaike .....	70
Tableau 3.8 Sélection de modèles pour la croissance du sapin six ans après coupe (2006) ..	73
Tableau 3.9 Sélection de modèles pour la croissance du tremble six ans après coupe (2006) .....	74

## LISTE DES FIGURES

Figure 2.1 Localisation des trois dispositifs du projet SAFE à l'intérieur de la Forêt d'enseignement et de recherche du Lac Duparquet (FERLD). .....	15
Figure 2.2 Schéma de l'échantillonnage sur la bille et au sol. ....	18
Figure 2.3 Recouvrement (%) des substrats de germination à la surface des billes et épaisseur de mousse (mm). ....	25
Figure 2.4 Caractéristiques physico-chimiques des billes échantillonnées en fonction de l'état de décomposition. ....	26
Figure 2.5 Densité de semis (nombre par m <sup>2</sup> ) établis en 2007 et semis d'un an observés en 2008 par classe de décomposition. ....	27
Figure 2.6 Probabilité d'observer au moins a) un semis de bouleau établi en 2007 et b) un semis d'un an en 2008 en fonction des caractéristiques physico-chimiques des billes, du recouvrement en herbacées et de la surface terrière en feuillus des peuplements. ....	29
Figure 2.7 Probabilité d'observer au moins a) un semis d'épinette en 2007 et b) un semis d'épinette d'un an en 2008 en fonction des caractéristiques physico-chimiques des billes, du recouvrement en herbacées et de la surface terrière en feuillus des peuplements. ....	30
Figure 2.8 Différence entre le nombre de semis au sol et sur la bille par classes de décomposition. ....	33
Figure 3.1 Schéma de l'échantillonnage à l'échelle de la parcelle expérimentale. ....	47
Figure 3.2 Schéma de l'échantillonnage des sous placettes de gaules au pourtour des PEP. ....	49
Figure 3.3 Schéma de sous placette prise au pourtour des PEP. ....	50
Figure 3.4 Année minimale d'établissement des arbres-étude. ....	59



Figure 3.5 Densités absolues de la régénération en sapin a) 0 à 1 m b) plus de 1 m et moins de 2 cm de DHP c) gaule, 2 à 5 cm de DHP.. .....	62
Figure 3.6 Densités absolues de la régénération en tremble a) 0 à 1 m b) plus de 1 m et moins de 2 cm de DHP c) gaules, 2 à 5 cm de DHP.....	65
Figure 3.7 Densité relative de la régénération en sapin (nombre de tiges de sapin par rapport au nombre total de tiges en régénération) a) 0 à 1 m b) plus de 1 m et moins de 2 cm de DHP c) gaule, 2 à 5 cm de DHP.....	68
Figure 3.8 Croissance du sapin : a) accroissement en diamètre b) Croissance en hauteur c) hauteur totale d) indice de défilement e) ratio d'étalement.....	71

## RÉSUMÉ

La présente étude a été réalisée dans le cadre du projet SAFE (Sylviculture et aménagement forestier écosystémique), dont l'objectif est de tester différents traitements sylvicoles s'inspirant de la dynamique naturelle des peuplements dans un contexte d'aménagement écosystémique. Les deux volets du présent mémoire touchent la régénération naturelle, un processus clé de l'aménagement forestier durable et visent les processus fins impliqués dans l'établissement et la croissance de la régénération forestière.

Dans un premier chapitre, nous avons profité d'une année semencière en 2006 pour comparer l'établissement et la survie des semis d'arbres sur les débris ligneux grossiers (DLG) et sur la couverture morte issue de litière fine. La densité et la survie des semis de l'année suivant la pluie de graine ont été évaluées en 2007 et 2008 dans le cadre d'un échantillonnage où chaque bille était appariée à une superficie équivalente sur le sol adjacent à la bille. Un dénombrement des semis plus âgés a aussi été réalisé sur les billes. L'essence, le stade de décomposition, la dureté et la densité du bois, la capacité de rétention d'eau et le ratio C/N des billes ont été caractérisés. Le recouvrement d'herbacées, le recouvrement et l'épaisseur des feuilles et des mousses, ont été mesurés sur les billes et au sol. Il en ressort que la probabilité qu'un semis s'établisse augmente avec l'humidité du bois et diminue avec la dureté de la surface des billes. La survie des semis diminue au cours de l'année suivant leur établissement dans des peuplements ayant une surface terrière en feuillus plus élevée. Les résultats montrent que les essences produisant de petites semences, soit le bouleau blanc (*Betula papyrifera* Marsh.), l'épinette noire (*Picea mariana* Mill.) et l'épinette blanche (*Picea glauca* Moench) s'établissent préférentiellement sur le bois mort, tandis que le sapin (*Abies balsamea* L. Mill.), une espèce qui produit des semences plus grosses, s'établit davantage au sol. Les peuplements surannés de sapin et bouleau blanc offrent de bonnes conditions pour l'établissement de la régénération sur les débris ligneux.

Dans un deuxième chapitre, la réponse en termes de croissance et de densité de la régénération du sapin baumier (*Abies balsamea* L. Mill.) et du peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.) à quatre traitements de coupe a été évaluée ainsi que l'impact relatif des compétitions intra- et inter- spécifiques sur la croissance des deux essences. Les quatre traitements étaient : coupe partielle dispersée, coupe partielle par trouées, coupe totale et témoin non coupé. Des inventaires de la régénération ont été effectués un, deux, cinq et huit ans après coupe. Nous avons aussi caractérisé la croissance en diamètre et hauteur des gaules des deux essences pour la période immédiatement avant coupe et les années subséquentes. Dans la moitié des placettes échantillonnées, un sapin situé au milieu de la placette a servi d'arbre d'étude et dans l'autre moitié un peuplier a servi d'arbre d'étude. Un

échantillon de coupe transversale à la base du tronc de l'arbre d'étude a été cueilli afin de déterminer l'âge minimal et de mesurer la croissance radiale au collet.

Nos résultats confirment que la densité du tremble augmente avec le degré d'ouverture du couvert, mais diminue avec le temps depuis la coupe, tandis que la densité du sapin continue à augmenter (recrutement) dans tous les traitements. La croissance du sapin répond bien à l'ouverture du couvert. Ces résultats démontrent la possibilité d'influencer la composition des peuplements futurs à l'aide des pratiques sylvicoles adaptées.

Mots clés : Régénération, plasticité du sapin, gradient de lumière, aménagement écosystémique, débris ligneux grossiers, billes nourricières, semis, forêt boréale.

## 1 INTRODUCTION GÉNÉRALE

Depuis quelques années, les pressions sociales poussent les gouvernements et l'industrie forestière à faire évoluer le concept de rendement soutenu de la matière ligneuse vers un véritable aménagement durable qui maintiendrait les multiples fonctions et composantes des écosystèmes forestiers. Un des six critères de l'aménagement forestier durable est la productivité forestière, ce qui souligne l'importance d'assurer une régénération adéquate suite à la récolte forestière ou aux perturbations naturelles. Par ailleurs, les préoccupations récréatives et les aspects visuels touchant l'aménagement des paysages forestiers, amènent un engouement pour les pratiques sylvicoles alternatives, telles les coupes partielles, qui maintiennent un couvert forestier et mettent en valeur la régénération naturelle (Kneeshaw et al. 1998a). Afin d'évaluer le potentiel de nouvelles approches sylvicoles qui visent à tirer parti de la régénération naturelle, il est important de bien connaître les conditions qui en favorisent l'établissement, la survie et la croissance, et ce, autant en milieu naturel qu'en peuplements aménagés, et de bien connaître les différences interspécifiques quant aux adaptations d'établissement, de survie et de croissance en milieux ouverts et fermés (Messier et al. 1999a).

Dans la forêt boréale mixte de l'Ouest québécois, suite à une perturbation importante telle qu'un feu ou qu'une coupe totale, des espèces de début de succession, notamment des feuillus intolérants à l'ombre, ont tendance à coloniser rapidement les milieux mésiques. Avec le temps, des essences plus tolérantes à l'ombre en l'occurrence les épinettes noires (*Picea mariana*) et blanches (*P. glauca*) et le sapin baumier (*Abies balsamea*) remplacent graduellement les espèces pionnières. Avec le temps, les trouées résultant d'épidémies d'insectes, les chablis et la sénescence des arbres amènent graduellement les espèces de fin de succession à occuper une plus grande place au sein du peuplement (Kneeshaw et al. 1998a). Les peuplements passent donc d'une composition généralement feuillue vers une composition plus mixte, pour finalement évoluer vers des peuplements à dominance

résineuse (Kneeshaw et Bergeron 1998b). À une échelle plus fine, la mort d'un arbre constitue aussi une perturbation. Elle a un impact sur la structure d'un peuplement et sur les communautés qui en dépendent. Suite à la chute d'un arbre, certaines ressources comme la lumière, les nutriments et l'eau sont redistribuées, tandis que d'autres ressources ou attributs structuraux sont créés. On parle ici de chicots (arbres morts debout) et de bois mort au sol qui servent d'habitat pour une grande diversité biologique : des champignons et bryophytes aux insectes et vertébrés. En effet, une myriade d'espèces dépendent étroitement du bois mort pour leur survie (Harmon 1986). De plus, le bois mort emmagasine une quantité importante de carbone et sert de substrat à la fixation de l'azote (Creed et al. 2004). Les débris ligneux grossiers (DLG) tels les troncs d'arbres, les souches et les branches sont le siège de processus écologiques riches et donc porte une importance clé dans l'écosystème et pour la dynamique forestière (Harmon 1986; Freedman et al. 1996; Stevenson et al. 2006).

Les DLG participent à la création de microsites qui souvent déterminent la germination et la croissance de la régénération, influençant ainsi l'évolution de la composition des communautés végétales (Gray et Spies 1997), un rôle qui leur a valu l'appellation de billes nourricières (Franklin et al. 1987; Simard et al. 1998; Narukawa et al. 2003; Heinemann et Kitzberger 2006). Ce phénomène a été observé dans les forêts boréales et tempérées à travers le monde (Narukawa et al. 2003). Dans certaines forêts, la régénération arborescente est limitée par la surface occupée par le bois mort au sol. Par exemple, Harmon et Franklin (1989) estiment que, dans les forêts résineuses du Parc national Olympic dans l'état de Washington, 88 à 97 % des semis poussent sur des billes. Cette proportion est d'autant plus remarquable que ces billes ne couvrent que 6 à 11 % de la surface du sol. Dans les Carpates en Roumanie, Szewczyk et Szwagrzyk (1996) ont conclu que la régénération qui prend place sur les billes de bois mort peut influencer grandement l'éventuelle composition du couvert forestier puisque les résineux se régénèrent généralement mieux sur le bois en décomposition qu'au sol.

Plusieurs facteurs expliquent l'établissement préférentiel des semis d'arbres sur les billes en décomposition. Le bois en décomposition diffère des autres substrats (sol minéral, litière) de par ses propriétés physiques et chimiques ainsi que par les interactions interspécifiques sous-tendues (Harmon et Franklin 1989). La forme de la bille fournit une variété de sites

potentiels d'établissement de germinants. Les semis poussant sur une bille sont surélevés par rapport à la végétation herbacée avoisinante, une position qui peut influencer la disponibilité de l'eau et de la lumière et la déprédation. En l'occurrence, une compétition réduite avec les plantes herbacées et une teneur en eau constante sont les facteurs les plus cités (Christy et Mack 1984; Harmon et Franklin 1989; Beach et Halpern 2001). La présence de mousses, le stade de décomposition des billes de bois mort, les nutriments, la taille des débris ligneux ainsi que la relativement faible accumulation de litière sur les billes sont aussi des facteurs qui expliquent la qualité de substrat de germination des DLG. La litière est généralement définie comme la plus petite fraction des débris jonchant le sol forestier et se compose de feuilles mortes, de brindilles, de fruits et de morceaux d'écorce (Woldendorp et Keenan 2005). Une accumulation épaisse de litière de feuilles est connue comme un facteur limitant l'établissement des semis (Beach et Halpern 2001). Dans les forêts d'arbres décidus, les DLG étant relativement exempts de litière de feuilles sont plus propices à la germination des semences. L'impact de ces divers facteurs diffère selon l'essence des semis, car la pénétration des radicules des semences de diverses espèces dans le bois en décomposition ou dans la mousse varie (Harmon et Franklin, 1989). Donc, la taille des semences est aussi à considérer.

Bien que la survie des semis de la plupart des espèces soit généralement associée à des substrats où la compétition est faible et où l'eau est disponible, il existe des variations interspécifiques et certaines espèces montrant plus d'affinités pour certains microsites (Simard et al. 1998; Caspersen et Sapruff 2005). Les espèces produisant des petites semences ont une dépendance étroite aux microsites surélevés tels les billes de bois mort (Lusk et Kelly 2003). Les petites graines ont aussi de la difficulté à traverser la litière de feuillus au sol (McGee 2001; Iijima et al. 2007) et les semis plus petits sont plus sujets à la dessiccation (Greene et al. 2004; Wang et Kembell 2005) en raison d'un rapport surface/volume plus grand et de la pénétration des racines plus faible (Greene et al. 1999). Les épinettes et le cèdre (*Thuja* spp.), contrairement au sapin, sont souvent restreints aux tapis de mousse peu épais que l'on retrouve sur le bois mort (Simard et al. 1998). Szweczyk et Szwagrzyk (1996) ont observé cette même différence entre les semis d'épinette et ceux du hêtre (*Fagus* spp.). La raison évoquée est que les plus petites graines sont moins tolérantes à la sécheresse et survivent donc mieux sur le bois mort bien décomposé ayant une bonne

capacité de rétention d'eau. En général, les essences possédant des semences plus grosses sont reconnues comme étant plus résistantes aux stress et sont donc plus ubiquistes quant au substrat de germination (Takahashi 1994; Gray et Spies 1997; Simard et al. 2003; Mori et al. 2004). Les semis de sapin, dont les semences sont quatre fois plus grosses que celle de l'épinette (Galipeau et al. 1997) sont distribués de façon plus large, car ils sont capables de s'établir sur la litière épaisse (Knapp et Smith 1982; Christy et Mack 1984; Harmon et Franklin 1989; Nakamura 1992; Takahashi 1994; Sugita et Tani 2001) en raison de leur enracinement initial plus profond et de leur tige plus longue (Knapp et Smith 1982; Simard et al. 1998; Parish et Antos 2005). Pourquoi le sapin ne profiterait-il pas lui aussi de l'humidité que conserve le bois mort? Selon McGee (2001), la différence entre l'abondance de semis d'épinettes et de sapins serait due au fait que les semences plus petites d'épinettes se logent plus facilement dans les crevasses de bois mort. Cette différence interspécifique engendre une séparation de niche pour la régénération et facilite donc la coexistence des espèces dans la communauté (Anderson et Winterton 1996).

Certaines espèces utilisent principalement un mode de reproduction végétatif pour se régénérer localement et, dans leurs cas, la quantité de débris ligneux n'est généralement pas un facteur limitant. C'est le cas en l'occurrence du peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides*), une espèce intolérante à l'ombre, qui drageonne, souvent avec profusion et vigueur, à partir des racines d'arbres tués lors d'une perturbation. L'intensité du drageonnement est associée à la quantité de trembles présents dans le couvert au moment de la perturbation ainsi que l'intensité de cette dernière (Frey et al. 2003). Par ailleurs, Brais et al. (2004) ont noté que la production de drageons est proportionnelle à la surface terrière récoltée en coupe partielle ou totale. Les processus impliqués dans l'établissement du tremble par drageonnement sont bien documentés. La production de drageons est provoquée par les changements hormonaux induits par l'élimination de la dominance apicale suite à la mort des tiges mères et est particulièrement favorisée par les perturbations sévères telles le feu, la coupe totale et l'augmentation des températures du sol qui s'en suit (Frey et al. 2003). Bien que les relations entre le taux de prélèvement et l'établissement de drageons soient variables d'une région à l'autre, des densités adéquates de tremble ont été observées suite à des coupes partielles dans le Nord-est canadien (Pothier et Prévost 2002; Brais et al. 2004). Les facteurs

qui, par la suite, contrôlent la survie et la croissance des drageons incluent les conditions environnementales, les parasites et la compétition intra et inter spécifique (Pothier et Prévost 2002; Frey et al. 2003).

Contrairement au tremble, le sapin baumier est une espèce très tolérante à l'ombre, ce qui ne l'empêche pas de répondre positivement à une augmentation subite de la lumière disponible (Messier et al. 1999a). En effet, selon ces derniers, le tremble et le sapin bénéficient initialement tous deux d'une ouverture partielle du couvert. Dans quelle mesure les deux essences peuvent, par la suite, cohabiter dépend de leur tolérance respective aux conditions mais aussi du degré de compétition intra et interspécifique qu'elles sont en mesure de tolérer. Puisque la lumière est le facteur dominant qui influence la croissance, la croissance d'un individu est influencée par la présence de voisins (Frank 1990; Duchesneau et al. 2001). Selon Brand (1985), dans des conditions lumineuses favorables, la disponibilité en eau et en nutriments influence aussi la croissance. Ce dernier a montré que la croissance d'un jeune arbre dépend de sa taille ainsi que du niveau de compétition et que la croissance en hauteur est le facteur le plus important pour déterminer si un arbre va survivre à la compétition ou non. La compétition intra spécifique chez le sapin semble importante, car cette espèce se régénère souvent en forte densité et cette compétition a un impact sur la croissance et la morphologie de la couronne du sapin (Duchesneau et al. 2001). Les espèces intolérantes et tolérantes ont généralement des stratégies de compétition différentes. Celles qui sont intolérantes, tel que le tremble, concentrent leurs énergies à une croissance en hauteur pour atteindre le plus rapidement possible la canopée, tandis que les espèces tolérantes ont tendance à étendre latéralement leurs branches et feuillage afin de capter plus de lumière lorsque cette ressource est limitée (Chen 1997).

De façon générale, dans un environnement où la luminosité est limitée, les essences tolérantes à l'ombre démontrent un meilleur taux de survie que celles étant intolérantes (Kobe et Coate 1997; Stancioiu et O'Hara 2006). Ceci est expliqué en partie par le fait que les espèces tolérantes nécessitent moins d'énergie pour maintenir une surface foliaire constante (King 1994). Plus une espèce est tolérante, plus l'amplitude de ses adaptations morphologiques et physiologiques au manque de lumière est grande (Stancioiu et O'Hara 2006). Les semis d'essences possédant une forte tolérance à l'ombre ont la capacité de varier



la morphologie de leur cime : dans des conditions de forte intensité lumineuse, la cime adoptera une forme plus conique, tandis que dans des conditions ombragées, elle aura plutôt une forme de parapluie (Parent et Messier 1995; Kneeshaw et al. 1998a; Duchesneau et al. 2001). La forme parapluie se caractérise par une croissance des branches latérales au détriment de la croissance en hauteur (Logan 1969; Kohyama 1980; Carter et Klinka 1992; Parent et Messier 1995). Cette forme maximise l'interception de lumière, réduit les coûts reliés aux structures de soutien soit des tissus non photosynthétiques (Sprugel 1989; Kohyama 1991; Waring 1991; Parent et Messier 1995; Claveau et al. 2002), et minimise l'ombre que les branches du haut font sur celles du bas (Kohyama 1991). Le sapin baumier possède une bonne capacité à s'établir abondamment en sous couvert (Harvey et Bergeron 1989; Frank 1990; Côté et Bélanger 1991) et atteint sa croissance optimale à 25% de plein soleil selon Parent et Messier (1995) et Claveau et al. (2002). Sous sa forme de cime « parapluie », le sapin peut survivre plus de 60 ans tout en maintenant sa capacité à répondre par une croissance en hauteur vigoureuse suite à une ouverture du couvert (Parent et Messier 1995).

La hauteur de l'arbre influence aussi sa capacité de survie dans des conditions où la luminosité est faible (Messier et al. 1999a, Kneeshaw et al. 2006). Les arbres plus hauts sont plus aptes à capter les rayons lumineux. Cependant, leur ratio de tissus non photosynthétiques sur les tissus photosynthétiques s'accroît avec leur taille. En conséquence, la régénération plus haute a des besoins en lumière accrus pour entretenir une plus grande proportion de tissus de soutien (Messier et al. 1998; Claveau et al. 2002). Ces derniers ont noté que l'interaction entre la hauteur de l'arbre et sa réponse à la lumière s'observe pour des arbres allant jusqu'à 4 mètres et que cette interaction pourrait s'observer chez des arbres allant jusqu'à 6 mètres. Les arbres plus hauts possèdent un avantage compétitif; par contre, ils peuvent être désavantagés dans des conditions plus ombragées (Claveau et al. 2002). À l'échelle de l'arbre, le risque de mortalité est plus élevé pour des tailles plus petites. Par contre, Kneeshaw et al. (2006), ont montré que chez des espèces tolérantes et pour une même croissance radiale, le risque de mortalité est plus élevé pour les arbres de plus fortes tailles. Cela corrobore l'idée qu'une quantité d'énergie plus grande est investie dans les tissus non photosynthétiques à mesure que la hauteur augmente (Kneeshaw et al. 1998a).

Un prélèvement entier ou partiel d'arbres formant la canopée peut amener des changements soudains de température, de lumière et d'humidité au sol et dans le sous-bois, ce qui peut influencer la croissance et la mortalité de la régénération (Ferguson et Adams 1980; Tucker et al. 1987; Kneeshaw et al. 2002). Suite à l'ouverture partielle du couvert, la densité, la hauteur et la distribution des arbres résiduels détermineront l'influence du couvert sur l'environnement à l'intérieur du peuplement. Ainsi, la taille, la forme et l'orientation des trouées, de concert avec la hauteur des arbres et la latitude, détermineront la radiation incidente, la température du sol et les extrêmes de température (Carlson et Groot 1997). À moyen terme, l'évolution de la canopée (expansion, sénescence, chablis) en réponse à la coupe modulera la réponse fonctionnelle de la strate de sous-bois et les trajectoires successionales subséquentes (Messier et al. 1999b).

À l'échelle du peuplement, la grosseur des trouées peut avoir une influence sur la régénération par son effet sur la lumière atteignant le sous-bois et le sol. Dans de grandes trouées en forêt boréale mélangée du Québec, la compétition avec les espèces intolérantes ainsi qu'avec les espèces arbustives telles le noisetier à long bec (*Corylus cornuta*), le framboisier (*Rubus idaeus*) et l'érable à épis (*Acer spicatum*) a tendance à augmenter tandis que les petites trouées favoriseraient une transition graduelle vers un peuplement composé d'une plus grande proportion de sapin (Kneeshaw et Bergeron 1998b; Messier et al. 1999b).

Dans le contexte d'un aménagement forestier écosystémique, les coupes partielles constituent un moyen de rapprocher les pratiques sylvicoles aux perturbations secondaires caractérisant la dynamique naturelle des forêts et d'accélérer la transition naturelle des espèces en imitant la mortalité éparse des arbres (éclaircie diffuse) ou les petits chablis (coupe progressive irrégulière par trouées). Les coupes partielles ont potentiellement plusieurs autres avantages sur les plans forestier et faunique dont le maintien du peuplement en production et un habitat adéquat pour la faune ainsi que la protection de la régénération préétablie (Kneeshaw et al. 2002). Or, même les coupes partielles influencent de manière importante la dynamique du bois mort. Par exemple, la récolte des tiges de gros diamètre, la fragmentation des DLG de stade de décomposition avancé (Fraver et al. 2002) ainsi que la modification des conditions environnementales au sol (température, humidité) perturbe cette dynamique. Un aménagement forestier écosystémique devrait, en principe, prendre en

compte l'importance des débris ligneux qui jonchent le sol forestier et inclure des objectifs quant à la protection et la production du bois mort dans les forêts aménagées. Le maintien de la dynamique du bois mort pourrait être atteint à travers certains aménagements, notamment à l'aide de coupes partielles légères. Instaurer un aménagement forestier qui tire parti de la régénération naturelle et de sa réponse à différentes intensités d'ouverture du couvert et de lumière incidente créés par des coupes partielles et ce afin d'arriver à une composition et une structure désirée, constitue un des défis de l'aménagement écosystémique (Chen 1997).

Le présent mémoire s'attarde à deux aspects de la dynamique de la régénération naturelle dans la forêt boréale mélangée de l'ouest du Québec. Le premier chapitre aborde la question de l'importance du bois mort au sol pour l'établissement et la survie des semis d'arbres et cherche à expliquer les conditions favorisant cette dynamique dans des peuplements naturels non aménagés. Le deuxième chapitre, aussi centré sur la dynamique de régénération, mais dans un contexte sylvicole, aborde la réponse en densité et en croissance des gaules de sapin et de tremble à l'ouverture du couvert forestier suite aux coupes partielles et totales. Ce projet fait alors un pont entre les connaissances de la dynamique de la régénération en milieu naturel et l'application de ces connaissances en aménagement forestier. Les deux études sont conduites dans le cadre du Projet SAFE (Sylviculture et aménagement forestier écosystémique) dont l'objectif principal est de développer des systèmes sylvicoles fidèles à la dynamique naturelle de la forêt boréale mixte qui permettent d'atteindre les objectifs de conservation de la diversité biologique, de maintien des processus écologiques et de la productivité des écosystèmes.

## 2 ÉTABLISSEMENT ET SURVIE INITIALE DE LA RÉGÉNÉRATION NATURELLE : RÔLE DES DÉBRIS LIGNEUX AU SOL

### 2.1 *Résumé*

Les débris ligneux grossiers (DLG) ont le potentiel d'influencer l'évolution de la composition des communautés végétales, car ils constituent des lieux propices à la germination et à la croissance de la régénération forestière. Dans la présente étude, nous profitons d'une année semencière (2006) pour comparer l'établissement et la survie pendant deux ans des semis d'arbres sur les DLG et sur la couverture morte issue de litière fine, en forêt boréale mixte. La densité et la survie des semis de l'année ont été évaluées dans le cadre d'un échantillonnage où chaque bille est appariée à une superficie équivalente sur le sol adjacent à la bille. Plusieurs facteurs pouvant expliquer l'établissement préférentiel des semis d'arbre sur les billes en décomposition ont été mesurés dont l'essence, le stade de décomposition des billes, la dureté, la densité, l'humidité et le ratio C/N du bois. D'autres caractéristiques ont été mesurées sur les billes et au sol, notamment le recouvrement d'herbacées, le recouvrement en litière, en mousse, l'épaisseur de mousse et de feuilles. À l'aide des régressions logistiques, nous démontrons que la probabilité d'établissement des semis augmente avec l'humidité du bois et diminue avec sa dureté. La probabilité de survie diminue avec l'augmentation de la surface terrière feuillue des peuplements. Les résultats montrent que les essences produisant de petites semences, soit le bouleau blanc, les épinettes noire et blanche et le thuya s'établissent préférentiellement sur le bois mort, tandis que le sapin, une espèce qui produit des semences plus grosses, s'établit davantage au sol. Le bois mort au sol favorise donc la régénération des essences qui produisent de petites semences. Ceci met en évidence l'importance du bois mort au sol comme micro habitat pour la régénération forestière, gage de la composition future des peuplements.

Mots clés : régénération naturelle, débris ligneux grossiers, billes nourricières, semis, forêt boréale mixte

## 2.2 Introduction

Les débris ligneux grossiers (DLG) revêtent une importance primordiale pour la dynamique forestière (Harmon 1986; Freedman *et al.* 1996; Stevenson *et al.* 2006). Ils constituent des lieux propices à la germination et à la croissance de la régénération, et influencent ainsi l'évolution de la composition des communautés végétales (Gray et Spies 1997), un rôle qui leur a valu l'appellation de billes nourricières (Franklin 1987; Simard *et al.* 1998; Narukawa *et al.* 2003; Heinemann et Kitzberger 2006). Ce phénomène a été observé dans les forêts boréales et tempérées à travers le monde (Narukawa *et al.* 2003; Szweczyk et Szwagrzyk; 1996; Harmon et Franklin; 1989). Dans certaines forêts, la régénération arborescente est limitée à la surface occupée par les billes. Dans les forêts résineuses du Parc national Olympic de l'état de Washington, par exemple, Harmon et Franklin (1989) estiment que 88 à 97 % des semis poussent sur des billes. Cette proportion est d'autant plus remarquable que ces billes ne couvrent que 6 à 11 % de la surface du sol.

Plusieurs facteurs expliquent l'établissement préférentiel des semis d'arbres sur les billes en décomposition. Les semis poussant sur une bille sont surélevés par rapport à la végétation herbacée avoisinante, une position qui peut influencer la disponibilité de l'eau et de la lumière ainsi que la déprédation. La compétition réduite avec les plantes herbacées et une teneur en eau constante sont les facteurs les plus cités pour expliquer l'établissement des semis (Christy et Mack 1984; Harmon et Franklin 1989; Beach et Halpern 2001). Par contre, l'accumulation de litière de feuilles au sol est connue comme un facteur limitant l'établissement des semis (Beach et Halpern, 2001; Greene *et al.*, 1999).

Tous les débris ligneux ne sont pas propices à l'établissement des semis. La diversité d'espèces soutenues par un débris ligneux varie en fonction de son diamètre. En effet, plus une bille a un diamètre important, plus la diversité floristique qu'elle supporte est grande. Takahashi (1994) a estimé à 20 cm et Lee et Struggess (2001) à 30 cm le diamètre minimal requis pour qu'un débris ligneux soit qualifié de grossier. Cela n'est pas surprenant, car une bille plus grosse possède une surface plus grande et de par sa hauteur subit moins l'influence du sol forestier.

Avec la décomposition des billes, une succession de changement des propriétés physiques et chimiques de l'environnement prend place, contribuant à favoriser l'établissement et la survie des semis. L'établissement des mousses avec le temps réduit l'évaporation (Iijima *et al.* 2006; Zielonka 2006), favorise l'adhérence des semences à la surface (Harmon 1987) et protège les semis de l'impact direct des gouttes d'eau (Narukawa *et al.* 2003a). Par contre, un tapis de mousse trop épais risque de nuire aux plus petits semis qui n'auront pas suffisamment de lumière (Sugita et Nagaike 2005; Iijima *et al.* 2007). Harmon et Franklin (1989) ont fixé à 5 cm le seuil au-delà duquel l'effet bénéfique du tapis de mousse est perdu dans les forêts d'épinette du nord-ouest Pacifique.

Le bois bien décomposé est caractérisé par une capacité de rétention en eau élevée (Brais *et al.* 2005). Cette humidité est propice à la germination des semences ainsi qu'aux champignons mycorhiziens qui peuvent favoriser la croissance des semis (Zielonka, 2006; Fraver *et al.*, 2002). Les concentrations en nutriments du bois, notamment en azote, augmentent aussi (Takahashi *et al.* 2000; Brais *et al.* 2006) alors que la diminution de la dureté du bois permet aux racines des semis d'y pénétrer (Narukawa et Yamamoto 2003b).

Selon Szewczyk et Szwagrzyk (1996) et Narukawa *et al.* (2003), la quantité de semis sur les billes atteindrait des maximums dans les classes de décomposition les plus avancées (tableau 2.1), mais les semis peuvent s'établir dès les premiers signes de décomposition (McCullough 1948). Dans la forêt boréale japonaise, Takahashi (2000) a trouvé que les semis commençaient à s'établir sur des billes de classe 2 et étaient plus abondants sur les classes 3 à 5. Par contre, l'auteur a observé un accroissement de la mortalité à partir de la classe de décomposition 4 en raison de la compétition et du décollement de parties d'écorce qui entraîne les petits semis avec elles. Par ailleurs, plus la décomposition est avancée, plus la composition floristique tend à ressembler à celle du sol avoisinant (Lee et Sturges 2001).

Les espèces produisant des petites semences ont une dépendance étroite aux microsites surélevés telles les billes de bois mort (Lusk et Kelly 2003) en raison de leur difficulté à traverser la litière de feuillus (McGee 2001; Iijima *et al.* 2007) et de leur susceptibilité à la dessiccation (Greene *et al.* 2004; Wang et Kemball 2005) alors que les essences possédant des semences plus grosses sont reconnues comme étant plus résistantes aux stress et sont

donc plus ubiquistes quant au substrat de germination (Takahashi 1994; Gray et Spies 1997; Simard *et al.* 2003; Mori *et al.* 2004). Les semis de sapin, dont les semences sont quatre fois plus grosses que celle de l'épinette (Galipeau *et al.* 1997), sont plus aptes à s'établir sur la litière épaisse (Knapp et Smith 1982; Christy et Mack 1984; Harmon et Franklin 1989; Nakamura 1992; Takahashi 1994; Sugita et Tani 2001) et se distribuent généralement sur une gamme de substrats plus large que l'épinette. Par contre, les semences plus petites d'épinettes se logent plus facilement dans les crevasses de bois mort (McGee 2001). Cette différence interspécifique engendre une séparation de niche pour la régénération et facilite donc la coexistence des espèces dans la communauté (Anderson et Winterton 1996).

*Tableau 2.1 Classification du niveau de décomposition des billes  
(Szewczyk et Szwagrzyk 1996)*

Classes de décomposition	Description
1	Écorce intacte; pas de végétation à la surface; mousses recouvrent moins de 10 % de la surface; bois est dur; présence de branches
2	Écorce partiellement intacte; mousses recouvrent de 10 % à 25 % de la surface; bois est dur, mais présente des signes de décomposition au niveau de l'aubier; présence de branches
3	Écorce en majorité dissociée de l'aubier; mousses et plantes couvrent de 25 % à 75 % de la surface; bois est plus mou; signes de décomposition vont jusqu'au cœur; seulement de grosses branches encore présentes
4	Écorce complètement absente; mousses et plantes couvrent de 75 % à 100 % de la surface; bois est très mou; bille est toujours ronde
5	Mousses et plantes recouvrent complètement; bille aplatie parfois difficile à distinguer du sol

L'objectif général de cette étude est de comparer l'établissement et la survie de la régénération naturelle sur le bois mort et sur le sol en forêt naturelle et de déterminer les caractéristiques du bois mort qui sont propices à la germination et la survie des semis. Nous supposons qu'en raison de la dimension plus petite de leurs semences, le bouleau, l'épinette et le thuya s'établiront préférentiellement sur les billes, tandis que le sapin, ayant des semences plus grosses, s'établira tout autant, sur la litière forestière. Les écarts

d'établissement et de survie entre des semis retrouvés sur le bois mort bien décomposé et sur la litière seront plus importants pour le bouleau, l'épinette et le thuya comparativement au sapin. Nous supposons également qu'en vertu de leurs propriétés physico-chimiques avantageuses, les billes plus décomposées (classes de décomposition 3 à 5) supporteront une densité de semis plus élevée.

?

;



## 2.3 Méthodologie

### 2.3.1 Site d'étude

Le territoire d'étude est situé dans le sous-domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc de l'Ouest (48° 30' N, 79° 20' O) et dans la région écologique des Basses-terres d'Abitibi (5a) (Saucier *et al.* 1998). Le climat continental est relativement froid et sec. La température moyenne annuelle oscille entre 0 °C et 2,5 °C, tandis que la saison de croissance dure de 150 à 160 jours. Les précipitations sont plutôt faibles et se situent généralement entre 800 et 900 mm. L'étude est réalisée dans les peuplements matures et surannés situés dans les parcelles témoins du projet SAFE (Brais *et al.* 2004, <http://web2.uqat.ca/safe/dispositifs.htm>) dans la Forêt d'enseignements et de recherche du Lac Duparquet (figure 2.1, tableau 2.2). Les peuplements sont issus de trois feux différents (1923, 1910 et 1760) et représentent un gradient d'âge et de composition typique de la chronoséquence sur sites riches du sud de la forêt boréale mélangée (Bergeron 2000).

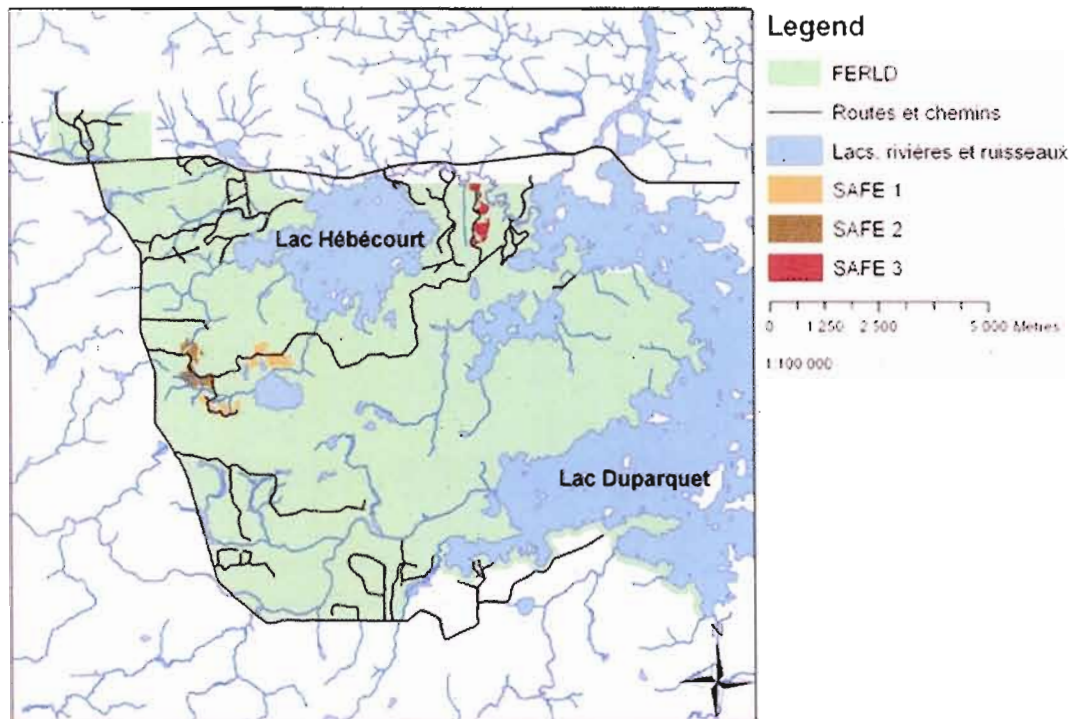


Figure 2.1 Localisation des trois dispositifs du projet SAFE à l'intérieur de la Forêt d'enseignement et de recherche du Lac Duparquet (FERLD).

### 2.3.2 *Caractéristiques sommaires des peuplements*

Dans chacune des parcelles expérimentales (PEX) de témoin, à raison de trois par dispositif du projet SAFE), cinq placettes-échantillon permanentes (PEP) (400 m<sup>2</sup>) ont été échantillonnées. À l'intérieur de celles-ci, tous les arbres dont le diamètre à hauteur de poitrine (DHP) était supérieur à 5 cm ont été numérotés, identifiés et leur DHP mesuré afin d'estimer la surface terrière. À l'intérieur de chacune des neuf parcelles expérimentales, les billes de bois mort au sol ont été dénombrées par classe de décomposition et de diamètre le long d'un triangle équilatéral de 30 m de côté (VanWagner 1982) afin d'obtenir un volume moyen de bois mort. Afin d'estimer la surface du sol occupée par des billes de bois, un transect de 150 m a été établi dans chaque parcelle expérimentale et la présence ou l'absence de bois peu (classe 1 – 3) ou bien décomposé (classe 4 -5) a été notée. L'année précédant l'initiation de cette étude (2006) a été une année semencière particulièrement importante pour le bouleau blanc et les espèces résineuses (A. Rive, données non publiées).

### 2.3.3 *Plan d'échantillonnage*

Pour cette étude, 163 billes ont été localisées (5 essences x 5 classes de décomposition x 5 à 6 répétitions) dans l'ensemble des PEP réparties dans les trois peuplements. L'essence a été identifiée par des critères morphologiques au terrain ou, lorsque la décomposition était trop avancée, à partir d'analyses anatomiques de lames minces de bois. Le diamètre des billes a été mesuré et leur degré de décomposition a été déterminé à l'aide d'une classification basée sur des critères visuels (tableau 2.1). Un échantillon de bois a été prélevé sur chaque bille afin de déterminer les caractéristiques physiques et chimiques au laboratoire.

Dans le but de procéder à un échantillonnage aléatoire systématique de la densité des semis sur les billes et sur le sol à proximité des billes, un premier quadrat de 1 mètre de long a été disposé sur la bille à 2 mètres du plus gros bout de celles-ci. Le diamètre de la bille a été mesuré aux deux extrémités du quadrat (D3 et D4) afin de tracer un deuxième quadrat de mêmes dimensions sur le sol parallèle au premier quadrat et à une distance équivalente au plus grand diamètre de la bille. Ce deuxième quadrat a été placé systématiquement du côté gauche de la bille, l'observateur faisant dos au gros bout de la bille (figure 2.2).

À l'automne 2007, dans chacun des quadrats appariés, tous les semis ont été dénombrés par essence et par classes d'âge : semis de l'année, semis de 1 à 5 ans et semis de 6 ans et plus. Des petites tiges de bois munies de drapeaux portant une couleur qui correspondait à l'essence marquaient chaque semis de l'année pour le suivi ultérieur. Dans le but de quantifier la survie hivernale des semis établis en 2007, les semis ont été dénombrés une seconde fois au printemps et une troisième fois à l'automne 2008.

Afin de caractériser le milieu de croissance, un transect de 1 mètre a été placé sur la diagonale de chaque quadrat. Pour les deux types milieux (bille et sol) et à dix points équidistants le long du transect, nous avons noté le substrat (mousse, litière de feuilles, litière d'aiguilles, écorce, bois) et l'épaisseur du substrat en millimètres dans le cas de la mousse et en nombre de feuilles le cas échéant. L'épaisseur de la couverture morte (horizons LFH) a été mesurée à trois endroits le long des quadrats au sol. Sur le débris ligneux, la résistance de la couche superficielle de la bille a été évaluée à l'aide d'un pénétromètre de poche pour sol (modèle E-280 de Geotest). Finalement, le recouvrement en herbacés (hauteur maximale 1 mètre) a été estimé pour les deux quadrats, selon 6 classes : 0 = aucune plante herbacée; 1= 1-5 %; 2= 6-25 %; 3= 26-50 %; 4=51-75 %; 5= 76-100 %. Dans le cas du quadrat sur la bille, le recouvrement en herbacées incluait les herbacées poussant sur la bille ainsi que celles au dessus de cette dernière sous le un mètre de haut.

À l'automne 2008, deux autres quadrats de 1 mètre de long ont été ajoutés de façon systématique le long des billes de part et d'autre des quadrats existants afin d'augmenter la surface échantillonnée. Tous les semis âgés d'un an ont été dénombrés. Cet échantillonnage plus grand ont permis d'augmenter la probabilité d'observer des semis établis en 2007 ayant survécu en 2008 et d'établir les relations entre l'abondance de semis sur les billes et les caractéristiques de ces dernières.

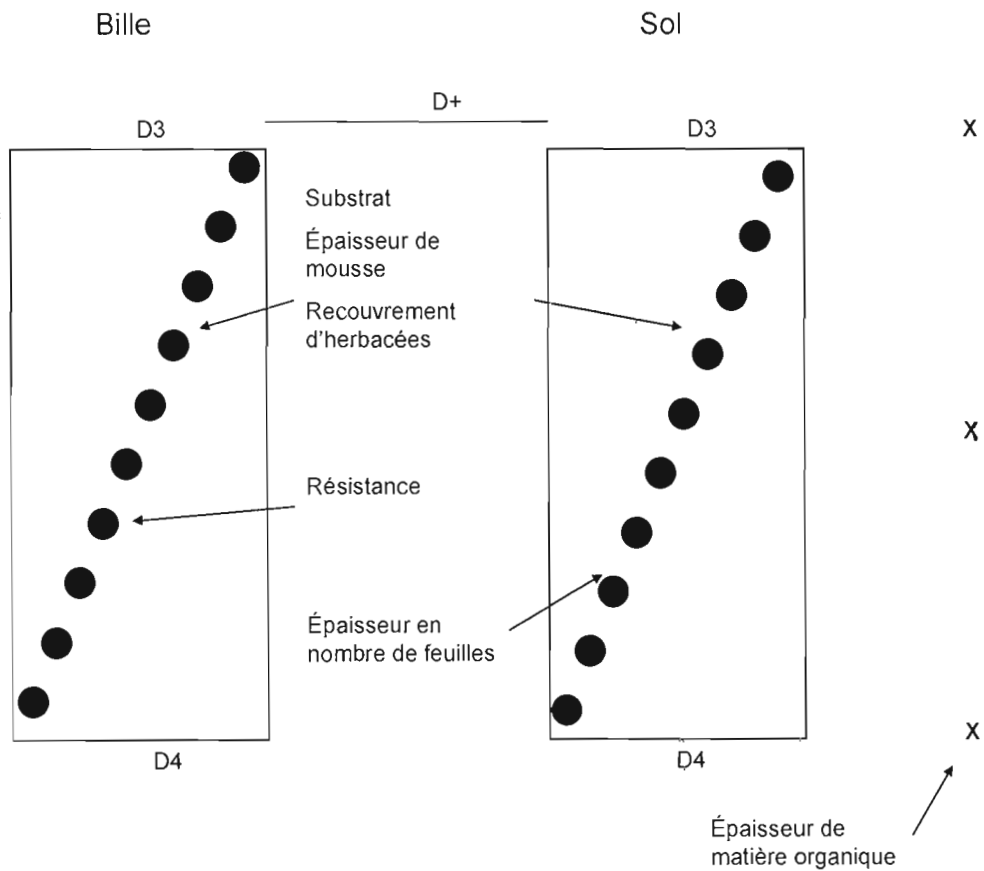


Figure 2.2 Schéma de l'échantillonnage sur la bille et au sol.

## Analyses de laboratoire

Sur le terrain, une tranche de chaque bille a été prélevée à l'aide d'une scie mécanique et conservée au congélateur. Au laboratoire un échantillon de bois a été prélevé de cette tranche et coupé en trois morceaux d'environ deux par cinq centimètres à l'aide d'une scie à ruban. La densité du bois a été mesurée par déplacement d'eau à partir d'un premier morceau préalablement pesé (poids humide) et enduit de paraffine (Brais et al. 2005). Les corrections ont été faites pour le taux d'humidité obtenu à partir d'un deuxième morceau séché à 65°C durant 48 heures. Les concentrations en azote et en carbone ont été obtenues par combustion au four avec un analyseur LECO sur un troisième morceau préalablement broyé. L'identification des essences des billes s'est faite de façon visuelle dans le cas des billes fraîches. Tandis que les billes plus décomposées ont été identifiées à partir des structures anatomiques du bois en utilisant des lames minces coupées au microtome.

### 2.3.4 Analyses statistiques

En raison de la distribution non normale de la densité des semis sur les billes et de la fréquence élevée de billes ne présentant aucun semis, nous avons choisi de modéliser la probabilité d'observer au moins un semis sur chacune des billes inventoriées. Cette variable binaire suit une distribution binomiale. Un modèle linéaire généralisé avec effets mixtes a été développé à l'aide de la procédure GLIMMIX de SAS (Littell et al. 2006) afin de déterminer les facteurs qui facilitent l'établissement (probabilité d'observer au moins un semis en 2007) et la survie (probabilité d'observer au moins un semis de un an à l'automne 2008) des semis sur le bois mort. Les facteurs aléatoires retenus étaient le peuplement, le bloc et la PEP, ces dernières étant imbriquées dans le bloc et les blocs imbriqués dans le peuplement. La variable réponse suivant une distribution binaire, la fonction de lien retenue pour le modèle est le logit (présence-absence). Pour chaque facteur fixe significatif ( $p < 0.05$ ), la probabilité d'observer au moins un semis a été calculée en fonction des variables explicatives, à l'aide des formules suivantes (Ramsey et Schafer 2002) :

$$\eta = \text{logit}(\pi) = \log [\pi / (1 - \pi)] \qquad \eta = \beta_0 + \beta_1 X_1 + \dots + \beta_p X_p$$

Où  $\pi$  = probabilité

Donc  $\pi = \exp(\eta) / [1 + \exp(\eta)]$

Les figures 2.6 et 2.7 de la section résultats ont été obtenues de cette façon. La même analyse a été utilisée afin de déterminer les caractéristiques qui favorisent l'établissement au sol de toutes les essences confondues. Dans ce cas-ci, les facteurs fixes étaient le recouvrement d'herbacées, l'épaisseur d'humus, l'épaisseur de feuilles (en nombre de feuilles), ainsi que les surfaces terrières en résineux et en feuillus (mesurées à l'échelle de la placette échantillon).

Afin de comparer les densités de semis établis en 2007 sur le bois mort aux densités de semis établis sur le sol, nous avons créé comme variable dépendante la différence de densité sol-bille, soit le nombre de semis retrouvés sur la bille soustrait au nombre de semis retrouvés au sol pour chaque essence de semis et avons omis de l'analyse les paires de quadrats où il n'y avait aucun semis. Un modèle linéaire généralisé mixte a été développé à l'aide de la procédure MIXED de SAS (Littell et al. 2006). Les facteurs aléatoires retenus étaient le bloc, la parcelle expérimentale et la placette d'échantillonnage, ces dernières étant imbriquées dans la parcelle expérimentale et les parcelles expérimentales imbriquées dans le bloc. Pour certaines variables dépendantes, un des termes d'erreur a dû être enlevé pour remédier à un problème de variance nulle. Les facteurs fixes considérés sont les classes de décomposition (frais : classe 1-2, intermédiaire : classe 3 et bien décomposés : classe 4-5), les essences des semis ainsi que l'interaction entre ces deux facteurs. L'analyse a été faite en mesures répétées sur l'interaction entre essence de semis et classe de décomposition, ce qui permet d'avoir un terme de variance résiduelle pour chaque groupe et d'éviter que les résidus obtenus présentent un patron d'entonnoir (M.Mazerolle, comm. pers.).

## 2.4 Résultats

### 2.4.1 Caractéristiques des peuplements

Les peuplements échantillonnés présentent des conditions variées de surface terrière et de volume de bois mort. Les surfaces terrières les plus élevées ont été observées dans les peuplements de tremble et mélangés à dominance de tremble. Le bouleau à papier, les épinettes et le sapin étaient plus abondants dans des vieilles sapinières post tordeuse (tableau 2.2). Les billes peu décomposées occupent jusqu'à 8 % de la surface du sol tandis que celles bien décomposées représentent 13 % en recouvrement dans les peuplements de sapinière post tordeuse. La proportion de volume de bois mort bien décomposé est la plus élevée dans ces derniers peuplements (77 %). Le volume de bois mort moyennement décomposé est plus abondant (62 % du total) dans les peuplements mélangés à dominance de tremble (tableau 2.2).

### 2.4.2 Caractéristiques des billes

Des 163 billes échantillonnées, 72 étaient localisées dans les peuplements de tremble, 40 dans les peuplements mélangés à dominance de peuplier faux tremble et 51 dans les sapinières post tordeuse (tableau 2.2). Une proportion plus élevée de billes bien décomposées a été échantillonnée dans les sapinières post tordeuse alors qu'une proportion plus élevée des billes fraîches a été échantillonnée dans les peuplements mélangés à dominance de peuplier faux tremble.

La surface des billes peu décomposées (classe frais) est principalement recouverte d'écorce et les aiguilles ou les feuilles y sont pratiquement absentes (figure 2.3). La principale distinction entre les billes intermédiaires (classe moyen) et les billes fraîches est la diminution du recouvrement de l'écorce qui laisse place au bois en raison du décollement de l'écorce. Les billes de bois bien décomposées présentent des recouvrements en mousse, en feuille et en bois (sans écorce) les plus importants soit 46, 11 et 27 % respectivement. La mousse y est aussi plus épaisse (moy. = 8.3 mm), mais le recouvrement en écorce est moindre (figure 2.3). Les feuilles et les aiguilles peuvent occuper jusqu'à 10 % de la surface de la bille. Les écarts-types importants illustrent la grande variabilité des conditions observées, et ce, principalement pour les billes les plus décomposées.



Tableau 2.2 Composition et caractéristiques des peuplements échantillonnés

Peuplement	Tremblaie	Peuplement mélangé	Sapinière post tordeuse
<i>Caractéristiques des peuplements</i>			
Année d'établissement (dernier feu)	1923	1910*	1760
Surface terrière totale (m <sup>2</sup> ha <sup>-1</sup> )	40.54	37.08	19.18
Tremble (%)	92	81	3
Bouleau à papier (%)	2	1	50
Épinette spp. (%)	3	11	32
Sapin (%)	2	7	13
Bois mort au sol (m <sup>3</sup> ha <sup>-1</sup> )	127.9	89.7	110.8
Recouvrement en bois mort (classes 1-3) (%)	7	8	6
Recouvrement en bois mort (classes 4-5) (%)	12	7	13
<i>Caractéristiques du bois mort (% du volume)</i>			
Bois mort frais	6	10	9
Bois mort moyen	38	62	14
Bois mort bien décomposé	56	28	77
<i>Caractéristiques des billes sélectionnées</i>			
Nombre de billes sélectionnées	72	40	51
<i>% du nombre de billes sélectionnées</i>			
Bois mort frais	18	35	12
Bois mort moyen	43	30	18
Bois mort bien décomposé	39	35	70

\* Année estimée par l'âge à la souche

La densité, le rapport carbone/azote et la dureté de la surface des billes tendent à diminuer avec le stade de décomposition. Tandis que, le pourcentage d'humidité augmente avec la décomposition (figure 2.4). Il en est de même pour le recouvrement d'herbacées sur les billes qui passe d'en moyenne 0.62, 0.71 et 1.16 % pour le bois frais, moyennement, et bien décomposé respectivement.

On observe de fortes corrélations entre les caractéristiques externes des billes et les propriétés physico-chimiques (tableau 2.3). Ainsi, la surface recouverte d'écorce est fortement et positivement corrélée avec la dureté, la densité et le rapport C/N, mais inversement corrélée avec l'humidité du bois. Le recouvrement et l'épaisseur des mousses sont fortement et négativement corrélés avec la dureté du bois.

Les densités de semis sur les billes sont extrêmement variables (figure 2.5). Les densités de semis s'étant établis en 2007 sont plus élevées sur le bois bien décomposé pour toutes les essences (figure 2.5). Les densités les plus élevées ont été observées sur les billes bien décomposées où le bouleau a atteint en moyenne 19 semis par m<sup>2</sup>. Des quatre espèces dénombrées, bouleau blanc, thuya, épinette spp. (à cette taille il était très difficile de différencier les épinettes blanche et noire) et sapin, ce dernier présente les densités les moins élevées. Par contre, les densités en 2008 montrent un taux de survie moindre pour le bouleau.

#### 2.4.3 *Caractéristiques des billes expliquant la présence de semis*

En raison de fortes corrélations entre les caractéristiques externes et les propriétés physico-chimiques des billes (tableau 2.3), seuls les caractéristiques physico-chimiques des billes et le recouvrement en herbacées ont été inclus dans les modèles. Ce choix fut aussi motivé par le fait que la compétition réduite avec les plantes herbacées et une teneur en eau constante sont les facteurs les plus cités pour expliquer l'établissement préférentiel des semis sur le bois mort.

Les facteurs fixes retenus pour ce modèle sont le recouvrement d'herbacées, la dureté de la surface de la bille, la densité de l'aubier, l'humidité, le rapport carbone azote, ainsi que les surfaces terrières en résineux et en feuillus.

Les caractéristiques des billes qui influencent l'établissement (2007) de semis de bouleaux ( $p < 0.05$ ) sont la dureté de la surface de la bille et l'humidité. La probabilité d'observer au moins un semis de bouleau sur une bille diminue avec l'augmentation de la dureté de la surface de la bille (figure 2.6) tandis qu'elle augmente rapidement avec l'humidité. En 2008, la probabilité d'observer au moins un semis de bouleau diminue avec la dureté (mesure prise à l'aide du pénétromètre), le recouvrement d'herbacées ainsi qu'avec l'augmentation de la surface terrière feuillue (figure 2.6).

En 2007, la probabilité d'observer au moins un semis d'épinette sur une bille diminue avec la dureté. En 2008, la probabilité d'observer au moins un semis d'épinette diminue avec la dureté, le recouvrement d'herbacées ainsi qu'avec l'augmentation de la surface terrière feuillue (figure 2.7).

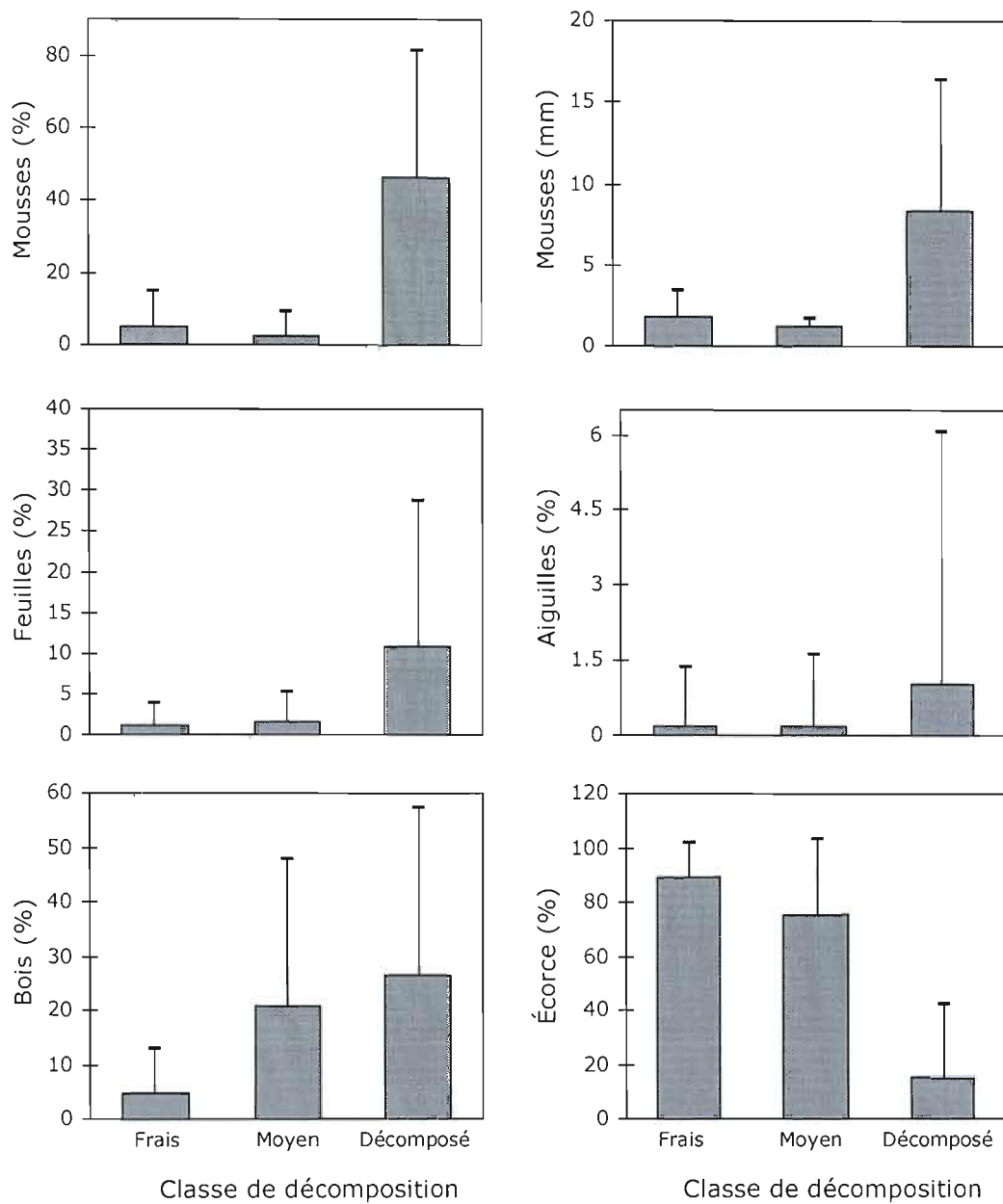


Figure 2.3 Recouvrement (%) des substrats de germination à la surface des billes et épaisseur de mousse (mm). Pour les classes frais :  $n=33$ , moyen :  $n=52$  et décomposé :  $n=78$ . Les barres représentent l'écart-type de l'échantillon.

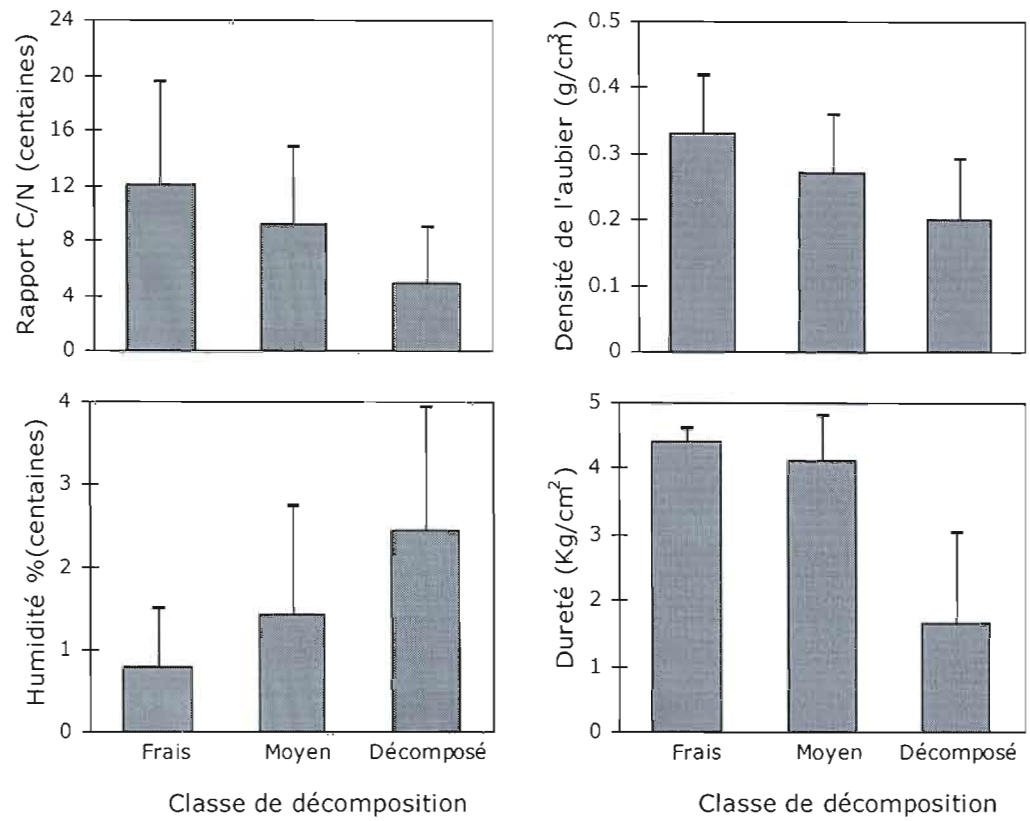


Figure 2.4 Caractéristiques physico-chimiques des billes échantillonnées en fonction de l'état de décomposition. Pour les classes frais :  $n=33$ , moyen :  $n=52$  et décomposé :  $n=78$ . Les barres présentent l'écart-type de l'échantillon.

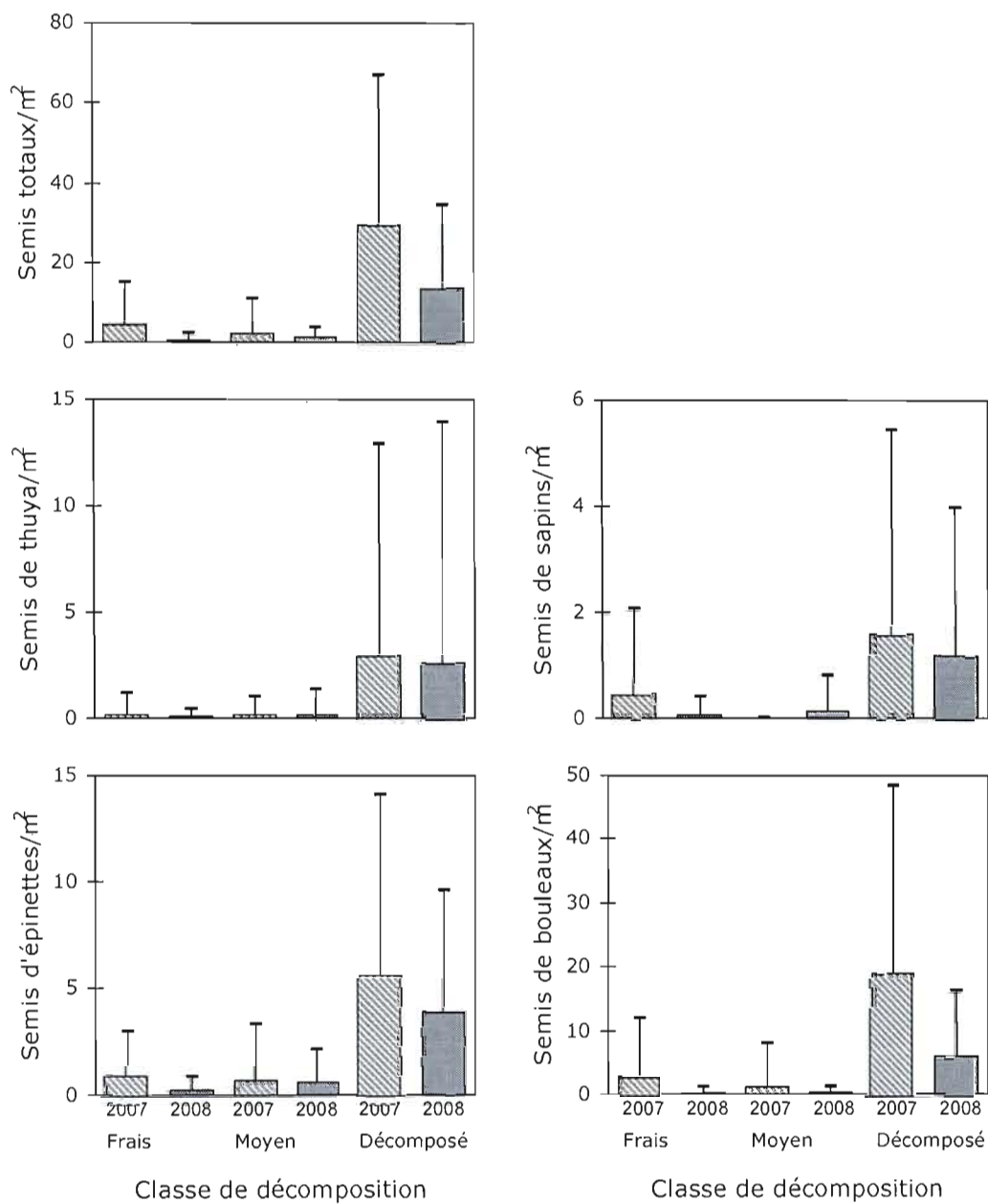


Figure 2.5 Densité de semis (nombre par  $m^2$ ) établis en 2007 et semis d'un an observés en 2008 par classe de décomposition. Les barres verticales représentent l'écart-type de l'échantillon. Note la différence d'échelles sur les figures.

Tableau 2.3 Corrélations entre les facteurs physico-chimiques et les caractéristiques de recouvrement des billes (coefficients de corrélation de Pearson, probabilité, nombre d'observations)

	Dureté	Densité de l'aubier	Humidité	Rapport C/N
Recouvrement en aiguille	<b>-0.18</b> <b>0.023</b> <b>158</b>	-0.04 0.602 155	0.07 0.419 153	-0.09 0.245 158
Recouvrement en bois	-0.01 0.857 158	<b>-0.27</b> <b>0.001</b> <b>155</b>	0.13 0.107 153	-0.14 0.090 158
Recouvrement en écorce	<b>0.76</b> <b>&lt;0.001</b> <b>158</b>	<b>0.41</b> <b>&lt;0.001</b> <b>155</b>	<b>-0.47</b> <b>&lt;0.001</b> <b>153</b>	<b>0.42</b> <b>&lt;0.001</b> <b>158</b>
Recouvrement en feuilles	<b>-0.54</b> <b>&lt;0.001</b> <b>158</b>	-0.13 0.106 155	<b>0.26</b> <b>0.001</b> <b>153</b>	<b>-0.20</b> <b>0.010</b> <b>158</b>
Recouvrement en mousses	<b>-0.72</b> <b>&lt;0.001</b> <b>158</b>	<b>-0.24</b> <b>0.003</b> <b>155</b>	<b>0.37</b> <b>&lt;0.001</b> <b>153</b>	<b>-0.32</b> <b>&lt;0.001</b> <b>158</b>
Épaisseur de mousse	<b>-0.63</b> <b>&lt;0.001</b> <b>81</b>	0.00 0.989 78	0.01 0.914 76	-0.13 0.232 81
Recouvrement en herbacées (classes)*	<b>-0.38</b> <b>&lt;0.001</b> <b>158</b>	<b>-0.22</b> <b>0.007</b> <b>155</b>	<b>0.29</b> <b>&lt;0.001</b> <b>153</b>	<b>-0.21</b> <b>0.007</b> <b>158</b>

\*Coefficient de corrélation de Spearman

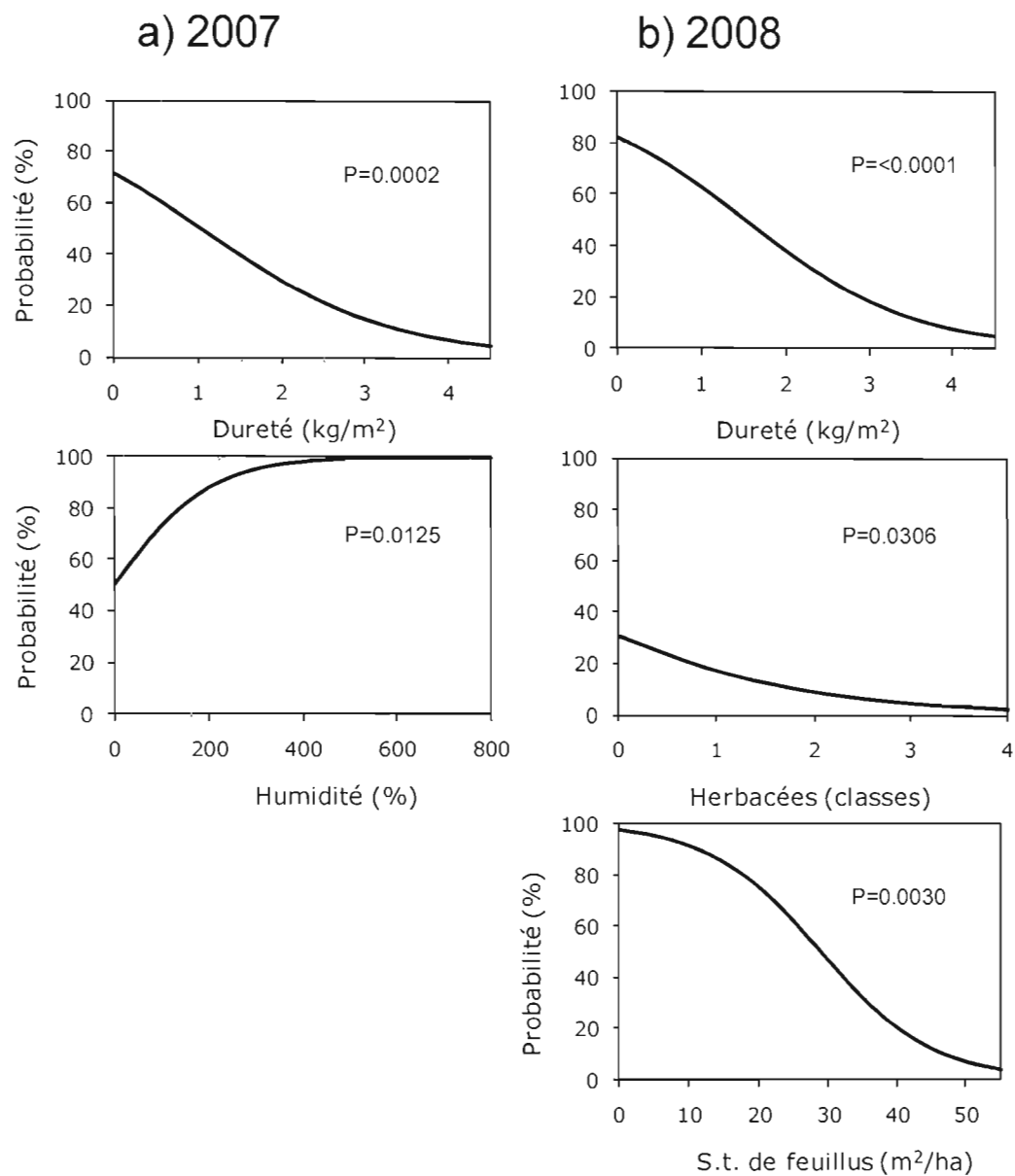


Figure 2.6 Probabilité d'observer au moins a) un semis de bouleau établi en 2007 et b) un semis d'un an en 2008 en fonction des caractéristiques physico-chimiques des billes, du recouvrement en herbacées et de la surface terrière en feuillus des peuplements.



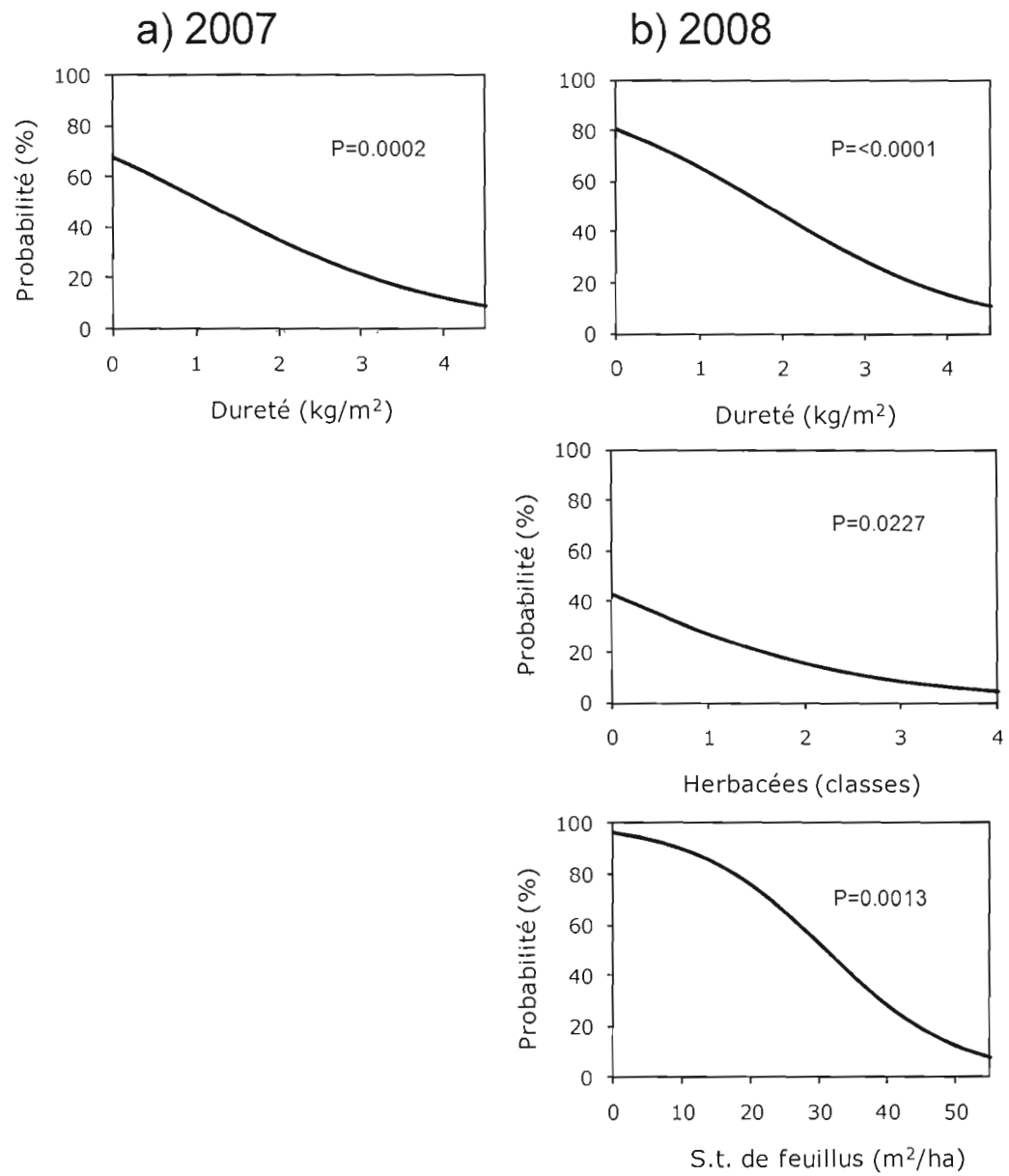


Figure 2.7 Probabilité d'observer au moins a) un semis d'épinette en 2007 et b) un semis d'épinette d'un an en 2008 en fonction des caractéristiques physico-chimiques des billes, du recouvrement en herbacées et de la surface terrière en feuillus des peuplements.

#### 2.4.4 Caractéristiques qui expliquent la présence de semis au sol

Les seuls facteurs affectant l'établissement des semis au sol (toutes essences confondues) sont les surfaces terrières en feuillus et en résineux (tableau 2.4). La probabilité de présence de semis au sol augmente avec la surface terrière en résineux tandis qu'elle diminue avec la surface terrière en feuillus.

Tableau 2.4 Effet des différents facteurs sur l'établissement des semis au sol en 2007, toutes essences confondues

	Degrés de liberté	Den DDL	Valeur de F	Pr >F
Recouvrement d'herbacées	1	138	1.70	0.1940
Épaisseur de l'humus	1	138	2.29	0.1329
Épaisseur de feuilles	1	138	0.51	0.4742
Surface terrière en résineux	1	138	7.54	0.0068
Surface terrière en feuillus	1	138	3.31	0.0710

#### 2.4.5 Différences sol - bille

La différence entre la densité de semis établis au sol et la densité de semis établis sur les billes en 2007 varie d'une espèce de semis à l'autre (figure 2.8). La classe de décomposition, l'essence de semis ainsi que l'interaction entre ces deux facteurs ont un effet significatif (à 0.05) sur la différence de densité des semis au sol et sur la bille (tableau 2.5). Pour ce qui est de bouleaux et d'épinettes, les densités de semis sont plus fortes sur le bois mort, et ce, pour toutes les classes de décomposition. Dans le cas du bouleau, il y a 15.49, 3.49 et 28.94 semis par mètre carré de plus sur la bille qu'au sol pour les classes de décomposition frais, moyen et bien décomposé respectivement. Le sapin s'est établi préférentiellement au sol; on observe 2.22, 10.56 et 6.74 semis par mètre carré de plus au sol que sur la bille pour les classes de décomposition frais, moyen et bien décomposé respectivement. Le même patron s'observe en 2008, malgré les densités plus faibles.

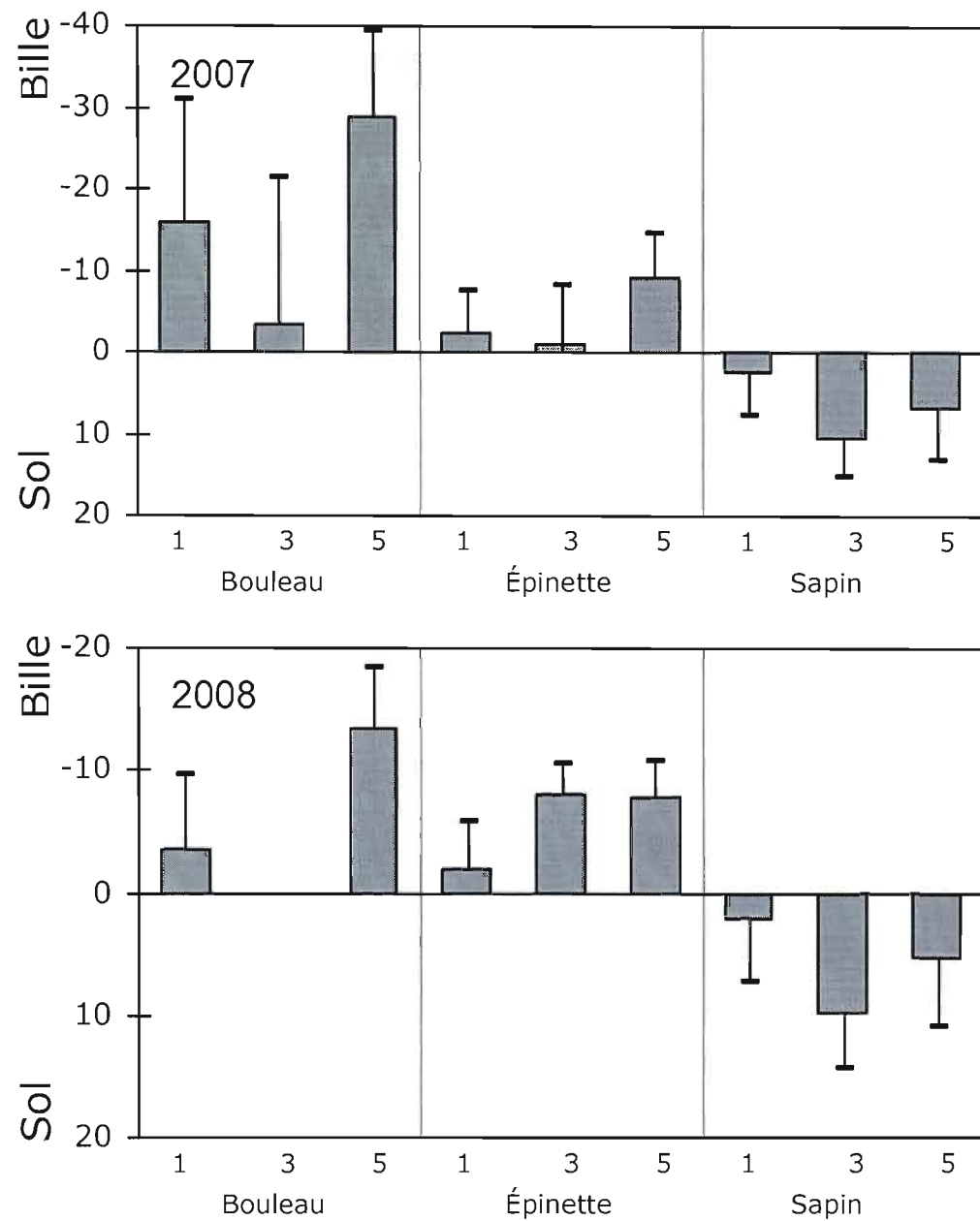


Figure 2.8 Différence entre le nombre de semis au sol et sur la bille par classes de décomposition (1=frais 3=moyennement décomposé et 5=bien décomposé) et par essence de semis.

*Tableau 2.5 Effet de la classe de décomposition et de l'essence des semis sur la différence de densité en semis au sol et sur la bille*

	Degrés de liberté	Den DDL	Valeur de F	Pr >F
<i>2007</i>				
Classe de décomposition	2	113	5.20	0.0069
Essence de semis	2	113	25.56	<.0001
Interaction classe de décomposition et essence de semis	4	113	2.58	0.0408
<i>2008</i>				
Classe de décomposition	2	101	3.15	0.0469
Essence de semis	2	101	22.84	<.0001
Interaction classe de décomposition et essence de semis	4	101	3.71	0.0074

## 2.5 Discussion

L'année 2006 a été une année semencière exceptionnelle. Dans le cadre d'une autre étude réalisée dans le même secteur, Rive (données non publiées) a estimé des densités de d'épinettes et de sapins, à partir des contenus de trappes à graines, à plus de 10 millions et environ 460 000 graines ha<sup>-1</sup> respectivement dans des sapinières post tordeuse avec une composante importante d'épinettes à forte dimension.

Les volumes de bois mort observés présentent des valeurs élevées, mais comparables à ce qui a été rapporté pour des peuplements naturels de la forêt boréale (Hély et al. 2000; Pedlar et al. 2002). Le bois mort, toutes classes de décomposition confondues, couvrait entre 15 et 20 % du sol et était susceptible de recevoir une partie importante de la pluie de semence. Les variations de la composition du couvert entre les différents peuplements de l'étude ne se sont pas traduites par une augmentation de la probabilité d'observer des semis avec l'augmentation de la surface terrière des essences semencières. Cela est probablement dû au fait que ce phénomène n'a pas été mesuré à une échelle plus fine. Nous ne pouvons donc pas estimer la répartition de la pluie de semences. Le fait qu'une proportion plus importante des billes bien décomposées était localisée dans les vieilles sapinières, où le bouleau occupait une proportion importante de la surface terrière, explique en partie la surreprésentation des semis de bouleau par rapport au semis d'épinette sur le bois mort. D'autre part, le bouleau produit de plus petites semences en plus grande quantité.

### 2.5.1 Caractéristiques des débris ligneux grossiers favorisant l'établissement et la survie des semis

En se décomposant, la surface du bois se transforme (figures 2.3 et 2.4), les différentes caractéristiques des billes évoluent et sont donc très corrélées entre elles (tableau 2.3). La densité du bois diminue et l'ouverture des trachéides forme un système capillaire qui accroît substantiellement la rétention en eau (Zielonka 2006). La surface des billes change; l'écorce tombe, laissant apparaître plus de bois, les mousses prolifèrent tant en recouvrement qu'en épaisseur. Nos résultats montrent que les billes bien décomposées qui sont moins dures et qui ont un taux d'humidité plus élevé supportent de plus grandes quantités de semis (figure 2.5). Lors de la pluie des semences, la rétention des graines à la surface de la bille est favorisée par

la surface des billes bien décomposées, étant plus poreuse (plus de mousse, bois plus décomposé exposé par la perte de l'écorce) que celle des billes fraîches. Dans le cas du bois frais, les semences tombent sur un substrat plus lisse et dur et auraient plus tendance à glisser au sol. Cependant, nous avons observé plusieurs semis s'établissant dans des trous à la surface des billes peu décomposées.

Les caractéristiques du bois mort les plus souvent citées comme favorisant la régénération arborescente sont le maintien de l'humidité et la compétition réduite des plantes herbacées (Motta *et al.* 2006; Christy et Mack 1984; Harmon et Franklin 1989; Beach et Halpern 2001). Nos résultats vont dans le même sens : l'humidité affecte l'établissement du bouleau, tandis que le recouvrement en herbacées affecte la survie du bouleau et de l'épinette.

#### 2.5.2 *L'établissement des semis*

La dureté des débris ligneux affecte négativement l'établissement des semis de bouleau et d'épinette (figures 2.6 et 2.7). Lorsque la surface de la bille est moins résistante, la pénétration des racines des semis est facilitée (Narukawa *et al.* 2003). D'autre part, le recouvrement en mousse est aussi fortement lié à la dureté et à l'humidité : plus la surface d'une bille est meuble plus celle-ci est couverte de mousse, plus le tapis de mousse y est épais et plus le taux d'humidité est élevé (tableau 2.3). La présence de mousse est reconnue comme étant un facteur facilitant l'établissement des semis (Santiago 2000), car elle retient les semences (Harmon 1989), protège les semis d'impact des gouttes d'eau (Nakamura 1992) et maintient l'humidité (Iijima *et al.* 2006).

Étant donné la très petite taille des graines de bouleau, ce dernier est très sensible à l'humidité du bois mort pour son établissement (figure 2.6), ce qui est moins le cas pour l'épinette. Iijima *et al.* (2006) ont trouvé que l'humidité des billes n'affectait pas l'établissement des semis d'épinettes. Le bois mort, particulièrement lorsque bien décomposé, est reconnu pour avoir une très bonne capacité de rétention d'eau, ce qui en fait un substrat où l'humidité est relativement stable comparativement au sol (Fraver *et al.* 2002). Les semis plus petits sont plus sensibles à la dessiccation (Greene *et al.* 2004) et le bouleau est probablement plus vulnérable que les autres essences étudiées à une légère baisse d'humidité en raison de sa taille. Ses racines initiales étant plus petites que celles de

l'épinette, on peut supposer qu'elles pénètrent moins profondément dans le bois décomposé et sèchent plus facilement.

### 2.5.3 *La survie des semis*

Nos résultats montrent que la survie des semis, en termes de probabilité d'observer au moins un semis de 1 an en 2008, dépend de la dureté de la surface de la bille. Cela est dû à l'établissement et peut être aussi au développement racinaire qui est facilité dans un substrat plus meuble (Narukawa *et al.* 2003). Il a été démontré que puisque les débris ligneux grossiers sont généralement surélevés et arrondis, les feuilles ont moins tendance à s'y déposer et la compétition par les plantes herbacées y est réduite (DeLong *et al.* 1997). Dans la présente étude, nous avons pu observer que la litière de feuilles sur les billes était quasi inexistante. Cependant, nos résultats montrent que le recouvrement en herbacées à la surface des billes, quoi qu'inférieur au sol adjacent, affecte négativement la survie des semis de bouleaux et d'épinettes un an après l'établissement. Il en est de même pour la surface terrière en feuillus (figures 2.6 et 2.7) : dès que la surface terrière dépasse 20 m<sup>2</sup> à l'hectare, la probabilité d'observer au moins un semis d'un an en 2008 décroît, et ce, tant pour le bouleau que pour l'épinette. Ces deux facteurs (recouvrement en herbacées et surface terrière en feuillus) influencent la disponibilité de la lumière et indiquent potentiellement que celle-ci devient rapidement limitante pour la survie des semis. Par contre, nous n'avons pas pris en compte la strate arbustive qui peut avoir un impact important sur la disponibilité de la lumière (Aubin *et al.* 2000). Globalement, la pluie de semence, l'abondance de bois mort bien décomposé et un couvert arborescent ouvert correspondent aux conditions qui favorisent la régénération en épinette et en bouleau. Ces conditions se retrouvent dans des peuplements de stade successional plus avancé. En outre, comme l'essence de bois mort ne semble pas influencer l'établissement (E. Robert, données non publiées), on peut supposer que même dans des peuplements de trembles, s'il y a suffisamment de semenciers, les débris ligneux au sol peuvent favoriser la régénération en épinette et en bouleau.

### 2.5.4 *Facteurs expliquant la présence de semis au sol*

Les semis retrouvés au sol étaient composés principalement de sapins. L'épaisseur de feuilles (en nombre de feuilles) n'était probablement pas assez variable pour que l'on puisse observer un effet sur les densités de semis au sol. Le seul facteur ayant affecté l'établissement



au sol est la surface terrière en feuillus, car possiblement elle influence la lumière et le nombre de semenciers. Les feuillus sont principalement représentés par le tremble qui se reproduit principalement par drageonnement et produit beaucoup d'ombre.

#### 2.5.5 Différences entre les espèces

Les espèces produisant des petites semences ont une dépendance étroite aux microsites surélevés telles les billes de bois mort bien décomposé (Lusk et Kelly 2003) en raison de leur difficulté à traverser la litière de feuillus (McGee 2001; Iijima *et al.* 2007) et de leur susceptibilité à la dessiccation (Greene *et al.* 2004; Wang et Kembell 2005). Les essences possédant des semences plus grosses sont plus résistantes au stress associé à l'assèchement et sont donc plus ubiquistes quant au substrat de germination (Takahashi 1994; Gray et Spies 1997; Simard *et al.* 2003; Mori *et al.* 2004). Les semis de sapin, dont les semences sont quatre fois plus grosses que celle de l'épinette (Galipeau *et al.* 1997), sont plus aptes à s'établir sur la litière épaisse (Knapp et Smith 1982; Christy et Mack 1984; Harmon et Franklin 1989; Nakamura 1992; Takahashi 1994; Sugita et Tani 2001) et se distribuent généralement sur une gamme de substrats plus large que l'épinette. Plusieurs études ont démontré que comparativement aux semis d'épinette, les semis de sapin ayant de plus longues racines et de plus longues tiges sont plus aptes à percer la litière de feuilles du sol forestier et à y survivre (Simard *et al.* 1998; Knapp et Smith 1982; Narukawa et Yamamoto 2001). Nos résultats vont dans le même sens : on observe plus de semis de sapins au sol que sur les billes (figure 2.8).

La plus faible densité de semis de sapin sur les billes comparativement au bouleau et à l'épinette s'explique en raison de la taille des semences de sapin. En effet, les graines de sapin étant plus grosses, elles ont moins tendance à se coincer dans les crevasses d'écorce ou les petits trous à la surface de billes (McGee 2001). De plus, les semences plus grosses du sapin ayant une surface de contact moindre avec la bille ont un apport en eau moins important qu'une petite semence d'épinette logée dans une crevasse de bois (Anderson et Winterton 1996). Une autre explication possible au faible établissement du sapin sur le bois mort est que la prédation par les petits mammifères est potentiellement plus élevée sur le bois mort pour des semences plus grosses.

Par contre, les réserves d'énergie plus importantes contenues dans les plus grosses graines du sapin permettent au sapin de mieux résister au stress hydrique et aux conditions ombragées du sol forestier que d'autres espèces ayant des plus petites semences (Kimmins 1997). Contrairement à nos résultats, certaines études (Szewezyk et Szwagrzyk 1996; Parish et Antos 2005) ont trouvé que les sapins (*Abies alba* Mill.) s'établissaient préférentiellement sur le bois mort. Il est possible que cette différence soit simplement due à une différence de taille, si les débris ligneux sont plus gros, ou bien à des conditions au sol moins propices, par exemple, plus de compétition avec les plantes herbacées ou une litière de feuilles plus épaisse.

#### 2.5.6 Conclusion et implications sylvicoles

Parmi les multiples fonctions du bois mort dans les écosystèmes forestiers, son importance comme substrat de germination est non négligeable. Conformément à nos hypothèses, les essences produisant de petites semences, soit le bouleau blanc ainsi que les épinettes noire et blanche s'établissent préférentiellement sur le bois mort, tandis que le sapin, une espèce qui produit des semences plus grosses, s'établit davantage au sol. Les caractéristiques qui sont propres au bois plus décomposé soit l'humidité et l'amollissement du bois favorisent l'établissement, dans le cas des semis de bouleau tandis que seulement l'amollissement est paru important pour l'établissement de l'épinette. En favorisant l'établissement et la survie des semis de certaines espèces, notamment l'épinette blanche et le thuya, la présence de débris ligneux au sol joue un rôle important dans la dynamique forestière et peut potentiellement influencer le taux de transition des peuplements de feuillus intolérants vers les peuplements mixtes et résineux. Le fait que la présence de bois mort au sol favorise la régénération de l'épinette blanche par rapport au sapin est, en soi, une information d'intérêt pour l'aménagiste intervenant en forêt boréale mélangée.

L'exploitation forestière influence de manière importante la dynamique du bois mort. Par exemple, la récolte des tiges de gros diamètre, la fragmentation des DLG de stade de décomposition avancé (Fraver *et al.* 2002) ainsi que la modification des conditions environnementales au sol (étendue des températures, humidité) perturbe cette dynamique. Par ailleurs, l'impact de la coupe forestière sur le bois mort est généralement proportionnel au taux de prélèvement (Stevenson *et al.* 2006). Dans ce sens, une exploitation forestière qui

maintient un couvert forestier jeune et prélève systématiquement les futurs débris ligneux grossiers aurait pour effet de limiter le recrutement en conifères (Simard *et al.* 1998). De surcroît, l'engouement croissant pour l'exploitation de la biomasse risque de venir perturber encore plus cette dynamique et il serait primordial de porter une attention particulière au maintien du bois mort et des multiples processus qu'il sous-tend. À cet effet, même si la fertilité des sols et la biodiversité sont les préoccupations les plus souvent évoquées (plutôt que la régénération naturelle) pour limiter l'extraction de biomasse forestière, plusieurs juridictions ont élaboré (ou sont en cours d'élaborer) des lignes directrices touchant ce secteur industriel en pleine croissance.

Un aménagement forestier écosystémique devrait, en principe, prendre en compte l'importance des débris ligneux qui jonchent le sol forestier. Le maintien de la dynamique du bois mort pourrait être atteint à travers certains aménagements, notamment par les prescriptions visant le maintien et la production future de chicots à l'intérieur des peuplements aménagés et par des coupes partielles de faibles intensités.

### 3 RÉGÉNÉRATION NATURELLE EN SAPIN ET TREMBLE : CONSÉQUENCES DES PRATIQUES SYLVICOLES ADAPTÉES EN FORÊT BORÉALE MIXTE

#### 3.1 *Résumé*

Dans le contexte du virage vers l'aménagement forestier écosystémique (AFÉ), la diversification des pratiques sylvicoles constitue une mesure visant à réduire les écarts entre les paysages aménagés et la mosaïque naturelle et à concilier les objectifs de production forestière, de maintien de la biodiversité et d'acceptabilité sociale. Afin de tester une approche d'AFÉ en forêt boréale mélangée, le projet SAFE a été mise en place dans la Forêt d'enseignement et de recherche du lac Duparquet, en Abitibi, entre 1999 et 2002. Dans cette étude, réalisée dans des peuplements boréaux mixtes, la dynamique de la régénération naturelle en termes de densité et de croissance y a été suivie dans un dispositif expérimental de quatre traitements : deux types de coupes partielles (par pied d'arbres et par trouées d'environ 400 m<sup>2</sup>), la coupe totale et un témoin non coupé. Les inventaires de régénération ont été effectués 1, 2, 5 et 8 ans après coupes et l'influence relative de la compétition intraspécifique et interspécifique sur la croissance du tremble et du sapin a été évaluée 6 ans après coupes. Nos résultats confirment que la densité du tremble augmente avec le degré d'ouverture du couvert, mais diminue avec le temps depuis la coupe, tandis que la densité du sapin continue à augmenter (recrutement) dans tous les traitements, mais de façon plus importante dans le témoin et la coupe partielle dispersée. La croissance en hauteur du sapin répond bien à l'ouverture du couvert. Ces résultats démontrent la possibilité d'influencer la composition des peuplements futurs à l'aide des pratiques sylvicoles adaptées.

Mots clés : Aménagement forestier écosystémique, coupes partielles, régénération, sapin baumier, peuplier faux tremble

### 3.2 Introduction

Dans la forêt boréale mixte de l'Ouest québécois, suite à une perturbation importante, les feuillus intolérants à l'ombre, tel le peuplier faux tremble (*Populus tremuloides Michx*) et le bouleau à papier (*Betula papyrifera Marsh.*), ont tendance à coloniser rapidement le milieu. Avec le temps, des essences plus tolérantes à l'ombre en l'occurrence les épinettes noires (*Picea mariana Mill.*) et blanches (*P. glauca Moench*) et le sapin baumier (*Abies balsamea L.Mill.*) remplacent graduellement les espèces pionnières (Bergeron et Harvey 1997, Bergeron 2000). Les trouées résultant d'épidémies d'insectes, de petits chablis ou de la sénescence des arbres amènent graduellement les espèces de fin de succession à occuper une plus grande place au sein du peuplement (Kneeshaw *et al.* 1998). Sur les sites mésiques, les peuplements tendent à passer d'une composition généralement feuillue vers une composition plus mixte, pour finalement évoluer vers des peuplements à dominance résineuse (Kneeshaw et Bergeron 1998).

Dans le contexte d'un aménagement forestier écosystémique, les coupes partielles constituent un moyen pour recréer des perturbations secondaires caractérisant la dynamique naturelle et, potentiellement, d'accélérer la succession en imitant la mortalité éparse des arbres ou les petits chablis (Harvey *et al.* 2002; Brais *et al.* 2004). Les coupes partielles semblent alors présenter plusieurs avantages sur les plans forestier et faunique : elles tendent à maintenir le peuplement en production, protéger la régénération préétablie et fournir un abri pour la faune en maintenant un couvert forestier (Kneeshaw *et al.* 2002). Or, instaurer un aménagement forestier qui tire parti de la régénération naturelle et de sa réponse à l'ouverture partielle du couvert et amener les peuplements vers la composition et la structure désirées, constitue un des défis de l'aménagement écosystémique (Chen 1997).

Le tremble, une espèce intolérante à l'ombre, est doté d'une stratégie de reproduction extrêmement efficace après perturbation. La production de drageons, provoquée par les changements hormonaux induits par l'élimination de la dominance apicale suite à la mort des tiges mères, est favorisée par les perturbations sévères et l'augmentation des températures du sol qui s'en suit (Frey *et al.* 2003). Bien que les relations entre le taux de prélèvement et

l'établissement de drageons soient variables d'une région à l'autre, des densités adéquates de tremble en régénération ont été observées suite à des coupes partielles dans le Nord-est canadien (Pothier et Prévost 2002; Brais *et al.* 2004). Les facteurs qui, par la suite, contrôlent la survie et la croissance des drageons incluent les conditions environnementales, les parasites et la compétition intra et inter spécifique (Pothier et Prévost 2002; Frey *et al.* 2003). À l'opposé, le sapin baumier possède une bonne capacité à s'établir abondamment en sous couvert (Harvey et Bergeron 1989; Côté et Bélanger 1991; Parent et Messier 1995). Il est très tolérant à l'ombre (Frank 1990) et, selon Parent et Messier (1995) et Claveau *et al.* (2002), atteint sa croissance optimale à 25 % de plein soleil. Le sapin peut survivre plus de 60 ans en conditions ombragées tout en maintenant sa capacité à répondre par une croissance en hauteur vigoureuse suite à une ouverture du couvert (Parent et Messier 1995; Messier *et al.* 1999 a, Bourgeois *et al.* 2004).

Les espèces intolérantes et tolérantes ont généralement des stratégies d'allocation de carbone différentes. Celles qui sont intolérantes concentrent leurs énergies à une croissance en hauteur pour atteindre le plus rapidement possible la canopée, tandis que les espèces tolérantes investissent davantage dans la croissance latérale des branches pour capturer plus de lumière lorsque cette ressource est limitée (Chen 1997). Cependant, selon Kneeshaw *et al.* (2006), il est possible que cette différence entre les espèces tolérantes et intolérantes disparaisse avec l'augmentation de la taille, alors que les espèces tolérantes perdraient de leur plasticité.

Suite à une coupe partielle, la densité, la hauteur et la distribution des arbres résiduels détermineront l'influence du couvert sur l'environnement à l'intérieur du peuplement. La taille, la forme et l'orientation des trouées, de concert avec la hauteur des arbres, ainsi que la latitude, l'exposition et la pente du site influenceront la radiation incidente, la température du sol et les extrêmes de température (Carlson et Groot 1997). À moyen terme, l'évolution de la canopée (expansion, sénescence, chablis) en réponse à la coupe modulera la réponse fonctionnelle de la strate de sous-bois et les trajectoires successioneilles subséquentes (Messier *et al.* 1999b).

En général, le tremble et le sapin bénéficieront initialement tous deux d'une ouverture partielle du couvert (Messier *et al.* 1999a). Dans quelle mesure les deux essences peuvent, par la suite, cohabiter dépend de leur tolérance respective aux conditions ambiantes, mais aussi du degré de compétition intra et interspécifique qu'elles sont en mesure de tolérer. La présente étude, réalisée dans le cadre du projet SAFE (Sylviculture et aménagement forestier écosystémique), vise à caractériser la dynamique de la régénération de tremble et de sapin suivant une gamme de traitements de coupe.

L'objectif général de cette étude est de caractériser la réponse de la régénération naturelle à différents degrés d'ouverture du couvert forestier dans des peuplements mélangés à dominance de tremble et à différents degrés de compétition au cours des huit premières années suivant l'application des traitements de récolte. Plus spécifiquement, nos objectifs sont de : 1) évaluer l'effet des coupes totales et partielles sur la densité et la composition de la régénération naturelle après coupe; 2) caractériser les patrons de croissance de la régénération en tremble et en sapin en fonction de différents degrés d'ouverture du couvert et en fonction du temps depuis la coupe; et 3) évaluer l'effet de la compétition intraspécifique et interspécifique sur la croissance des gaules de sapin et de tremble.

Nous posons l'hypothèse que la proportion et la densité du tremble dans la strate de régénération ainsi que sa croissance initiale refléteront le degré d'ouverture du couvert suite aux traitements de coupe. L'abondance et la croissance initiale du sapin seront plus fortes dans les coupes partielles. Avec le temps, la croissance des deux essences diminuera avec une hausse de la compétition intraspécifique et interspécifique.

### 3.3 *Méthodologie*

#### 3.3.1 *Site d'étude*

La présente étude est réalisée dans la Forêt d'enseignement et de recherche du lac Duparquet (FERLD), en Abitibi, Québec (48°86'N- 48°32'N, 79°19'W-79°30'W). Cette région fait partie de la forêt boréale mélangée du sous domaine bioclimatique de la sapinière à bouleau blanc de l'Ouest (Robitaille et Saucier 1996). La température annuelle y est de 0.7 °C et les précipitations de 890 mm. Le nombre moyen de jours sans gel est de 148 (Environnement Canada, 2009). Les peuplements traités sont situés sur des sols argileux provenant de dépôts glaciolacustres laissés par le lac Ojibway (Vincent et Hardy 1977).

Les peuplements de l'étude, âgés de 86 ans (âge à la souche), sont mélangés et le tremble occupe 80 % de la surface terrière des essences commerciales. Le tableau 3.3 fournit les surfaces terrières à l'hectare des parcelles immédiatement après les traitements et 6 ans plus tard. La régénération naturelle de sapin y était abondante au moment de la coupe.

#### 3.3.2 *Dispositif expérimental*

Le dispositif expérimental du Projet SAFE 3 (Sylviculture et aménagement forestier écosystémique, phase 3) est constitué de trois blocs. (Voir figure 2.1 pour localisation à l'intérieur de la FERLD.) Dans chacun des blocs, les quatre traitements (témoin, coupe partielle dispersée, coupe partielle par troués et coupe totale) ont été attribués aléatoirement avant la coupe à des parcelles expérimentales (PEX) de 2 à 3,5 ha. Les coupes ont été réalisées à l'hiver 2000-2001. Le sol étant recouvert de neige, le sol et la régénération basse furent du moins partiellement protégés lors des opérations de récolte. Le prélèvement dans les deux traitements de coupe partielle était de l'ordre de 40 % de la surface terrière originale (tableau 3.3). Les sentiers dans toutes les coupes partielles étaient orientés est-ouest et d'une largeur d'environ 6 m. Dans la coupe partielle dispersée, tous les arbres ont été récoltés à l'intérieur de sentiers alors qu'une tige de tremble, généralement co-dominante, sur trois était coupée dans les bandes d'environ 5 m situées de part et d'autre des sentiers. Dans la coupe par trouées, ces dernières ont été créées en étendant le prélèvement total à environ 8 m de part et d'autre des sentiers sur une longueur de 20 m avant de revenir à une ouverture de 6 m. La



distance entre deux trouées le long d'un même sentier était de 20 m; Pour ces deux traitements, une bande de 5 à 6 m non coupée a été laissée entre chaque bande récoltée. La coupe totale a été réalisée avec protection de la régénération et des sols. Les sentiers de débardage étaient larges d'environ 6 m avec une distance de plus ou moins 15 m entre les sentiers (P. Duval, comm. pers.).

### 3.3.3 *Inventaires de la strate arborescente et de la régénération*

Dans chacune des unités expérimentales, cinq placettes-échantillon permanentes (PEP) circulaires de 400 m<sup>2</sup> ont été mises en place avant la coupe sans tenir compte de l'emplacement des sentiers et des trouées (figure 3.1). À l'intérieure de celles-ci, tous les arbres et arbustes dont le diamètre à 1.3 m. de hauteur (DHP) était supérieur à 5 cm ont été numérotés, identifiés à l'espèce et leur DHP mesuré. La même procédure a été reprise à l'intérieure d'une sous-placette (100 m<sup>2</sup>), formant un quadrant de la PEP, pour les arbres et arbustes dont le DHP est compris entre 2 et 5 cm. Cet inventaire a été effectué avant coupe (2000), immédiatement après coupe (2001), en 2005 et en 2008. Le suivi de la régénération < 2 cm DHP a été effectué par essence et classe de hauteur à l'intérieur de huit quadrats circulaires de 2 m<sup>2</sup> disposés systématiquement à l'intérieur de chaque PEP. Cet inventaire a été effectué avant traitement (2000), et a été repris 1, 2, 5 et 8 ans après la coupe.

## Parcelle expérimentale (PEX)

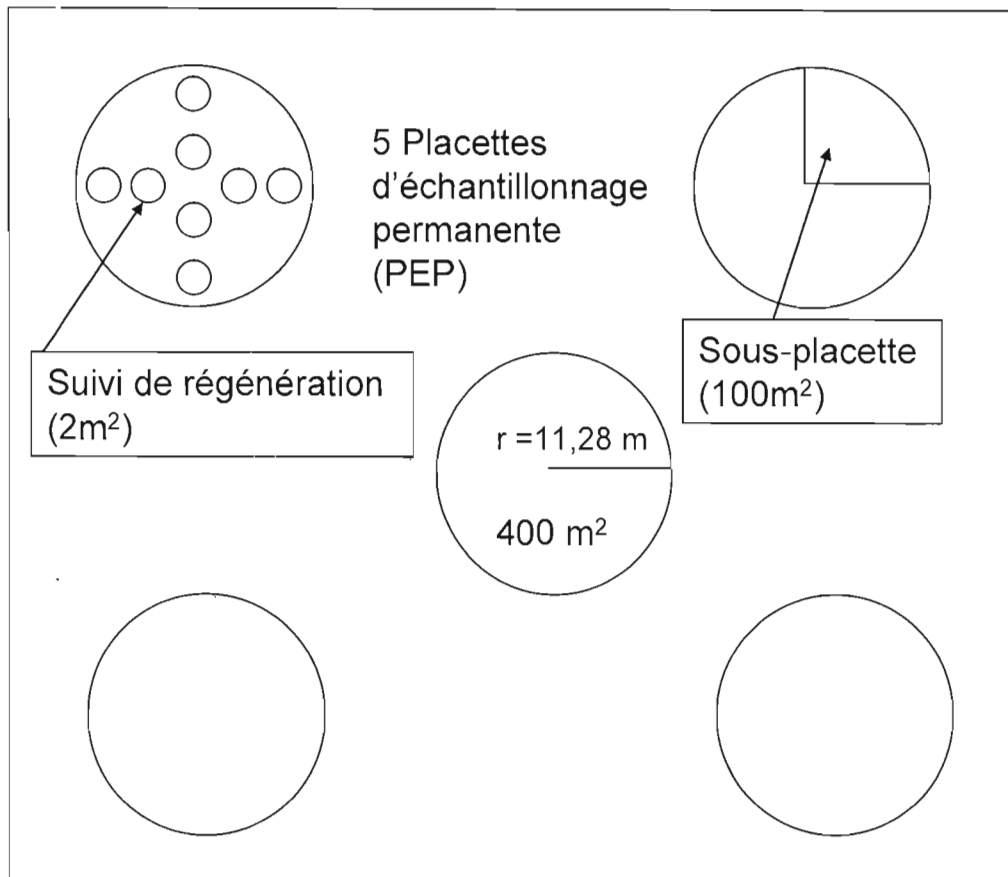


Figure 3.1 Schéma de l'échantillonnage à l'échelle de la parcelle expérimentale.

### Compétitions intra et interspécifiques et mesures de croissance

Afin de décrire les relations fines entre la compétition intraspécifique et interspécifique et la croissance des gaules, des placettes d'échantillonnage circulaires de 50 m<sup>2</sup> (rayon de 3,99 m) ont été échantillonnées en 2007 au pourtour des placettes de 400 m<sup>2</sup>. Cette dimension de parcelle est considérée optimale pour décrire les relations de compétition des arbres au stade de gaulis (Filipescu et Comeau 2007a). À l'extrémité des rayons nord et est de chaque PEP de 400 m<sup>2</sup> décrite précédemment, le sapin le plus près ayant de 2 à 5 centimètres de DHP a été choisi comme arbre-étude et pour former le centre de la placette d'échantillonnage de 50 m<sup>2</sup>. Au sud et à l'ouest, la procédure a été reprise avec un peuplier faux tremble. À l'intérieur du rayon de 3,99 m autour des arbres-études, tous les arbres de 2 à 10 cm de DHP ont été dénombrés par essence (figure 3.2). Par la suite, la placette a été divisée en quatre quadrants selon les axes nord-sud et est-ouest. Dans chacune des pointes ainsi formées, nous avons choisi la gaule (2 à 10 cm DHP) la plus proche de l'arbre-étude. L'espèce a été notée et la hauteur, le DHP et sa distance de l'arbre-étude ont été mesurés (figure 3.3).

Finalement, l'arbre-étude a été coupé à la base et mesuré précisément (hauteur et DHP). Dans le cas des sapins, la croissance annuelle en hauteur ainsi que la croissance annuelle en longueur d'une des branches (croissance latérale) ont été mesurées pour les années 1998 à 2006 soit jusqu'à deux (2) ans avant les traitements et six (6) ans après. Des disques ont été prélevés à la base de chaque arbre-étude et, au laboratoire, ont été sablés, le nombre de cernes compté et la largeur des huit (8) derniers cernes mesurée le long de deux (2) rayons représentatifs à l'aide d'un velmex (Bloomfield, NY, USA). Nous avons ainsi obtenu l'âge minimal d'établissement des arbres-étude ainsi que leur croissance radiale annuelle de 1998 à 2006.

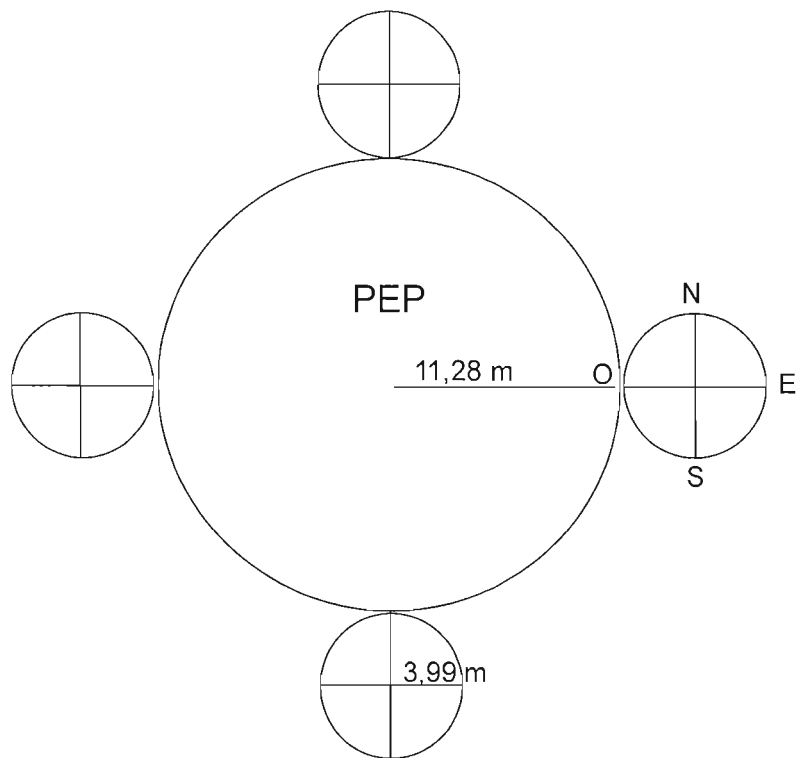


Figure 3.2 Schéma de l'échantillonnage des sous placettes de gaules au pourtour des PEP.

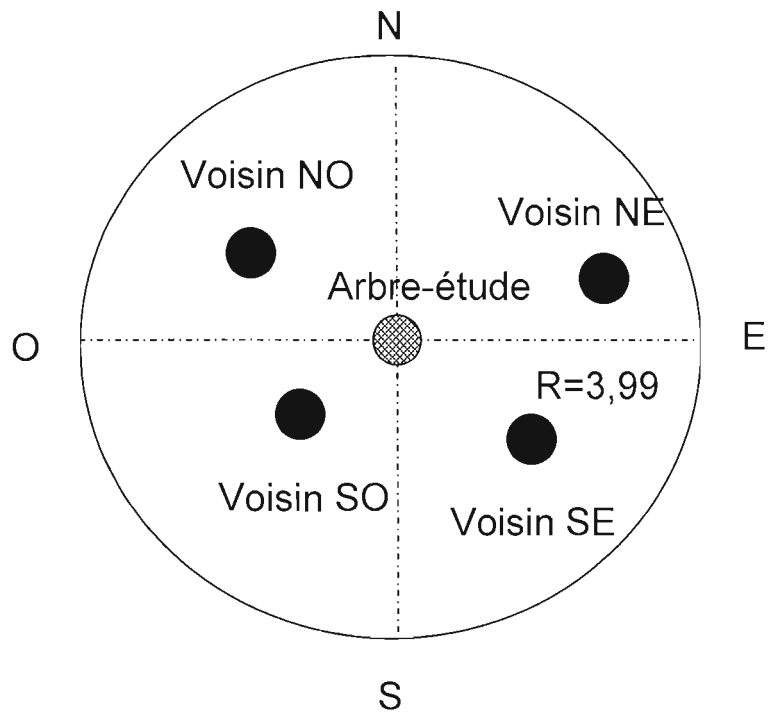


Figure 3.3 Schéma de sous placette prise au pourtour des PEP.

### 3.3.4 Indices de compétition

La compétition est un processus difficile à mesurer directement et des indices de compétition sont utilisés pour quantifier et interpréter les effets de la compétition (Filipescu et Comeau 2007a,b). Bien que ces indices aient été abondamment utilisés, leur utilisation reste critiquée. On leur reproche, entre autres, de fournir une description statique du processus de compétition qui s'opère dans des systèmes dynamiques et changeants (Filipescu et Comeau 2007a).

Nous avons utilisé un indice de compétition dépendant de la distance, car ces indices sont plus appropriés dans le cas de peuplements hétérogènes (Prévosto 2005). Nous avons modifié l'indice d'Hegyí (1974) afin de prendre en compte les quatre arbres voisins (Béland *et al.* 2003; Zhao *et al.* 2006; Filipescu et Comeau 2007a,b). L'indice est basé sur le ratio de la taille des compétiteurs pondérée par leur distance à l'arbre-étude, selon la formule suivante :

$$HEGY = \left( \sum_{i=1}^4 \frac{dhp_i}{dhp_c} * dist_i \right) * dens / 4$$

Où  $dhp_c$  = diamètre de l'arbre central;  $dhp_i$  = diamètre du compétiteur  $i$ ;  $dist_i$  = distance entre le compétiteur  $i$  et l'arbre central; et  $dens$  = densité totale.

Un deuxième indice de compétition plus simple a été défini comme la densité absolue soit le nombre de tiges à l'hectare, calculé à partir de la densité à l'intérieur de la placette de 50 m<sup>2</sup>.

### 3.3.5 Ratio d'étalement

Les semis d'essences possédant une forte tolérance à l'ombre ont la capacité de varier la morphologie de leur cime : dans des conditions de forte intensité lumineuse, la cime adoptera une forme plus conique, tandis que dans des conditions ombragées, elle aura plutôt une forme de parapluie (Parent et Messier 1995; Kneeshaw *et al.* 1998a; Duchesneau *et al.* 2001). La forme parapluie se caractérise par une croissance des branches latérales au détriment de la

croissance en hauteur (Logan 1969; Kohyama 1980; Carter et Klinka 1992; Parent et Messier 1995). Cette forme maximise l'interception de lumière, réduit les coûts reliés aux structures de soutien soit des tissus non photosynthétiques (Sprugel 1989; Kohyama 1991; Waring 1991; Parent et Messier 1995; Claveau *et al.* 2002), et minimise l'ombre que les branches du haut font sur celles du bas (Kohyama 1991). Le ratio d'étalement fournit un indice approprié pour caractériser la réponse des espèces tolérantes aux conditions de lumière.

Afin de décrire la plasticité du sapin à l'augmentation de lumière, un ratio d'étalement a été calculé à partir de la croissance en hauteur et de la croissance latérale correspondante à chaque année.

$$RE_t = H_t/L_t$$

Où  $H_t$  correspond à la croissance en hauteur absolue (flèche terminale) de l'année  $t$  et  $L_t$  à la croissance latérale absolue (branche latérale) de l'année  $t$ .

Ce ratio est utile pour caractériser la vigueur de la régénération préétablie et tend à refléter la disponibilité de la lumière puisque le sapin favorise généralement sa croissance en hauteur lorsque la lumière augmente. Le ratio est donc un bon indicateur des conditions récentes de croissance et est facilement mesurable sur le terrain (Ruel *et al.* 2000).

### 3.3.6 *Indice de défilement*

Un indice de défilement du sapin a été calculé en fonction du rapport de la hauteur sur le diamètre au collet pour les années 1999 à 2006. Un indice de défilement a été calculé pour le tremble seulement pour 2006 à l'aide des mesures de hauteur et de diamètre au collet de cette année.

$$ID_t = H_{tot} / DC_{tot}$$

Où  $H_{tot}$  correspond à la hauteur totale à l'année  $t$  et  $DC_{tot}$  au diamètre au collet total à l'année  $t$ .

### 3.3.7 Analyses statistiques

Afin de caractériser l'évolution des densités en sapin, en tremble, des densités relatives et la croissance dans le temps selon les différents traitements et en fonction du temps écoulé depuis l'application des traitements, des modèles linéaires généralisés mixtes ont été développés à l'aide de la procédure MIXED de SAS (Littell et al. 2006). Les facteurs fixes considérés sont les traitements et le temps depuis l'application des traitements. La relation linéaire et quadratique entre le temps et les variables expliquées ainsi que l'interaction entre le temps et les traitements ont été testées. Les facteurs aléatoires retenus étaient le bloc, la parcelle expérimentale et la placette d'échantillonnage, ces dernières étant imbriquées dans la parcelle expérimentale et les parcelles expérimentales imbriquées dans le bloc. Afin de traiter les mesures de densité comme mesures répétées dans le temps à intervalles de temps égaux, nous avons retenu les densités observées en 2002, 2005 et 2008, et la structure de la matrice de variance-covariance retenue est la AR(1) qui assume que la covariance entre deux mesures successives du même sujet diminue au fur et à mesure que les mesures s'espacent (Littell *et al.* 2006). Dans le cas des densités en gaules, les données ont été récoltées en 2001 et non en 2002. Comme les densités à ce stade ne varient pas beaucoup en 1 an, la même structure de matrice de variance-covariance a été retenue. Pour les mesures de croissance, les mesures annuelles entre 2002 et 2006 ont été incluses dans l'analyse.

Pour certaines des variables expliquées, un des termes d'erreur (facteur aléatoire) a dû être enlevé afin de remédier au problème de variance nulle. La normalité de la distribution des résidus des modèles globaux a été vérifiée visuellement.

La sélection du modèle le plus probable parmi les cinq modèles (tableau 3.1) repose sur le critère d'information d'Akaike (AIC) et sur le poids d'Akaike, une mesure de la probabilité du modèle d'être le plus plausible parmi les modèles testés (Mazerolle 2006). Pour chaque variable expliquée, le modèle retenu était celui présentant le poids d'Akaike le plus élevé. Le rapport d'évidence a été calculé pour le modèle le plus probable à partir du poids d'Akaike du meilleur modèle sur le poids d'Akaike du deuxième meilleur modèle. Ce rapport permet de dire par quel facteur le meilleur modèle est plus probable que le deuxième meilleur modèle. L'ajustement du modèle a été estimé à partir du coefficient de corrélation ( $R^2$ ) entre les valeurs observées et des valeurs prédites par le modèle le plus probable. Il montre



comment les valeurs prédites par le modèle le plus probable se rapprochent des valeurs réelles.

*Tableau 3.1 Sélection de modèles pour l'évolution des densités de la régénération et de la croissance en fonction des traitements et du temps*

Modèles	Interprétation
a= an traitement an*traitement	Relation linéaire dans le temps différente selon le traitement
b= an an <sup>2</sup> traitement an <sup>2</sup> *traitement	Relation quadratique dans le temps différente selon le traitement
c= an an <sup>2</sup> traitement	Relation quadratique dans le temps semblable pour tous les traitements
d= an traitement	Relation linéaire dans le temps semblable pour tous les traitements
e= an an <sup>2</sup>	Effet temps sans effet traitement

Les mesures de croissance six (6) ans après coupe (en 2006) ont aussi été analysées à l'aide de modèles linéaires généralisés mixtes afin de déterminer le poids de la compétition intra et interspécifique sur la croissance absolue du sapin et du tremble. Outre les indices de compétition basés sur l'échantillonnage des placettes de 50 m<sup>2</sup>, la surface terrière (2005) de la strate du couvert et les densités en gaules ont aussi été incluses dans les modèles comme variables explicatives. Les surfaces terrières se retrouvent dans tous les modèles afin de tenir compte des conditions variables de lumière créées par les traitements. Cinq (5) modèles ont été utilisés (tableau 3.2). Le modèle global (a), comprend tous les facteurs soit : les densités en gaules de sapin (DEN\_G\_SAB) et de tremble (DEN\_G\_PET) mesurées dans les parcelles de 50 m<sup>2</sup> durant l'été 2007 (tiges de 2 à 10 cm de DHP), la densité en sapin et en tremble mesurée dans les quadrants nord-est (100 m<sup>2</sup>) des parcelles échantillons permanentes en 2005 (tiges de 2 à 5 cm de DHP), l'indice de compétition (IND\_H) calculé à partir des 4 voisins ainsi que les surfaces terrières en feuillus (SUF\_F) et en résineux (SUR\_R). Les quatre modèles sous-jacents découlent du modèle global et sont définis au tableau 3.2. La surface terrière des tiges résineuses et feuillues > 5 cm DHP est incluse dans tous les modèles. Il s'agit d'une mesure de l'ouverture du couvert arborescent suite à la coupe. La comparaison du poids d'Akaike entre les quatre premiers modèles et le dernier qui n'inclut que les surfaces terrières, permet d'estimer si l'ajout de l'ouverture du couvert au modèle explicatif rend ce dernier plus probable.

*Tableau 3.2 Sélection de modèles pour l'effet de la compétition sur la croissance de la régénération en 2006*

Modèles	Interprétation
a= DEN_G_SAB, DEN_G_PET, IND_H, SURF_F, SURF_R	Global
b= DEN_G_SAB, SURF_F, SURF_R	Compétition avec le sapin
c= DEN_G_PET, SURF_F, SURF_R	Compétition avec le tremble
d= IND_H, SURF_F, SURF_R	Indice de compétition
e= SURF_F, SURF_R	Surface terrière des feuillus et surface terrière des résineux

(DEN\_G\_SAB : densité en gaules de sapin, DEN\_G\_PET : densité en gaules de tremble, IND\_H : indice de défilement de Hegyi, SURF\_F : surface terrière en feuillus, SURF\_R : surface terrière en résineux)

### 3.4 Résultats

#### 3.4.1 Peuplements originaux et effets de la coupe sur la strate arborescente

La strate arborescente des peuplements originaux était composée à 80 % de tremble. La composante résineuse était essentiellement dominée par l'épinette blanche et, de manière générale, les tiges résineuses étaient plus abondantes dans les plus petites classes de diamètres. Les coupes partielles ont réduit la surface terrière de 42 à 54 % alors que la surface terrière résiduelle dans les coupes totales était de 1 %. Les coupes par trouées présentaient des surface terrières en feuillus légèrement inférieures à celles des coupes dispersées. Dans tous les traitements, la surface terrière en feuillus diminue légèrement de 2001 à 2008, tandis qu'on observe une augmentation de surface terrière en résineux (tableau 3.3).

#### 3.4.2 Évolution de la régénération en sapin en fonction des traitements et du temps

La régénération en sapin préalablement à la coupe atteignait, en moyenne presque 31 000 tiges ha<sup>-1</sup> soit 22 765, 7 167 et 1 021 tiges ha<sup>-1</sup> pour la régénération basse (< 1m), intermédiaire (> 1 m et < 2 cm de DHP) et en gaules (>2 cm et <5 cm de DHP) respectivement. La majeure partie de la régénération en sapin s'était établie entre 1965 et 1985 (figure 3.4). La régénération en épinette était beaucoup moins abondante alors que celle en tremble était, à quelques exceptions, inexistante avant l'application des traitements.

Tableau 3.3 Surface terrière de la strate arborescente ( $\geq 5$  cm DHP) et densité de la régénération des peuplements immédiatement après les traitements de coupe (2001) et en 2008 (écarts types entre parenthèses)

Traitement	Témoin		CP dispersée		CP trouées		CT	
Année	2001	2008	2001	2008	2001	2008	2001	2008
<i>Surface terrière (<math>m^2 ha^{-1}</math>)</i>								
Résineux	7.4 (2.5)	8.9 (1.2)	3.7 (1.1)	4.7 (1.0)	3.3 (2.4)	3.7 (1.7)	0.3 (0.2)	1.8 (1.0)
Feuillus	32.3 (2.2)	27.9 (3.2)	19.3 (1.2)	14.8 (1.0)	15.0 (0.5)	11.2 (2.6)	0.3 (0.2)	0.0 (0.0)
<i>Densité de régénération</i>								
<i>Tiges moins de 1 m en hauteur (tiges <math>2 m^{-2}</math>)</i>								
Résineux	3.9 (3.4)	5.6 (1.1)	2.1 (1.5)	6.2 (3.1)	2.2 (2.3)	3.1 (1.5)	1.5 (0.4)	2.1 (0.9)
Feuillus	0.4 (0.1)	0.1 (0.1)	4.9 (2.4)	0.2 (0.1)	7.6 (3.0)	0.3 (0.1)	10.3 (1.5)	0.2 (0.1)
<i>Tiges plus de 1 m et moins de 2 cm de DHP (tiges <math>2 m^{-2}</math>)</i>								
Résineux	1.2 (0.4)	0.9 (0.6)	0.6 (0.4)	0.9 (0.5)	0.3 (0.2)	0.9 (0.5)	0.2 (0.1)	1.0 (0.3)
Feuillus	0.0 (0.0)	0.1 (0.1)	0.9 (0.6)	1.0 (0.6)	1.1 (1.1)	1.5 (0.7)	3.7 (1.3)	2.3 (0.8)
<i>Tiges 2 à 5 cm de DHP (tiges <math>100 m^{-2}</math>)</i>								
Résineux	10.2 (5.2)	22.6 (4.5)	4.0 (4.5)	21.3 (8.3)	2.7 (3.0)	15.6 (6.4)	2.3 (2.3)	19.9 (7.1)
Feuillus	0.1 (0.1)	0.5 (0.6)	0.0 (0.0)	18.5 (8.0)	0.0 (0.0)	24.3 (8.1)	0.0 (0.0)	30.2 (2.2)
<i>Densité totale des tiges de moins de 5 cm de DHP (tiges <math>ha^{-1}</math>)</i>								
Résineux	26520	34760	13900	37630	12770	21560	8730	17490
Feuillus	2010	1050	29000	7850	43500	11430	70000	15520

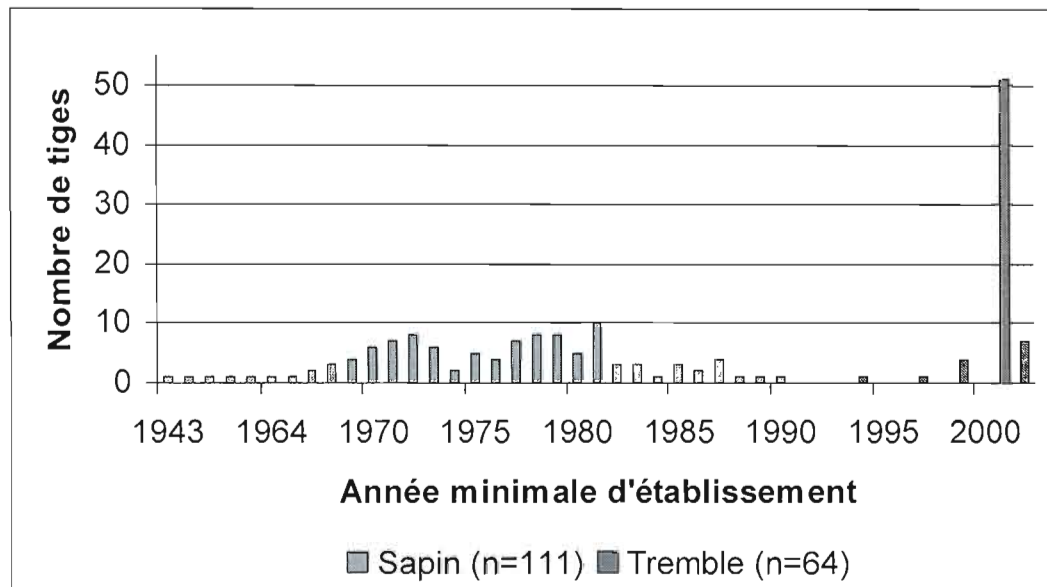


Figure 3.4 Année minimale d'établissement des arbres-étude.

L'évolution de la régénération en sapin en fonction des traitements et du temps depuis leur application montre des patrons de réponse différents pour chacune des classes de hauteur inventoriées (figure 3.5, tableau 3.4). La coupe ne semble pas affecter directement la régénération basse. Dans les années suivant la coupe, la densité augmente linéairement avec le temps à un rythme comparable dans les témoins et les coupes partielles dispersées. Par contre, les densités dans les coupes totales et les coupes partielles par trouées demeurent stables. Huit ans après la coupe, elles sont toujours plus faibles que pour les deux autres traitements. Dans la classe de hauteur intermédiaire (plus de 1 m et de moins de 2 cm de DHP) les traitements de coupe ont eu comme effet immédiat de réduire d'en moyenne 4 700 tiges  $\text{ha}^{-1}$  (figure 3.5b, tableau 3.4). Au cours des années suivant la coupe, les densités augmentent linéairement avec le temps et à un rythme comparable pour tous les traitements de coupe alors qu'elles diminuent linéairement dans les témoins, pour faire en sorte que huit ans après la coupe, les densités soient comparables dans tous les traitements. Pour ce qui est du stade gaule (de 2 à 5 cm de DHP), le meilleur modèle (modèle d) illustre une relation linéaire sans interaction (tableau 3.4); le recrutement au stade gaule augmente de façon similaire et linéaire avec le temps dans tous les traitements (figure 3.5c). Par contre, les témoins conservent toujours des densités en gaules plus élevées que la coupe totale et que la coupe partielle par trouées (1 021, 2 167 et 2 260 tiges  $\text{ha}^{-1}$  pour 2001, 2005 et 2008 respectivement).

Tableau 3.4 Effets du traitement et du temps depuis l'application des traitements sur la densité de la régénération en sapin pour trois classes de hauteur. Sélection de modèles basée sur le critère d'information d'Akaike

Modèles	K	Delta AIC	Poids d'Akaike	Rapport d'évidence
<i>moins de 1 m</i>				
a= an traitement an*traitement	11	0.00	0.7227	4.3
b= an an <sup>2</sup> traitement an <sup>2</sup> *traitement	12	2.90	0.1695	
c= an an <sup>2</sup> traitement	9	7.50	0.0170	
d= an traitement	8	5.80	0.0398	
e= an an <sup>2</sup>	6	5.30	0.0511	
<i>plus de 1 m et de moins de 2 cm de DHP</i>				
a= an traitement an*traitement	11	0.00	0.9914	115.6
b= an an <sup>2</sup> traitement an <sup>2</sup> *traitement	12	9.50	0.0086	
c= an an <sup>2</sup> traitement	9	32.10	0.0000	
d= an traitement	8	31.40	0.0000	
e= an an <sup>2</sup>	6	29.70	0.0000	
<i>gaules de sapin</i>				
a= an traitement an*traitement	11	3.80	0.0877	
b= an an <sup>2</sup> traitement an <sup>2</sup> *traitement	12	4.30	0.0683	
c= an an <sup>2</sup> traitement	9	2.30	0.1857	
d= an traitement	8	0.00	0.5865	3.2
e= an an <sup>2</sup>	6	4.20	0.0718	



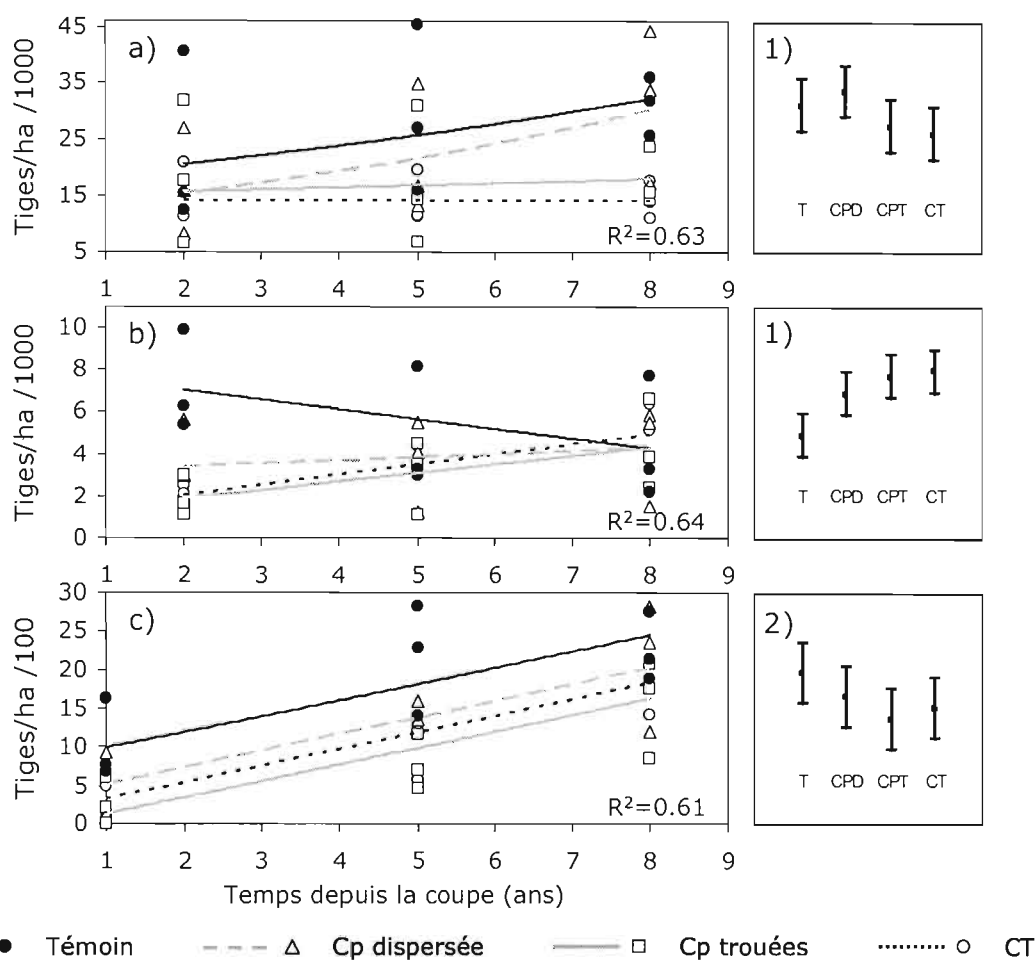


Figure 3.5 Densités absolues de la régénération en sapin a) 0 à 1 m b) plus de 1 m et moins de 2 cm de DHP c) gaule, 2 à 5 cm de DHP. Les formes géométriques (●Δ□○) illustrent les valeurs réelles, soit les moyennes par traitement pour chacun des blocs ( $n = 3$ ). Les petites figures de droite représentent les intervalles de confiance du paramètre de la relation linéaire entre la variable expliquée et le temps (a, b) ou de l'ordonnée à l'origine (c) pour chacun des traitements. Se référer au tableau 3.4 pour la sélection de modèle.

### 3.4.3 *Évolution de la régénération en tremble en fonction des traitements et du temps*

La régénération en tremble demeure minimale dans les témoins sur l'ensemble de la période de l'étude. Un an après traitement, les densités observées (figure 3.6), toutes classes de hauteur confondues, dans les coupes totales s'élèvent à 62 000 tiges ha<sup>-1</sup>. Pour la régénération basse (1 m et moins), on observe une très forte diminution de la densité avec le temps qui suit une relation quadratique (figure 3.6a et tableau 3.5). Huit ans après coupes, les densités de la régénération basse sont minimales dans tous les traitements. Pour la classe intermédiaire, dès 2002, les densités sont nettement supérieures dans les coupes totales que dans les coupes partielles. On observe une diminution linéaire dans la coupe totale, tandis que les densités restent plutôt stables dans les autres traitements (figure 3.6b et tableau 3.5) et huit ans après coupe, les densités (tiges/100m<sup>2</sup>) sont dans le même ordre de grandeur dans les traitements de coupe partielle (coupe totale : moyenne= 2.29 écart type= 0.43, coupe partielle par trouées : moyenne= 1.46 écart type= 0.43, coupe partielle dispersée : moyenne= 1.04 écart type= 0.43, témoin : moyenne= 0.06 écart type= 0.43). Les densités des gaules de tremble augmentent de façon quadratique avec le temps dans les trois coupes (figure 3.6c et tableau 3.5) et huit ans après coupe, les valeurs moyennes observées s'élèvent respectivement à 2640, 1795 et 1067 tiges ha<sup>-1</sup> dans les coupes totales, par trouées et dispersées respectivement.

Tableau 3.5 Effets du traitement et du temps depuis l'application des traitements sur la densité de la régénération en tremble pour trois classes de hauteur. Sélection de modèles basée sur le critère d'information d'Akaike

Modèles	K	Delta AIC	Poids d'Akaike	Rapport d'évidence
<i>moins de 1 m</i>				
a= an traitement an*traitement	11	18.40	0.0001	
b= an an <sup>2</sup> traitement an <sup>2</sup> *traitement	12	0.00	0.9999	9897.1
c= an an <sup>2</sup> traitement	9	66.60	0.0000	
d= an traitement	8	90.60	0.0000	
e= an an <sup>2</sup>	6	104.70	0.0000	
<i>moins de 2 cm de DHP</i>				
a= an traitement an*traitement	11	0.00	1.000	1.3E+115
b= an an <sup>2</sup> traitement an <sup>2</sup> *traitement	12	530.10	0.000	
c= an an <sup>2</sup> traitement	9	547.00	0.000	
d= an traitement	8	546.80	0.000	
e= an an <sup>2</sup>	6	557.40	0.000	
<i>gaules de tremble</i>				
a= an traitement an*traitement	11	2.60	0.1175	
b= an an <sup>2</sup> traitement an <sup>2</sup> *traitement	12	5.30	0.0305	
c= an an <sup>2</sup> traitement	9	0.00	0.4313	1.1
d= an traitement	8	0.20	0.3902	
e= an an <sup>2</sup>	6	5.30	0.0305	

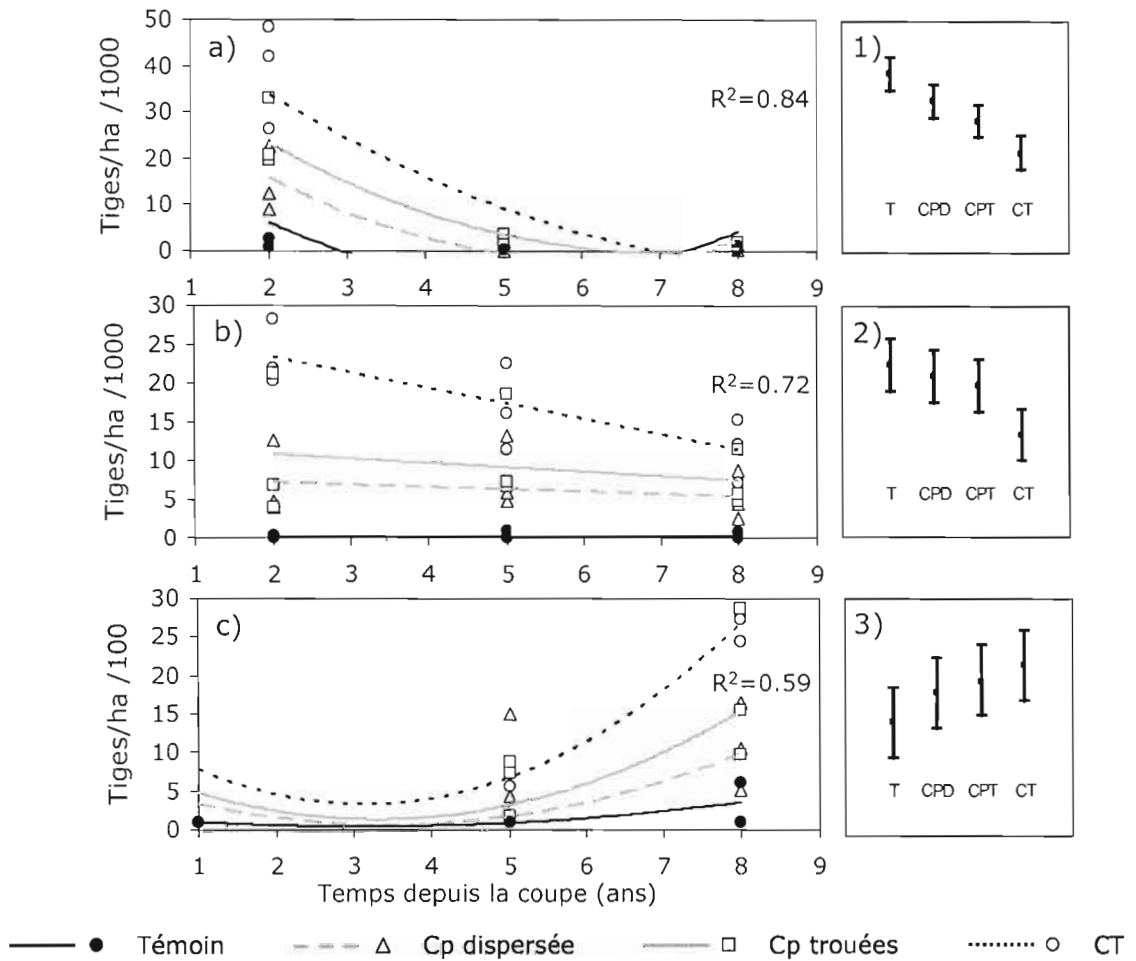


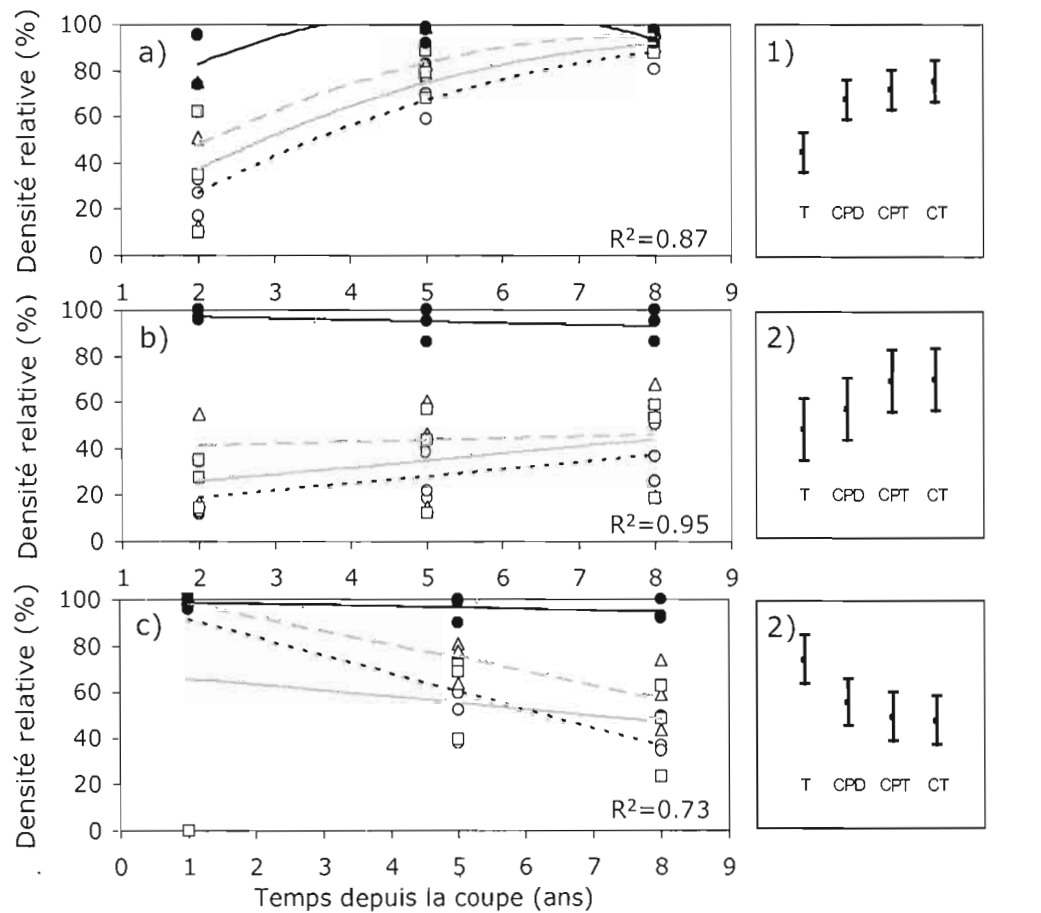
Figure 3.6 Densités absolues de la régénération en tremble a) 0 à 1 m b) plus de 1 m et moins de 2 cm de DHP c) gaules, 2 à 5 cm de DHP. Les petites figures de droite représentent les intervalles de confiance du paramètre de la relation quadratique (a), linéaire (b) entre la variable expliquée et le temps ou de l'ordonnée à l'origine (c) pour chacun des traitements. Se référer au tableau 3.5 pour la sélection de modèle.

#### *3.4.4 Évolution des densités relatives de la régénération en fonction des traitements et du temps*

Les densités relatives en sapin ont été calculées à partir des densités absolues en sapin sur la somme des densités absolues en sapin et en tremble. Pour la régénération basse, la proportion de sapin 2 ans après coupe est plus faible dans les coupes (entre 25 et 46 %), mais augmente de façon quadratique avec le temps (figure 3.7a et tableau 3.6). Huit ans après coupe, le sapin représente entre 80 et 100 % de la régénération basse dans l'ensemble des traitements. Pour la classe intermédiaire, la proportion en sapin reste plus faible que le tremble dans tous les traitements de coupe (figure 3.7b et tableau 3.6) alors que la densité relative de sapin au stade gaule diminue rapidement et linéairement avec le temps dans les coupes (figure 3.7c et tableau 3.6) et atteint entre 40 et 60 % huit ans après coupe comparativement à 95 % dans les témoins.

Tableau 3.6 Effets du traitement et du temps depuis l'application des traitements sur la densité relative de la régénération en sapin pour trois classes de hauteur. Sélection de modèles basée sur le critère d'information d'Akaike

Modèles	K	Delta AIC	Poids d'Akaike	Rapport d'évidence
<i>moins de 1 m</i>				
a= an traitement an*traitement	11	23.40	0.0000	
b= an an <sup>2</sup> traitement an <sup>2</sup> *traitement	12	0.00	1.0000	120571.7
c= an an <sup>2</sup> traitement	9	42.50	0.0000	
d= an traitement	8	66.00	0.0000	
e= an an <sup>2</sup>	6	49.60	0.0000	
<i>de plus de 1 m et moins de 2 cm de DHP</i>				
a= an traitement an*traitement	11	0.00	0.8279	5.8
b= an an <sup>2</sup> traitement an <sup>2</sup> *traitement	12	3.50	0.1439	
c= an an <sup>2</sup> traitement	9	9.10	0.0087	
d= an traitement	8	7.50	0.0195	
e= an an <sup>2</sup>	6	22.30	0.0000	
<i>gaules de sapin</i>				
a= an traitement an*traitement	11	0.00	0.8909	8.2
b= an an <sup>2</sup> traitement an <sup>2</sup> *traitement	12	4.20	0.1091	
c= an an <sup>2</sup> traitement	9	20.80	0.0000	
d= an traitement	8	22.60	0.0000	
e= an an <sup>2</sup>	6	38.50	0.0000	



—● Témoin    - - - Δ Cp dispersée    —□ Cp trouées    .....○ CT

Figure 3.7 Densité relative de la régénération en sapin (nombre de tiges de sapin par rapport au nombre total de tiges en régénération) a) 0 à 1 m b) plus de 1 m et moins de 2 cm de DHP c) gaule, 2 à 5 cm de DHP. Les petites figures de droite représentent les intervalles de confiance du paramètre de la relation quadratique (a) ou linéaire (b et c) entre la variable expliquée et le temps pour chacun des traitements. Se référer au tableau 3.6 pour la sélection de modèle.

### 3.4.5 Croissance de la régénération en sapin en fonction des traitements et du temps

Les gaules de sapin échantillonnées mesuraient entre 2 et 6 m de hauteur et entre 2 et 5 cm de DHP. Dans les témoins, la croissance radiale du sapin diminue faiblement et progressivement avec le temps (figure 3.8a et tableau 3.7), elle augmente légèrement dans les coupes dispersées et par trouées alors qu'elle augmente linéairement avec le temps dans les coupes totales de façon plus importante.

La croissance en hauteur augmente avec le temps depuis la coupe de façon similaire pour les coupes totale et partielle par trouées. L'augmentation est moindre dans la coupe partielle dispersée et plafonne dans les témoins (figure 3.8b et tableau 3.7). Un an après traitements, on observe que les gaules mesurées dans les coupes présentaient une hauteur initiale moindre que celles des témoins. L'évolution de la hauteur totale des sapins montre un accroissement plus élevé pour les coupes totales et par trouées, moindre pour la coupe dispersée et encore plus faible pour le témoin (figure 3.8c et tableau 3.7). Alors que six ans après la coupe, les hauteurs (cm) sont comparables dans l'ensemble des traitements (coupe totale : moyenne= 334.00 écart type= 35.24, coupe partielle par trouées : moyenne= 346.13 écart type= 39.95, coupe partielle dispersée : moyenne= 333.63 écart type= 46.35, témoin : moyenne= 356.90 écart type=69.21). L'indice de défilement (hauteur totale / diamètre au collet) est plus élevé dans les témoins que dans les trois autres traitements et plus faible dans la coupe totale. Au cours de la période de suivi, l'indice de défilement augmente plus rapidement dans les coupes partielles que dans la coupe totale et le témoin est le traitement où l'indice de défilement augmente le moins (figure 3.8d et tableau 3.7). Le ratio d'étalement augmente dans le temps de façon similaire dans toutes les coupes et tend vers une asymptote six ans après la coupe alors qu'il semble diminuer légèrement dans le témoin à partir de la cinquième année après coupe (figure 3.8e et tableau 3.7).

### 3.4.6 Croissance de la régénération en tremble en fonction des traitements et du temps

Pour ce qui est de la croissance radiale du tremble et de sa hauteur totale, la sélection de modèles ne fonctionnait pas en raison d'une variance trop faible. En effet, la croissance radiale du tremble est constante dans le temps et similaire d'un traitement à l'autre. Six ans



après coupe, les gaules mesuraient en moyenne 3 cm au DHP et atteignaient une hauteur de 4 m.

*Tableau 3.7 Effets du traitement et du temps depuis l'application des traitements sur la croissance du sapin. Sélection de modèles basée sur le critère d'information d'Akaike*

Modèles	K	Delta AIC	Poids d'Akaike	Rapport d'évidence
<i>croissance radiale du sapin</i>				
a= an traitement an*traitement	11	0.00	1.0000	29732.6
b= an an <sup>2</sup> traitement an <sup>2</sup> *traitement	12	20.60	0.0000	
c= an an <sup>2</sup> traitement	9	45.30	0.0000	
d= an traitement	8	43.90	0.0000	
e= an an <sup>2</sup>	6	63.90	0.0000	
<i>croissance en hauteur du sapin</i>				
a= an traitement an*traitement	11	13.40	0.0012	
b= an an <sup>2</sup> traitement an <sup>2</sup> *traitement	12	0.00	0.9988	812.4
c= an an <sup>2</sup> traitement	9	43.60	0.0000	
d= an traitement	8	57.70	0.0000	
e= an an <sup>2</sup>	6	48.30	0.0000	
<i>hauteur totale du sapin</i>				
a= an traitement an*traitement	11	182.00	0.0000	
b= an an <sup>2</sup> traitement an <sup>2</sup> *traitement	12	0.00	1.0000	1.4E+20
c= an an <sup>2</sup> traitement	9	92.80	0.0000	
d= an traitement	8	215.70	0.0000	
e= an an <sup>2</sup>	6	92.80	0.0000	
<i>indice de défilement du sapin</i>				
a= an traitement an*traitement	11	40.50	0.0000	
b= an an <sup>2</sup> traitement an <sup>2</sup> *traitement	12	0.00	1.0000	53757836.0
c= an an <sup>2</sup> traitement	9	35.60	0.0000	
d= an traitement	8	66.30	0.0000	
e= an an <sup>2</sup>	6	42.50	0.0000	
<i>ratio d'étalement du sapin</i>				
a= an traitement an*traitement	11	14.40	0.0006	
b= an an <sup>2</sup> traitement an <sup>2</sup> *traitement	12	0.00	0.8055	5.0
c= an an <sup>2</sup> traitement	9	6.50	0.0312	
d= an traitement	8	21.70	0.0000	
e= an an <sup>2</sup>	6	3.20	0.1626	

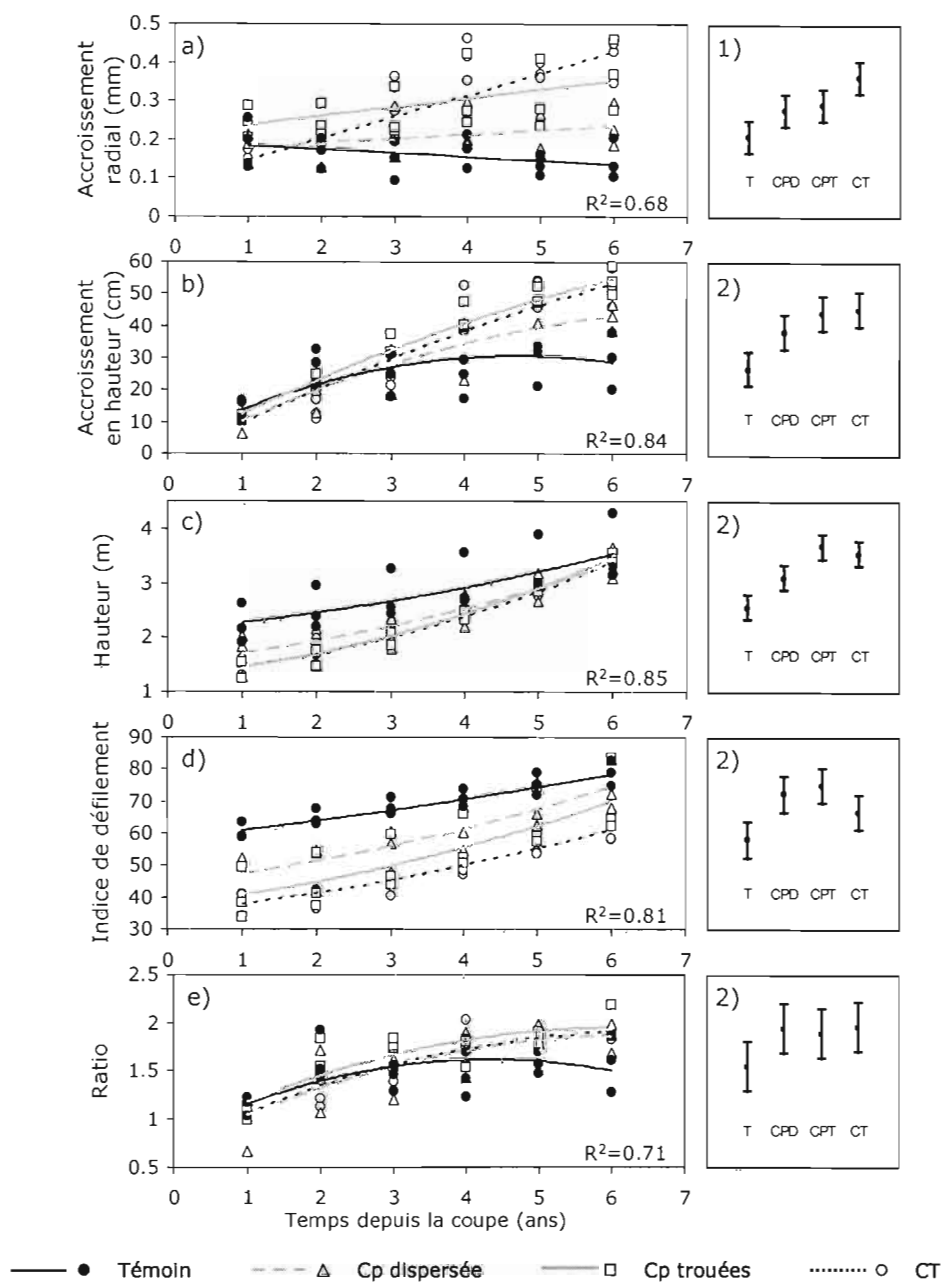


Figure 3.8 Croissance du sapin : a) accroissement en diamètre b) Croissance en hauteur c) hauteur totale d) indice de défilement e) ratio d'étalement. Les petites figures de droite représentent les intervalles de confiance du paramètre de la relation linéaire (a) ou quadratique (b, c, d et e) entre la variable expliquée et le temps et ce pour chacun des traitements. Se référer au tableau 3.7 pour la sélection de modèle.

### 3.4.7 Effet de la compétition sur la croissance de la régénération en sapin et en tremble

Six ans après coupe, la croissance radiale du sapin est affectée de façon plus importante par la compétition intraspécifique comparativement aux autres modèles (tableau 3.8). En effet, le modèle b est 2.2 fois plus probable que le deuxième modèle plus probable, soit le modèle basé sur l'indice de compétition (modèle d) qui ne fait pas la différence entre les tiges de tremble et du sapin. Le modèle b inclut aussi les surfaces terrières, mais il est 14.8 fois plus probable que le modèle avec seulement les surfaces terrières et 14 fois plus probable que le modèle global.

Pour la croissance en hauteur, le modèle basé uniquement sur les surfaces terrières est légèrement supérieur aux deux modèles qui incluent l'indice de compétition et la compétition par le tremble.

Pour l'indice de défilement, les modèles basés sur la compétition intraspécifique et sur l'indice de compétition sont tous les deux plus probables. En effet, ils sont 4.3 fois plus probables que le modèle global et 103 fois plus probables que le modèle ne comprenant que les surfaces terrières.

Le ratio d'étalement est affecté par les surfaces terrières, mais on ne peut pas exclure l'effet de la compétition par les gaules, puisque le modèle e n'est que 1.4 fois plus probable que le modèle d. Par contre, il est 9 fois plus probable que le b et 7.4 fois plus probable que le c. Le ratio d'étalement est donc sensible à la surface terrière résiduelle et à la compétition, peu importe l'essence.

Pour ce qui est du tremble, sa croissance radiale est influencée par la surface terrière (tableau 3.9). En effet, ce modèle est 4.3 fois plus probable que le modèle c et 60 fois plus probable que le modèle global. La hauteur du tremble est affectée principalement par la compétition interspécifique. Ce modèle est 6.4 fois plus probable que le deuxième modèle le plus probable (modèle d), 19 fois plus probable que le modèle global et 219 fois plus probable que le modèle ne comprenant que les surfaces terrières résiduelles.

Pour ce qui est de l'indice de défilement, la compétition des quatre voisins n'est que 1.3 fois plus probable que la compétition avec le tremble. Par contre, ce modèle est 3 fois plus probable que le modèle qui inclut la compétition avec le sapin et 9 fois plus probable que le modèle global. Donc, c'est la compétition des quatre voisins et, dans une moindre mesure, la compétition intraspécifique qui affectent le défilement du tremble.

Tableau 3.8 Sélection de modèles pour la croissance du sapin six ans après coupe (2006)

Modèles	K	Delta AIC	Poids d'Akaike	Rapport d'évidence
<i>croissance radiale</i>				
a= Global	10	5.30	0.0443	14.0
b= Compétition avec le sapin	7	0.00	0.6266	
c= Compétition avec le tremble	7	9.50	0.0054	116.0
d= Indice de compétition	6	1.60	0.2816	2.2
e= Surfaces terrières	5	5.40	0.0421	15.0
<i>croissance en hauteur</i>				
a= Global	10	2.70	0.0884	3.9
b= Compétition avec le sapin	7	3.40	0.0623	5.5
c= Compétition avec le tremble	7	0.40	0.2793	1.2
d= Indice de compétition	6	0.80	0.2287	1.5
e= Surfaces terrières	5	0.00	0.3412	
<i>indice de défilement</i>				
a= Global	10	2.90	0.1043	4.3
b= Compétition avec le sapin	7	0.00	0.4447	
c= Compétition avec le tremble	7	10.80	0.0020	52.2
d= Indice de compétition	6	0.00	0.4447	4.3
e= Surfaces terrières	5	9.30	0.0043	
<i>ratio d'étalement</i>				
a= Global	10	7.30	0.0131	38.6
b= Compétition avec le sapin	7	4.40	0.0561	9.0
c= Compétition avec le tremble	7	4.00	0.0685	7.4
d= Indice de compétition	6	0.70	0.3565	1.4
e= Surfaces terrières	5	0.00	0.5059	

Tableau 3.9 Sélection de modèles pour la croissance du tremble six ans après coupe (2006)

Modèles	K	Delta AIC	Poids d'Akaike	Rapport d'évidence
<i>croissance radiale</i>				
a= Global	10	8.20	0.0118	60.2
b= Compétition avec le sapin	7	6.20	0.0320	22.2
c= Compétition avec le tremble	7	2.90	0.1667	4.3
d= Indice de compétition	6	4.40	0.0788	9.0
e= Surfaces terrières	5	0.00	0.7107	
<i>hauteur totale</i>				
a= Global	10	5.90	0.0424	19.1
b= Compétition avec le sapin	7	0.00	0.8095	
c= Compétition avec le tremble	7	7.70	0.0172	4.7
d= Indice de compétition	6	3.70	0.1273	6.4
e= Surfaces terrières	5	10.80	0.0037	218.8
<i>indice de défilement</i>				
a= Global	10	4.50	0.0480	9.5
b= Compétition avec le sapin	7	2.10	0.1593	2.9
c= Compétition avec le tremble	7	0.60	0.3373	1.3
d= Indice de compétition	6	0.00	0.4553	
e= Surfaces terrières	5	17.30	0.0000	

### 3.5 Discussion

La structure diamétrale des peuplements avant coupe est typique de celle des peuplements naturels issus de feu de la sapinière à bouleau blanc, caractérisée par une distribution normale des DHP des essences intolérantes et une plus grande proportion des tiges résineuses tolérantes dans les classes diamétrales inférieures. Cette structure diamétrale reflète l'évolution progressive du peuplement vers une composition mélangée (Harvey et Brais 2007). Les gaules de sapin échantillonnées dataient en grande partie de la période précédant ou correspondant du moment de la dernière épidémie de tordeuse des bourgeons d'épinette qui a sévi à la fin des années soixante-dix (Morin et al. 1993). Bien que les âges aient pu être sous-estimés pour plusieurs individus, cette structure d'âge explique l'abondance de la régénération en sapin malgré la faible représentation de ce dernier dans la strate arborescente. Ces observations illustrent la capacité de sapin de survivre pendant des décennies en conditions ombragées sous couvert (Messier *et al.* 1999 a).

L'augmentation de la densité des gaules de sapins dans les témoins au cours de la période d'étude est conforme à cette dynamique, mais se fait aux dépens des sapins compris entre 1 m de hauteur et 2 cm de DHP (figure 3.5). La densité des semis augmente alors que celle de la classe de hauteur intermédiaire diminue suggérant que des conditions lumineuses dans des témoins pourraient être déficientes pour la croissance en hauteur (Claveau *et al.* 2002) sans limiter la capacité des semis de s'établir (Harvey et Bergeron 1989; Côté et Bélanger 1991; Parent et Messier 1995 Simard *et al.* 1998).

Les coupes totales et partielles ont eu pour effet immédiat de diminuer la densité de la régénération entre 1 m et 2 cm de DHP alors que les semis < 1m auraient été davantage protégés par la neige. Cette interprétation est confirmée par les analyses de tige qui montrent que la régénération résiduelle des sapins était généralement moins haute dans les coupes que dans les témoins immédiatement après les traitements (figure 3.8c).

L'évolution de la densité de la régénération en sapin dans les années qui suivent la coupe résulte de plusieurs processus agissant simultanément : l'établissement de nouveaux semis, la croissance en hauteur et la mortalité des tiges. L'effet de l'ouverture du couvert sur la régénération s'est fait surtout sentir sur la strate de régénération intermédiaire pour laquelle

on note le contraste en termes de changements de densités le plus frappant entre le témoin et les trois traitements de coupe. La plupart des tiges échantillonnées pour les mesures de croissance appartenaient aussi à cette classe de hauteur au moment des traitements.

Le stress physiologique engendré par l'ouverture subite du couvert (Ruel *et al.* 2000; Man *et al.* 2008) ne s'est pas traduit ici par une baisse de croissance des tiges entre 1 m et 2 cm de dhp. Par contre, les tiges ont mis deux à trois ans avant de répondre positivement à l'ouverture du couvert. Cette réponse s'est traduite par une augmentation de l'accroissement annuel en hauteur et en diamètre ainsi que du ratio d'étalement. Dans le cadre d'une étude similaire conduite sur le même territoire, Bourgeois *et al.* (2004), avaient observé une réduction initiale de la croissance en hauteur de la régénération de sapin suite à des coupes totales et partielles suivie d'une réponse positive au cours des deuxième et troisième années suivant la coupe. Nos résultats montrent que cette réponse positive peut se poursuivre au-delà de six ans après coupe.

Par ailleurs, le ratio d'étalement a conservé, pour l'ensemble de la période étudiée, des valeurs similaires pour les trois traitements de coupe, indiquant qu'au-delà d'une ouverture donnée, la réponse du sapin plafonne (Parent et Messier 1995). Duchesneau *et al.* (2001) ont estimé que ce plafonnement se produisait à des valeurs de lumière disponible correspondant à 25 % des conditions de plein ensoleillement. Malgré des conditions de lumière favorables dans toutes les coupes, des densités en gaules de sapin et des indices de compétition similaires entre les traitements de coupe, la croissance radiale du sapin est plus élevée dans la coupe totale et répondait plus vite aux traitements que la croissance en hauteur. Six ans après coupe, la croissance radiale et l'indice de défilement du sapin étaient plus affectés par la compétition exercée par les gaules que par la surface terrière résiduelle des peuplements (tableau 3.7). Outre la lumière, les modifications du régime thermique et hydrique du sol peuvent aussi influencer la croissance (Ferguson et Adams 1980; Tucker *et al.* 1987; Kneeshaw *et al.* 2002, Ruel *et al.* 2000). On peut alors supposer que, dans les conditions créées par les coupes totales et partielles de cette expérience, les gaules auraient une influence plus importante que le couvert résiduel sur ces facteurs.

La densité des tiges de sapin  $< 1$  m est restée stable dans les coupes totales et par trouées au cours des huit ans suivant la coupe, indiquant que le passage à la classe supérieure était compensé par le recrutement de nouveaux semis. On observe un recrutement de sapin dans l'ensemble des classes de hauteur dans les coupes dispersées, suggérant que le recrutement de semis y est encore plus important. En effet, diverses études (McLaren et Janke 1996, Duchesneau et Morin 1999) montrent qu'à partir d'un certain seuil d'ouverture de la canopée, le recrutement en sapin baumier diminue, en raison de températures trop élevées ou d'humidité déficiente. Cependant, dans une étude similaire à la notre, conduite sur le même territoire, Calogeropoulos et al. (2004) n'ont pas détecté d'effet de l'intensité de la coupe sur l'établissement et la survie de semis de sapin, la nature des lits de germination ayant des effets plus marqués.

Finalement, le recrutement en tiges de sapin  $> 2$  cm DHP dans les témoins non coupés était similaire à celui des peuplements ayant subi des coupes partielles et totales, indiquant que la lumière n'est pas le facteur limitant le recrutement en gaule dans les témoins. Cependant, huit ans après les coupes, les densités de gaules restent supérieures dans les peuplements témoins, vraisemblablement à cause de la mortalité infligée, particulièrement aux tiges  $> 1$  m et  $< 2$  cm DBH, lors des opérations de coupe dans les autres traitements. À plus long terme, on peut s'attendre à ce que les densités de gaules de sapin augmentent dans tous les traitements, mais particulièrement dans le témoin et la coupes partielle dispersée, en raison des densités plus importantes dans les classes plus basse pour ces traitements.

En ce qui concerne la régénération de tremble, le taux de drageonnement était de courte durée et proportionnel à l'ouverture du couvert, ce qui est conforme aux résultats obtenus par Prévost et Pothier (2003), Brais et al (2004) et Gradowski et al. (2010). Dans les coupes, le passage des drageons d'une classe de hauteur à l'autre se fait rapidement et ce taux augmente avec l'ouverture du couvert, indiquant un effet positif de cette ouverture sur la survie et la croissance en hauteur des drageons. Dès la deuxième année suivant la coupe totale, près de la moitié des drageons mesuraient plus d'un mètre et on observe dans ce traitement un recrutement en gaules à partir de la cinquième année suivant la coupe.



Le modèle quadratique retenu pour la densité des gaules de tremble (figure 3.6) indique que ce recrutement devrait se poursuivre au-delà des huit années après coupe dans tous les traitements à l'exception du témoin. Toutefois, le recrutement dans les classes de hauteur plus basses chute rapidement, ce qui laisse présager que le recrutement au stade gaule sera de courte durée. La sélection de modèle pour la hauteur totale des gaules de tremble six ans après coupe montre que cette dernière est dépendante de la densité des gaules de sapin. Cet effet pourrait être de courte durée puisque la hauteur moyenne des gaules de tremble mesurées en 2006 (4 m) était supérieure à celle des sapins (3,5 m) et la croissance radiale des gaules de tremble qui, jusque-là n'avait pas été affectée par la nature des coupes, pourrait devenir plus sensible à la surface terrière résiduelle des peuplements (tableau 3.9).

La proportion de régénération en sapin par rapport au tremble (figure 3.7) varie dans le temps selon la classe de hauteur. La régénération basse en tremble est importante immédiatement après coupe, mais chute très rapidement. Par contre, la proportion des semis de sapin se maintient et même augmente dans le temps dans les témoins et les coupes partielles dispersées où le drageonnement du tremble est moins important. Ceci se traduit par une augmentation de la proportion relative du sapin (par rapport au tremble) dans le temps. Au stade de gaule, la densité relative de sapin diminue, car les densités de gaule de tremble continuent d'augmenter 8 ans après coupe. Cependant, on s'attend qu'à plus long terme, le sapin continuera de recruter au stade gaule en raison de ses fortes densités de la régénération basse, contrairement au tremble.

### 3.6 Conclusion et implications sylvicoles

Selon Matthias *et al.* (2003), les stratégies d'aménagement qui préservent la régénération préétablie constituent une alternative économique à la plantation et peuvent contribuer à maintenir plusieurs aspects de la structure et la composition des forêts naturelles. Par ailleurs, plusieurs études menées sur les coupes partielles démontrent les avantages de ces dernières. La réponse initiale à la coupe partielle dans des peuplements de tremble ou des peuplements mélangés indique qu'un prélèvement de 50 à 60 % de la surface terrière peut produire une deuxième cohorte de tremble (Brais *et al.* 2004), favorise la croissance du sapin (Bourgeois *et al.* 2004) et pourrait avoir l'effet d'accélérer la succession des peuplements équiennes vers une composition et une structure plus complexes propres aux peuplements plus anciens

(Harvey *et al.* 2002). La présente étude va dans le même sens. La coupe par trouées se rapproche légèrement de la coupe totale en favorisant un peu plus le tremble. Contrairement à notre hypothèse de départ que la croissance du sapin serait optimale dans la coupe partielle, tous les traitements favorisent la croissance du sapin, mais la coupe partielle dispersée épargne davantage la régénération préétablie de sapin. Cependant, huit ans après les coupes, les différences entre les traitements dans la composition des strates < 5 cm DHP sont nuancées; la proportion relative du sapin et du tremble reflète essentiellement le gradient de prélèvement du témoin à la coupe totale, en passant par les coupes partielles dispersées et par trouées. Ceci étant dit, on peut s'attendre que la coupe partielle dispersée amène les peuplements vers une composition à dominance résineuse plus rapidement que la coupe partielle par trouées. Toutefois, en évoquant la variabilité de perturbation engendrée au sol et au couvert forestier par la coupe par trouées, Haeussler *et al.* (2007) suggèrent que ce genre de traitement pourrait mieux recréer la structure irrégulière de forêts surannées. Clairement, dans le contexte de l'aménagement écosystémique où les pratiques sylvicoles adaptées visent à maintenir ou à recréer des attributs des vieilles forêts, il faut être conscient que ces attributs englobent autant des aspects structuraux et fonctionnels que de composition.

La réponse en croissance et en mortalité observée lors de notre étude pourrait être utilisée dans des modèles de simulation forestière pour estimer la réponse à diverses stratégies sylvicoles alternatives. Cependant, déterminer le niveau de réduction de la surface terrière pour aménager les forêts mixtes de sorte que la régénération résineuse soit favorisée au détriment du drageonnement de tremble constitue un défi (MacDonald *et al.* 2004). Enfin, puisque la Nature, dont l'aménagement écosystémique cherche à s'inspirer, façonne des mosaïques forestières diversifiées, la diversification sylvicole constitue un volet important d'aménagement et les traitements expérimentés dans le cadre de la présente étude demeurent pertinents pour la forêt boréale mélangée.

#### 4 CONCLUSION GÉNÉRALE

Dans un contexte d'aménagement durable, l'exploitation forestière devrait se faire tout en maintenant les multiples fonctions et composantes des écosystèmes forestiers. Un des six critères de l'aménagement forestier durable touche l'état et la productivité des écosystèmes forestiers, ce qui souligne l'importance d'assurer une régénération adéquate suite à la récolte forestière ou aux perturbations naturelles. Par ailleurs, les pratiques sylvicoles alternatives, telles les coupes partielles, visent à favoriser, entre autres, le maintien de la biodiversité, un couvert forestier et à mettre en valeur la régénération naturelle. Quant à l'effet des nouvelles approches sylvicoles sur de la régénération naturelle, il est important de bien connaître les conditions qui en favorisent l'établissement, la survie et la croissance, et ce, autant en milieu naturel qu'en peuplements aménagés, et de bien connaître les différences interspécifiques en termes d'adaptations d'établissement, de survie et de croissance en milieux ouverts et fermés. Dans cette optique, le présent projet s'attarde à deux aspects de cette problématique, soit au rôle des débris ligneux grossiers comme substrat d'établissement ainsi qu'à la dynamique sapin-peuplier suite aux pratiques sylvicoles adaptées.

Dans un premier temps, il s'avère que le rôle du bois mort comme substrat de germination, une de ses multiples fonctions dans les écosystèmes forestiers, est non négligeable. En effet, en favorisant l'établissement et la survie des semis de certaines espèces, notamment l'épinette blanche et le thuya, la présence de débris ligneux au sol joue un rôle important dans la dynamique forestière et peut potentiellement influencer le taux de transition de la succession naturelle des peuplements de feuillus intolérants vers les peuplements résineux. Or, l'exploitation forestière, notamment un régime qui garde les peuplements jeunes et prélève les futurs débris ligneux grossiers, peut influencer de manière importante la dynamique du bois mort en limitant le recrutement en conifères. Par exemple, la récolte des tiges de gros diamètre, la fragmentation des DLG de stade de décomposition avancé ainsi que la modification des conditions environnementales au sol (étendue des températures, humidité) perturbe cette dynamique. Dans l'optique d'un aménagement forestier écosystémique, les aménagistes devraient prendre en compte l'importance des débris ligneux qui jonchent le sol forestier comme substrat de germination ainsi que la régénération

préétablie. Le maintien de la dynamique du bois mort pourrait être atteint à travers certains aménagements, notamment par les prescriptions visant le maintien et la production future de chicots à l'intérieur des peuplements aménagés et par des coupes partielles de faibles intensités.

Des stratégies d'aménagement qui préservent la régénération préétablie constituent une alternative économique à la plantation et peuvent contribuer à maintenir plusieurs aspects de la structure, de la composition et des processus écologiques des forêts naturelles. Par ailleurs, des études menées à la Forêt d'enseignement et de recherche du Lac Duparquet indiquent que des coupes partielles de 50 à 60 % de la surface terrière dans des peuplements de tremble ou des peuplements mélangés peuvent produire une deuxième cohorte de tremble tout en favorisant la croissance du sapin. En effet, ces traitements sylvicoles pourraient avoir l'effet d'accélérer la succession des peuplements équiennes vers une composition et une structure plus complexes propres aux peuplements plus anciens. Le deuxième chapitre de la présente étude va dans le même sens. Les coupes par trouées, réalisées dans la projet SAFE 3 se rapprochent légèrement de la coupe totale et favorise un peu plus le tremble que la coupe partielle dispersée. Tous les traitements de coupe (partielle et totale) favorisent la croissance du sapin, mais la coupe partielle dispersée épargne davantage la régénération préétablie de sapin. On peut donc s'attendre à ce que ce traitement accélère la succession des espèces du peuplement en amenant ce dernier vers une composition à dominance résineuse de façon plus importante que la coupe partielle par trouées. La réponse en croissance et en mortalité observée lors de notre étude pourrait être utilisée dans des modèles de simulation forestière pour estimer la réponse du peuplement et des espèces qui le composent, à plus long terme, à diverses stratégies sylvicoles alternatives. Cependant, déterminer le niveau de réduction de la surface terrière pour aménager les forêts mixtes de sorte que la régénération résineuse soit favorisée au détriment du drageonnement de tremble constitue un défi, compte tenu des nombreux facteurs qui sont en jeu précédant et suivant une intervention sylvicole. Enfin, puisque la Nature, dont l'aménagement écosystémique cherche à s'inspirer, façonne des mosaïques forestières diversifiées, la diversification sylvicole constitue un volet important d'aménagement alors les traitements expérimentés dans le cadre de la présente étude demeurent pertinents pour la forêt boréale mélangée.

5 BIBLIOGRAPHIE

- Anderson, L. J. et A. J. Winterton. 1996. Germination as a determinant of seedling distribution among natural substrates in *Picea enelmanni* (pinaceae) and *Abies lasiocarpa* (pinaceae). *Am. J. Bot.* **83** : 112-117.
- Beach, E. W. et C. B. Halpern. 2001. Controls on conifer regeneration in managed riparian forests: Effects of seed source, substrate, and vegetation. *Can. J. For. Res.* **31**(3) : 471-482.
- Béland, M., J. M. Lussier, Y. Bergeron, M. H. Longpre et M. Béland. 2003. Structure, spatial distribution and competition in mixed jack pine (*Pinus banksiana*) stands on clay soils of eastern Canada. *Annals For. Sci.* **60**(7) : 609-617.
- Bergeron, Yves. 2000. Species and stand dynamics in the mixed woods of Quebec's southern boreal forest. *Ecology* **81** (6) : 1500-1516.
- Bourgeois, L., C. Messier et S. Brais. 2004. Mountain maple and balsam fir early response to partial and clear-cut harvesting under aspen stands of northern Quebec. *Can. J. For. Res.* **34**(10) : 2049-2059.
- Brais, S., B. D. Harvey, Y. Bergeron, C. Messier, D. Greene, A. Belleau et D. Pare. 2004. Testing forest ecosystem management in boreal mixedwoods of northwestern Quebec: Initial response of aspen stands to different levels of harvesting. *Can. J. For. Res.* **34**(2) : 431-446.
- Brais, S., D. Pare et C. Lierman. 2006. Tree bole mineralization rates of four species of the Canadian eastern boreal forest: Implications for nutrient dynamics following stand-replacing disturbances. *Can. J. For. Res.* **36**(9) : 2331-2340.
- Brais, S., F. Sadi, Y. Bergeron et Y. Grenier. 2005. Coarse woody debris dynamics in a post-fire jack pine chronosequence and its relation with site productivity. *For. Ecol. Manage.* **220** : 216-226.

- Brand, D. G. 1985. A competition index for predicting the vigour of planted Douglas fir in southwestern British Columbia. *Can. J. For. Res.* **16**(1) : 23-29.
- Carlson, D. W. et A. Groot. 1997. Microclimate of clear-cut, forest interior, and small openings in trembling aspen forest. *Agric.For. Meteor.* **87**(4) : 313-329.
- Carter, R. E. et K. Klinka. 1992. Variation in shade tolerance of Douglas fir, western hemlock, and western red cedar in coastal British Columbia. *For. Ecol. Manage.* **55** : 87105.
- Caspersen, J. P. et M. Sapruff. 2005. Seedling recruitment in a northern temperate forest: The relative importance of supply and establishment limitation. *Can. J. Bot.* **35**(4) : 978-989.
- Chen, H. Y. H. 1997. Interspecific response of planted seedlings to light availability in interior British Columbia: survival, growth, allometric patterns, and specific leaf area. *Can. J. For. Res.* **27** : 1383-1393.
- Christy, E. J. et R. N. Mack. 1984. Variation in demography of juvenile *Tsuga heterophylla* across the substratum mosaic. *J. Ecology* **72**(1) : 75-91.
- Claveau, Y., C. Messier, P. G. Comeau et K. D. Coates. 2002. Growth and crown morphological responses of boreal conifer seedlings and saplings with contrasting shade tolerance to a gradient of light and height. *Can. J. For. Res.* **32**(3) : 458-468.
- Côté, S. et L. Bélanger. 1991. Variations de la régénération préétablie dans les sapinières boréales en fonction de leurs caractéristiques écologiques. *Can. J. For. Res.* **21** : 1779-1795.
- Creed, I. F., D. L. Morrison et M. S. Nicholas. 2004. Is coarse woody debris a net sink or source of nitrogen in the red spruce - Fraser fir forest of the southern Appalachians, U.S.A.? *Canadian Journal of Forest Research* **34**(3) : 716-727.

- Duchesneau, R., I. Lesage, C. Messier et H. Morin. 2001. Effects of light and intraspecific competition on growth and crown morphology of two size classes of understory balsam fir saplings. *For. Ecol. Manage.* **140**(2-3) : 215-225.
- Duchesneau, R. et H. Morin. 1999. Early seedling demography in balsam fir seedling banks. *Can. J. For. Res.* **29** : 1502-1509.
- Environment Canada. 2009 <http://www.climate.weatheroffice.ec.gc.ca>
- Ferguson, D. E. et D. L. Adams. 1980. Response of advance grand fir regeneration to overstory removal in northern Idaho. *For. Sci.* **26** : 537-545.
- Filipescu, C. N. et P. Comeau. 2007a. Aspen competition affects light and white spruce growth across several boreal sites in western Canada. *Can. J. For. Res.* **37** : 1701-1713.
- Filipescu, C. N. et P. G. Comeau. 2007b. Competitive interactions between aspen and white spruce vary with stand age in boreal mixedwoods. *For. Ecol. Manage.* **247**(1-3) : 175-184.
- Frank, R. M. 1990. *Abies balsamea* (L.) Mill. Balsam fir. U.S. Dep. Agric, Agric. Handb.
- Franklin, J. F., H. H. Shugart et M. E. Harmon. 1987. Tree death as an ecological process: The causes, consequences, et variability of tree mortality. *BioScience* **37** No.8.
- Fraver, S., R. G. Wagner et M. Day. 2002. Dynamics of coarse woody debris following gap harvesting in the Acadian forest of central Maine, U.S.A. *Can. J. For. Res.* **32**(12) : 2094-2105.
- Freedman, B., V. Zelazny, D. Beaudette, T. Fleming, S. Flemming, G. Forbes, J. S. Gerrow, G. Johnson et S. Woodley. 1996. Biodiversity implications of changes in the quantity of dead organic matter in managed forests. *Environ. Rev.* **4**(3) : 238-265.

- Frey, B. R., V. J. Lieffers, S. M. Landhausser, P. G. Comeau et K. J. Greenway. 2003. An analysis of sucker regeneration of trembling aspen. *Can. J. For. Res.* **33**(7) : 1169-1179.
- Galipeau, C., D. Kneeshaw et Y. Bergeron. 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**(2) : 139-147.
- Gradowski, T., V. J. Lieffers, S. M. Landhausser, D. Sidders, J. Volney, J. R. Spence. 2010. Regeneration of *Populus* nine years after variable retention harvest in boreal mixedwood forests. *For. Ecol. Manage.* **259** : 383-389.
- Gray, A. N. et T. A. Spies. 1997. Microsite controls on tree seedling establishment in conifer forest canopy gaps. *Ecology* **78**(8) : 2458-2473.
- Greene, D. F., J. Noel, Y. Bergeron, M. Rousseau et S. Gauthier. 2004. Recruitment of *Picea mariana*, *Pinus banksiana*, and *Populus tremuloides* across a burn severity gradient following wildfire in the southern boreal forest of Quebec. *Can. J. For. Res.* **34**(9) : 1845-1857.
- Greene, D. F., J. C. Zasada, L. Sirois, D. Kneeshaw, H. Morin, I. Charron et M. J. Simard. 1999. A review of the regeneration dynamics of North American boreal forest tree species. *Can. J. For. Res.* **29**(6) : 824-839.
- Harmon, M. E. 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Adv. Eco. Res.* **15** : 133-302.
- Harmon, M. E. 1987. The influence of litter and humus accumulation and canopy openness on *Picea sitchensis* (Bong.) Carr, et *Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg. seedlings growing on logs. *Can. J. For. Res.* **17** : 1475-1479.
- Harmon, M. E. et J. F. Franklin. 1989. Tree seedlings on logs in *Picea-Tsuga* forests in Oregon and Washington. *Ecology* **70**(1) : 48-59.



- Harvey, B.D., et S. Brais. 2007. Partial cutting as an analogue to stem exclusion and dieback in trembling aspen (*Populus tremuloides*) dominated boreal mixedwoods: implications for deadwood dynamics. *Can. J. For. Res.* **37** : 1525-1533.
- Harvey, B.D., A. Leduc, S. Gauthier et Y. Bergeron. 2002. Stand-landscape integration in natural disturbance-based management of the southern boreal forest. *For. Ecol. Manage.* **155** : 369-385.
- Harvey, B. D. et Y. Bergeron. 1989. Site patterns of natural regeneration following clear-cutting in northwestern Quebec. *Can. J. For. Res.* **19** : 1458-1469.
- Haeussler, S., Y. Bergeron, S. Brais et B. D. Harvey. 2007. Natural dynamics-based silviculture for maintaining plant biodiversity in *Populus tremuloides*- dominated boreal forest of eastern Canada. *Can. J. Bot.* **85**:1158-1170.
- Heinemann, K. et T. Kitzberger. 2006. Effects of position, understorey vegetation and coarse woody debris on tree regeneration in two environmentally contrasting forests of north-western Patagonia: A manipulative approach. *J. Biogeography* **33**(8) : 1357-1367.
- Hély, C., Y. Bergeron, M. D.Flannigan. 2000. Coarse woody debris in the southeastern Canadian boreal forest composition and load variations in relation to stand replacement. *Can. J. For. Res.* **30** : 674-687.
- Iijima, H., M. Shibuya et H. Saito. 2007. Effects of surface and light conditions of fallen logs on the emergence and survival of coniferous seedlings and saplings. *J. For. Res.* **12**(4) : 262-269.
- Iijima, H., M. Shibuya, H. Saito et K. Takahash. 2006. The water relation of seedlings of *Picea jezoensis* on fallen logs. *Can. J. For. Res.* **36** : 664-670.
- King, D. A. 1994. Influence of light level on the growth and morphology of saplings in a Panamanian forest. *Am. J. Bot.* **81** : 948-957.

- Kimmins, J.P. 1997. Forest Ecology: A Foundation for Sustainable Management (2e edition). Prentice Hall, New Jersey. 596 p.
- Knapp, A. K. et W. K. Smith. 1982. Factors influencing understory seedling establishment of Engelmann spruce (*Picea engelmannii*) and subalpine fir (*Abies lasiocarpa*) in southeast Wyoming. *Can. J. Bot.* **60** : 2753-2761.
- Kneeshaw, D., Y. Bergeron. 1996. Ecological factors affecting the abundance of advance regeneration in Quebec's southwestern boreal forest. *Can. J. For. Res.* **26** : 889-898.
- Kneeshaw, D., Y. Bergeron et L. De Grandpre. 1998a. Early response of *Abies balsamea* seedlings to artificially created openings. *J. Veg. Sci.* **9**(4) : 543-550.
- Kneeshaw, D. D. et Y. Bergeron. 1998b. Canopy gap characteristics and tree replacement in the southeastern boreal forest. *Ecology* **79**(3) : 783-794.
- Kneeshaw, D. D., R. K. Kobe, K. D. Coates et C. Messier. 2006. Sapling size influences shade tolerance ranking among southern boreal tree species. *J. Ecol.* **94**(2) : 471-480.
- Kneeshaw, D. D., H. Williams, E. Nikinmaa et C. Messier. 2002. Patterns of above- and below-ground response of understory conifer release 6 years after partial cutting. *Can. J. For. Res.* **32**(2) : 255-265.
- Kobe, R. K. et K. D. Coate. 1997. Models of sapling mortality as a function of growth to characterize interspecific variation in shade tolerance of eight tree species of northwestern British Columbia. *Can. J. For. Res.* **27** : 227236.
- Kohyama, T. 1980. Growth pattern of *Abies mariesii* saplings under conditions of open-growth and suppression. *Bot. Mag. Tokyo* **93** : 13-24.
- Kohyama, T. 1991. A functional model describing sapling growth under a tropical forest canopy. *Funct. Ecol.* **5** : 83-90.

- Lee, P. et K. Sturgess. 2001. The effect of logs, stumps, and root throws on understory communities within 28-year-old aspen-dominated boreal forests. *Can. J. Bot* **79** : 905-916.
- Littell, R.C., P.R. Henry et C.B. Ammerman. 1998. Statistical analysis of repeated measures data using SAS procedures. *J. Anim. Sci.* **76** : 1216-1231.
- Littell, R. C., G.A. Milliken, W.W. Stroup, R.D. Wolfinger, and O. Schabenberger. 2006. SAS for mixed models, second Edition. Cary, NC : SAS Institute Inc.
- Logan, K. T. 1969. Growth of tree seedlings as affected by light intensity. IV. Black spruce, white spruce, balsam fir, and eastern white cedar. . *Can. For. Serv. Dep. Fish. For. Publ. No.* **1256**.
- Lusk, C. H. et C. K. Kelly. 2003. Interspecific variation in seed size and safe sites in a temperate rain forest. *New Phytologist* **158**: 535-541.
- Margolis, H. A. et D. G. Brand. 1990. An ecophysiological basis for understanding plantation establishment. *Can. J. For. Res.* **20** : 375-390.
- Matthias, L., N. Kenkel, A. Groot, D. Kneeshaw, E. Macdonald, C. Messier, H. Morin, J. C. Ruel, G. Wang, 2003. Differential growth and mortality of advance regeneration across the Canadian boreal forest. Project report 2003/2004, Sustainable Forest Management Network
- Mazerolle, Marc J. 2006. Improving data analysis in herpetology: using Akaike's Information Criterion (AIC) to assess the strength of biological hypotheses. *Amphibia-Reptilia.* **27**(2) : 169-180.
- McGee, G. G. 2001. Stand-level effects on the role of decaying logs as vascular plant habitat in Adirondack northern hardwood forests. *J. Torrey Bot. Soc.* **128**(4) : 370-380.
- McLaren, B. E., et R. A. Janke. 1996. Seedbed and canopy cover effects on balsam fir seedling establishment in Isle Royal National Park. *Can. J. For. Res.* **26** : 782-793.

- Messier, C., S. Parent et Y. Bergeron. 1998. Characterization of understory light environment in closed mixed boreal forest: effect of overstory and understory vegetation. *J.Veg. Sci.* **9** : 511-520.
- Messier, C., R. Doucet, J. C. Ruel, Y. Claveau, C. Kelly et M. J. Lechowicz. 1999a. Functional ecology of advance regeneration in relation to light in boreal forests. *Can. J. For. Res.* **29**(6) : 812-823.
- Messier, C., S. Parent, M. Chengaou et J. Beaulieu. 1999b. Juvenile growth and crown morphological plasticity of eastern white pines (*Pinus strobus* L.) planted along a natural light gradient: Results after six years. *For. Chron.* **75**(2) : 275-279.
- Mori, A., E. Mizumachi, T. Osono et Y. Doi. 2004. Substrate-associated seedling recruitment and establishment of major conifer species in an old-growth subalpine forest in central Japan. *For. Ecol. Manage.* **196** : 287-297.
- Motta, R., R. Berretti, E. Lingua et P. Piussi. 2006. Coarse woody debris, forest structure and regeneration in the Valbona Forest Reserve, Paneveggio, Italian Alps. *For. Ecol. Manage.* **235** : 155-163.
- Nakamura, T. 1992. Effect of bryophytes on survival of conifer seedlings in subalpine forests of central Japan. *Ecol. Res.* **7** : 155-162.
- Narukawa, Y., S. Iida, H. Tanouchi, S. Abe et S.-I. Yamamoto. 2003. State of fallen logs and the occurrence of conifer seedlings and saplings in boreal and subalpine old-growth forests in Japan. *Ecol. Res.* **18** : 267-277.
- Narukawa, Y. et S. Yamamoto. 2001. Gap formation, microsite variation and the conifer seedling occurrence in a subalpine old-growth forest, central Japan. *Ecol. Res.* **16** : 617-625.
- Narukawa, Y. et S. Yamamoto. 2003. Development of conifer seedling roots on soil and fallen logs in boreal and subalpine coniferous forest of Japan. *For. Ecol. Manage.* **175** : 131-139.

- Parent, S. et C. Messier. 1995. Effets d'un gradient de lumière sur la croissance en hauteur et la morphologie de la cime du sapin baumier régénéré naturellement. *Can. J. For. Res.* **25**(6) : 878-885.
- Parish, R. et J. A. Antos. 2005. Advanced regeneration and seedling establishment in small cutblocks in high-elevation spruce-fir forest at Sicamous Creek, southern British Columbia. *Can. J. For. Res.* **35** : 1877-1888.
- Pothier, D. et M. Prévost. 2002. Photosynthetic light response and growth analysis of competitive regeneration after partial cutting in a boreal mixed stand. *Trees - Structure and Function* **16**(4-5) : 365-373.
- Prévost, M. et D. Pothier. 2003. Partial cuts in a trembling aspen – conifer stand: effects on microenvironmental conditions and regeneration dynamics. *Can. J. For. Res.* **33**:pp.1-15.
- Prévosto B. - Les indices de compétition en foresterie : exemples d'utilisation, intérêts et limites. *Revue Forestiere Francaise*, vol. LVII, No 5, 2005, pp. 413-430.
- Robitaille, A. et J. P. Saucier. 1996. Land district, ecophysiographic units and areas: The landscape mapping of the ministere des Ressources naturelles du Quebec. *Environ. Monitor. Assess.* **39**(1-3) : 127-148.
- Ruel, J. C., C. Messier, R. Doucet, Y. Claveau et P. Comeau. 2000. Morphological indicators of growth response of coniferous advance regeneration to overstorey removal in the boreal forest. *For. Chron.* **76**(4) : 633-642.
- Saucier, J.-P., Bergeron, J.-F., Grondin, P. et Robitaille, A. 1998. Les régions écologiques du Québec méridional (3e version) : un des éléments du système hiérarchique de classification écologique du territoire mis au point par le ministère des Ressources naturelles du Québec. Supplément de L'Aubelle, no. 124, 12 p.
- Simard, M.-J., Y. Bergeron et L. Sirois. 2003. Substrate and litter fall effect on conifer seedling survivorship in southern boreal stands of Canada. *Can. J. Res.* **33** : 672-681.

- Simard, M. J., Y. Bergeron et L. Sirois. 1998. Conifer seedling recruitment in a south eastern Canadian boreal forest: The importance of substrate. *J. Veg. Sci.* **9** : 575-582.
- Sprugel, D. G. 1989. The relationship of evergreenness, crown architecture, and leaf size. *Am. Nat.* **133** : 465-479.
- Stancioiu, P. T. et K. L. O'Hara. 2006. Morphological plasticity of regeneration subject to different levels of canopy cover in mixed-species, multiaged forests of the Romanian Carpathians. *Trees - Structure et Function* **20**(2) : 196-209.
- Stevenson, S. K., M. J. Jull et B. J. Roger. 2006. Abundance and attributes of wildlife trees and coarse woody debris at three silvicultural systems study areas in the interior Cedar-Hemlock zone, British Columbia. *For. Ecol. Manage.* **223** : 176-191.
- Sugita, H. et T. Nagaike. 2005. Microsites for seedling establishment of subalpine conifers in a forest with moss-type undergrowth on Mt. Fuji, central Honshu, Japan. *Ecol. Res.* **20** : 678-685.
- Sugita, H. et M. Tani. 2001. Difference in microhabitat-related regeneration patterns between two subalpine conifers, *Tsuga diversifolia* and *Abies mariesii*, on Mount Hayachine, northern Honshu, Japan. *Ecol. Res.* **16** : 423-433.
- Szewczyk, J. et J. Szwagrzyk. 1996. Tree regeneration on rotten wood and on soil in old-growth stand. *Vegetatio* **122** : 37-46.
- Takahashi, K. 1994. Effect of size structure, forest floor type and disturbance regime on tree species composition in a coniferous forest in Japan. *J. Ecology* **82** : 769-773.
- Takahashi, M., Y. Sakai, R. Ootomo et M. Shiozaki. 2000. Establishment of tree seedlings and water-soluble nutrients in coarse woody debris in a old-growth *Picea-Abies* forest in Hokkaido, northern Japan. *Can. J. For. Res.* **30** : 1148-1155.

- Tucker, G. F., T. M. Hinckley, J. W. Leverenz et S. M. Jiang. 1987. Adjustments of foliar morphology in the acclimation of understory Pacific Silver fir following clearcutting. *For. Ecol. Manage.* **21** : 249-268.
- VanWagner, C.E. 1982. Practical aspects of the line intersect method. Petawawa National Forestry Institute, Can. For. Serv. Inf. Rep. PI-X-12.
- Vincent, J. S. et L. Hardy. 1977. L'évolution et l'extension des lacs glaciaires Barlow et Ojibway en territoire québécois. *Geogr. Phys. Quat.* **31** : 357-372.
- Wang, G. G. et K. J. Kembell. 2005. Balsam fir and white spruce seedling recruitment in response to understory release, seedbed type and litter exclusion in trembling aspen stands. *Can. J. For, Res.* **35** : 667-673.
- Waring, R. H. 1991. Response of Evergreen Trees to Multiple Stresses. In : H. A. Mooney, W. E. Winner and E. J. Pell, Editors, *Response of Plants to Multiple Stresses*. Academic Press, New York.