PROGRAMME D'AIDE À LA RECHERCHE TECHNOLOGIQUE

Rapport final

Étude sur les traitements sylvicoles favorisant la régénération du bouleau jaune à la Station forestière de Duchesnay

PART 2001A057

Période du 1er juillet 2001 au 30 juin 2002

Présenté au :

Programme d'aide à la recherche technologique
Service de la recherche et du développement
Direction de l'enseignement collégial
Ministère de l'Éducation
Édifice Marie-Guyart, 18e étage
1035, rue De La Chevrotière
Québec (Québec) G1R 5A5

Préparé par :

CERFO
Centre collégial de transfert
de technologie en foresterie
Sébastien Meunier, ing.f., M.Sc.
Dominique Gravel, ing.f.
Guy Lessard, ing.f., M.Sc.
Donald Blouin, ing.f., M.Sc.
Anick Patry, ing.f.

Avec la collaboration de :

François-Jimmy Rheault, ing.f.
CEGEP de Sainte-Foy

Décembre 2002

© CERFO 2002-14

REMERCIEMENTS

Le Centre d'enseignement et de recherche en foresterie de Sainte-Foy inc. (CERFO) tient à remercier le ministère de l'Éducation qui, par son *Programme d'aide à la recherche technologique* (PART), a apporté un soutien financier au projet *Étude sur les traitements sylvicoles favorisant la régénération du bouleau jaune à la Station forestière de Duchesnay*. Nos remerciements vont aussi à Gilles Beaupré du ministère des Ressources naturelles pour son appui au projet et qui, par ses démarches dans le cadre du Programme d'aide à la mise en valeur des ressources du milieu forestier Volet 1, a apporté un soutien financier permettant de défrayer les coûts d'opération de récolte et de préparation de terrain. Il en est de même pour la participation de la Station Écotouristique Duchesnay, sans laquelle le projet n'aurait pas été possible. Finalement, nos remerciements vont aussi au Cégep de Sainte-Foy pour sa contribution et son support tout au long du projet.

PARTICIPANTS AU PROJET

Pour le Centre collégial de transfert de technologie

- Guy Lessard, ing.f., M.Sc., initiateur du projet
- Sébastien Meunier, ing.f., M.Sc., chargé de projet
- Donald Blouin, ing.f., M.Sc., initiateur du projet
- Anick Patry, ing.f.
- Carl Thériault, technicien forestier
- Geneviève Daigle, technicienne forestière
- Dominique Gravel, stagiaire en aménagement
- Annie Lelièvre, technicienne de bureau

Pour le Cégep de Sainte-Foy

- François-Jimmy Rheault, ing.f., enseignant

Station Écotouristique Duchesnay

- René Dion, responsable des services collectifs et forestiers
- Jean Dupuis, technicien forestier

Ministère des Ressources naturelles, Unité de gestion Portneuf-Laurentides

- Gilles Beaupré, ing.f.

RÉSUMÉ DU PROJET

Titre du projet : Étude sur les traitements sylvicoles favorisant la régénération du bouleau jaune à la Station forestière de Duchesnay

Nom des organismes partenaires : PART autonome, mais la Station Écotouristique de Duchesnay ainsi que le ministère des Ressources naturelles, unité de gestion Portneuf-Laurentides, ont largement contribué au projet.

Nom du collège : Cégep de Sainte-Foy

Nom du CCTT : Centre d'enseignement et de recherche en foresterie de Sainte-Foy inc.

BRÈVE DESCRIPTION DU PROBLÈME À RÉSOUDRE

En forêt feuillue, plusieurs interventions sylvicoles peuvent être mises en pratique pour améliorer les rendements et atteindre les nouveaux objectifs que l'actuelle sylviculture de compromis ne permet pas d'atteindre, surtout dans les forêt dégradées. Des essais effectués par M. Pierre Ricard, professeur au Cégep de Sainte-Foy, dans les bandes résiduelles à Duchesnay, ont présenté une régénération abondante de bouleau jaune sous couvert (plus d'un million de tiges à l'hectare) suite à l'élimination des gaules et à un scarifiage. Ces essais démontrent la pertinence d'explorer cette avenue.

Par ailleurs, la coupe progressive est bien documentée dans la littérature, en ce qui concerne ce type de peuplement. Toutefois, sur les sites riches du domaine bioclimatique de l'érablière à bouleau jaune, la présence de régénération préétablie et de gaules d'essences moins désirées et envahissantes comme le hêtre constituent un obstacle majeur à l'installation d'une régénération en essences désirées de grande valeur. Ainsi, les modalités d'application de la coupe d'ensemencement, en ce qui concerne l'élimination des gaules nuisibles et le scarifiage restent encore à développer.

BRÈVE DESCRIPTION DE LA MÉTHODE UTILISÉE

Une revue de littérature sur l'autécologie du hêtre a été réalisée de manière à bien comprendre le comportement de cette espèce. Un inventaire systématique a permis de caractériser les deux bandes à traiter. Par la suite, l'espacement à conserver entre les semenciers a été déterminé afin d'orienter le martelage visant à prélever 40 % de couvert. Une délimitation précise des sentiers de débardage a été réalisée sur le terrain. Les opérations forestières ont été réalisées en limitant le déplacement de la machinerie en forêt de manière à diminuer les blessures aux racines des hêtres non récoltés. Les gaules de hêtre formant un sous étage opaque à la lumière ont été coupées dans les parcelles prévues au dispositif. Une préparation de terrain en plein ainsi qu'une mise en andain ont été réalisées suite au dégagement manuel des gaules.

BRÈVE DESCRIPTION DES RÉSULTATS OBTENUS

Les travaux de martelage et de récolte ont atteint les objectifs visés en ce qui concerne la surface terrière martelée et prélevée. Toutefois, la saison de récolte (octobre-novembre) a empêché l'évaluation du couvert résiduel ce qui ne permet pas de statuer sur la réussite du prélèvement visé de 40 % du couvert. Le dégagement manuel de gaules s'est bien déroulé, mais la présence de déchets de coupe ainsi que la neige au sol ont ralenti les opérations. La préparation de terrain a permis la mise en andain des gaules débroussaillées ainsi que la perturbation de plus de 90 % des microsites disponibles.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS i
PARTICIPANTS AU PROJET i
RÉSUMÉ DU PROJET ii
TABLE DES MATIÈRES iii
LISTE DES FIGURES ET DES TABLEAUX iv
1 Contexte et problématique 1
2 Objectifs du projet 3
2.1 Les hypothèses de recherche 3
3. Synthèse de la revue de littérature sur l'autécologie et la sylviculture associées au hêtre 4
3.1 Agressivité de la reproduction végétative 4
3.2 Ensemencement du hêtre 5
3.3 Compétitivité du hêtre 5
3.4 Intérêt de la coupe progressive 6
3.5 Élimination des gaules 6
3.6 Préparation de terrain (scarifiage) 7
4 Méthodologie 8
4.1 Historique du peuplement 8
4.2 Inventaire de reconnaissance 8
4.3 Portrait du peuplement traité 9
4.4 Traitements expérimentés lors de ce projet 12
4.4.1 Le martelage 12
4.4.2 Détermination de l'espacement 13
4.4.3 La récolte 14
4.4.4 L'élimination des gaules 14
4.4.5 Le scarifiage 15
4.5 Description du dispositif 15
4.5.1 Inventaire après traitement 17
4.5.2 Évaluation comparative des coûts des différents scénarios 18
5. Résultats obtenus et discussions 19
5.1 Le martelage et la récolte 19
5.2 L'élimination des gaules 22
5.3 Le scarifiage 22
5.4 Les coûts 23
6. Suivis prévus et recommandations 24
6.1 Suivi 24
6.2 Recommandations 24
CONCLUSION 26
RÉFÉRENCES 27
RÉSUMÉ DU PROJET 29

ANNEXE 1 REVUE DE LITTÉRATURE COMPLÈTE
ANNEXE 2 RAPPORT FINANCIER

Liste des figures et des tableaux

Figure 1 - Distribution diamétrale des tiges (S.T.=25, DHP max : 60 cm)....9
Figure 2 - Distribution diamétrale des espèces....10
Figure 3 - Distribution diamétrale des vigueurs....11
Figure 4 - Localisation du dispositif de coupes progressives. 16

Tableau 1 - Caractéristiques du peuplement traité 9
Tableau 2 - Distribution de la vigueur par classe de diamètre (%) 10
Tableau 3 - Distribution de la vigueur par essence (tiges de plus de 30 cm (%)) 11
Tableau 4 - Gaules présentes en sous-couvert (tiges/ha)....12
Tableau 5 - Nombre de cimes mesurées par classe de diamètre 13
Tableau 6 - Dispositif expérimental 15
Tableau 7 - Calendrier des activités 15
Tableau 8 - Répartition des traitements par parcelle 17
Tableau 9 - Résultats de l'inventaire des cimes....19
Tableau 10 - Martelage et récolte en fonction du traitement....21
Tableau 11 - Volumes calculés et récoltés lors des travaux....22
Tableau 12 - Comparaison des coûts des divers scénarios retenus 23

1 Contexte et problématique

Au cours des dernières années, beaucoup de pressions des instances publiques et du public lui-même sont exercées sur les bénéficiaires des contrats d'approvisionnement et d'aménagement de la forêt publique du Québec pour améliorer leurs pratiques et diminuer les impacts environnementaux des interventions en forêt. De plus, la révision à la baisse de la possibilité forestière, la dégradation de la qualité des arbres, les objectifs de rendement accru et de développement durable ainsi que la mondialisation des marchés sont autant d'éléments obligeant les professionnels forestiers à élaborer et étudier de nouvelles stratégies d'aménagement. En forêt feuillue, plusieurs interventions sylvicoles peuvent être mises en pratique pour améliorer les rendements et atteindre les nouveaux objectifs que l'actuelle sylviculture de compromis ne permet pas d'atteindre, surtout dans les forêt dégradées.

La Station écotouristique de Duchesnay est reconnue comme étant un site privilégié pour la formation, la démonstration ainsi que la recherche, notamment en sylviculture des feuillus. De nombreux dispositifs de plantation, d'éducation de jeunes peuplements, de coupe par bandes, de coupe jardinatoire, de trouées ou d'éclaircie commerciale ont été implantés depuis quelques décennies.

Il manque cependant le processus de régénération par coupes progressives, qui constitue une alternative valable pour régénérer les peuplements dégradés. À part quelques essais de M. Zoran Majcen, réalisés dans d'autres régions feuillues, ce procédé de régénération est peu exploré en forêt feuillue au Québec. Des essais effectués par M. Pierre Ricard, professeur au Cégep de Sainte-Foy, dans les bandes résiduelles à Duchesnay, ont présenté une régénération abondante de bouleau jaune sous couvert (plus d'un million de tiges à l'hectare) suite à l'élimination des gaules et à un scarifiage. Ces essais démontrent la pertinence d'explorer cette avenue.

Par ailleurs, la coupe progressive est bien documentée dans la littérature, en ce qui concerne ce type de peuplement. Toutefois, sur les sites riches du domaine bioclimatique de l'érablière à bouleau jaune, la présence de régénération préétablie et de gaules d'essences moins désirées et envahissantes comme le hêtre constitue un obstacle majeur à l'installation d'une régénération en essences désirées de grande valeur. Ainsi, les modalités d'application de la coupe d'ensemencement, en ce qui concerne l'élimination des gaules nuisibles et le scarifiage restent encore à développer. Ces informations seraient très utiles pour l'ensemble des forestiers oeuvrant dans la forêt feuillue et viseraient à modifier les normes du ministère des Ressources naturelles qui pourrait autoriser l'utilisation de nouveaux traitements dans les peuplements problématiques.

Le peuplement qui fera l'objet de cette étude présente une sérieuse déficience en régénération de bouleau jaune et d'érable à sucre. Les tiges âgées de hêtre sont de plus en plus dépérissantes et voient leur vigueur

diminuer tandis que la présence du hêtre sous couvert ne cesse d'augmenter en raison d'un fort drageonnement. Leak et Smith (1996) n'ont pas remarqué de remplacement du hêtre suite à la maladie corticale après soixante ans d'observations. Le comportement de cette essence semble être une limite à la régénération des essences désirables. Cette vieille érablière suit un patron typique de la fin de succession de l'érablière à bouleau jaune et hêtre (Woods, 1979; Majcen et al., 1984; Beaudet et al., 1999).

2 Objectifs du projet

Objectif général :

Dans les coupes par bandes de la Station forestière de Duchesnay, le projet propose d'implanter un dispositif de coupes progressives afin d'amorcer la récolte des bandes résiduelles dégradées et d'installer une régénération abondante de bouleau jaune avant la coupe finale.

Objectifs spécifiques :

1. Installer une régénération abondante et de haute qualité, en bouleau jaune et en érable à sucre;
2. Favoriser la croissance de ces essences désirées en contrôlant l'ouverture du couvert, ce qui devrait avoir une incidence sur la compétition par les feuillus intolérants et par le hêtre;
3. Évaluer le coût des modalités particulières d'intervention;
4. Démontrer l'efficacité des nouvelles modalités d'intervention concernant le coût et la qualité du futur peuplement.

2.1 Les hypothèses de recherche

Les hypothèses de recherche sont formulées ainsi :

1. La coupe progressive d'ensemencement dans les érablières dégradées est un système sylvicole efficace pour régénérer un peuplement de qualité à structure équienne.
2. Une coupe partielle du couvert (coupe d'ensemencement) devrait permettre au bouleau jaune et à l'érable à sucre d'avoir des conditions de lumière intéressantes pour offrir une compétitivité élevée au hêtre à grandes feuilles.
3. L'élimination des tiges matures et affaiblies de hêtre devrait permettre de diminuer la présence de cette espèce en régénération (drageonnement et ensemencement).
4. Un martelage positif visant à régulariser l'espacement entre les semenciers permet d'obtenir un meilleur contrôle sur l'ouverture du couvert forestier qu'un prélèvement sur la base de la surface terrière.
5. L'élimination des gaules favorise l'installation de la régénération de bouleau jaune et d'érable à sucre.
6. Un scarifiage est nécessaire pour obtenir une régénération abondante de bouleau jaune et contrôler le drageonnement, même si un traitement d'élimination des gaules a été réalisé.

3. Synthèse de la revue de littérature sur l'autécologie et la sylviculture associées au hêtre

Une revue de littérature sur les procédés de régénération pour favoriser le bouleau jaune a déjà été publiée par le CERFO (Lessard et al, 1998). Afin de compléter l'information disponible, une revue de littérature sur l'autécologie du hêtre (*Fagus grandifolia* Ehrh) a permis de mieux cerner les forces et les faiblesses de cette espèce dans une communauté végétale. Les caractéristiques étudiées permettent de mieux définir les modalités de traitement à appliquer pour régénérer avec succès les essences désirées. Le texte intégral de la revue de littérature est présenté en annexe.

3.1 Agressivité de la reproduction végétative

La principale difficulté inhérente à la gestion du hêtre demeure l'agressivité de sa reproduction végétative. Le drageonnement s'initie par le développement d'un bourgeon adventif au niveau du cal, causé par une blessure au système racinaire de l'arbre parent (Jones et Raynal, 1988). Le sectionnement d'une racine stimule moins le drageonnement qu'une blessure superficielle et nuit à la survie du drageon, affaibli par la séparation de l'arbre parent (Jones et Raynal, 1988). Le drageonnement est proportionnel à la densité du système racinaire et à la dimension de l'arbre parent (Jones et Raynal, 1986; Ward, 1961). Il est aussi abondant chez les tiges affaiblies et sa survie n'est pas influencée par la vigueur du parent (Jones et Raynal, 1988). La saison d'intervention affecte moins le drageonnement que la blessure racinaire, mais en considérant la mortalité, le printemps est plus favorable au drageonnement (Jones et Raynal, 1988). La cohorte qui s'en suit est très abondante et vigoureuse (Kelty et Nyland, 1981; Ostrofsky et McCormack, 1986; Jones et al., 1989; Lessard et al, 1999).

Le hêtre a une capacité élevée à diminuer sa croissance, pour assurer sa survie dans des conditions lumineuses adverses, et peut très facilement compétitionner l'érable à sucre en hauteur dans ces conditions (Canham, 1988). Le drageon peut profiter d'une allocation réduite des ressources au développement racinaire et des ressources d'un parent exposé à la pleine lumière (Kobe et al., 1995). Certains auteurs suggèrent cependant qu'il pourrait être intéressant d'exploiter cette régénération abondante en favorisant des individus résistant à la maladie corticale (Ostrofsky et McCormack, 1986).

Il semblerait cependant que le drageonnement serait proportionnel à la surface terrière résiduelle (Jones et al., 1989). Une élimination massive des hêtres affaiblis lors d'une première coupe serait une façon efficace de manipuler la régénération du hêtre (Kelty et Nyland, 1981; Ostrofksy et McCormack, 1986). Jones et al. (1989) ont prouvé que la dominance apicale du hêtre était faible, comparativement aux essences feuillues intolérantes. La coupe des arbres matures ne stimulerait pas le drageonnement et il affaiblirait les clones, ceux-ci nécessitant la connexion aux parents par le système racinaire (Jones et Raynal, 1986).

3.2 Ensemencement du hêtre

La faible distance de dissémination du hêtre est une limite à la reproduction de cette essence (Ward, 1961; Woods, 1979; Hughes et Fahey, 1988). La semence du hêtre est lourde, peu adaptée à la dispersion. Par ailleurs, la production de semences varie selon les années mais elle est plus constante que des essences à semences légères comme le bouleau jaune (Hughes et Fahey, 1988)

3.3 Compétitivité du hêtre

La régénération de hêtre établie sous couvert forme un écran opaque nuisible à la régénération des autres essences, même pour l'érable à sucre qui est très tolérant. Beaudet et al. (1999) ont suggéré qu'en fin de succession dans l'érablière, l'érable à sucre ne parvient pas à compétitionner le hêtre, notamment en raison d'une fréquence insuffisante de microsites où les conditions de lumière sont adéquates. Canham et al. (1994) ont prouvé que le hêtre et la pruche du Canada sont les essences des forêts feuillues tempérées qui ont le feuillage le plus opaque. Par ailleurs, la mortalité de l'érable à sucre est plus élevée que celle du hêtre dans des conditions très ombragées, et la croissance du hêtre demeure supérieure en toutes conditions (Canham, 1988; Pascala et al., 1994; Kobe et al., 1995). Le hêtre aurait aussi un avantage compétitif par ses drageons, qui ont une survie et une croissance plus élevée, possiblement à cause de la communication avec un parent qui possède un système racinaire développé ainsi qu'un feuillage exposé à la pleine lumière (Kobe et al., 1995, Beaudet et al, 1999).

La compétitivité du hêtre est supérieure à celle de l'érable à sucre, mais inférieure au bouleau jaune, tant sous couvert qu'en pleine lumière (Kobe *et al.*, 1995; Beaudet et Messier, 1998; Bellefleur et Larocque, 1983a; Bellefleur et Villeneuve, 1984). Le bouleau jaune, qui est une essence à tolérance intermédiaire, n'a pas la capacité a diminuer l'allocation des ressources à sa croissance pour soutenir sa survie comme le feraient l'érable à sucre ou le hêtre (Kobe et al., 1995). L'écart de croissance en hauteur entre le hêtre et le bouleau jaune augmente avec l'augmentation de la disponibilité de la lumière (Beaudet et Messier, 1998). Fait important à noter, après un dégagement de la végétation de compétition, en coupe rase, l'augmentation de croissance du bouleau jaune est immédiate alors que celle du hêtre à grandes feuilles et de l'érable à sucre est décalée de 1 an (Bellefleur et Villeneuve, 1984; Bicknell, 1982). La prédétermination de la croissance durant l'année de formation des bourgeons explique ce phénomène : l'érable à sucre et le hêtre sont des espèces à croissance prédéterminée, tandis que le bouleau jaune a une croissance indéterminée (Bellefleur et Villeneuve, 1984; Bicknell, 1982). Les essences les plus tolérantes à l'ombre auraient une croissance pré-déterminée et terminent leur croissance plus tôt dans la saison (Bicknell, 1982).

3.4 Intérêt de la coupe progressive

La coupe progressive constitue ainsi une méthode intéressante pour régénérer de façon équienne le bouleau jaune, même à partir d'un peuplement dégradé, dominé par le hêtre à grandes feuilles (Lessard et al, 1998; Kelty et Nyland, 1981; Ostrofsky et McCormack, 1986). Il s'agit d'un traitement très souple qui peut s'adapter à toutes les essences (Ruel et Pineau, 1994). Dans le cas présent, une attention particulière devra être apportée à la coupe d'ensemencement et aux traitements qui s'y rattachent.

Ostrofsky et McCormack (1986) proposent un système en 4 étapes pour améliorer et régénérer les érablières à hêtre dégradées par la maladie corticale :

1. Élimination chimique de la régénération de hêtre préétablie;
2. Application d'un herbicide systémique sur les tiges affaiblies par la maladie;
3. Coupe d'ensemencement qui élimine toutes les tiges affaiblies par la maladie;
4. Coupe finale.

Ce système peut être envisagé au Québec, mais la *Stratégie de protection des forêts* limite l'utilisation des pesticides aux pépinières forestières. On doit nécessairement procéder par méthodes mécaniques, plutôt que chimiques. Les modalités concernant la phase d'ensemencement, doivent voir à éliminer le plus grand nombre de tiges de hêtre possible, afin de minimiser le drageonnement après intervention. La récolte doit prioriser les tiges affaiblies par la maladie corticale, afin de minimiser le retour de clones vulnérables et susceptibles d'initier un nouveau cycle de la maladie (Ostrofsky et McCormack, 1986). La priorisation de la récolte des plus gros diamètres de hêtre limiterait le drageonnement. Finalement, la coupe de groupes de hêtre serait susceptible de créer des petites trouées plus favorables au bouleau jaune, tout en exploitant la faible capacité du hêtre à disséminer sa régénération. Comme l'écart de croissance entre le bouleau jaune et le hêtre augmenterait avec la disponibilité de la lumière, une ouverture conduisant à une mise en disponibilité de 30 à 45 % de la pleine lumière est jugée satisfaisante (Lessard et al, 1998).

3.5 Élimination des gaules

Le couvert de gaules très opaque rend l'élimination de ces tiges essentielle à la réussite de ce procédé de régénération afin de favoriser l'arrivée de la lumière au sol. Afin de maximiser la qualité de la préparation de terrain, le débroussaillement doit être réalisé préalablement aux interventions de récolte. Après son installation, la compétitivité du bouleau jaune, plus élevée sous couvert et en pleine lumière, suggère une dominance rapide en hauteur. Le moment où la récolte finale devra se réaliser doit tenir compte de l'affaiblissement rapide du bouleau jaune sous couvert et le début de formation de formes prostrées (Pierre Ricard, communication personnelle). Aussi, cette intervention devra se réaliser l'hiver pour minimiser l'impact de la machinerie sur la régénération et les blessures racinaires des tiges de hêtre.

Pour l'élimination de la régénération, on retrouve surtout dans la littérature l'utilisation des méthodes chimiques. Nyland et Kelty (1981), ainsi que Ostrofsky et McCormack (1986), ont trouvé qu'il était possible de diminuer le drageonnement du hêtre par un pré-traitement aux herbicides sytémiques. Horsley et Bjorkbom (1983) ont prouvé que le glyphosate est un herbicide efficace pour contrôler le hêtre et l'érable de Pensylvanie.

Peu de traitements mécaniques de débroussaillage sont documentés dans la littérature. Un essai semblait assez fructueux avec le Bullhug (FERIC). Une démonstration de déchiquetage, réalisée par la compagnie CAM-TRAC Chicoutimi, le 3 juin 2002 à la Station écotouristique de Duchesnay a permis de conclure que l'appareil utilisé ne correspondait pas aux conditions terrain rencontrées en forêt.

Le traitement à la débroussailleuse, encore une fois peu documenté, est en pratique déjà reconnue efficace comme en témoigne les essais réalisés à Duchesnay par les étudiants du Cégep de Sainte-Foy.

3.6 Préparation de terrain (scarifiage)

Dans la mesure où il est techniquement possible de le faire sous couvert, la préparation du sol devrait être sévère et profonde pour diminuer la vigueur des drageons. Une préparation de surface aura pour effet d'exposer les racines et les blesser superficiellement, alors que l'on recherche à sectionner les racines, dans la mesure du possible. Toutefois, comme l'objectif premier est de régénérer le bouleau jaune en abondance et comme il est reconnu que le bouleau jaune se régénère de façon optimale sur un humus perturbé ou un mélange d'humus et de minéral (Burns et Honkala, 1990), la préparation de terrain retenue était légère et ne visait qu'à perturber l'humus afin de briser la couche de feuilles limitant la survie des semis de bouleau jaune. Les blessures induites aux arbres résiduels ne devraient pas affecter la qualité des tiges si celles-ci sont récoltées dans un délai raisonnable.

Plusieurs méthodes de scarifiage sous couvert existent au Québec. Une première possibilité est réalisée par la circulation d'une débusqueuse équipée de chaînes aux quatre roues. La circulation en lacets de ce type d'appareil permet une perturbation systématique et efficace de la litière et des premiers centimètres du sol, tout en maintenant un coût peu élevé (Lessard et al., 1999).

La seconde possibilité est l'utilisation de poquets tel que prescrit dans le manuel d'aménagement forestier et apparaissant dans les travaux subventionnés du MRNQ. (MRN, 2001). Des essais avec des petits « Bulls » ainsi qu'avec des pelles avec dents ont donné de bons résultats.

4 Méthodologie

4.1 Historique du peuplement

En 1980, une coupe par bandes progressives a été planifiée dans une vieille érablière à bouleau jaune de structure inéquienne à la station forestière de Duchesnay, en raison de la faible vigueur des tiges sur pied. Une première bande a été récoltée par coupe totale sur une largeur de près de 60 mètres et des bandes résiduelles pour un total de 110 mètres ont été conservées.

Ce traitement sylvicole a permis de régénérer abondamment le bouleau jaune selon une structure équienne, dans certaines portions de ces bandes, principalement au bas et à mi-pente. Il faut ici mentionner le travail constant des étudiants du Cégep Ste-Foy, initié par M. Pierre Ricard. Ces étudiants ont éduqué de façon optimale ce jeune peuplement par des traitements répétés qui consistaient en une taille de formation, un élagage et un dégagement à chaque passe, au fur et à mesure que le peuplement croissait. Ils n'ont malheureusement pas été répertoriés et documentés, à l'exception d'un texte écrit à la main.

Après vingt ans, le moment est venu d'envisager la régénération des bandes résiduelles. Cependant, le peuplement qui les compose est dégradé et la régénération préétablie, composée majoritairement de hêtre, constitue un obstacle majeur au maintien de la composition actuelle et une intervention de jardinage ou de coupe totale ne semblent pas appropriées. Par ailleurs, la coupe progressive est bien documentée pour régénérer ce type de peuplement (Lessard et al, 1998; Kelty et Nyland, 1981; Ostrofsky et McCormack, 1986). Par contre, les modalités de traitement pour la coupe d'ensemencement selon les particularités de ce type peuplement sont encore à définir.

4.2 Inventaire de reconnaissance

Un inventaire systématique a été effectué dans les deux premières bandes visées par l'étude. Dix-sept parcelles (7 dans la première et 10 dans la seconde) ont été réalisées à équidistance. L'inventaire traditionnel de bois sur pied, dont la vigueur et la qualité, a été réalisé, combiné à un inventaire des gaules. Dans ce dernier cas, un transect a été réalisé sur la largeur de la bande pour évaluer l'effet de bordure sur la composition. Les descriptions et l'analyse du peuplement sont présentés ci-après.

4.3 Portrait du peuplement traité

Le peuplement qui compose les bandes résiduelles est une vieille érablière à bouleau jaune et hêtre (*Betulo alleghaniensis – Aceretum sacchari fagetosum*, Brown) , située sur une pente moyenne exposée à l'ouest. L'essence dominante en surface terrière est le hêtre à grandes feuilles (*Fagus grandifolia* Ehrh.), suivi de l'érable à sucre (*Acer saccharum* Marsh.) et du bouleau jaune (*Betula alleghaniensis* Britt.) en proportions semblables (tableau 1). La surface terrière totale est de 24,9 m²/ha, typique de ce peuplement. Le diamètre moyen quadratique est 29,6 cm; celui du hêtre, essence dominante, est de 38,2 cm.

Tableau 1 - Caractéristiques du peuplement traité

	BOJ	ERS	HEG	Total
Surface terrière (m²/ha)	6,5	7,6	10,5	24,9
Proportion relative (%)	26,2	30,5	42,3	100
DHP quadratique (cm)	32,3	28,4	38,2	29,6

La distribution diamétrales des tiges est présentée à la figure 1. La courbe est inéquienne et nous présentons deux courbes de référence (1,09 et 1, 12), pour un diamètre maximum de 60 cm et une surface terrière de 25 (mémoire no 96 de Majcen et al., 1990).

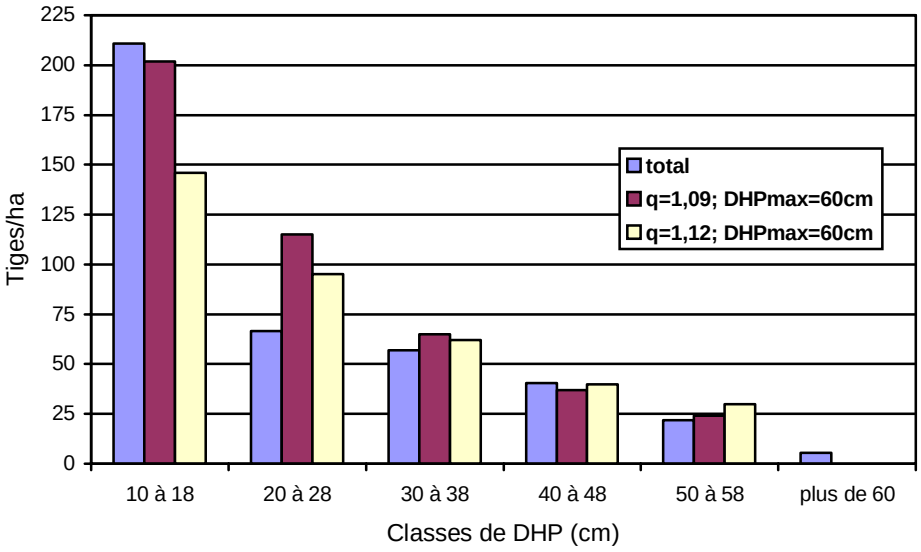

Figure 1 - Distribution diamétrale des tiges (S.T.=25, DHP max : 60 cm)

La figure 2 présente la distribution diamétrale des essences. L'érable à sucre domine dans les faibles classes et le hêtre dans les fortes classes.

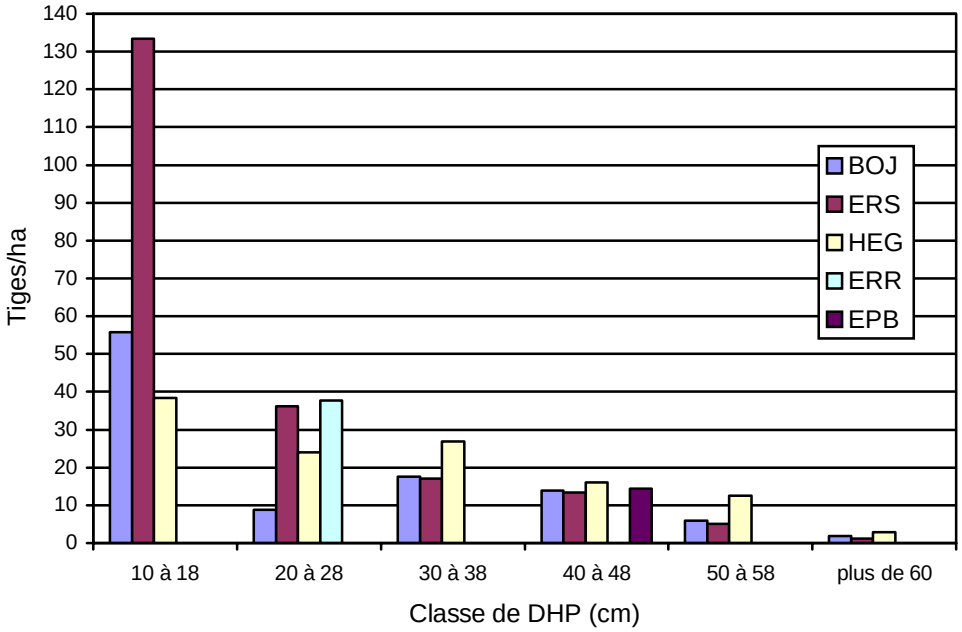

Figure 2 - Distribution diamétrale des espèces

Pour l'ensemble des classes de diamètre, 61 % des tiges sont de vigueur I ou II, mais cette proportion diminue au fur et à mesure que l'on augmente de classe de diamètre (tableau 2). Ces données décrivent un peuplement contenant plusieurs tiges vigoureuses de faible dimension ainsi que plusieurs tiges de fortes dimensions, mais de faible vigueur (figure 3).

Tableau 2 - Distribution de la vigueur par classe de diamètre (%)

Classe de DHP	Vigueur			
	I	II	III	IV
10 à 18	37,2	38,4	0,0	24,4
20 à 28	27,5	23,3	17,9	31,3
30 à 38	31,8	21,7	24,1	22,4
40 à 48	32,5	8,4	28,6	28,4
50 à 58	21,1	2,4	24,7	51,8
60 et plus	0,0	14,6	45,4	40,0
Total	33,0	28,3	11,2	27,3

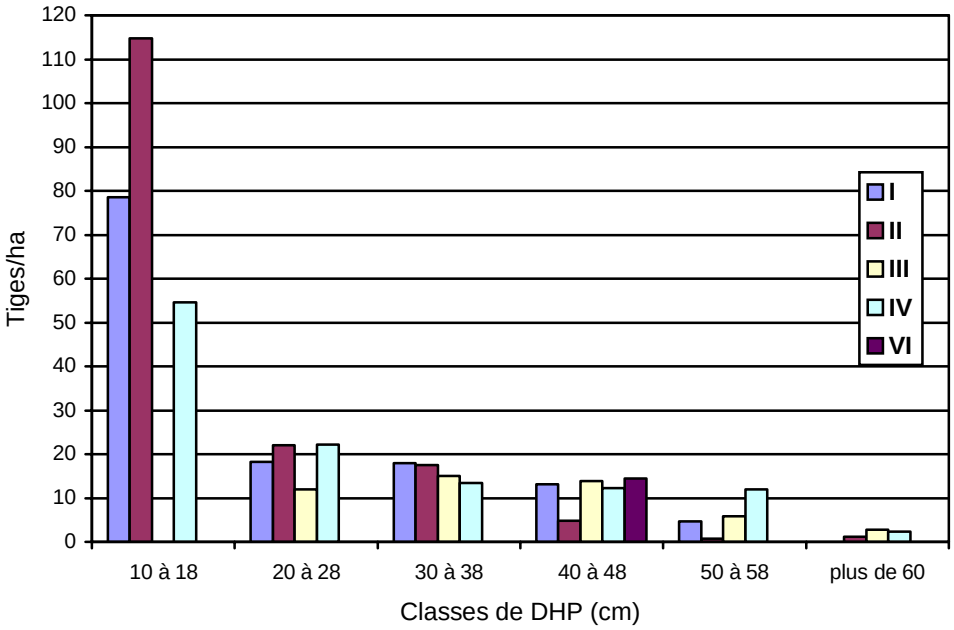

Figure 3 - Distribution diamétrale des vigueurs

La distribution de la vigueur par essence (tableau 3) suggère qu'il s'agit d'un dépérissement du hêtre à grandes feuilles et de l'érable à sucre. Pour les tiges supérieures à 30 cm, la vigueur et la qualité du bouleau jaune sont excellentes, mais une très forte proportion des érables et du hêtre sont de faible vigueur. Ces données confirment les observations de Moore et al. (2000) qui observent toujours du dépérissement à la Station forestière de Duchesnay. Par ailleurs, une très forte proportion des tiges de hêtre semble être atteinte par la maladie corticale. Les observations sur le terrain ont permis aussi de constater de nombreuses tiges de hêtre brisées à mi-hauteur, probablement en raison de carie de tronc avancée.

Tableau 3 - Distribution de la vigueur par essence (tiges de plus de 30 cm (%))

Essence	Vigueur			
	I	II	III	IV
Bouleau jaune	79,2	0,0	18,1	2,7
Érable à sucre	21,7	0,0	65,2	13,1
Hêtre à grandes feuilles	1,7	31,2	8,2	58,9
Total	28,8	13,7	26,6	30,2

La régénération préétablie sous couvert est essentiellement composée de hêtre à grandes feuilles (tableau 4). Dans le nord de son aire de distribution, le hêtre à grandes feuilles possède une capacité élevée à s'établir par drageonnement sous un couvert fermé (Ward, 1961; Held 1983; Beaudet et al., 1999). Dans ce peuplement, le nombre moyen de gaules de hêtre est supérieur à 2 400 tiges/ha. *Une quantité élevée de tiges de hêtre établies sous couvert est considérée comme un obstacle majeur à un procédé de régénération des feuillus tolérants et semi-tolérants* (Kelty et Nyland, 1981; Ostrofsky et McCormack, 1986; Jones et al., 1989; Lessard et al, 1999).

Le tableau 4 expose aussi la variabilité de la distribution des gaules le long d'un gradient perpendiculaire à la bande. L'érable à sucre et le bouleau jaune profitent d'un effet de bordure puisqu'ils sont plus fréquents vers l'extérieur de la bande. Cet effet est d'autant amplifié par un dépérissement accéléré des arbres matures en bordure de la bande.

Tableau 4 - Gaules présentes en sous-couvert (tiges/ha)

Position	BOJ	ERE	ERP	ERS	HEG	Total
centre	123	77	443	203	2423	3377
intermédiaire	210	77	333	167	2510	3350
extérieur	530	83	470	360	2303	3973
moyenne	288	79	416	243	2412	3567

4.4 Traitements expérimentés lors de ce projet

Deux types de martelage ont été réalisés pour planifier la récolte des tiges. Les autres traitements à expérimenter pour régénérer adéquatement le bouleau jaune dans ce peuplement d'érablière à bouleau jaune et hêtre comprennent le dégagement manuel (scie à chaîne et débroussailleuse) ainsi que le scarifiage.

4.4.1 Le martelage

Deux types de martelage ont été utilisés dans le cadre du projet, un martelage négatif, identifiant les tiges à récolter dans les secteurs traités sur la base de la surface terrière ainsi qu'un martelage positif identifiant les tiges à conserver pour l'obtention d'un couvert résiduel de 60 % (prélèvement de 40 % du couvert).

Le martelage négatif conventionnel visait principalement la récolte des grosses tiges de hêtre afin de limiter la production de drageons. Les tiges d'érable et de bouleau jaune venaient alors compléter le prélèvement.

Le martelage positif était basé sur l'espacement à conserver entre les tiges semencières d'essences désirées. Un relevé des dimensions des cimes a été réalisé pour les trois principales essences présentes, de manière à déterminer un espacement moyen à conserver entre les tiges pour l'obtention d'un couvert de 60 %.

Les données récoltées dans les parcelles ont été compilées à l'aide du logiciel Tige afin d'évaluer les volumes de bois générés par les différents types de martelage.

4.4.2 Détermination de l'espacement

Pour l'ensemble des secteurs utilisés comme dispositif, la largeur des cimes a été mesurée selon leur projection au sol parmi **les arbres dominants de qualité**. La mesure retenue pour chaque cime correspond à la moyenne des mesures du diamètre le plus petit de la cime et du diamètre le plus grand. Cette méthode nous donne les indications nécessaires permettant de savoir combien de semenciers à l'hectare devaient être laissés pour atteindre une couverture résiduelle de 60 % après coupe.

Le nombre de tiges à l'hectare du tableau est calculé à partir de la formule suivante :

$$N = \frac{60\ \% \times 10\,000\ m^2\ (1\ ha)}{\text{superficie d'une cime moyenne des arbres résiduels}}$$

Au total, le nombre d'échantillons de projections de cime mesurées est présenté au tableau 5. Les tiges mesurées ont été bien réparties au niveau des deux bandes ainsi qu'en fonction de la pente, de manière à obtenir une moyenne représentative de l'ensemble des tiges des deux bandes.

Tableau 5 - Nombre de cimes mesurées par classe de diamètre

Classe de diamètre	BOJ	ERS	HEG
20-28	5 arbres	5 arbres	5 arbres
30-38	5 arbres	5 arbres	5 arbres
40-48	5 arbres	5 arbres	5 arbres
50 et plus	5 arbres	5 arbres	5 arbres

Un facteur de correction a été retenu pour se donner une certaine marge de manœuvre pour gérer les risques suivants :

- interstices entre les cimes;
- irrégularité de la distribution naturelle obligeant à conserver à l'occasion des tiges à une distance inférieure si elles se retrouvent à côté d'une ouverture du couvert.

4.4.3 La récolte

La coupe d'ensemencement est effectuée selon deux techniques différentes. La première correspond à un prélèvement de 40 % de la surface terrière du peuplement (norme actuellement en vigueur) tandis que la seconde vise un contrôle de l'ouverture du couvert (40 % d'ouverture du couvert) en régularisant l'espacement entre les tiges résiduelles qui serviront à l'ensemencement. Le martelage a été effectué de façon à conserver les semenciers désirés, en défavorisant le hêtre ainsi que les tiges moins biens conformées.

La récolte a été réalisée de façon manuelle, des techniques d'abattage directionnel et de débardage par sentiers espacés, minimisant les blessures aux tiges résiduelles, ont été utilisées, afin d'éviter l'effet de fauchage. Les sentiers ont été clairement identifiés sur le terrain et des arbres martelés ont été conservés sur pied à la bordure des sentiers de manière à prévenir les blessures lors du débardage. Deux équipes de travailleurs ont réalisé les travaux de récolte. La dimension des débusqueuses variait légèrement d'une équipe à l'autre (Timberjack 240 et 450). Les consignes visaient une circulation de la machinerie limitée aux principaux sentiers de débardage. Les deux sentiers de débardage de chaque bande avaient été positionnés à près de 25 m de la bordure de la bande, de manière à couvrir l'ensemble du secteur avec le câble. Il a toutefois été permis de reculer d'une longueur de machine à l'intérieur des secteurs boisés, de manière à faciliter la récolte du bois. Lors de l'ébranchage, la consigne était de récupérer un maximum de bois jusqu'à 10 cm de diamètre. Le bois était débardé en longueur jusqu'à de petites jetées où il était tronçonné de façon à récupérer un maximum de bois de sciage.

4.4.4 L'élimination des gaules

Pour l'élimination des gaules, la saison automnale n'est cependant pas propice pour le badigeonnage, ce qui nous force à abandonner cette alternative. Son efficacité sur le drageonnement futur des arbres parents aurait pu être évaluée. Les travaux ont été réalisés par deux ouvriers sylvicoles à l'aide de débroussailleuses et complétés à la scie à chaîne pour les gaules de fort diamètre. Une étude de productivité sommaire a permis de déterminer la surface traitée de façon quotidienne dans les conditions rencontrées.

L'élimination des gaules a été réalisée suite à la récolte de bois. S'il en avait été autrement, les déplacements du bûcheron sur le parterre de coupe auraient été encore plus dangereux.

4.4.5 Le scarifiage

La préparation de terrain a été effectuée à l'aide d'une pelle mécanique sur un maximum de superficie, de manière à générer un maximum de microsites propices à la germination du bouleau jaune tout en réalisant la mise en andain des gaules coupées. Lors des travaux, la consigne donnée à l'opérateur de la pelle mécanique était de perturber la litière de feuilles de manière à la mélanger légèrement avec le sol minéral. L'opération visait un scarifiage léger favorisant l'installation du bouleau jaune et non un scarifiage moyen qui aurait probablement favorisé le drageonnement du hêtre ou encore un scarifiage profond qui aurait brisé les racines du hêtre, limitant ainsi son drageonnement, mais qui aurait probablement exposé trop de sol minéral, diminuant la qualité du lit de germination. Le scarifiage a été évalué à l'aide de parcelles de 1,13 m de rayon tel que prescrit par les méthodes d'échantillonnage pour le suivi des interventions forestières exercice 2001-2002.

4.5 Description du dispositif

Le dispositif couvre une superficie de 12,7 hectares. Deux bandes de 110 mètres de largeur servent au dispositif. Chacune des bandes est considérée comme une répétition et est composée de six parcelles de 75 mètres de longueur sur la largeur de la bande (110 m). Différentes intensités de coupe avec ou sans débroussaillement et préparation de terrain ont été appliquées. Le tableau 6 présente les différentes combinaisons de traitements retenues qui sont illustrés à la figure 4. Le tableau 7 présente le calendrier des activités alors que la répartition des traitements et les superficies sont présentées au tableau 8.

Tableau 6 - Dispositif expérimental

Traitement	CPE à 40 % de ST	CPE prélevant 40 % couvert	Débrouss. Manuel	Scarifiage
1	X		X	X
2	X		X	
3	X			
4		X	X	X
5		X	X	
6		X		

Tableau 7 - Calendrier des activités

Traitement	Période
Martelage	Août 2002
Récolte	15 octobre au 8 novembre 2002
Débroussaillage manuel	4 au 14 novembre 2002
Scarifiage	11 au 13 novembre 2002

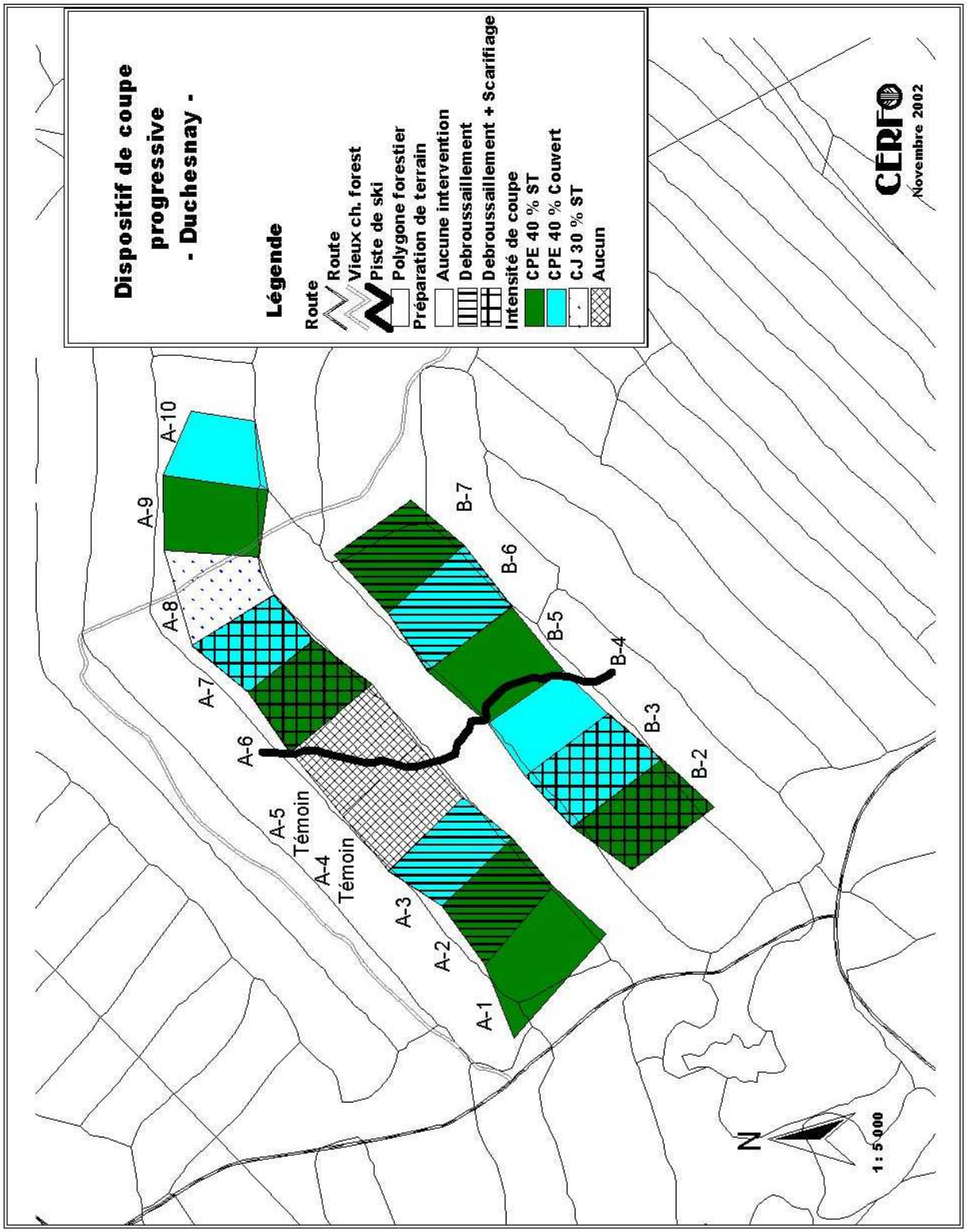

Figure 4 - Localisation du dispositif de coupes progressives.

Tableau 8 - Répartition des traitements par parcelle

Parcelle	Superficie (Ha)	Traitement	Intensité de coupe
A-1	0,96	Aucun	40 % de la surface terrière
A-2	0,76	Débroussaillement	40 % de la surface terrière
A-3	0,72	Débroussaillement	40 % du couvert
A-4	0,83	Aucun	Aucun
A-5	0,92	Aucun	Aucun
A-6	0,77	Débroussaillement et scarifiage	40 % de la surface terrière
A-7	0,65	Débroussaillement et scarifiage	40 % du couvert
A-8	0,71	Aucun	Coupe de jardinage à 30 % ST
A-9	0,81	Aucun	40 % de la surface terrière
A-10	0,63	Aucun	40 % du couvert
B-2	0,85	Débroussaillement et scarifiage	40 % de la surface terrière
B-3	0,84	Débroussaillement et scarifiage	40 % du couvert
B-4	0,69	Aucun	40 % du couvert
B-5	0,89	Aucun	40 % de la surface terrière
B-6	0,86	Débroussaillement	40 % du couvert
B-7	0,81	Débroussaillement	40 % de la surface terrière

Les parcelles A-1 et A-8 ne font pas partie du dispositif de suivi statistique mais ont tout de même été traitées et serviront pour fin d'observation. La parcelle A-1 avait été traitée pour l'élimination du gaulis de hêtre par M. Pierre Ricard et les étudiants du Cégep et la régénération en bouleau jaune qui y était installée avait besoin d'une ouverture du couvert pour poursuivre sa croissance. La parcelle A-8, qui est traversée par un ancien chemin forestier, ce qui la rend différente des autres blocs, a été traitée par une coupe de jardinage à 30 % et présentera aux visiteurs une image de ce qu'aurait pu être le secteur s'il avait été traité en jardinage. Les parcelles A-4 et A-5 ont été conservées comme témoins et servent aussi à protéger l'encadrement visuel de la piste de ski de fond. Ces parcelles permettront au visiteur de constater l'importance du gaulis de hêtre qui n'a pas été perturbé par les travaux de coupe. Ces parcelles témoins ne pourront toutefois pas servir aux fins d'analyses statistiques car elles ne sont pas présentes dans la seconde bande.

4.5.1 Inventaire après traitement

Des parcelles échantillons à rayon fixe ont été implantées avant traitement et permettront d'évaluer, parallèlement aux parcelles au prisme, les travaux de récolte. Des parcelles seront aussi réalisées dans les secteurs scarifiés afin de déterminer la qualité du scarifiage.

4.5.2 Évaluation comparative des coûts des différents scénarios

Les coûts d'exécution de travaux de récolte, de débroussaillage et de scarifiage ont été évalués en terme de dollars par hectare traité. Cette évaluation permettra de comparer le coût global des différentes combinaisons de traitement. Il sera alors possible de comparer le succès de régénération au coût à l'hectare du traitement.

Afin de mieux comprendre l'analyse des coûts, les paramètres suivants doivent être considérés. Les travaux de récolte ont été réalisés à contrat et payés en fonction de la quantité de bois de sciage livrée dans la cours de la Station Écotouristique de Duchesnay. Cette façon de procéder vise à ce qu'un maximum de bois de sciage soit récupéré, puisque le contractant est payé au m³ de bois de sciage. Le coût de la récolte est donc évalué à l'hectare sur la base du nombre de m³ moyen de sciage récolté par hectare. Toutefois, comme les bois de qualité pâte et chauffage étaient conservés par le contractant, le coût à l'hectare ne représente pas le coût réel encouru. Pour ce qui est des coûts liés aux travaux de débroussaillage, les frais sont liés au salaire horaire des ouvriers sylvicoles alors que dans le cadre de la préparation de terrain, un taux à l'hectare avait été établi lors du contrat.

5. Résultats obtenus et discussions

Comme les résultats liés au martelage et à la récolte de bois sont intimement liés, ils seront présentés conjointement.

5.1 Le martelage et la récolte

Un inventaire a été réalisé afin de déterminer l'espacement entre les tiges semencières à conserver. Le tableau 9 présente les moyennes obtenues pour chacune des essences, dont la superficie moyenne qui servira pour le calcul du génome.

Tableau 9 - Résultats de l'inventaire des cimes

Essence	Donnée	Moyenne des dominants	Moyenne d'inventaire au prisme
boj	dhp (cm)	41,5	45,1
	Diamètre moyen (m)	9,8	
	Superficie moyenne (m²)	119,0	
	Ti/ha	153,7	
ers	dhp (cm)	40,1	34,3
	Diamètre moyen (m)	9,0	
	Superficie moyenne (m²)	81,6	
	Ti/ha	167,6	
heg	dhp (cm)	39,6	42,2
	Diamètre moyen (m)	9,7	
	Superficie moyenne (m²)	99,7	
	Ti/ha	143,8	
Total	dhp (cm)	40,4	40,2
	Diamètre moyen (m)	9,5	
	Superficie moyenne (m²)	100,1	
	Ti/ha	155,0	

Le DHP moyen des 20 tiges inventoriées par essence dans les dominants est inférieur au DHP moyen issu des inventaires réalisés au prisme pour le bouleau jaune et le hêtre, mais supérieur dans le cas de l'érable à sucre. Ceci s'explique par une forte représentation du hêtre et du bouleau jaune dans les forts diamètres et par le fait qu'il s'agit d'un diamètre moyen et non d'un diamètre moyen quadratique. Lorsque comparé

au diamètre moyen quadratique, les moyennes obtenues lors de la détermination des cimes sont supérieures. Les arbres choisis possédaient donc en moyenne un DHP supérieur à celui de la tige de surface terrière moyenne.

Sur une base de 60 % de recouvrement des cimes des dominants (6 000 m^2), nous obtiendrions alors 60 tiges à l'hectare soit un espacement de 12,9 m entre les tiges à conserver.

6 000 m^2 / 100 m^2/ti	= 60 ti
10 000 m^2 / 60 ti	= 166,6 m^2/ti
$(166{,}6\ m^2/ti)^{½}$	= 12,9 m, ce qui donne 12,9 m entre les tiges

En théorie, il devrait y avoir en moyenne 3,4 m entre deux cimes.

Si on conserve une marge de manœuvre de 10 % en ce qui concerne la dimension des cimes (moyenne passant de 100 m^2 à 90 m^2), on obtiendrait 67 ti/ha donc un espacement de 12,2 m entre les tiges.

15% donne 71 ti/ha et un espacement de 11,8 m entre les tiges.
20% donne 75 ti/ha et un espacement de 11,5 m entre les tiges.

La consigne a alors été donnée aux marteleurs de conserver un espacement entre les tiges semencières variant entre 10 et 12 m. Toutefois, les trouées naturelles, la variation en diamètre des tiges ainsi que l'absence de répartition homogène de tiges semencières de qualité ont influencé le martelage. Comme les travaux de récolte se sont réalisés durant la chute des feuilles, il n'a pas été possible d'évaluer le pourcentage de couvert résiduel après coupe. Cette information devrait être récoltée en mai 2003. Suite à cette évaluation, il sera possible d'évaluer si le facteur de correction retenu était suffisant pour tenir compte de la porosité des cimes.

Les moyennes issues de la compilation des parcelles au prisme et à rayon fixe sont présentées au tableau 10 et indiquent les surfaces terrières initiales, martelées ainsi que le prélèvement pour chacun des traitements. Il est à noter que seuls les résultats des parcelles faisant partie du dispositif de suivi à long terme sont présentés.

Tableau 10 - Martelage et récolte en fonction du traitement

Type de martelage	40 % de surface terrière		40% du couvert	
Nb pe	6	12	6	12
Surface terrière	Prisme	Rayon fixe	Prisme	Rayon fixe
Initiale	25,7	24,0	23,0	24,3
Martelée	10,7	8,8	14,0	14,1
Résiduelle prévue	15,0	15,2	9,0	10,2
Prélèvement prévu	41,6 %	36,6 %	60,9 %	58,0 %
Récoltée	12,3	9,7	12,3	14,2
Résiduelle	13,3	14,3	10,7	10,1
Prélèvement réalisé	48,1 %	40,5 %	53,6 %	58,4 %
Semenciers de BOJ < 24 cm (ti/ha)				
Après martelage	42,3	25	19,4	27,1
Après coupe	41,1	25	28,3	22,9

Le prélèvement réalisé a été, de façon générale, plus élevé que le prélèvement prévu dans le cas du prélèvement sur la base de la surface terrière. Ceci peut s'expliquer par le fait que les tiges récoltées par erreur ont été remplacées par d'autres non martelées dans le cas de la coupe sur la base du couvert forestier. De plus, cette différence pourrait s'expliquer par le fait que les sentiers de débardage ont été retracés suite au martelage, ce qui a entraîné la récolte de plus de tiges. En effet, les tiges semencières étant espacées de 10 à 12 m dans le cadre du prélèvement sur la base du couvert résiduel, il était alors plus facile de retracer un sentier sans prélèvement supplémentaire. De plus, pour ce traitement, si une tige risquait d'être prélevée, un autre semencier était sélectionné en remplacement, action qui n'a pas toujours été réalisée dans le cas du martelage sur la base de la surface terrière. De plus, la localisation des parcelles à rayon fixe par rapport aux sentiers de débardage entraînait un biais systématique des parcelles, celles-ci étant en majorité traversées par un sentier. Lors des travaux de délimitation des sentiers de débardage, certaines tiges martelées ont été démartelées pour compenser pour la récolte de tiges non martelées dans le sentier de débardage.

Les volumes récoltés correspondent aux volumes calculés à l'aide du logiciel Tige (version 3.04.02, 4 juin 2002), pour les parcelles au prisme (tableau 11).

Tableau 11 - Volumes calculés et récoltés lors des travaux

Traitement	Volume par produit (m³)			
	Déroulage	Sciage	Pâte	TOTAL
40 % de la surface terrière	5,7	162,0	266,6	434,3
40 % du couvert	1,1	155,3	259,6	416,0
Jardinage 30 %	0,0	17,4	37,0	54,4
Total martelé	6,8	334,7	563,3	904,7
%	0,8 %	37,0 %	62,3 %	100,0 %
Total récolté	2,5	316,4	575,3	894,2
%	0,3 %	35,4 %	64,3 %	100,0 %

5.2 L'élimination des gaules

Les travaux de débroussaillement ont été réalisés par deux ouvriers sylvicoles. La majorité des tiges ont pu être traitées à la débroussailleuse, alors que certaines tiges de plus gros diamètre ont été coupées à la scie mécanique. Les résidus de coupe, principalement les houppiers ont fait entrave aux travaux de débroussaillement. Pour des raisons de sécurité, les gaules courbées sous les houppiers n'ont pas été abattues. Une autre alternative qui aurait pu être intéressante aurait été de confier la coupe des gaules à l'équipe d'abattage.

La productivité de chacun des ouvriers était respectivement de 0,58 et de 0,66 ha par journée de 8 heures travaillées. Cette différence peut s'expliquer par le niveau d'expérience entre les ouvriers sylvicoles, l'un possédant plusieurs années d'expérience de plus que l'autre. Par contre, les conditions de neige rencontrées ont sûrement ralenti les travaux. En effet, le contremaître s'attendait à une productivité de 0,75 à 0,8 ha par jour.

5.3 Le scarifiage

Pour le scarifiage, le taux de couverture moyen du traitement (somme des parcelles conformes et non traitables sur l'ensemble des parcelles) est de 92 % dans la bande A et de 90 % dans la bande B. La perturbation de l'humus est donc bonne pour l'ensemble des parcelles traitables et considérée uniforme sur l'ensemble des deux bandes.

5.4 Les coûts

Suite à l'évaluation des coûts de la cédule de travaux (tableau 12), basée sur l'expérience réalisée ainsi que sur les taux horaires payés, le dégagement manuel revient à 272 $/ha. En combinaison avec la préparation de terrain (495 $/ha), cette opération de débroussaillement-déblaiement-scarifiage a demandé l'investissement de 767 $/ha pour défrayer les coûts associés à la main-d'œuvre et à la machinerie. Les travaux de préparation de terrain qui ont été réalisés n'étaient toutefois pas comparables à ce que l'exécutant avait prévu lors de la visite de soumission. Les coûts des travaux de préparation de terrain ont donc été moins élevés que ce qui aurait normalement été payé pour un scarifiage en plein avec déblaiement des gaules abattues. En effet, dans le cadre du projet, le gain horaire de la pelle mécanique a été de 63 $/heure alors qu'il est généralement de 90 $/heure (scarifiage réel).

Tableau 12 - Comparaison des coûts des divers scénarios retenus

Traitement	Scénario					
	1	2	3	4	5	6
CPE à 40 % de ST	1 079 $/ha	1 079 $/ha	1 079 $/ha			
CPE à 40 % de couvert				1 069 $/ha	1 069 $/ha	1 069 $/ha
Débrouss. Manuel	272 $/ha	272 $/ha		272 $/ha	272 $/ha	
Scarifiage	495 $/ha			495 $/ha		
Scarifiage réel	707 $/ha					
Total pour le projet	1 846 $/ha	1 351 $/ha	1 079 $/ha	1 836 $/ha	1 341 $/ha	1 069 $/ha
Total Scarifiage réel	2 058 $/ha			2 048 $/ha		

À ces coûts, il faut rajouter les frais liés à la planification, à la préparation des secteurs à traiter, au martelage, à la supervision ainsi qu'au suivi des travaux.

Il faudra maintenant suivre les différentes parcelles afin de déterminer si l'investissement permet l'atteinte des objectifs prévus.

6. Suivis prévus et recommandations

6.1 Suivi

Le suivi permettra d'établir d'abord si les différentes interventions ont permis d'installer une régénération abondante et de haute qualité, en bouleau jaune et en érable à sucre tout en contrôlant la compétition par les feuillus intolérants et par le hêtre. Par la suite, il sera possible d'évaluer si l'élimination des gaules favorise l'installation de la régénération de bouleau jaune et d'érable à sucre. Il sera également évalué si le scarifiage est nécessaire, même si un traitement d'élimination des gaules a été réalisé.

L'évaluation du couvert résiduel se fera durant l'été 2003, de manière à quantifier l'ouverture du couvert provoquée par les différentes modalités de récolte. Par la suite, une demande de volet 1 sera déposée en 2004-2005 afin d'évaluer la régénération qui s'installera dans les parcelles traitées.

La méthode de martelage en fonction de l'espacement entre les tiges semencières sera validée suite au suivi de l'été 2003. Cette méthode pourrait par la suite être évaluée de manière opérationnelle dans le cadre de coupes progressives expérimentales réalisées par les industriels de la région.

6.2 Recommandations

Étant donné que l'ouverture créée dans une coupe progressive, donc la lumière disponible, est plus importante qu'un pourcentage de prélèvement, nous recommandons :

1. Pour le procédé de régénération par coupes progressives, de fonctionner avec un espacement à conserver entre les tiges semencières d'essences désirées.
2. La méthode expérimentée pour le calcul de l'espacement moyen à conserver entre les tiges pour l'obtention d'un couvert de 60 % est proposée. Elle sera cependant validée particulièrement au niveau du facteur de correction pour gérer les risques inhérents à ce type d'opérations.

L'expérience de la mise en œuvre de ce procédé de récolte nous amène également à faire les recommandations suivantes sur les modalités d'opérations.

3. Dans ce type d'intervention à sentiers de débardage espacés, les sentiers doivent être délimités à l'avance en fonction des caractéristiques de la machinerie à être employée. Ceci permettrait de planifier le martelage de manière à optimiser l'espacement entre le semencier, connaissant à l'avance quelle portion de terrain servira au débardage.

4. Lors du martelage et de la récolte, il est essentiel de conserver des tiges devant être abattues le long des sentiers de débardage, afin de protéger les tiges semencières de blessures risquant de dégrader leur bois. Les tiges semencières conservées étant de très grande qualité.
5. Le passage répété de la machinerie risquant fortement de perturber les sols, la période de l'année de même que les conditions d'humidité du sol doivent être surveillées de près afin de limiter au minimum l'orniérage.

Comme le présent dispositif a été réalisé à la limite nord de l'érablière à bouleau jaune, il serait intéressant d'évaluer le comportement du hêtre dans des conditions plus méridionales. En ce sens, des essais dans l'érablière à tilleul ou au sud de l'érablière à bouleau jaune pourraient être intéressants.

Une attention toute particulière devrait être accordée au drageonnement du hêtre, de manière à identifier si le drageonnement a été stimulé par la préparation de terrain en surface. Il faudrait alors peut-être expérimenter un scarifiage plus en profondeur à proximité des hêtre laissés sur pied (rayon de 8-10 m), de manière à sectionner les racines de surface et à diminuer le drageonnement. À l'extérieur de ces rayons de drageonnement, le scarifiage pourrait être léger, ne perturbant que l'humus.

Conclusion

L'objectif principal du projet a été atteint suite à l'implantation d'un dispositif de coupes progressives dans les bandes résiduelles dégradées de la Station Écotouristique de Duchesnay.

Une revue de littérature sur l'autécologie du hêtre à grande feuille a permis d'orienter la suite des travaux. Le martelage a été réalisé en fonction d'un espacement à conserver entre les tiges semencières, ce qui a permis de contrôler l'ouverture du couvert forestier. Lors des travaux de récolte, les prélèvements planifiés ont été respectés.

L'évaluation des coûts des modalités particulières d'intervention a été réalisée suite aux travaux de débroussaillement et de préparation de terrain réalisés avec succès sur l'ensemble des superficies prévues.

Ce projet présente donc plusieurs innovations en ce qui concerne le choix des tiges, le traitement d'un couvert forestier multi-strates ainsi que la préparation d'un lit de germination favorable au bouleau jaune.

Lors de la prochaine saison feuillée, l'évaluation du couvert forestier résiduel sera réalisé, ce qui permettra de vérifier l'atteinte du contrôle de l'ouverture du couvert par la méthodologie de martelage utilisée. Le suivi de la régénération sera réalisé dans le temps en fonction des budgets disponibles.

Les différents traitements expérimentés permettront aux étudiants des cours de sylviculture du programme de technologie forestière et de génie forestier de visiter les terrains traités en coupe progressive d'ensemencement. Il seront alors à même d'évaluer l'effet de l'élimination des gaule et de la préparation de terrain sur le succès de régénération du bouleau jaune. De plus, le dispositif de coupes progressives fera partie de la tournée des traitements sylvicoles proposée dans le cadre du Congrès forestier mondial en septembre 2003.

Références

Beaudet,M., Messier,C., Paré, D., Brisson, J. et Bergeron, Y. 1999. Possible mechanisms of sugar maple regeneration failure and replacement by beech in the Boise-des-Muir old-growth forest, Quebec. Ecoscience 6: 264-271.

Beaudet. M. et Messier, C. 1998. Growth and morphological responses of yellow birch, sugar maple, and beech seedlings growing under a natural light gradient. Can. J. For. Res. 28: 1007-1015.

Bellefleur, P, et LaRocque, G. 1983a. Comparaison de la croissance d'espèces ligneuses en milieu ouvert et sous couvert forestier. Can. J. For. Res. 13: 508-513.

Bellefleur, P. et Villeneuve, M. 1984. Évolution des taux de croissance juvénile d'espèces forestières sous trois régimes expérimentaux de compétition. Ann. Sci. For. 41 : 427-437.

Bicknell, S.H. 1982. Development of canopy stratification during early succession in northern hardwoods. Forest Ecol. Manage. 4 : 41-51.

Burns, Russell M., and Barbara H. Honkala, tech. coords. 1990. Silvics of North America: 1. Conifers; 2. Hardwoods. Agriculture Handbook 654. vol.2, 877 p.

Canham, C.D. 1988. Growth and canopy architecture of shade-tolerant trees : Response to canopy gaps. Ecology 69 : 785-795.

Canham, C.D., Finzi, A.C., Pacala, S.W. et Burbank, D.H. 1994. Causes and consquences of ressource heterogeneity in forests : Interspecific variation in light transmission by canopy trees. Can. J. For. Res. 24 : 337-349.

Held, M.E. 1983. Patter of beech regeneration in the east-central United States. Bull. Torrey Bot. Club. 110 : 55-62.

Horsley, S.B. et Bjorkbom, J.C. 1983. Herbicide treatment of striped maple and beech in Allegheny hardwood stands. Forest Science 29: 103-112.

Hughes, J.W. et Fahey, T.J. 1988. Seed dispersal and colonization in a disturbed northern hardwood forest. Bull. Torrey Bot. Club. 115: 2, 89-99.

Jones R.H., Nyland, R.D. et Raynal D.J. 1989. Responses of American beech regeneration to selection cutting of northern hardwoods in New York. North. J. Appl. For. 6 : 34-36.

Jones, R.H. et Raynal, D.J. 1986. Spatial distribution and development of root sprouts in Fagus grandifolia (Fagaceae). Am. J. Bot. 73: 1723-1731.

Jones, R.H. et Raynal, D.J. 1988. Root sprouting in American beech (Fagus grandifolia): effects of root injury, root exposure, and season. For. Ecol. Manag. 25: 79-90.

Kelty, M.J. et Nyland, R.D. 1981. Regenerating Adirondack northern hardwoods by shelterwood cutting and control of deer density. J. For. 79 : 22-26.

Kobe, R.K., Pacala, S.W. Silander, J.A. Jr. et Canham, C.D. 1995. Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance. Ecol. Appl. 5 : 517-532.

Leak, W.B. et Smith, M.L. 1996. Sixty years of management and natural disturbance in a New England forested landscape. For. Ecol. Manag. 81: 63-73.

Lessard, G., Blouin, D., Desjardins, J., Zenaddochio, N. et Van der Kelen, G. 1999. Étude de l'impact de divers travaux sylvicoles sur la régénération de feuillus tolérants dans l'Outaouais. Rapport de recherche no. 3312. CERFO.

Lessard, G., Blouin, D., Rycabel, T. et Savard F., 1998. Étude comparative de différents traitements sylvicoles favorisant le développement du bouleau jaune. CERFO. 73 p. + annexes.

Majcen, Z. 1990. Choix des tiges à marquer pour le jardinage d'érablières inéquiennes : guide technique. ministère de l'énergie et des ressources (Forêts), Direction de la recherche et du développement, service de recherche appliquée. Mémoire no 96, 96 p.

Majcen, Z., Richard, Y. et Ménard, M. 1984. Écologie et dendrométrie dans le sud-ouest du Québec. Étude de douze secteurs forestiers. Mémoire no 85. Ministère de l'énergie et des ressources. Terres et forêts. Service de la recherche.

Moore, J. D., Camiré C. et Ouimet R. 2000. Effects of liming on the nutrition, vigor, and growth of sugar maple at the Lake Clair Watershed, Québec, Canada. Canadian Journal of Forest Research, 30: 725-732.

MRN 2001. Instructions relatives à l'application du règlement sur la valeur des traitements sylvicoles admissibles en paiement des droits Exercice 2001-2002. Ministère des Ressources naturelles, Forêt Québec, Direction de l'assistance technique, Division des traitements sylvicoles, 75 p.

Ostrofsky, W.D. et McCormack, M.L. Jr. 1986. Silvicultural management of beech and the beech bark disease. North. J. Appl. For. 3: 89-91.

Pacala, S.W., Canham, C.D., Silander, J.A. Jr. et Kobe, R.K. 1994. Sapling growth as a function of resources in a north temperate forest. Can. J. For. Res. 24: 2172-2183.

Ruel, J.C. et Pineaul, M. 1994. La coupe à blanc par bandes et la coupe progressive : état actuel des connaissances. *dans* D'Aoust, L. et Doucet, R. La régénération de la zone de la forêt mixte : compte rendu du Colloque no 112 de l'ACFAS.

Ward, R. T. 1961. Some aspects of regeneration habits of the American beech. Ecology 42:828-832.

Woods, K.D. 1969. Reciprocal replacement and the maintenance of codominance in a beech-maple forest. OIKOS33 : 31-39.

Annexe 1

Revue de littérature complète

Revue de littérature

Autécologie du hêtre américain (*Fagus grandifolia* Ehrh.*)*

Par

Dominique Gravel
Commentaires à domgravl@globetrotter.net

RÉSUMÉ

*Le hêtre à grandes feuilles (*Fagus grandifolia *Ehrh.) est une espèce forestière typique des communautés végétales associées à l'érable à sucre pour le sud québécois. Elle est très présente sur les sites secs et rocheux, mais elle aurait aussi été très commune sur les stations mésiques par le passé. Cette espèce de fin de succession, souvent considérée comme la plus tolérante à l'ombre par rapport à ses compétiteurs, se distingue par sa capacité à construire une forte banque de drageons sous le couvert forestier. Au contraire des essences pionnières, le drageonnement chez le hêtre est associé à une blessure racinaire, la dominance apicale est faible et la construction de la banque de clones se fait graduellement et non spontanément. La mobilité du hêtre étant très réduite, cette stratégie permet la pérennité de l'essence au sein du peuplement, mais ne parvient pas à s'étendre sur de nouveaux sites. Au sein de l'érablière à bouleau jaune, le hêtre s'inscrit dans un complexe de trois espèces, où il est associé à un caractère de stabilité. Depuis longtemps la capacité à produire cette abondante cohorte de jeunes tiges au sein de la strate arbustive nuit aux sylviculteurs soucieux de produire d'autres bois, et certaines techniques de coupes progressives ont été développées pour tenter de travailler avec et contre cette espèce. D'après une revue de la littérature portant sur cette essence, certains enjeux de recherches ont été soulevés au sein d'une discussion, qui a été enrichie d'une proposition de protocole visant à préciser le rôle de cette espèce au sein de l'écosystème.*

Table des matières

Résumé 1
Liste des tableaux 4
Liste des figures 5
1. Introduction 6
2. Habitat 7
2.1. Répartition du genre Fagus et distribution du hêtre à grandes feuilles 7
2.1.1. Caractéristiques du genre Fagus 7
2.1.2. Distribution du *Fagus grandifolia* 7
2.1.3. Utilisation 9
2.2. Climat 9
2.3. Sols et nutrition 10
2.4. Sère physiographique 12
2.5. Communautés végétales associées 13
2.5.1. Strate arborescente 13
2.5.2. Strate arbustive et herbacée 14
3. Développement de l'arbre 15
3.1. Reproduction sexuée 15
3.1.1. Fleurs et fruits 15
3.1.2. Production de semences et dissémination 15
3.1.3. Conditions de germination 18
3.2. Reproduction végétative 19
3.2.1. Physiologie du drageon 19
3.2.2. Production : facteurs 20
3.2.3. Vigueur du parent 23
3.2.4. Distribution spatiale 24
3.2.5. Particularités géographiques 25
3.2.6. Particularités de la station 26
3.3. Développement de l'arbre 26
3.3.1. Tolérance à l'ombre 26
3.3.2. Semis et croissance juvénile 27
3.3.3. Mortalité juvénile 27
3.3.4. Tige 28
3.3.5. Système racinaire 30
4. Écologie de la communauté végétale 31
4.1. Compétition 31

4.1.1. Lumière ... 31
4.1.2. Autres ressources ... 36
4.2. Succession ... 36
4.2.1. Vieilles forêts et forêts vierges (structure inéquienne) ... 36
4.2.2. Régime de perturbations naturelles ... 39
4.2.3. Succession secondaire (structure équienne) ... 42
5. Sylviculture ... 43
5.1. Régénération après coupe totale ... 43
5.1.1. Développement initial ... 43
5.1.2. Développement à long terme ... 46
5.2. Régénération après coupe partielle ... 46
5.2.1. Coupe par bandes ... 46
5.2.2. Coupe progressive par pieds d'arbre ... 47
5.2.3. Système inéquien ... 53
6. Discussion ... 54
7. Conclusion ... 58
8. Remerciements ... 59
9. Références ... 60

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Limite nordique et caractéristiques écologiques de quelques espèces compagnes du HEG pour le Québec (d'après Roy *et al.*, 1996) 8

Tableau 2. Propriétés du sol et de la litière d'une vieille érablière et d'une forêt aménagée (d'après Beaudet *et al.*, 1999) 11

Tableau 3. Richesse spécifique des érablières de douze secteurs du sud-ouest québécois, classifiées par la méthode Braun-Blanquet et le pH de l'humus (tiré de Thibault, 1996, selon les données de Majcen *et al.*, 1984) 14

Tableau 4. Comparaison des patrons de suppression et de libération de l'érable à sucre et du hêtre à grandes feuilles, nécessaires à l'atteinte du couvert arboré, sur trois différents sites, dans l'état de New York, É.-U (tiré de Canham, 1990). 30

Tableau 5. Moyennes d'accroissements en hauteur des semis ligneux pour 1980 et 1981, sous deux régimes de luminosité, à la Station forestière de Duchesnay (d'après Bellefleur et Larocque, 1983b) 32

Tableau 6. Évolution du taux de croissance (%) en hauteur des semis ligneux après une coupe totale, à la Station forestière de Duchesnay (d'après Bellefleur et Villeneuve, 1984) 32

Tableau 7. Évolution probable de la composition forestière à la vieille forêt de Muir, calculée à partir de la composition actuelle et de trois modèles de simulation (tiré de Brisson *et al.*, 1994) 38

Tableau 8. Croissance moyenne (cm) des tiges après une coupe totale réalisée en 1970-1971, dans une érablière à bouleau jaune de Hubbard Brook, New York, É-U. (d'après Bicknell, 1982). 46

Tableau 9. Régénération après une coupe progressive par pieds d'arbres (millier de tiges/ha) avec un pré-traitement à l'herbicide de la régénération préétablie de hêtre, dans une érablière à bouleau jaune de l'état de New York, É.-U. (tiré de Kelty et Nyland, 1981). 48

Tableau 10. Nombre de tiges et distribution de la régénération après une coupe d'ensemencement et l'élimination des gaules sous couvert (tiré de Lessard *et al.*, 1999). 49

Tableau 11. Intensité de prélèvement exprimé par la densité du couvert résiduel et la densité des tiges (d'après Ray *et al.*, 1999). 51

Tableau 12. Surface terrière (m^2/ha) des gaules sur trois sites, à des âges différents, dans une érablière à bouleau jaune de l'état de New York, É.-U. (d'après Ray *et al.*, 1999). 51

Tableau 13. Distribution des espèces en fonction du prélèvement approximatif en surface terrière (d'après de Richards et Farnsworth, 1971) 51

Tableau 14. Régénération préétablie avant (1983) et après (1984) traitements d'herbicides et de coupe d'ensemencement (d'après Ostrofsky et McCormack, 1986). 52

Tableau 15. Coefficient de distribution des drageons un an (1984) et 2 ans (1985) après traitements, ainsi que régénération en espèces désirées avant et après traitement (d'après Ostrofsky et McCormack, 1986). 53

Tableau 16. Abondance, distribution et hauteur totale du hêtre en régénération (tiges de moins de 19 cm de DHP) dans des parcelles de 1/10 acre (≅4 m^3), après coupe partielle (prélèvement de 26% et 43%) dans une érablière à bouleau jaune de l'état de New York, É.-U. (d'après de Jones *et al.*, 1989) 54

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Distribution du hêtre à grandes feuilles (tiré de Tubbs et Houston, 2001) 8

Figure 2. Sère physiographie du sous-domaine de l'érablière à bouleau jaune de l'est (OIFQ, 1996)..... 12

Figure 3. Dispersion des semences d'érable à sucre, de hêtre à grandes feuilles et de bouleau jaune dans une coupe totale, mesurée à partir de la bordure de la forêt (tiré de Hughes et Fahey, 1988) 17

Figure 4. Nombre de drageons observés par classe de diamètre (d'après l'équation 1 de Jones et Raynal, 1987) 21

Figure 5. Déclin des populations de drageons en fonction des classes d'âge, pour un diamètre de 50 cm (d'après l'équation 2 de Jones et Raynal, 1987) 22

Figure 6. Distribution des drageons (cercles vides) et des semis (cercles pleins) autour de l'arbre parent (carré) (tiré de Jones et Raynal 1986)..... 25

Figure 7. Croissance en hauteur et en diamètre selon un gradient de luminosité pour le bouleau jaune (croix et longs pointillés), l'érable à sucre (carrés vides et ligne pleine) et le hêtre à grandes feuilles (carrés pleins et courts pointillés) (tiré de Beaudet et Messier, 1998) 34

Figure 8. Hauteur moyenne en fonction de l'intervalle de temps entre l'établissement et la formation d'une trouée pour le hêtre à grandes feuilles, l'érable à sucre, l'érable rouge et le bouleau jaune, dans l'état du New Hampshire, É.-U. (tiré de McClure *et al.*, 2000)..... 41

Figure 9. Hauteur moyenne des tiges en fonction de l'âge depuis la formation de la trouée pour le hêtre à grandes feuilles, l'érable à sucre, l'érable rouge et le bouleau jaune, dans l'état du New Hampshire, É.-U. (tiré de McClure *et al.*, 2000)..... 41

Figure 10. Évolution du nombre de tiges à l'hectare après une coupe à totale réalisée en 1970-1971, dans une érablière à bouleau jaune à Hubbard Brook, New York, É-U. (d'après Thurston *et al.*, 1992) 44

Figure 11. Nombre total de tiges (>30 cm de hauteur) dans le temps, après des coupes totales et d'ensemencement, dans une érablière à bouleau jaune de l'état de New York, É.-U. (tiré de Nyland *et al.*, 2000)..... 49

Revue de littérature

Autécologie du hêtre américain (*Fagus grandifolia* Ehrh.)

1 INTRODUCTION

Depuis quelques années déjà circule le concept d'aménagement écosystémique en foresterie. Associé au développement durable et à la conservation de la biodiversité, ce concept se veut une matérialisation en quelque sorte du concept primaire de filtre brut. Par le maintien de la dynamique naturelle des écosystèmes, en s'inspirant des perturbations et de la structure naturelle des communautés forestières, on vise à maintenir une diversité des écosystèmes et de leurs fonctions de façon à favoriser globalement la diversité biologique. Selon une telle perspective, aménagement forestier et intégrité écologique sont deux usages de la forêt qui peuvent s'harmoniser.

La forêt feuillue québécoise répond partiellement à cet aménagement. À la suite de choix stratégiques, on applique pour les forêts publiques québécoises un régime de coupes partielles qui favorise une structure inéquienne. Ce régime s'apparente théoriquement au régime de petites trouées que l'on croit dominant pour les forêts feuillues tempérées du nord-est américain. Efficace en apparence, ce régime sylvicole ne tient pas compte de spécificités particulières pour les érablières au terme de leur succession, qui se voient adopter une structure particulière.

Lorsque l'on réfère généralement à ces vieilles forêts de fin de succession, le hêtre à grandes feuilles (*Fagus grandifolia* Ehrh.) y est souvent associé. Au-delà de la preuve scientifique, il est généralement admis dans la croyance du forestier que le hêtre est une essence typique de la fin de succession de l'érablière. Cependant, au terme de plusieurs travaux de recherche, il semble que les pratiques forestières aient eu une influence négative sur la présence du hêtre au sein des écosystèmes feuillus québécois (Simard et Bouchard, 1996; Brisson et al, 1994). Il en demeure pas moins que par une très grande amplitude géographique et écologique, on retrouve le hêtre en plus ou moins grande abondance dans la plupart des érablières du Québec. Dans la plupart des cas, on observe attachée à ses côtés, une abondante régénération, composée essentiellement de drageons vigoureux et très tolérants à l'ombre.

Certains forestiers soulèvent actuellement les problèmes que peut causer cette régénération avancée de hêtre. On constate dans plusieurs érablières québécoises, notamment au sein d'écosystèmes dégradés par le dépérissement, les pathogènes et les coupes abusives, un envahissement de la strate arbustive par des jeunes tiges de hêtre. Associant une grande vigueur, un feuillage très opaque et une tolérance à l'ombre très élevée, cette régénération semble à première vue empêcher toutes autres essences de s'installer. Pour certains forestiers, cet envahissement menace l'exploitation durable de certaines essences. Pour les écologistes, cet envahissement menace le concept de stabilité climacique et la théorie de la cooccurrence des espèces climaciques.

On peut deviner trois attitudes chez les exploitants de la matière ligneuse face à ce problème : on utilise avantageusement cette abondante régénération pour sélectionner des tiges de grande

qualité; on néglige cette cohorte de drageons, sous prétexte qu'elle ne peut atteindre le couvert dominant; on vise l'éradication de l'espèce en sous couvert et réaliser des traitements visant à favoriser les espèces « vedettes ». Pour être en accord avec la « culture du forestier » basée essentiellement sur le rendement soutenu, il n'est pas surprenant de voir la majorité des aménagistes opter pour la troisième option. Du point de vue de la transformation, le hêtre est souvent rejeté pour des problèmes de qualité douteuse (Bouliane, 1962), ou encore pour des problèmes reliés à la technologie de la transformation (OIFQ, 1996).

L'objectif de ce texte est donc de présenter les principales caractéristiques écologiques de cette espèce, pour en saisir son importance, tenter de situer son rôle au sein de l'écosystème, éclaircir certains mythes, ainsi que voir qu'elles seront les pistes de recherche à envisager pour un aménagement écologiquement acceptable. La revue couvre l'écologie de l'espèce, avec une analyse spécifique à la reproduction végétative et à la succession forestière. Elle explore également la sylviculture des érablières, par rapport au problème spécifique de l'envahissement par le hêtre.

2 HABITAT

2.1 RÉPARTITION DU GENRE FAGUS ET DISTRIBUTION DU HÊTRE À GRANDES FEUILLES

2.1.1 Caractéristiques du genre Fagus

À travers le monde, on distingue 13 espèces du genre *Fagus.* Onze de ces espèces sont reconnues en Asie, contre une seule en Europe et en Amérique (Peters, 1997). Par leur distribution géographique variée, les forêts de hêtre couvrent un large éventail de conditions écologiques et il ne semble pas y avoir de caractéristiques communes aux espèces. En Europe, le hêtre commun (*Fagus sylvatica* Linn.) représente une espèce de très grande importance marchande et culturelle, sur laquelle une part importante de la sylviculture européenne s'est développée. Paradoxalement, bien qu'il ait des caractéristiques écologiques semblables au hêtre américain, le hêtre commun est cultivé dans un système équien, où le sous-étage est clair et très peu diversifié. Le hêtre commun diffère du hêtre américain sur la capacité de drageonner; la reproduction végétative du hêtre commun est plutôt associée aux rejets de souche en jeune âge (Peters, 1997). Certains hêtres asiatiques ont la capacité de drageonner à l'image du hêtre américain, mais la banque de drageons est une caractéristique particulière à ce dernier.

2.1.2 Distribution du *Fagus grandifolia*

Le hêtre à grandes feuilles est une espèce à très grande amplitude géographique. Sa distribution couvre une partie importante de la côte atlantique, du Texas jusqu'au 48°00' (tableau 1). Plus spécifiquement pour le Québec, on retrouve le hêtre à grandes feuilles principalement le long de la vallée du St-Laurent, avec des enclaves jusqu'au Témiscamingue, au nord de la Mauricie, de la région de Québec et de la Baie-des-Chaleurs (Majcen 1971; OIFQ, 1996). Sa distribution suit la limite du domaine de l'érablière à bouleau jaune (OIFQ, 1996).

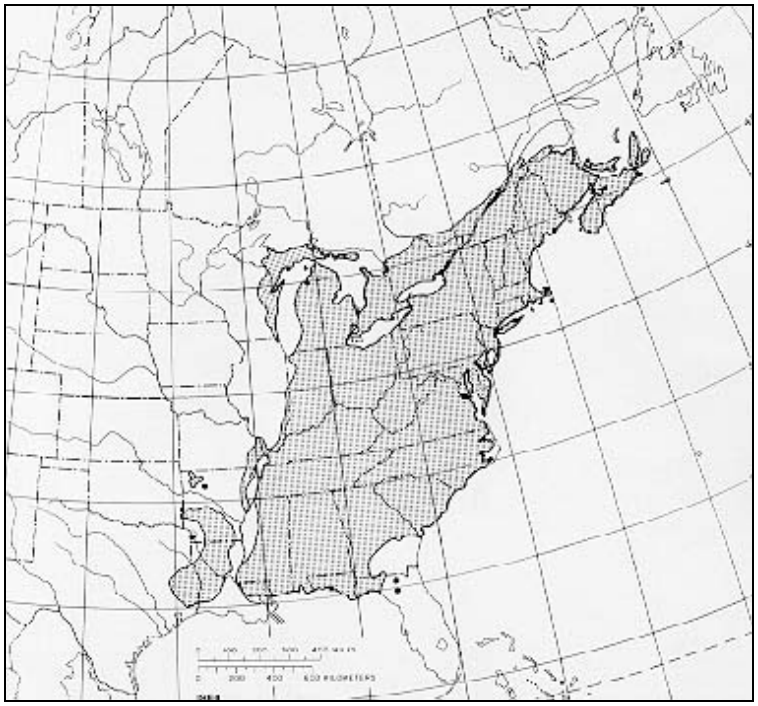

Figure 1 - Distribution du hêtre à grandes feuilles (tiré de Tubbs et Houston, 2001)

Tableau 1 - Limite nordique et caractéristiques écologiques de quelques espèces compagnes du HEG pour le Québec (d'après Gagnon et Ansseau., 1995)

	Limites nordiques approximatives			Tolérance à l'ombre	Drainage
	Ouest	Centre	Est		
Érable à sucre	47°50'	48°30'	49°10'	Tolérant	2 à 4
Bouleau jaune	48°20'	48°40'	49°10'	Semi-tolérant	2 à 5
Hêtre à grandes feuilles	46°50'	47°00'	48°00'	Tolérant	2 à 3
Chêne rouge	47°30'	48°30'	49°00'	Semi-intolérant	1 à 2
Tilleul d'Amérique	47°20'	47°10'	47°30'	Semi-tolérant	2 à 4
Frêne d'Amérique	46°35'	46°10'	47°30'	Semi-tolérant	2 à 4
Ostryer de Virginie	47°30'	46°30'	47°20'	Tolérant	1 à 3
Caryer cordiforme	45°40'	46°00'	-	Semi-tolérant	3 à 4

Ailleurs en Amérique du Nord (figure 1), il s'étend du sud de l'Ontario, en bordure des Grands Lacs, en suivant la côte est américaine, jusqu'à la limite sud des États-Unis, couvrant le Texas, le Missouri, l'Illinois, l'Oklahoma et la Louisiane, à l'exception de la Floride (Tubbs et Houston, 2001). Cette répartition fait en sorte qu'il couvre plusieurs formations géologiques. Au Québec, on le retrouve au sein des trois formations majeures, soit le bouclier canadien, les basses terres du St-Laurent et les Appalaches.

2.1.3 Utilisation

Le hêtre à grandes feuilles a un bois de grande qualité, utilisé pour différents usages tels les planchers, les meubles, le bois tourné, le contreplaqué, les traverses de chemin de fer, les pâtes et papiers et le charbon de bois (OIFQ, 1996; Tubbs et Houston, 2001). Chez les producteurs privés, il est souvent apprécié pour le bois de chauffage de par sa grande densité et de ses bonnes capacités calorifiques. Également, la créosote faite du bois de hêtre sert à la conception de médicaments (Tubbs et Houston, 2001). Cependant, son usage est généralement limité par des défauts de qualité (Bouliane, 1962). Plus de 70 espèces de champignons de dégradation du bois (un record pour les feuillus durs de l'Amérique du Nord) ont été recensés pour le hêtre (Hepting, 1971). Également, le hêtre présenterait certains défis technologiques à remonter, notamment au séchage où le bois a tendance à fendiller (OIFQ, 1996).

Le hêtre est une essence d'une grande importance pour la faune au sein des écosystèmes feuillus du nord-est américain. Les faines et les bourgeons sont une source importante de nourriture pour les écureuils, tamias, ours, chevreuils, orignaux, renards, canards et geais bleus (Tubbs et Houston, 2001; Johnson et Adkinson, 1985; 1986). Il n'est pas surprenant de voir cette essence comme une variable de l'indice de qualité de l'habitat pour plusieurs espèces animales.

2.2. CLIMAT

Son amplitude géographique dénote une adaptation à des conditions climatiques variées. Le hêtre américain peut survivre à des extrêmes de température allant de –42°C et 38°C. Cependant, des températures estivales supérieures à la moyenne peuvent être défavorables à sa croissance (Tubbs et Houston, 2001). La disponibilité de l'eau serait un facteur limitant sa distribution. Le hêtre est une espèce mésophyte, qui consomme jusqu'à deux fois plus d'eau que d'autres espèces associées comme les chênes et pins (Tubbs et Houston, 2001).

Au Québec, le hêtre à grandes feuilles se retrouve au sein des trois domaines bioclimatiques de la zone feuillue tempérée, soit l'érablière à caryer, l'érablière à tilleul ainsi que l'érablière à bouleau jaune, avec une présence sporadique dans la zone de la forêt mixte, au sein de la sapinière à bouleau jaune (OIFQ, 1996).

Pour ces domaines bioclimatiques, la température moyenne sur les sites colonisés par le hêtre varie de 7,0°C à 1,0°C. Les précipitations sont de l'ordre de 900 à 1200 mm/an, avec une fraction nivale de 25 à 30 %. La durée de la saison de croissance varie de 160 à 200 jours. On rapporte que le hêtre tolérerait exceptionnellement jusqu'à moins de 100 jours de croissance par an (Tubbs et Houston, 2001).

2.3. SOLS ET NUTRITION

Les populations de hêtre sont plus fréquentes sur les textures grossières et les drainages bons à modérés dans la portion nordique de sa distribution (Tubbs, 1978; Majcen *et al.*, 1984; Gagnon et Marcotte, 1980; Gagnon et Ansseau, 1995; OIFQ, 1996). La texture du dépôt où se trouve l'érablière à bouleau jaune et hêtre se situe généralement entre le loam sableux et le sable loameux (Majcen *et al.*, 1984). Le dépôt de surface est un till d'épaisseur variable, de profond à mince sur roc (Majcen *et al.*, 1984, Gagnon et Marcotte, 1980; Gagnon et Ansseau, 1995).
Bien qu'il soit une composante essentielle des communautés climaciques en haut de pente, le hêtre serait plus sensible que l'érable à sucre à une réduction de la disponibilité en eau (Tubbs et Houston, 2001). À l'opposé, sa résistance à une inondation prolongée est faible et de beaucoup inférieure à celle de l'érable rouge (Tubbs et Houston, 2001). Comme plusieurs essences, le hêtre a un système racinaire plus superficiel sur les sites mal drainés que sur les sites bien drainés (USDA, 1965).

La grande majorité des profils étudiés dans l'érablière à bouleau jaune et hêtre sont des podzols humo-ferriques ou ferro-humiques, minimals ou orthiques (Majcen *et al.*, 1984). On retrouve aussi le brunisol dystrique orthique (Gagnon et Marcotte, 1980). La réaction du sol est extrêmement à fortement acide dans tous les profils étudiés, le pH variant de 3,0 à 5,0 en surface et de 4,0 à 5,7 en profondeur (Majcen *et al.*, 1984). Indubitablement, l'humus est régulièrement un moder, occasionnellement un mor et rarement un mull. Par définition, il est extrêmement acide et faiblement décomposé (Majcen *et al.*, 1984).

L'effet acidifiant de la litière du hêtre serait moins marqué que celui de la pruche (MRNQ et SCF, 1995). Les exsudats racinaires du hêtre contiennent une quantité supérieure d'acides organiques que l'érable à sucre et le bouleau jaune (Tubbs et Houston, 2001). Bouliane (1962) a associé également le hêtre à des humus de type mor et des profils plus acides. Cet ouvrage a initié une conception « folklorique » de l'effet acidifiant de la litière de hêtre. En confondant la cause et l'effet, on a associé rapidement la litière du hêtre à un effet acidifiant. La germination et la compétitivité de cette essence plus élevée sur un humus de type mor, ainsi que la sensibilité au calcium étant inférieure par rapport à l'érable, peuvent expliquer la présence du hêtre sur ce type de site (et non pas qu'il en a causé l'acidification).

En ce qui concerne les sols à forte teneur en calcaire, Beaudet et al, (1999) ont démenti le mythe véhiculé par les forestiers québécois sur l'effet néfaste de la litière du hêtre, par rapport à celle de l'érable à sucre, sur la fertilité du sol. En comparant une vieille forêt peu perturbée, ayant une bonne composante de hêtre, à une forêt aménagée avec une proportion plus importante d'érable à sucre, les auteurs ont trouvé que la saturation en bases et la capacité d'échange cationique étaient plus élevés pour la vieille forêt, alors que le pH, la proportion de matière organique et l'humidité étaient égales (tableau 2).

La podzolisation avancée des sols de l'érablière à bouleau jaune du Québec est surtout reliée à la nature de la roche-mère et aux conditions climatiques plus difficiles que l'on retrouve dans ce domaine. Les dépôts issus du bouclier canadien sont grossiers et contiennent une grande proportion de minéraux difficilement altérables. La température annuelle plus basse à la limite de

l'érablière, qui limite l'évapotranspiration et augmente les eaux d'écoulement, favorise également le lessivage de l'horizon A et les processus de podzolisation.

Breemen *et al.* (1997) ont trouvé une corrélation entre la composition en éléments nutritifs du sol et la distribution de certaines espèces de la forêt feuillue tempérée. Le hêtre semble être moins sensible que l'érable à sucre, le frêne d'Amérique, l'érable rouge et la pruche du Canada à la disponibilité de certains éléments, notamment le calcium, le magnésium et le phosphore. La distribution du hêtre selon les paramètres nutritifs du sol est beaucoup mieux corrélée à celle du chêne rouge.

Tableau 2 - Propriétés du sol et de la litière d'une vieille érablière et d'une forêt aménagée (d'après Beaudet et al., 1999)

Variable	Vieille forêt	Forêt aménagée	P
Quantité de litière (g/m²)	162.0	178.9	0.090
Composition de la litière :			
- érable à sucre (% de masse sèche)	60.0	53.1	0.049
- hêtre (% de masse sèche)	21.2	3.1	<0.001
- autres espèces (% de masse sèche)	18.8	43.7	<0.001
pH (H_2O)	6.32	6.09	0.150
P disponible (µg/g)	3.53	2.47	0.653
Matière organique (%)	18.26	15.21	0.117
N (mg/g)	6.94	5.58	0.337
K_e (cmol/kg)	0.265	0.236	0.507
Ca_e (cmol/kg)	20.905	13.374	0.005
Mg_e (cmol/kg)	5.85	4.03	0.003
Al_e (cmol/kg)	0.276	0.539	<0.001
Na_e (cmol/kg)	2.96	2.57	0.137
Mn_e (cmol/kg)	2.36	1.57	0.295
Capacité d'échange cationique (cmol/kg)	32.613	22.017	<0.001
Saturation en base (%)	91.93	91.79	

Probabilité associée avec la valeur U de Mann-Whitney. P < 0.05 est considéré signifiant

À l'intérieur de la succession, le patron de déposition de la litière varie. Pour les 17 premières années après une coupe totale, le feuillage et le bois du cerisier de Pennsylvanie ont contribué respectivement à 32-59 % et 97 % des intrants de biomasse à la litière (Hughes et Fahey, 1994). Dans les plus vieilles forêts, les intrants proviennent de l'érable à sucre, du hêtre à grandes feuilles et du bouleau jaune à 53 %, 25 % et 21 % respectivement (Hughes et Fahey, 1994). La décomposition de la litière d'une hêtraie est beaucoup plus lente que celle d'espèces feuillues mélangées (Elliott *et al.*, 1993), ce qui suggère une qualité de litière beaucoup plus pauvre pour le hêtre. La quantité de lignine contenue dans les feuilles de hêtre serait plus importante que pour les espèces associées, ce qui réduira la vitesse de décomposition. L'effet combiné d'une chute importante de biomasse dans la litière et d'un substrat de mauvaise qualité fait en sorte qu'il y ait accumulation de litière jusqu'à un équilibre, environ 50 ans après perturbation (Hughes et Fahey, 1994).

2.4. SÈRE PHYSIOGRAPHIQUE

Les communautés de hêtre à grandes feuilles sont mieux développées sur les hauts versants, les pentes moyennes à abruptes et les sommets (Gagnon et Marcotte, 1980; Majcen *et al.*, 1985; MRNQ et SCF, 1995; OIFQ, 1996). L'érablière à bouleau jaune et hêtre se situe sur les sites plus secs et plus minces que ceux occupés par l'érablière à bouleau jaune (OIFQ, 1996). L'altitude est élevée, mais inférieure à 530 mètres (Gagnon et Marcotte, 1980; OIFQ, 1996).

Bien que le hêtre ait des affinités pour les milieux frais, on doit comprendre qu'il s'est développé un avantage compétitif lui permettant de renforcer sa position sur ces stations. Des sols minces combinés à un enracinement superficiel et la facilité du hêtre à établir une importante cohorte de gaules par drageonnent pourraient expliquer la préférence du hêtre pour de tels milieux physiques (OIFQ, 1996).

L'érablière avec une composante de hêtre à grandes feuilles s'observe selon une séquence écologique, où à partir du bas, se succèdent l'érablière à bouleau jaune typique (*Betulo lutea – Aceretum sacchari)*, l'érablière à bouleau jaune et hêtre à grandes feuilles à mi-pente et finalement, sur le haut des pentes très ensoleillées et sur les sols plus minces, l'érablière à hêtre (*Fago grandifolia – Aceretum sacchari*) (Gagnon et Ansseau, 1995). Ce groupement forestier se rapproche de l'érablière à chêne rouge (*Querco rubrae* – Aceretum sacchari) qui colonise aussi les hauts de pente à dépôts minces.

L'étude de la succession secondaire des forêts de la zone tempérée, au New Hampshire, a permis d'observer que le hêtre se retrouve en composante mineure, avec une agressivité qui varie selon les stations (Leak, 1991). Sur les sites riches, après une coupe totale, la végétation tend vers une prédominance de l'érable à sucre et du hêtre. Sur les sites plus sablonneux, l'érable rouge est plus abondant et le hêtre beaucoup plus agressif que l'érable.

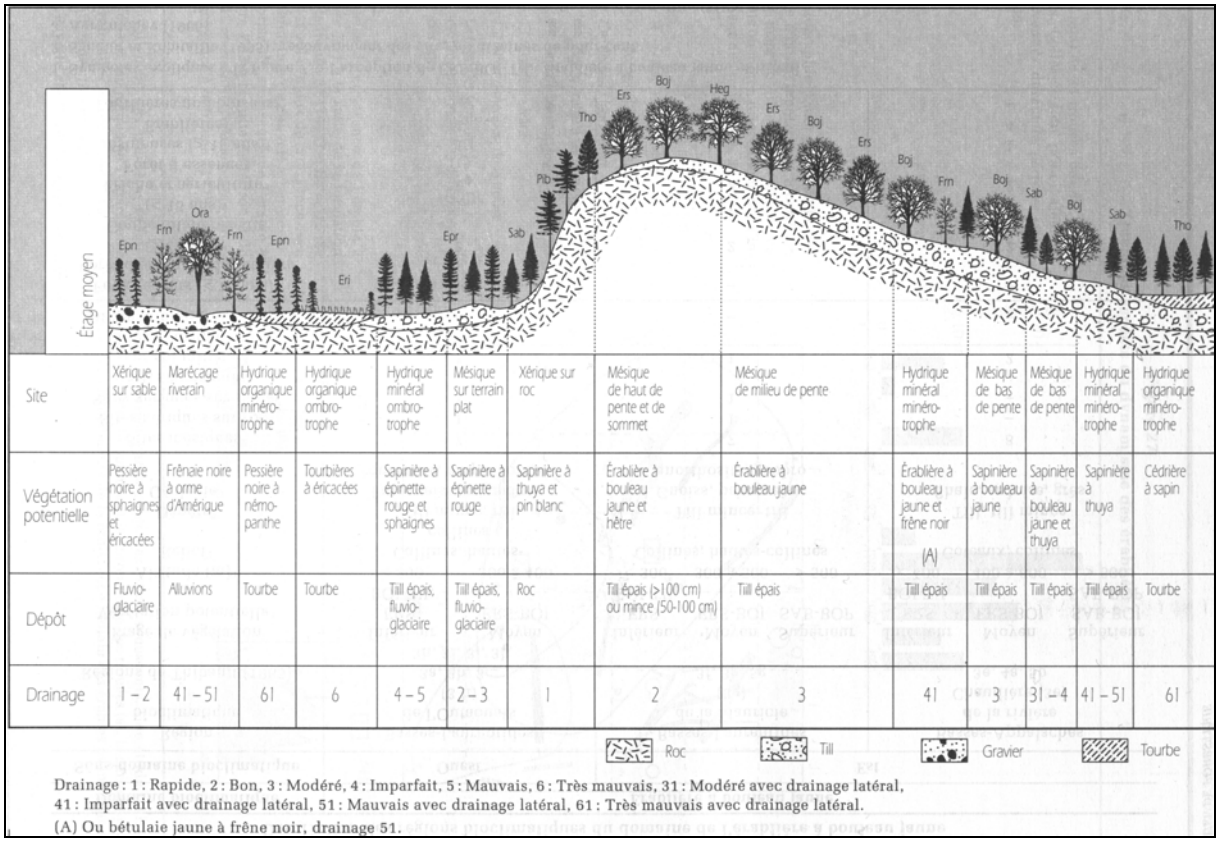

Figure 2 - Sère physiographie du sous-domaine de l'érablière à bouleau jaune de l'est (OIFQ, 1996)

2.5. COMMUNAUTÉS VÉGÉTALES ASSOCIÉES

2.5.1 Strate arborescente

Dans l'ensemble de son aire de distribution, le hêtre à grandes feuilles est une composante de 20 types forestiers et l'une des composantes majeures des trois associations suivantes : érablière sucrière à bouleau jaune et hêtre, érablière sucrière à épinette rouge et hêtre ainsi que l'érablière sucrière à hêtre à grandes feuilles (Eyre, 1980).

Le domaine de l'érablière à bouleau jaune comprend 23 espèces différentes d'arbres (OIFQ, 1996). Les principales espèces compagnes que l'on retrouve en composante mineure de l'association dominante sont: le sapin baumier (*Abies balsamea)* en régénération, l'érable rouge (*Acer rubrum)*, le bouleau blanc (*Betula papyrifera*), l'ostryer de Virginie (*Ostrya virgiana*), l'orme d'Amérique (*Ulmus americana*), le tilleul américain (*Tilia americana)*, le cerisier tardif (*Prunus serotina*), le chêne rouge (*Quercus rubra*), la pruche du Canada (*Tsuga canadensis*), le pin blanc (*Pinus strobus*) ainsi que l'épinette rouge (*Picea rubens*) et le frêne d'Amérique (*Fraxinus americana*) (Gagnon et Marcotte, 1980; Lalumière et Thibault, 1988; Tubbs et Houston, 2001).

Tableau 3 - Richesse spécifique des érablières de douze secteurs du sud-ouest québécois, classifiées par la méthode Braun-Blanquet et le pH de l'humus (tiré de Thibault, 1996, selon les données de Majcen et al., 1984).

Type de communauté	Strate arborestente		Strates arbustives et herbacées		Nombre de stations	pH de l'humus (écart des moyennes calculées par secteur)
	Nombre moyen d'espèces	Nombre total d'espèces	Nombre moyen d'espèces	Nombre total d'espèces		
Érablière laurentienne à tilleul d'Amérique typique	7.0	15	39.2	130	24	4.6 à 5.3
Érablière laurentienne à tilleul d'Amérique et hêtre à grandes feuilles	5.5	11	33.0	87	15	4.5 à 4.6
Érablière laurentienne à tilleul d'Amérique et chêne rouge	6.0	12	28.4	84	19	4.4 à 4.5
Érablière à bouleau jaune typique	4.5	13	32.9	93	44	4.0 à 4.5
Érablière à bouleau jaune et hêtre à grandes feuilles	4.2	11	22.0	88	59	3.4 à 4.0
Érablière à ostryer de Virginie et orme d'Amérique	4.2	12	23.7	68	20	3.6 à 4.3
Érablière à ostryer de Virginie et hêtre à grandes feuilles	5.2	15	27.8	91	31	3.8 à 4.2
Prucheraie à bouleau jaune	4.9	15	22.2	88	23	2.1 à 3.7

2.5.2 Strate arbustive et herbacée

Les arbustes communs aux érablières sont : l'érable de Pennsylvanie (*Acer pensylvanicum*), le chèvrefeuille du Canada (*Diervilla lonicera*), le sureau pubescent (*Sambucus pubens*) et le noisetier (*Corylus cornuta*). Ceux associés plus spécifiquement au bouleau jaune sont l'érable à épis (*Acer spicatum*), la viorne à feuilles d'aulne (*Viburnum alnifolium*) et l'if du Canada (*Taxus canadensis*) (Gagnon et Marcotte, 1980; Lalumière et Thibault, 1988)

Les espèces herbacées caractéristiques de l'érablière sont *Trillium undulatum*, Trillium erectum, *Smilacina racemosa*, *Polygonatum pubescens*, *Medeola virginiana*, *Arisaema atrorubens*. Elles s'additionnent aux plus caractéristiques de l'érablière à bouleau jaune comme *Dryopteris austriaca*, *Lycopodium lucidulum*, *Streptopus roseus*, et des milieux boréaux et acides comme *Aralia nudicaulis*, *Maianthemum canadense*, *Clintonia borealis*, *Oxalis montana*, *Cornus canadensis* (Gagnon et Marcotte, 1980; Lalumière et Thibault, 1988; Smith, 1995; OIFQ, 1996)

3 DÉVELOPPEMENT DE L'ARBRE

3.1 REPRODUCTION SEXUÉE

3.1.1 Fleurs et fruits

Le hêtre à grandes feuilles est une espèce monoïque, dont les fleurs apparaissent début mai, alors que les feuilles ont atteint environ le tiers de leur dimension. (Tubbs et Houston, 2001). Les fleurs sont cependant très sensibles aux gels printaniers.

Les fruits nécessitent une saison de croissance pour la maturation (Tubbs et Houston, 2001) et sont libérés entre septembre et novembre, à la suite du premier gel important (Tubbs et Houston, 2001; Hughes et Fahey, 1988). La production des semences est synchronisée à celle de l'érable à sucre, alors que la production du bouleau jaune est différée de quelques mois Ces dernières sont libérées à l'hiver, entre décembre et avril (Hughes et Fahey, 1988). La libération des semences est compressée, comparativement au bouleau jaune qui est plus étirée (houle, 1994). Moins de 5% des semences de bouleau jaune parviennent au sol avant la mi-novembre, alors qu'elles sont observées régulièrement sur le couvert nival à l'hiver (Hughes et Fahey, 1988).

La récolte des arbres matures à l'automne favoriserait l'établissement du hêtre et de l'érable tout en discriminant le bouleau jaune. La quantité de semences matures de bouleau jaune serait réduite, alors que les semences du hêtre et de l'érable seraient déjà parvenues au sol. À l'inverse, si une grande surface était récoltée durant la période estivale, alors que la densité de semis est basse, le bouleau jaune serait favorisé par une dissémination sur une plus grande distance.

La production de semences comprend une fraction très variable de semences vides, desséchées ou mal développées, qui dépasse souvent 50 % (Ward 1961; Dix et Skrentny, 1965). Ces semences se développent à partir de fleurs non fertilisées (Dix et Skrentny, 1965). Les semis du hêtre germent plus tôt dans la saison de croissance, la germination est épigée et le froid est nécessaire pour briser la dormance (Tubbs et Houston, 2001).

3.1.2 Production de semences et dissémination

Le hêtre à grandes feuilles commence une production significative de semences à partir de 40 ans et celle-ci devient importante aux environs de 60 ans (Tubbs et Houston, 2001). La production de semences est intermittente, les bonnes années semencières se situent aux 2 à 8 ans (USDA, 1980), l'intervalle moyen étant de 5 ans (Dix et Skrentny, 1965). Dix et Skrentny (1965) jugent la reproduction sexuée chez le hêtre à grandes feuilles relativement abondante.

La production serait plus régulière chez le hêtre et les espèces à lourdes semences, comparativement à certaines espèces aux semences légères, comme le bouleau jaune (Hughes et Fahey, 1988). Pour la région des feuillus tempérés nordiques, la variabilité climatique serait le facteur explicatif de la production des années semencières, puisque les espèces semblent être assez synchronisées sur un même site (Hughes et Fahey, 1988).

Les semences sont lourdes : 3 500/kg (Tubbs et Houston, 2001). La lourdeur de ces semences désavantage le hêtre pour la reproduction sexuée comparativement à des espèces aux graines plus légères, comme le bouleau jaune, où la production est plus abondante et se distribue sur de plus importantes distances (Hughes et Fahey, 1988). Cette caractéristique est critique en ce qui concerne la résilience de l'érablière à hêtre; la difficulté qu'éprouve le hêtre à se disséminer permet à l'érable à sucre d'y tirer un avantage compétitif dans les successions naturelles.

Les semences sont disséminées sur de très courtes distances, généralement sous le parent (Tubbs et Houston, 2001). La densité des populations de semis décroît avec la distance de l'arbre géniteur (Harcombe et al, 1982, Hughes et Fahey, 1988). Dans une coupe par bandes, les semis de hêtre sont absents à une distance supérieure à 5 mètres de la bordure forestière et la grande majorité de ceux-ci sont établis à l'intérieur même du couvert forestier (Hughes et Fahey, 1988). La distance de dispersion de l'érable à sucre est satisfaisante dans l'intervalle de 25-75 mètres, alors que pour le bouleau jaune, à l'intérieur d'une bande coupée de 200 mètres de largeur, la régénération est jugée abondante partout, voisinant 5 semis/m² au centre de la bande (Hughes et Fahey, 1988).

Cependant, la dispersion des graines pour ces espèces est très irrégulière et ne suit pas un modèle bien défini, sauf pour le hêtre, où les semences sont dispersées sous et autour de l'arbre-mère (Houle, 1992; 1994). Cette dispersion est qualifiée de aléatoire, comparativement au bouleau jaune qui est contagieuse, et à l'érable à sucre qui est intermédiaire (Houle, 1994). Une bonne capacité de dispersion associée à des sites de germination très spécifiques pourrait expliquer ces observations (Houle, 1992). Par ailleurs, une dispersion sur une vaste distance permet de diminuer la prédation, l'attaque des pathogènes et protège l'espèce contre une compétition intra-pécifique (Houle, 1992).

Les semences peuvent être déplacées sur de courtes distances par les rôdeurs, ou rouler vers le bas des pentes, mais la dispersion demeure faible (Tubbs et Houston, 2001). Les geais bleus peuvent transporter un certain nombre de semences sur plusieurs kilomètres (Johnson et Adkisson, 1985; 1986). Par ailleurs, cette même faune représente une source importante de prédation des fruits (Ward, 1961). Les caractéristiques morphologiques des faines font en sorte qu'elles tendent à rouler au creux des micro-dépressions (Ruel et al, 1988; Houle, 1992).

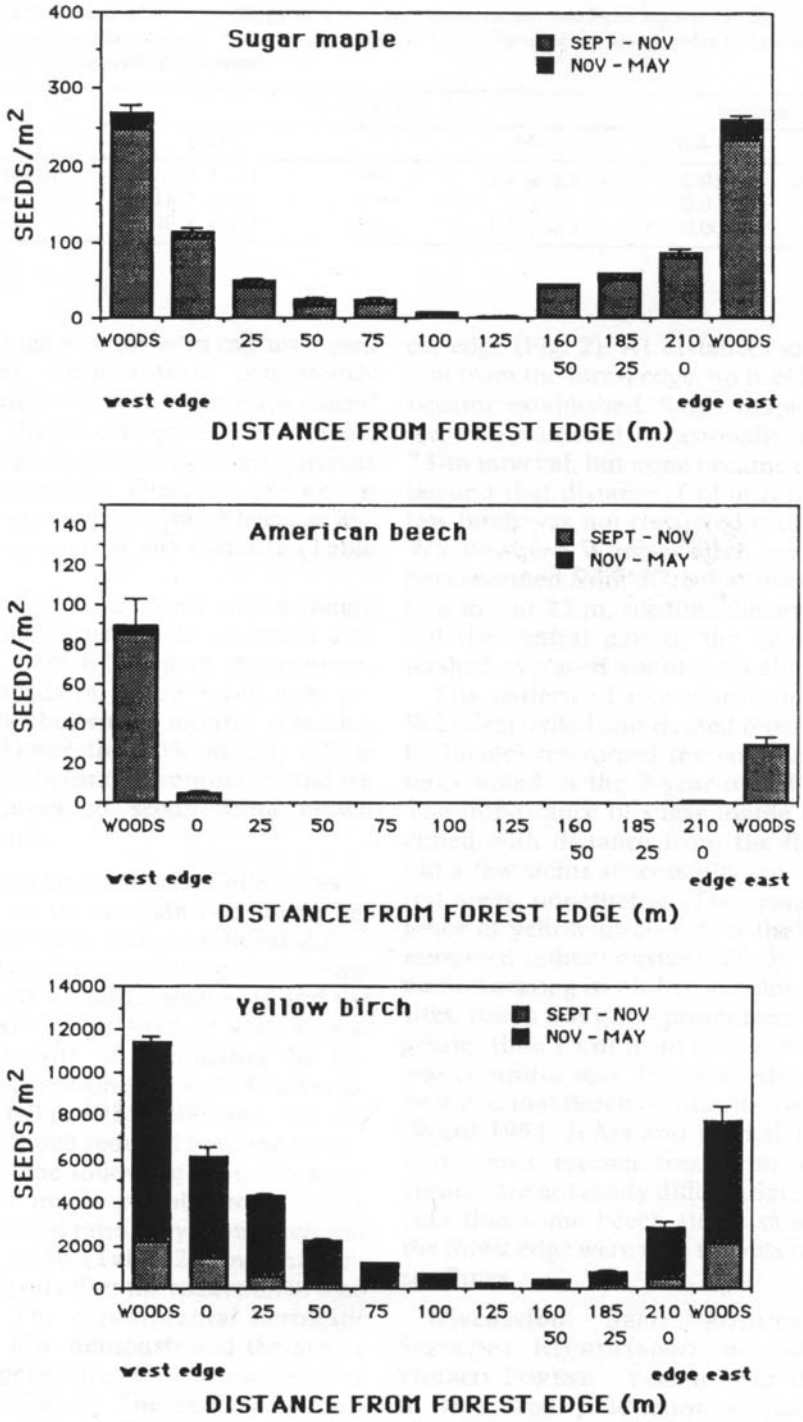

Figure 3 - Dispersion des semences d'érable à sucre, de hêtre à grandes feuilles et de bouleau jaune dans une coupe totale, mesurée à partir de la bordure de la forêt (tiré de Hughes et Fahey, 1988)

Selon toute évidence, la production de semis est très fortement corrélée à la production de semences (Hughes et Fahey, 1988). Les semis du bouleau jaune et du hêtre à grandes feuilles démontrent une tendance à être négativement corrélés à la présence de semis d'autres espèces (Houle, 1992).

3.1.3 Conditions de germination

3.1.3.1 Humus

La germination est bonne sur sol minéral comme sur une litière de feuilles, mais elle est mauvaise sur les sites excessivement humides (Tubbs et Houston, 2001). La germination et la survie des semis sont supérieures sur un humus de type mor, en opposition au mull (Ward, 1961; Dix et Skrentny, 1965). Pour les semis comme pour les drageons, il n'y a pas de corrélation entre leur abondance et la fertilité du sol (Ca, Mg, K, P) (Ward, 1961).

Le succès de la germination et de l'établissement des semis du hêtre à grandes feuilles sur un humus de type mor est attribuable à un milieu mieux aéré et bien pourvu en humidité (Ward, 1961; Dix et Skrentny, 1965; Harcombe *et al.*, 1982).

La profondeur de la litière et l'intensité lumineuse n'ont pas d'effet significatif sur la densité initiale des semis, bien qu'il y ait une légère tendance vers une survie plus faible dans des conditions d'humidité réduite (Harcombe *et al.*, 1982). Selon Ward (1961), de façon générale, la quantité de semis est plus élevée pour les milieux forestiers où la quantité de lumière au sol est plus faible.

La fenêtre des conditions environnementales favorables pour la germination et la croissance initiale semble être très étroite (Dix et Skrentny. 1965). La germination débute lorsque la température de la litière se situe tout juste au-delà du point de congélation et est inhibé par toute journée dépassant 18°C. Le régime de température au nord de la distribution du hêtre serait plus favorable à la survie des semis.

3.1.3.2 Relief en bosses et en creux

L'étude de Ruel *et al.* (1988) sur les relations entre la micro-topographie et la dynamique de la matière organique démontre une hétérogénéité du sol qui influence le développement de l'humus, la minéralisation, ainsi que la répartition spatiale des espèces. Sur le haut des monticules, créés par la chute d'un arbre, l'accumulation de litière est inférieure aux dépressions, alors que la décomposition y est supérieure. Des microsites se développent sur les monticules, les replats et les dépressions. La chute d'un arbre provoque un mélange de sol organique et minéral, créant des conditions favorables à l'établissement du bouleau jaune, pour une assez longue période. Cette étude confirme Harcombe *et al.* (1982), qui mentionnent que la densité des semis varie selon la micro-topographie et qu'elle est plus grande sur les microsites élevés et bien drainés.

Les semences du hêtre à grandes feuilles se raréfient sur les monticules et se concentrent à l'intérieur des dépressions, par gravité. Le semis du hêtre à grandes feuilles possède d'abondantes réserves nutritives qui lui permettent de percer la couche de feuilles mortes et de s'installer tôt au printemps (Ruel *et al.*, 1988). Toutefois, les auteurs modèrent cette dynamique en mentionnant qu'elle n'implique pas une préférence du hêtre pour les micro-dépressions, qu'il n'y est plus abondant que par sa capacité à coloniser cet environnement et la tendance des faines à s'y accumuler.

3.1.3.3 Perturbation du sol

Les semences du hêtre et de l'érable, en raison de leur dimension, ont une envergure de milieu de germination plus grande et peuvent s'installer sur une plus grande variété de sites (Hughes et Fahey, 1988). La survie des semis n'exige pas la perturbation de l'humus comme le bouleau jaune.

3.2 REPRODUCTION VÉGÉTATIVE

La stratégie de reproduction du hêtre à grandes feuilles pour mener à terme son rôle dans la succession naturelle de l'érablière comprend une imposante reproduction végétative. Le hêtre peut établir une cohorte très importante de drageons en sous-étage et les maintenir en attente pour une longue période. Dans un peuplement non perturbé des Adirondacks, 1 730 à 2 220 drageons par hectare ont été dénombrés, soit de 7 à 12 par tige-mère (USDA, 1965). Aussi, une présence abondante de drageons et de semis de hêtre avant la coupe peut influencer la succession secondaire. Pour les forêts feuillues tempérées, la composition et la structure des forêts de seconde venue reflètent bien souvent la qualité et la distribution spatiale de la régénération préétablie.

Outre les drageons, les rejets de souche sont fréquents sur les petites tiges de hêtre. Cette faculté diminue après que la tige ait atteint la dimension de 10 cm au DHP. Les rejets de souches de 25 à 38 cm ont généralement une espérance de vie réduite et n'atteignent pas le stade adulte. Tout comme pour le drageonnement, les rejets se développent à partir de bourgeons adventifs situés sur la région cambiale (Tubbs et Houston, 2001).

3.2.1 Physiologie du drageon

Pour plusieurs auteurs, la majorité des dragons ont été observés sur des racines de surface, blessées ou exposées à l'air et à des températures plus élevées (Ward, 1961; Held, 1983; Jones et Raynal, 1986). Les drageons originent d'un bourgeon adventif, qui s'est développé du cal formé autour de la blessure cambiale (Jones et Raynal, 1986). Le drageon origine le plus souvent du dessus ou du côté de la racine du parent (Jones et Raynal, 1986). Le type de blessure racinaire, l'exposition de la racine et la saison sont des facteurs qui influencent la proportion de racines qui forment les drageons (Jones et Raynal, 1988). Un contrôle des sources de blessure permettrait de limiter ce phénomène.

Les bourgeons qui ont avorté perdent leur dominance apicale à l'intérieur de trois ans (Jones et Raynal, 1986). Au contraire de certaines essences pionnières, qui synchronisent le débourrement des bourgeons adventifs à la suite d'une perturbation, le hêtre ne se forme pas une «banque de bourgeons». La faible durée de vie de ces bourgeons suggère des blessures fréquentes pour la production régulière de drageons.

Jones et Raynal (1986) ont démontré que 98 % des drageons proviennent de racines de l'horizon organique. La profondeur moyenne des origines de drageons était de 2,91 cm au-dessus de l'horizon minéral. La dimension moyenne de la racine d'origine était de 1,8 cm, ce qui suggère selon les auteurs trois hypothèses : 1) la racine doit atteindre un certain diamètre pour que le drageonnement soit rendu possible, 2) les drageons formés à partir de petites racines sont éphémères avec un faible taux de survie et 3) la présence de drageons sur une racine est corrélée à une accélération de la croissance en diamètre de la racine.

Une proportion inférieure à 5 % seulement des clones sont indépendants de leur parent et plus des deux tiers de ceux-ci sont âgés de plus de 10 ans (Jones et Raynal, 1986).

Pour les drageons eux-mêmes, la physiologie n'a pas été étudiée spécifiquement, ni comparativement au semis. À l'exception des travaux de Burt et Bell (1991) qui comparent les dommages au feuillage entre les deux, ni la mortalité, ni les taux de croissance, ni les analyses foliaires, ni des mesures d'échanges gazeux n'ont été réalisées pour distinguer la physiologie.

À l'étude comparative des rejets et des semis de *Betula pubescens* Ehrh. Et *B. pendula* Roth, Kauppi *et al.* (1990) ont trouvé des différences significatives dans l'activité photosynthétique des deux types de reproduction. Ces différences se remarquent dans la croissance des pousses, la dimension des feuilles, la structure et le contenu en azote et en chlorophylle au cours de la saison de croissance. Les rejets de souche démontraient une capacité photosynthétique plus élevée que les semis au cours de leur première saison de croissance. Ces résultats confirmaient les observations de Kauppi *et al.* (1988), qui ont mesuré une croissance plus rapide des rejets au cours des trois premières saisons de croissance pour *Betula pubescens*. Bien que ces résultats ne soient pas transposables au hêtre, notamment pour des raisons de stratégie de compétition, ils ouvrent des possibilités de recherche sur le drageonnement du hêtre. Il serait effectivement pertinent de confirmer de telles différences chez le hêtre.

3.2.2 Production : facteurs

La production des drageons est hautement variable et n'est pas synchronisée d'un parent à l'autre. Il n'y a pas d'évidence que des facteurs environnementaux, autres que les blessures racinaires, aient un effet sur la production des drageons (Jones et Raynal, 1987). Individuellement, le nombre de drageons observés pour un arbre est généralement corrélé à son diamètre, exprimant la construction progressive d'une banque de jeunes tiges (Ward, 1961; Jones et Raynal, 1986; 1987).

La fonction de régression exprimant le nombre total de clones (Y) selon la surface terrière du parent (S.T. en m²) est la suivante :

$$\text{(éq. 1)} \quad Y = 4.4894 + 268.1195\ S.T.$$

avec un R^2 de 0.36 (df =1/29, p = 0.0003) (Jones et Raynal, 1987)

Par conséquent, les arbres de plus forte dimension ont les clones les plus âgés et une plus grande variabilité dans les classes d'âge (Jones et Raynal, 1986; 1987). Le taux de mortalité des drageons est uniforme d'un arbre à l'autre, mais il diminue avec l'âge des rejets (Jones et Raynal, 1987). L'équation de régression non linéaire exprimant le déclin des populations de drageons par classe d'âge est la suivante :

$$\text{(éq. 2)} \quad N = 0.60223e^{-0.1218(A) + 0.0521(D)}$$

où N est le nombre de drageons, A est l'âge des drageons en années et D est le DHP des parents (Jones et Raynal, 1987). Cette équation reflète le déclin exponentiel des populations de drageons par classe d'âge.

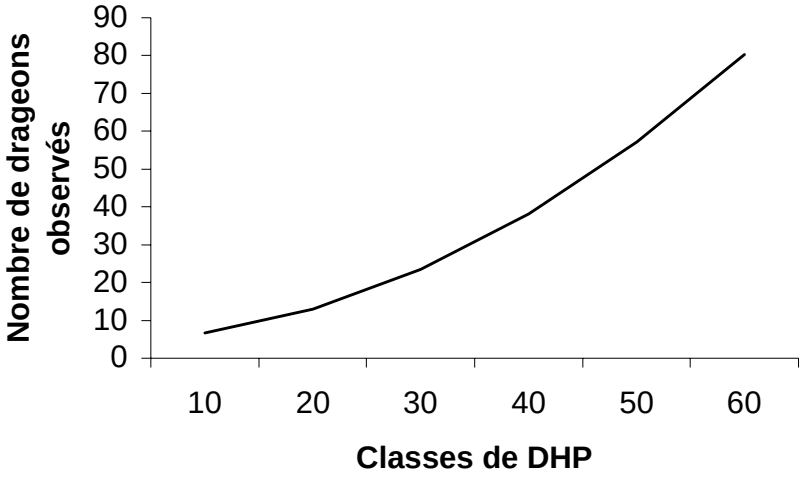

Figure 4 - Nombre de drageons observés par classe de diamètre (d'après l'équation 1 de Jones et Raynal, 1987)

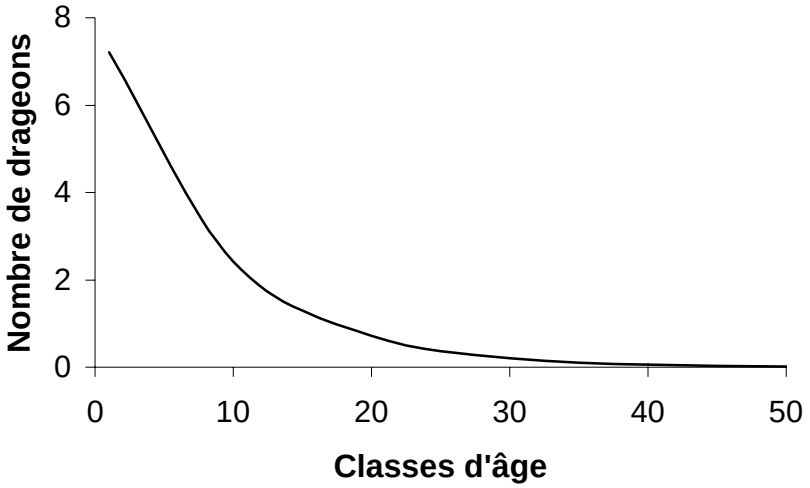

Figure 5 - Déclin des populations de drageons en fonction des classes d'âge, pour un diamètre de 50 cm (d'après l'équation 2 de Jones et Raynal, 1987)

La courbe indique un déclin des populations jusqu'à l'âge de 14 ans, où aucune mortalité n'a été notée après cet âge (Jones et Raynal, 1987). Il est possible que ce moment coïncide avec celui où le clone devient indépendant du parent.

Le type de blessure affecte la réaction de l'arbre. Des travaux conduits par Jones et Raynal (1986) ont permis de préciser la physiologie du drageonnement à partir de trois traitements expérimentaux sur les racines : blessures en surface, sectionnement complet des racines et exposition à l'air. Le sectionnement complet de la racine entraîne une mortalité et une production de nouvelles racines supérieure à une exposition ou une blessure de surface (Jones et Raynal, 1988). L'exposition des racines diminue la production de nouvelles racines et augmente la mortalité de celles-ci. Des blessures qui surviennent vers la fin de l'automne induisent aussi une mortalité plus élevée des racines.

Le sectionnement est le type de blessure qui entraîne le plus grand nombre de drageons à la première année suivant l'intervention, mais la blessure superficielle du cambium produit une quantité plus importante de drageons sur une période allongée (Jones et Raynal, 1988). Le déclin des drageons provenant de racines coupées est plus important et supporte l'idée de dépendance pour plusieurs années du drageon envers le parent, afin de soutenir son développement initial (Jones et Raynal, 1986, 1988).

Bien que l'exposition des racines à l'air puisse mener à une mortalité accrue de celles-ci, il semble que la production de drageons en soit stimulée. L'exposition des racines n'a pas d'effets inhibiteurs ni sur la formation du callus, ni sur la proportion de bourgeons développés. L'exposition influence cependant positivement le nombre absolu de bourgeons formés (Jones et Raynal, 1988).

À l'image des essences pionnières tels les peupliers, on pourrait croire à une stimulation du drageonnement par la perte de la dominance apicale à la suite de la coupe. Cependant, dans le cas du hêtre la dominance apicale aurait peu d'incidence sur le drageonnement, comme l'indique l'abondance des drageons sous le couvert des arbres parents. Au contraire, la présence du parent serait nécessaire à la survie des drageons, comme le témoigne le déclin du nombre de drageon sur les racines coupées après 2 ans, comparativement au nombre de drageons sur les racines blessées (Jones et Raynal, 1988). Une autre étude a révélé que le drageonnement n'est que légèrement stimulé par la récolte du parent (Jones, 1986). Considérant ces informations, il est légitime de croire que les drageons aient une viabilité plus faible après la coupe. Les observations de Peterson et Pickett (1991) sur le drageonnement après une tempête de vent confirment cette hypothèse.

La saison d'intervention a un effet significatif sur la production de drageons. Ce sont les traitements de printemps où le bilan net de production de drageons a été maximal (Jones et Raynal, 1988). Ce résultat combine une mortalité plus faible et une production plus élevée pour des blessures printanières.

Le drageonnement est également corrélé à la densité des racines (Jones et Raynal, 1986). La combinaison de ce facteur à la fréquence des blessures, peut expliquer les variations à l'intérieur des classes de DHP ainsi que les variations régionales en termes de nombres de drageons par tige.

Le drageonnement pourrait être induit naturellement par des blessures causées par le gel ou encore le soleil (Held, 1983). Cette affirmation, quoique jugée pertinente, est mise en doute par Jones et Raynal (1986) qui n'ont pas observé de drageonnement associé à des textures plus grossières ou à la présence de roches dans la matrice du sol.

Finalement, les caractéristiques de la reproduction végétative du hêtre à grandes feuilles contrastent avec celles des espèces intolérantes (Jones et Raynal, 1987). En effet, la dominance apicale est faible, une cohorte importante de bourgeons racinaires se développe dans des conditions de faible température et de luminosité réduite, typiques du sous-étage. La survie des bourgeons adventifs est courte, alors que celle des drageons est longue, même sous un couvert dense. La stratégie est opposée à celle des essences intolérantes, lesquelles se construisent une banque de bourgeons qui peuvent survivre plusieurs années avant de prendre de l'expansion, et où la survie des drageons en sous étage est beaucoup plus faible (Jones et Raynal, 1988).

3.2.3 Vigueur du parent

La vigueur du parent a une influence sur le bagage génétique; un drageon demeure un clone, avec le même bagage génétique, et la même susceptibilité à la maladie corticale du hêtre. Le maintien de certains individus affaiblis par la maladie corticale peut être susceptible de créer d'autres dépérissements massifs. De même, un clone demeure plus sensible aux parasites du feuillage (Burt et Bell, 1991).

Les observations d'une dense reproduction de hêtre dans les peuplements ayant été sévèrement affaiblis par la maladie corticale du hêtre ont soutenu l'hypothèse selon laquelle le drageonnement serait stimulé par le déclin des parents (Houston 1975). Cette hypothèse a

cependant été contredite par Twery et Patterson 1984, qui n'ont pas noté de changements majeurs dans la régénération du hêtre (semis et drageons) dans les peuplements dégradés.

La comparaison entre les parents les plus vigoureux et les moins vigoureux d'un même peuplement n'a pas permis de dégager de tendance majeure, que ce soit pour la hauteur totale des drageons, la distribution par classes d'âge ou leur distribution spatiale (Jones et Raynal, 1986; 1987). Le manque de vigueur des arbres atteints de la maladie corticale du hêtre est faiblement corrélé à une production moins abondante de rejets. Par contre, les arbres malades ont autant de rejets plus âgés que les arbres sains (Jones et Raynal, 1987). Ces résultats confirment ceux de Twery et Peterson (1984) qui n'ont pas trouvé de différence dans la régénération de peuplements affaiblis par la maladie corticale.

Les drageons issus de parents affaiblis sont plus vigoureux, mais il n'y a pas de différence significative de mortalité entre les classes de vigueur des parents (Jones et Raynal, 1987). Ces auteurs suggèrent que la meilleure santé de ces drageons peut être induite par plusieurs facteurs, notamment une luminosité plus élevée, conséquente du dépérissement de la cime du parent, des effets indirects du changement lumineux (comme des gels printaniers moins sévères) et des changements dans les allocations de carbone à partir du parent en raison de l'interaction avec la maladie.

3.2.4 Distribution spatiale

La distribution des drageons pour les espèces intolérantes de début de succession prend la forme d'un cercle, avec la plante-mère au centre et un gradient décroissant de l'âge et de la hauteur de l'intérieur vers l'extérieur du cercle (Barnes, 1966). Il peut y avoir une sénescence éventuelle des tiges du centre, puis la répétition du phénomène, avec comme résultat la création d'une forme de vague (Watt 1947; Vasek 1980). Il est trouvé chez le hêtre que la distribution spatiale des drageons par classe d'âge est très irrégulière et qu'il y ait pas d'indices d'expansion du clone en vagues successives (Jones et Raynal, 1986).

Les résultats de l'étude de Jones et Raynal (1986) sur la distribution spatiale des drageons révèle que 95 % des drageons se situent à l'intérieur d'un rayon de 8 mètres du clone parent et 99 % à l'intérieur d'un rayon de 10 mètres. Ces résultats confirment ceux de Ward (1961), qui affirmait que les drageons se trouvaient à l'intérieur d'un rayon de 7.3 m autour du parent. Toujours selon ces auteurs, la densité la plus élevée est observée à l'intérieur de 1 à 2 mètres du parent, puis diminue exponentiellement avec l'écart du parent. Celui-ci est généralement centré et il n'y a pas de relation avec l'aspect de la pente, comme l'entendait Ward (1961). La distance moyenne des drageons est positivement corrélée à la dimension du parent (Jones et Raynal, 1986).

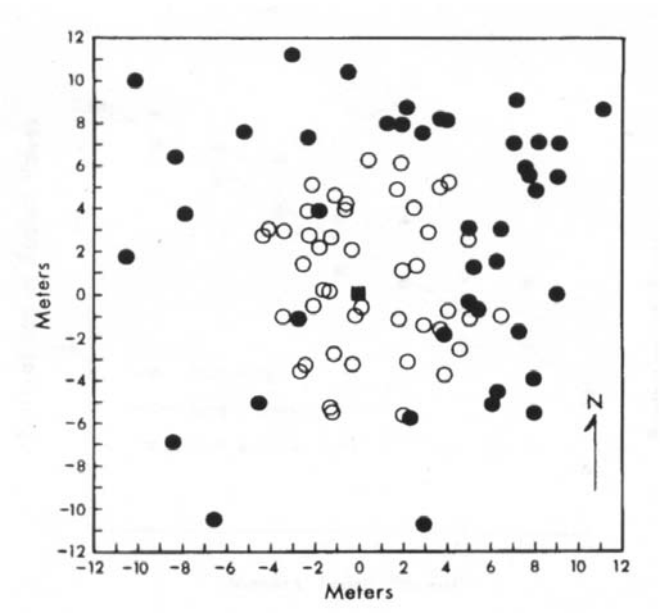

Figure 6 - Distribution des drageons (cercles vides) et des semis (cercles pleins) autour de l'arbre parent (carré) (tiré de Jones et Raynal 1986)

La concentration élevée de drageons, la faible distance qui les sépare du parent et l'absence de mouvement de vague suggèrent que la reproduction végétative du hêtre contribue beaucoup plus au maintien de l'espèce à un endroit qu'à une stratégie de colonisation des sites adjacents (Jones et Raynal, 1986). La stratégie de régénération et de succession du hêtre est qualifiée de très lente par Forcier (1975), qui y voit une stratégie de stabilité. Une fois éliminé d'une communauté, son retour à une région non perturbée est très long à cause de sa pauvre mobilité (Forcier, 1975)

3.2.5 Particularités géographiques

Chez certains auteurs, l'abondance des semis suit un gradient positif du sud vers le nord (Ward, 1961). Il n'y a cependant pas de variation observée pour la reproduction sexuée, et la différence de régénération s'explique plutôt par une agressivité accrue du drageonnement vers le nord (Held, 1983; Jones et Raynal, 1987).

Le drageonnement est un mécanisme par lequel le hêtre à grandes feuilles se maintient lorsque les paramètres écologiques sont difficiles, que ce soit pour un climat froid ou bien une élévation en altitude (Held, 1983). Il y a une transition de la reproduction sexuée à la reproduction asexuée selon l'aridité régionale du climat (Ward, 1961; Held, 1983).

Cependant, pour les régions à l'ouest de son aire de distribution, la fraction de semences viables, prêtes à germer et croître, tend à augmenter du sud vers le nord (Dix et Skrentny, 1965). Cette variation pourrait correspondre à une différence dans la viabilité du pollen. Également, il n'est pas surprenant de retrouver un taux de survie des semis plus élevé vers le nord, où les forêts produisent plus régulièrement un humus de type mor (Ward, 1961; Dix et Skrentny, 1965).

Malgré ces résultats, certains auteurs considèrent que le drageonnement soit le principal mode de régénération du hêtre à grandes feuilles dans le nord de son aire de distribution (Ward, 1961; Held, 1983; Hughes et Fahey, 1988). Cette stratégie de reproduction affecte profondément la succession forestière des régions nordiques (Jones et Raynal, 1988). Dans d'autres secteurs de son aire de distribution, le drageonnement est beaucoup moins fréquent, voire absent (Held, 1983).

3.2.6 Particularités de la station

Au nord de sa distribution, le réchauffement précoce au printemps sur les versants exposés au sud peut induire une meilleure germination, mais le gel printanier peut aussi tuer les jeunes semis (Held, 1983). Les drageons pourraient être favorisés par ces conditions, où le gel et le dégel causent des blessures susceptibles de faire drageonner les racines. Jones et Raynal (1988) laissent cependant entendre que cette hypothèse soit douteuse, n'ayant pas observé de drageonnement plus important sur les stations à plus forte pierrosité. Malheureusement la littérature est déficiente sur l'effet de la station (pente, exposition, épaisseur du dépôt et pierrosité, drainage) sur le ration drageons : semis.

3.3 DÉVELOPPEMENT DE L'ARBRE

3.3.1 Tolérance à l'ombre

Le hêtre à grandes feuilles est considéré unanimement comme une essence très tolérante à l'ombre (Baker, 1949; MTF, 1972). Cette tolérance élevée serait partiellement attribuable à son très bas taux de respiration et à la réponse rapide des stomates, qui peuvent s'ouvrir à la suite d'une augmentation soudaine de la lumière et se refermer après une diminution de la lumière (Loach, 1967). La tolérance à l'ombre varie selon les conditions édaphiques et climatiques, et le hêtre peut être plus compétitif sous des conditions écologiques sévères (USDA, 1965).

Les semis du hêtre se développent mieux sous une couverture intermédiaire ou dans de petites ouvertures qu'ils ne le font dans de larges ouvertures où le sol peut s'assécher sous le niveau des racines superficielles (Tubbs et Houston, 2001). La croissance en hauteur des semis est semblable sous un sombre couvert ombragé (13 % de la pleine lumière) ou sous un couvert intermédiaire (45 % de la pleine lumière). Le total de biomasse sèche, ainsi que le développement racinaire, sont cependant supérieurs sous un couvert intermédiaire (Tubbs et Houston, 2001). La croissance en hauteur, la biomasse sèche, ainsi que le développement racinaire dans des conditions de grandes ouvertures sont inférieurs à des conditions de couvert fermé (Logan, 1973). Les semis et drageons du hêtre peuvent s'installer et se développer sous le couvert de fougères et de framboisiers (Tubbs et Houston, 2001).

Qu'il soit au stade du semis, juvénile ou mature, sa tolérance fait en sorte qu'il peut survivre à de longues périodes de suppression, en conservant une faible croissance et un taux de survie très élevé (Kobe *et al.*, 1995; Canham, 1990). Sa performance en sous-étage est supérieure à celle de

l'érable à sucre, mais sa réaction à une ouverture soudaine du couvert lui est inférieure (Canham, 1990).

Bien qu'aucun document n'en fasse état, il est légitime de croire que les drageons soient plus tolérants à l'ombre que ne le sont les semis. Profitant de ressources de carbones du parent, en plus d'un réseau racinaire bien développé, les drageons ont un net avantage face aux semis. L'investissement pour le système racinaire étant plus faible, les drageons peuvent profiter de ressources abondantes pour le développement de l'appareil photosynthétique.

La morphologie du hêtre à grande feuille est adaptée à ses besoins écologiques. Les espèces de fin de succession (érable à sucre, hêtre à grandes feuilles, pruche du Canada) ont une architecture avec plusieurs niveaux d'organisation (Millet *et al.*, 1999). La morphologie de la cime permet une meilleure plasticité de l'arbre, au détriment de la croissance, et prolonge l'espérance de l'arbre lui-même (Millet *et al.*, 1999).

3.3.2 Semis et croissance juvénile

En bas âge, les semis du hêtre seraient plus compétitifs que les drageons d'un même parent (Burt et Bell, 1991). Cependant, la croissance initiale en diamètre pour les drageons est supérieure aux semis d'origine sexuée (Ward, 1961). Cet écart est encore perceptible à un âge de 20 ans. (Ward, 1961).

La dormance à l'automne est induite par la diminution de la durée du jour, mais la température est le facteur qui contrôle la reprise de croissance au printemps (Tubbs et Houston, 2001). La durée du jour au printemps serait suffisante pour la reprise de croissance, mais la température exerce le contrôle final sur la plante (Tubbs et Houston, 2001).

Les drageons peuvent se développer en arbres de qualité (Tubbs et Houston, 2001), mais les résultats peuvent varier d'un site à l'autre. Une étude a démontré que l'ensemble des drageons peuvent mourir à l'intérieur d'un intervalle de 4 ans, alors que pour une autre étude, dans un peuplement de 40 ans, les drageons ont atteint en moyenne 10 cm de DHP et 11.6 m de hauteur (Tubbs et Houston, 2001)

3.3.3 Mortalité juvénile

Les espèces tolérantes alloueraient une fraction plus importante de leurs ressources à la défense contre les herbivores et à l'accumulation, avec conséquemment une fraction moins importante du carbone allouée pour la croissance (Kobe *et al.*, 1995). Ce patron d'allocation des ressources se reflète par une allocation accrue de carbone au feuillage en situation de faible lumière, et une allocation accrue du carbone pour la croissance en hauteur en pleine lumière (Canham 1988; 1989). Le hêtre démontrait ainsi une adaptation spécifique de l'allocation des ressources selon les besoins pour la compétition. Ces particularités sont observables sur les petites gaules, alors qu'elles ne le sont pas pour les plus grosses tiges (Messier et Nikinmaa, 2000).

Les dommages induits au feuillage de la régénération de hêtre sont constitués de défoliation par les herbivores (53 %), des taches causées par des pathogènes du feuillage (16 %) ainsi que des dommages à l'intérieur de la feuille (31 %) (Burt et Bell, 1991). Les drageons peuvent résister à un broutage répété et ont un mécanisme pour une production accrue de tiges (Ward, 1961).

Selon l'étude de Burt et Bell (1991), les semis subissent moins de dommages au feuillage que les drageons. Cet avantage diminue avec le temps et la croissance en hauteur. Les dommages sont proportionnels à la hauteur pour les semis, alors qu'ils n'y a pas de relation pour les drageons. Les courbes indiquent que la différence entre les semis et les drageons varie selon la hauteur de la tige. À 0.5 mètres, les drageons ont 1.7 fois plus de dommages que les semis, alors qu'à 2 mètres, cet écart n'est plus significatif.

Il n'est pas possible de conclure sur le retour de l'investissement sur la reproduction (difficulté d'évaluer les coûts ainsi que la vigueur selon l'intensité des dommages foliaires), mais ces résultats reflètent tout de même la différence dans le succès des stratégies de reproduction : un investissement élevé pour les semences, dont les avantages décroissent avec le temps et un investissement faible pour une production abondante de drageons, pour lesquels l'intensité des dommages ne change pas avec la croissance en hauteur (Burt et Bell, 1991).

3.3.4 Tige

La croissance annuelle des gaules de hêtre est complétée en 60 jours; 90 % de cette croissance survient entre la mi-mai et la mi-juin (Tubbs et Houston, 2001). Le hêtre américain a généralement des indices de qualité de station inférieurs aux essences feuillues associées (Carmean, 1979; Tubbs et Houston, 2001).

La période sur laquelle se déroule la croissance radiale est influencée par la disponibilité de l'eau (Tubbs et Houston, 2001). Sous des conditions normales, la croissance prend fin vers la mi-juillet, mais elle peut être arrêtée dès la mi-juin par une sécheresse (Tubbs et Houston, 2001). Certaines années de sécheresse, il peut ne pas avoir de croissance radiale dans la section inférieure de certains arbres. Chez certains individus, la croissance peut s'étendre jusqu'aux mois d'août et de septembre.

La croissance en hauteur du hêtre est très lente sous un couvert fermé (environ 5 cm/an), mais augmente rapidement avec une augmentation de 1 à 4 % de pleine lumière par la création de petites trouées (Canham, 1988). Elle est supérieure à celle de l'érable à sucre dans les mêmes conditions (2,8 cm/an) (Canham, 1988; Beaudet et Messier, 1998).

La croissance radiale pour une tige de dimension sciage varie de 1.8 à 2.3 mm/an pour des peuplements non perturbés, jusqu'à 3.8 à 4.8 mm/an pour des peuplements éclaircis (Tubbs et Houston 35,39). La croissance pour une tige d'érable à sucre se situe aux environs de 5 mm/an (Tubbs et Houston, 2001). Dans le document d'annexe du *Manuel d'aménagement forestier* (MRNQ, 1998), les taux de passages concèdent au hêtre à grandes feuilles une croissance radiale semblable à celle de l'érable à sucre, avec des particularités régionales. Pour l'érablière à bouleau jaune, toutes classes de diamètre confondues et une densité du couvert entre 60 et 100 %, l'accroissement est de 2,38 mm/an pour le hêtre, comparativement à 2,24 mm/an pour l'érable à

sucre. Dans certaines régions du Québec, l'érable à sucre peut cependant atteindre un maximum de 3,04 mm/an.

La réponse du hêtre et de l'érable à sucre à l'ouverture spontanée du couvert varie selon les auteurs (Canham 1988; 1989; Beaudet et Messier, 1998). D'après Beaudet et Messier (1998), l'augmentation de croissance en hauteur selon un gradient d'intensité lumineuse est la même pour l'érable à sucre et le hêtre à grandes feuilles (même pente), mais la croissance en hauteur est supérieure pour le hêtre. Des différences de croissance semblables ont aussi été rapportées par Cypher et Boucher, (1982) et Bellefleur et Villeneuve (1984). Canham (1988; 1989) a observé une réaction plus importante chez l'érable à sucre. Des résultats différents suggèrent une réponse en croissance variable entre les sites pour ces deux espèces (Beaudet et Messier, 1998).

L'augmentation de croissance du hêtre alors qu'il est libéré de la suppression est en moyenne de 0,37mm/an (0,34 mm/an avant la libération et 0,71 mm/an après libération) (Canham, 1990).

Il semble y avoir différentes stratégies selon lesquelles les tiges d'essences tolérantes vont parvenir au couvert alors qu'elles subissent une compétition sévère pour la lumière. Il y a, à un extrême, la capacité à croître lentement, mais continuellement, sans réagir fortement à l'ouverture de la canopée. Il y a aussi les espèces qui croissent à une vitesse négligeable sous le couvert, mais qui réagissent fortement à une succession d'ouvertures dans le couvert (Canham, 1988; 1989). La réponse à l'ouverture de la canopée n'est donc pas un facteur qui influence le temps nécessaire pour atteindre le couvert dominant (Canham, 1990). Il est possible de définir trois modes de recrutement dans le couvert pour le hêtre à grandes feuilles et l'érable à sucre: a) la croissance jusqu'au couvert, sans suppression, b) une période initiale de suppression comme petite gaule, puis la libération et la croissance continue jusqu'au couvert et c) une série de multiples périodes de suppression jusqu'à l'atteinte du couvert dominant. Ces modes de recrutement se retrouvent dans des proportions approximatives de 20, 15 et 65 % respectivement (Canham, 1990).

Dans une étude de la suppression et de la libération du hêtre au cours de son développement, 80 % des tiges avaient une série de périodes distinctes de suppression (Canham, 1990). La durée de ces périodes d'oppression varie de 15 à 29 ans, ce qui est, selon l'auteur, beaucoup plus court que l'intervalle attendu entre deux perturbations du couvert pour un point donné (Canham, 1990).

Dans un même peuplement, les tiges de hêtre atteignent une position codominante après une fréquence et un temps moyen de suppression, ainsi qu'à un âge et des dimensions inférieurs à l'érable à sucre (tableau 4) (Canham, 1990). À partir d'observations sur trois peuplements différents, l'âge de recrutement du hêtre est d'environ 70 ans, alors que celui de l'érable à sucre avoisine 100 ans (Canham 1990). Le hêtre se développerait de façon plus régulière sous couvert comparativement à l'érable, qui aurait une meilleure réaction à la mise en lumière et un âge de recrutement plus élevé (Canham, 1988; 1990).

Tableau 4 - Comparaison des patrons de suppression et de libération de l'érable à sucre et du hêtre à grandes feuilles, nécessaires à l'atteinte du couvert arboré, sur trois différents sites, dans l'état de New York, É.-U (tiré de Canham, 1990).

	Little Sucker Brook		Arbutus Lake		Wolf Lake	
	Érable	Hêtre	Érable	Hêtre	Érable	Hêtre
Nombre de périodes de suppression	2.5	2.3	2.8	1.9*	3.0	2.4
Longeur de la plus longue période de suppression	15.5	32.9	53.9	34.3	39.2	28.7
Temps totale de suppression	36.5	51.7	79.1	44.6*	68.3	45.9
Temps total de libération	23.0	26.1	45.8	19.6	38.6	18.3
Croissance en hauteur estimée durant la suppression (m)	1.0	2.7	2.2	2.3	1.9	2.4
Croissance en hauteur durant la libération, avant le recrutement (m)	6.6	3.3	13.1	2.5**	11.1	2.3**
Âge au recrutement	60.5	79.6	127.8	65.6*	109.5	65.9*
DHP au recrutement	6.3	7.4	11.8	5.7*	9.8	5.1*

* : $P < 0.05$, ** : $P < 0.01$

Il a été suggéré que la capacité de réaction à la création d'une trouée est accompagnée d'un gradient inverse dans la durée des périodes de suppression que peuvent tolérer les espèces (Poulson et Platt, 1989). Les résultats de l'étude de Canham (1990) indiquent que les espèces ayant une faible réponse à la mise en lumière spontanée ne nécessitent pas nécessairement la capacité à subir de longues périodes de suppression ou un temps total de suppression supérieur aux espèces avec une meilleure réponse aux trouées.

3.3.5 Système racinaire

Les jeunes semis développent une racine pivotante qui disparaît avec le vieillissement de l'arbre (USDA, 1980). Chez les arbres matures, le système racinaire est généralement superficiel, mais il peut pénétrer à 1,5 mètre ou plus dans les sols profonds (Tubbs et Houston, 2001). Comparativement au hêtre américain, l'érable à sucre et le bouleau jaune ont un système racinaire qui se développe plus en profondeur. Les racines fines forment un dense réseau sur nos types de sols, situé essentiellement dans l'humus (Tubbs et Houston, 2001). Finalement, cinq différents morphotypes d'ectomycorrhize sont distingués sur le système racinaire du hêtre (Herr et Peterson, 1996)

4 ÉCOLOGIE DE LA COMMUNAUTÉ VÉGÉTALE

4.1 COMPÉTITION

4.1.1 Lumière

4.1.1.1 Adaptations morphologiques

L'étude des particularités morphologiques des espèces permet de mieux définir leur niche dans la communauté végétale et de saisir leur stratégie dans la succession. Les espèces de l'érablière à bouleau jaune sont adaptées spécifiquement à la dynamique de régénération par trouées et à la structure inéquienne.

Ainsi, l'érable à sucre dispose de larges feuilles opposées et un pétiole allongé, qui lui permettent de limiter la production de branches, alors que le bouleau jaune et le hêtre à grandes feuilles ont des feuilles alternes relativement petites avec de courts pétioles (Beaudet et Messier, 1998). Les espèces ainsi configurées doivent avoir une branchaison plus grande (hêtre) ou une flèche terminale allongée (bouleau jaune) pour supporter leurs feuilles (White, 1983).

La croissance latérale en jeune âge est élevée pour le bouleau jaune, mais distribuée sur un faible nombre de branches (Beaudet et Messier, 1998). Pour le hêtre, la croissance latérale est partagée sur un plus grand nombre de branches (Beaudet et Messier, 1998). Les longues branches latérales du bouleau jaune et la branchaison ramifiée du hêtre sont nécessaires pour l'exposition de leurs feuilles à court pétiole (White, 1983). Beaudet et Messier (1998) n'ont cependant pas constaté de relation entre la tolérance à l'ombre et la plasticité morphologique de la cime et des feuilles. Les caractéristiques génétiques de cette morphologie seraient plutôt des contraintes à l'adaptation à la disponibilité de la lumière.

Il n'y a pas de variation dans la distribution de la biomasse selon un gradient de lumière pour le bouleau jaune et le hêtre à grandes feuilles (Beaudet et Messier, 1998). Seul l'érable à sucre montre une faible augmentation de la proportion de biomasse foliaire et une diminution de la biomasse des branches. La surface des feuilles augmente avec la disponibilité de la lumière chez le bouleau jaune et l'érable à sucre, mais ne varie pas pour le hêtre à grandes feuilles. Cependant, pour les trois essences, le nombre de feuilles est significativement supérieur en coupe rase qu'en forêt, et il est beaucoup plus élevé pour le bouleau jaune que pour l'érable et le hêtre (Bellefleur et Larocque, 1983a).

4.1.1.2 Croissance

La disponibilité de la lumière est le facteur environnemental qui influence le plus la croissance en hauteur (Pascala *et al.*, 1994; Finzi et Canham, 2000). La compétition pour la lumière est l'un des facteurs les plus importants à considérer en début de succession secondaire dans une communauté forestière (Bellefleur et Larocque, 1983b). Les espèces appelées à former le peuplement sont celles qui sont les plus aptes à exploiter les ressources disponibles (Bellefleur et Villeneuve, 1984).

Au stade de semis (tiges de 0,5 à 2 m de hauteur), le bouleau jaune montre la plus importante augmentation de croissance en hauteur selon la disponibilité de la lumière, ainsi que la plus importante croissance en hauteur en valeur absolue, peu importe la disponibilité de la lumière (tableaux 5 et 6) (Kobe *et al.*, 1995; Beaudet et Messier, 1998; Bellefleur et Larocque, 1983a; Bellefleur et Villeneuve, 1984). Le hêtre vient en second, avec une croissance supérieure à celle de l'érable à sucre (Beaudet et Messier, 1998; Kobe *et al.*, 1995; Bellefleur et Villeneuve, 1984). Cet ordre est le même en ce qui concerne la croissance en diamètre (Bellefleur et Larocque, 1983a; Bellefleur et Villeneuve, 1984).

Tableau 5 - Moyennes d'accroissements en hauteur des semis ligneux pour 1980 et 1981, sous deux régimes de luminosité, à la station forestière de Duchesnay (d'après Bellefleur et Larocque, 1983b)

	Coupe rase		Forêt	
Espèce	1980 (mm)	1981 (mm)	1980 (mm)	1981 (mm)
Érable à sucre	211.9	238.5	84.8***	50.5***
Bouleau jaune	603.4	469.2	416.3***	336.4***
Hêtre à grandes feuilles	153.3	203.2	121.8**	64.4**

Différence significative au seuil de 95 % (**) et de 99 % (***)

Tableau 6 - Évolution du taux de croissance (%) en hauteur des semis ligneux après une coupe totale, à la station forestière de Duchesnay (d'après Bellefleur et Villeneuve, 1984)

Année	Érable à sucre	Bouleau jaune	Hêtre à grandes feuilles
1979	28.1 a	224.0 b	33.5 a
1980	42.8 a	115.3 b	46.8 a
1981	34.1 a	34.5 a	23.7 b
1982	16.7 a	19.0 a	35.3 b

Seuil de 95 %

L'augmentation de croissance selon un gradient de lumière est semblable selon les auteurs, mais quelques spécificités distinguent les études. Lorsque la disponibilité de lumière est très faible, le bouleau jaune et l'érable à sucre ont une croissance semblable, légèrement supérieure au hêtre (Kobe *et al.*, 1995). Cependant, le hêtre dépasse l'érable à sucre à partir de 10 % de pleine lumière. L'augmentation de la croissance selon un gradient de lumière suivrait la même pente pour l'érable à sucre et le hêtre selon Beaudet et Messier (1998) (figure 6). Ces études contredisent les résultats de Fowells (1965), qui mentionne que les semis du hêtre ont une moins bonne croissance en pleine lumière que sous un couvert partiel (voir Bellefleur et Larocque, 1983b). D'anciens travaux démontrent que ces deux espèces croissent le mieux entre 20 et 45 % d'intensité lumineuse (Loach, 1967; Logan, 1965; 1973; Logan et Krotkov, 1969).

L'élément qui distingue les semis de bouleau jaune (semi-tolérants) de l'érable à sucre et du hêtre (très tolérants) est son opportunisme à s'adapter à l'augmentation de la disponibilité de la lumière, par la croissance de sa cime en largeur (Beaudet et Messier, 1998). Bien que chaque espèce réagisse à l'augmentation de la lumière par un développement accru en hauteur et en largeur, le bouleau jaune se distingue par un accroissement beaucoup plus important avec l'augmentation de la lumière disponible (Beaudet et Messier, 1998).

Étonnamment, le bouleau jaune n'a pas seulement une croissance supérieure en pleine lumière, mais il est aussi supérieur sous un couvert forestier (Beaudet et Messier, 1998; Bellefleur et Larocque, 1983a; Pascala *et al.*, 1994). La croissance du bouleau jaune est estimée jusqu'à cinq fois supérieure à celle du hêtre et de l'érable sous un couvert (Pascala *et al.*, 1994). Le soutien de la croissance en hauteur sous ombrage serait caractéristique des essences moins tolérantes, qui n'ont pas nécessairement les aptitudes à diminuer temporairement leur croissance, et qui auraient tendance à exploiter la lumière au maximum pour maintenir leur compétitivité, au détriment de leur survie (Walters *et al.*, 1993; Pascala *et al.*, 1994). Il est aussi prouvé que plus une espèce est en mesure de croître rapidement à un jeune âge, moins elle possède les capacités à maintenir cette croissance avec une augmentation de l'âge (Doyon *et al.*, 1998).

Après une mise en lumière, l'augmentation de croissance du bouleau jaune est immédiate alors que celle du hêtre à grandes feuilles et de l'érable à sucre est décalée de un an (Bellefleur et Larocque, 1983a; Bellefleur et Villeneuve, 1984). La prédétermination de la croissance durant l'année de formation des bourgeons, physiologie typique des essences de fin de succession, explique ce phénomène : l'érable à sucre et le hêtre sont des espèces à croissance prédéterminée, tandis que les bouleaux, peupliers et le cerisier de Pennsylvanie ont une croissance indéterminée (Marks, 1975; Bellefleur et Villeneuve, 1984; Bicknell, 1982).

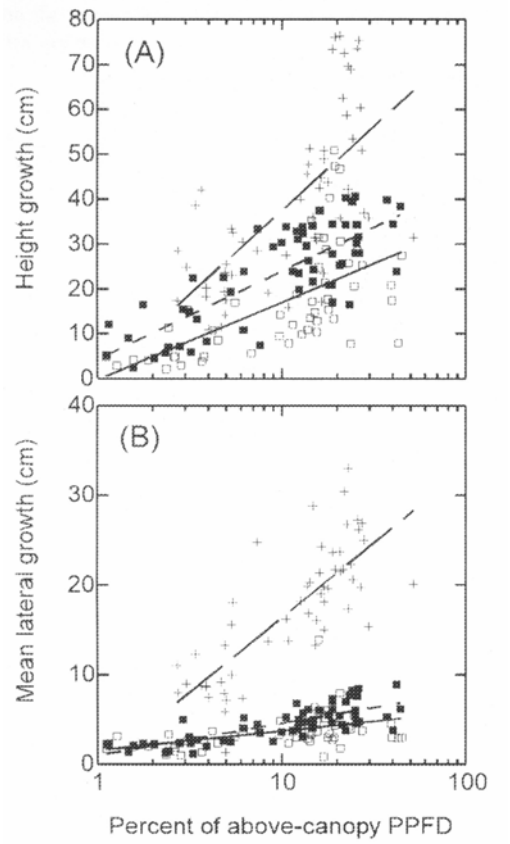

Figure 7 - Croissance en hauteur et en diamètre selon un gradient de luminosité pour le bouleau jaune (croix et longs pointillés), l'érable à sucre (carrés vides et ligne pleine) et le hêtre à grandes feuilles (carrés pleins et courts pointillés) (tiré de Beaudet et Messier, 1998)

Une réponse à des conditions favorables de croissance est immédiate pour les essences intolérantes et semi-tolérantes, alors qu'elle est décalée d'une année pour les essences tolérantes. Il est avantageux pour les espèces à croissance déterminée de pouvoir débourrer et profiter de toutes leurs feuilles tôt dans la saison (Bicknell, 1982). Cette stratégie assure une courte période avec un éclairement maximal, avant l'arrivée des autres espèces. Elle assure également que chaque feuille soit productive le plus longtemps possible (Bicknell, 1982). Ces mécanismes permettent à ces essences de croître dans la même communauté tout en évitant les problèmes de compétition (Bicknell, 1982).

Le hêtre et l'érable accomplissent leur croissance tôt dans la saison, alors que le bouleau jaune, le cerisier de Pennsylvanie et le peuplier faux-tremble poursuivent leur croissance sur une période allongée (Bicknell, 1982; Marks, 1975). La croissance en hauteur du hêtre est terminée à la mi-juin, alors que celle du bouleau jaune s'étend jusqu'à la mi-septembre (Bicknell, 1982). L'érable à sucre est intermédiaire.

Des traitements de dégagement des espèces ligneuses non commerciales et des espèces herbacées ont été réalisés trois ans après coupe rase, dans une station régénérée en hêtre, bouleau jaune et érable à sucre, afin de vérifier l'effet de la compétition sur la croissance de ces espèces (Bellefleur et Larocque, 1983b). Le hêtre à grandes feuilles est l'espèce qui a le plus réagi en diamètre à l'élimination de la compétition. L'érable à sucre et le hêtre à grandes feuilles ont également réagi en hauteur suite à l'élimination de la compétition. Le bouleau jaune est l'espèce qui réagit le moins. D'une année à l'autre, le bouleau jaune s'est affranchi de la compétition des ligneux non commerciaux et des plantes herbacées (Bellefleur et Larocque, 1983b).

4.1.1.3 Survie et mortalité

La capacité d'une tige à survivre et se développer au stade juvénile, en situation de compétition, est une caractéristique critique permettant de comprendre la succession forestière (Kobe *et al.*, 1995).

La survie d'une gaule peut être exprimée par sa croissance récente, qui exprime à la fois le degré de compétition et la capacité à tolérer l'ombre (Kobe *et al.*, 1995). La croissance est une mesure intégrée du bilan du carbone de la plante, lequel détermine ultimement la survie (Givnish, 1988). La survie sous couvert et la croissance en pleine lumière sont inversement corrélées (Kobe *et al.*, 1995). Avec l'augmentation de la capacité à survivre sous des conditions de faible lumière, la croissance en pleine lumière diminue. Inversement, les espèces qui maintiennent leur croissance élevée sous ombrage ont une mortalité plus élevée (Kobe *et al.*, 1995).

La mortalité du hêtre n'est pas du tout corrélée à sa croissance radiale. La relation entre ces deux facteurs est horizontale. Ce résultat s'explique probablement par la relation entre les drageons et les parents qui peuvent allouer des ressources (Kobe *et al.*, 1995)

Peu importe la croissance observée ou le pourcentage de pleine lumière, la survie du hêtre au stade juvénile est largement supérieure à toutes les autres espèces associées (Kobe *et al.*, 1995). Toujours selon ces auteurs, l'érable à sucre et le bouleau jaune montrent une mortalité intermédiaire à moins de 1 % de la pleine lumière (PPFD) parvenant au sol (une probabilité de mortalité de 0,08 et 0,15 respectivement). Pour l'ensemble des espèces associées au hêtre, la probabilité de mortalité est quasi nulle à partir de 10 % de pleine lumière.

Chez de très jeunes semis, les résultats diffèrent. Bellefleur et Larocque (1983a), ont observé une mortalité de l'érable à sucre et du hêtre à grandes feuilles supérieure en forêt à une coupe rase. Le bouleau jaune a montré une mortalité supérieure en coupe rase. Les résultats de cette étude réalisée à la Station forestière de Duchesnay, située plus au nord que l'étude de Kobe *et al.* (1995), ont également montré une mortalité plus élevée du hêtre à grandes feuilles que celle de l'érable à sucre en forêt. Le taux de natalité du hêtre était supérieur en forêt et en coupe rase à celui de l'érable et du bouleau jaune, ce qui expliquerait ces résultats.

La stratégie plus conservatrice du hêtre et de l'érable à sucre permet donc la survie sous ombrage, en minimisant les coûts associés à la physiologie des structures lignifiées et attribuant plus de ressources pour la survie à long terme (Beaudet et Messier, 1998).

4.1.2 Autres ressources

4.1.2.1 Eau

Il a été trouvé que pour l'érable à sucre, le hêtre à grandes feuilles et le bouleau jaune, les effets de la lumière disponible sur la compétitivité de la croissance en hauteur sont significatifs, alors que ceux de l'humidité ne le sont pas (Pascala *et al.*, 1994). Ces résultats peuvent s'interpréter par un climat qui ne limite pas suffisamment la disponibilité en humidité pour créer un étalement entre les espèces, ou encore par un manque de variabilité inter-spécifique susceptible de créer des avantages compétitifs.

4.1.2.2 Nutrition

La disponibilité de l'azote varie significativement selon différents couverts et litières forestières sur le même type de sol (Finzi *et al.*, 1998). La minéralisation de l'azote et la nitrification sont deux fois plus importantes à l'été dans une litière d'érable rouge, d'érable à sucre et de frêne d'Amérique, que pour une litière de hêtre, de pruche et de chêne rouge.

Dans une étude qui comparait la réponse en croissance de différentes essences feuillues à la disponibilité de la lumière et de l'azote, il est apparu que la lumière était le facteur de variabilité le plus important (Finzi et Canham, 2000). Seuls l'érable rouge et l'érable à sucre ont une réaction à la disponibilité de l'azote selon différentes intensités lumineuses. La disponibilité de l'azote n'explique toutefois qu'une très faible proportion de la variation de la croissance de ces espèces. Ces résultats impliquent pour la forêt feuillue tempérée, que la disponibilité de la lumière est le facteur dominant qui limite la croissance des jeunes tiges. Cependant, la compétitivité de certaines essences pionnières non commerciales comme le cerisier de Pennsylvanie peut être corrélée à la richesse du site (Fahey *et al.*, 1998).

La survie du hêtre et des essences associées est peu sensible aux variations climatiques sur un même type de sol (Kobe et al, 1995). Par contre, l'érable à sucre parvient beaucoup plus aisément à survivre sous un couvert dense au stade juvénile, lorsqu'il croît sur un dépôt calcaire (Kobe *et al.*, 1995).

4.2 SUCCESSION

4.2.1 Vieilles forêts et forêts vierges (structure inéquienne)

La présence simultanée d'espèces ayant un rôle écologique semblable et des besoins environnementaux semblables, dans un écosystème climacique, va à l'encontre du principe de compétition exclusive (Forcier, 1975; Woods, 1979). L'association forestière de l'érablière à hêtre s'étend sur une vaste étendue dans le nord est américain. De nombreux auteurs se sont penchés sur les mécanismes de maintien de cet écosystème (Forcier, 1975; Woods, 1979; Cypher et Boucher, 1982; Leak et Smith, 1996; Canham, 1989; Brisson *et al.*, 1994; Kupfer *et al.*, 1996).

Forcier (1975) a développé une hypothèse quant au déroulement de la micro-succession d'une communauté climacique de l'érablière à bouleau jaune, permettant d'expliquer l'occurrence simultanée de deux espèces aux rôles écologiques semblables. Ce schéma prend pour prémisses les caractéristiques suivantes de ces espèces : 1) le bouleau jaune est une espèce opportuniste avec une croissance rapide, 2) l'érable à sucre a une grande mobilité et une tolérance élevée à l'ombre et 3) le hêtre est très tolérant à l'ombre et possède une grande capacité à se reproduire par drageonnement, mais est désavantagé par sa faible dispersion. Les niches de ces trois espèces ne se recouvrent pas entièrement, malgré leur proche association.

Le complexe formé de ces trois espèces forme un couvert climacique dynamique, caractérisé par un remplacement cyclique d'une des essences dominantes au travers d'une micro-succession: le bouleau jaune est généralement la première de ces espèces à atteindre les sites où une perturbation est suffisamment importante pour créer une ouverture avec le sol exposé. Avec une croissance rapide, le bouleau jaune s'installe sur le site et le stabilise, ce qui initie la succession. L'érable à sucre peut s'installer par la suite en sous-couvert, en priorité au hêtre, grâce à une mobilité plus élevée, ou bien par des subtilités interspécifiques qui favorisent l'érable au détriment du hêtre sous un couvert de bouleau jaune. En assumant que l'érable à sucre s'installe progressivement dans le couvert, la dominance du couvert s'accompagne de l'établissement du hêtre en sous-étage. Il semble que l'érable à sucre se développe moins bien que le hêtre sous un couvert d'érables. Finalement, la présence du hêtre dans le couvert serait négativement associée à celle des deux autres espèces. Ce couvert est très fortement associé à un sous-étage composé de drageons de hêtre. En posant l'hypothèse que les drageons peuvent atteindre le couvert et progressivement remplacer les tiges matures, l'association du hêtre dans le couvert et des drageons en sous-étage pourrait représenter la fin de cette succession.

Au sein de l'érablière à bouleau jaune et hêtre, le hêtre est l'espèce au développement le plus stable et le bouleau jaune est la plus opportuniste de ces trois espèces. Le hêtre peut attribuer cette stabilité au taux plus élevé de survie de ses semis, à sa tolérance à l'ombre et à l'agressivité de sa reproduction végétative (Forcier, 1975; Canham, 1989; Kobe *et al.*, 1995; Beaudet *et al.*, 1999).

D'autres auteurs ont introduit des notions de réciprocité entre l'érable à sucre et le hêtre pour expliquer la coexistence de ces deux espèces (Woods, 1979; Cypher et Boucher, 1982). Ces auteurs ont démontré que la croissance et la densité des semis est favorisée par la nature du couvert, de sorte que chaque espèce se développerait mieux sous les arbres adultes d'une autre espèce. Aussi, Bouliane (1962) a démontré expérimentalement que le développement et la survie de semis d'érable à sucre étaient compromis lorsqu'ils étaient placés sur une litière de hêtre.

Les résultats de Brisson *et al.* (1994) et ceux de Beaudet *et al.* (1999) ont démontré que la composition forestière actuelle d'une vieille érablière du sud du Québec n'est pas à l'équilibre (tableau 7). Ces auteurs suggèrent que la notion de climax pour les érablières, telle que définie présentement par la classification écologique de Grantner et du ministère des Ressources naturelles du Québec (OIFQ, 1996), soit un reflet d'un nouvel équilibre avec les perturbations amenées par l'homme. Le hêtre serait une composante beaucoup plus importante des forêts vierges et il ne se limiterait pas à des stations arides de haut de pente. Simard et Bouchard (1996), à partir de l'analyse d'actes notariés sur la vente de bois au début de la colonie, supposent que les ventes de hêtre ont été proportionnellement plus élevées que celles d'érable, ce qui suggère une abondance relative plus élevée pour le hêtre dans le passé.

Les modèles de Brisson *et al.* (1994) montrent que le hêtre à grandes feuilles va fortement accroître son abondance aux dépens de l'érable à sucre dans le futur. Le mouvement vers une dominance du hêtre peut être la combinaison de deux mécanismes simultanés : l'échec de l'érable à sucre à maintenir sa dominance et le succès du hêtre à établir sa régénération (Brisson *et al.*, 1994). Ces résultats s'accordent avec les résultats subséquents de Leak et Smith (1996) pour l'érablière à bouleau jaune des montagnes du nord-est américain.

Tableau 7 - Évolution probable de la composition forestière à la vieille forêt de Muir, au sud de Montréal, calculée à partir de la composition actuelle et de trois modèles de simulation (tiré de Brisson et al., 1994) (modèle 1 : à partir de la densité relative des gaules; modèle 2 : à partir des gaules les plus grosses; modèle 3 : à partir du remplacement dans les trouées)

	Composition actuelle (%)	Simulation modèle 1 (%)	Simulation modèle 2 (%)	Simulation modèle 3 (%)
Érable à sucre	55.2	31.3	28.6	21.5
Hêtre à grandes feuilles	25.0	52.9	50.5	48.7
Pruche du Canada	10.0	13.0	16.4	19.9
Tilleul d'Amérique	9.9	2.7	4.6	10.0

Des analyses de pollen dans des sédiments du nord-est des États-Unis ont permis de déterminer que l'augmentation des perturbations par l'action de l'homme a modifié la succession naturelle des forêts feuillues (Russel *et al.*, 1993). La coupe et l'augmentation de fréquence des feux ont fait en sorte que les bétulacées ont augmenté leur importance, alors que la pruche et le hêtre ont diminué.

Pour expliquer la tendance du hêtre à envahir l'érablière, Brisson *et al.* (1994) ont posé trois hypothèses : 1) la déficience en régénération de l'érable à sucre pourrait être causée par un changement dans les propriétés du sol, conséquence d'une augmentation progressive de la proportion de hêtre dans le peuplement. Une revue de ces auteurs montre que la litière du hêtre a un ratio C :N élevé (Bouliane, 1962), une concentration en nutriments faible (Côté et Fyles, 1994), un pH bas (Bouliane, 1962), ainsi qu'un taux de décomposition relativement faible (Melilo, Aber et Muratore, 1982; Elliott *et al.*, 1999). 2) Le stress causé par une disponibilité de la lumière plus faible sous un couvert de hêtre pourrait être dommageable au développement de l'érable à sucre au détriment du hêtre (Brisson *et al.*, 1994). Canham *et al.* (1994) ont montré que le hêtre à grandes feuilles et la pruche du Canada ont le feuillage qui a la plus forte atténuation de la lumière au sein de plusieurs espèces du nord-est américain. Par ailleurs, la mortalité de l'érable à sucre est plus élevée que celle du hêtre sous des conditions de très faible luminosité (Canham, 1988; Pascala *et al.*, 1994; Kobe *et al.*, 1995). 3) Brisson *et al.* (1994) ont remarqué que les drageons de hêtre étaient nombreux et que cette aptitude à se reproduire végétativement pourrait favoriser sa survie en situation très ombragée. Les drageons ont de nombreux avantages sur les semis, dont une allocation plus faible des ressources pour le développement d'un système racinaire et le partage des ressources avec un arbre parent profitant de conditions ensoleillées (Beaudet *et al.*, 1999). Cette hypothèse est supportée par les observations de Kobe *et al.* (1995) sur la survie de huit différentes espèces sous couvert.

Les travaux de Beaudet *et al.* (1999) se voulaient être une poursuite des travaux de Brisson *et al.* (1994), pour vérifier ces hypothèses. En comparant une vieille érablière ayant une forte dominance en hêtre à une érablière aménagée, ils ont infirmé et confirmé certaines de ces hypothèses. D'abord, il se trouve que les propriétés du sol sont semblables dans l'ensemble d'une forêt à l'autre, mais la capacité d'échange cationique et la teneur en eau sont meilleures dans la vieille érablière. La mortalité des semis d'érable à sucre est plus élevée dans la vieille érablière. Aussi, la luminosité y est plus faible, ce qui appuie les observations de Canham *et al.*, (1994). La présence de gaules d'érable à sucre était supérieure dans la forêt aménagée. Ces résultats impliquent que le nombre de microsites ayant une quantité de lumière suffisante pour soutenir l'érable est plus faible dans la vieille érablière. Pour cette dernière, la régénération de hêtre était située sur des sites plus ombragés que celle de l'érable à sucre, tout en ayant une croissance en hauteur supérieure. La mortalité était aussi plus faible chez le hêtre que chez l'érable à sucre, confirmant les résultats de Kobe *et al.*, (1995).

Kobe *et al.* (1995) suggèrent d'ailleurs que la plus faible mortalité des semis de hêtre est expliquée par la forte proportion de drageons au sein de la régénération. Ces résultats sont confirmés par Beaudet *et al.* (1999) qui ont observé une mortalité plus élevée chez les semis que chez les drageons.

Bien que Poulson et Platt (1996) aient trouvé que les drageons n'étaient pas suffisamment importants pour assurer une régénération adéquate du hêtre dans l'ouest de son aire de distribution et assurer une dominance des communautés érable - hêtre, les drageons de plus de 10 cm de DHP étaient suffisamment fréquents sur le site d'étude de Beaudet *et al.* (1999) pour déduire qu'ils peuvent dominer éventuellement le couvert. L'importance des drageons augmente vers le nord de la distribution du hêtre (Held, 1983).

Les résultats de Beaudet *et al.* (1999) confirment ceux de Leak et Smith (1996), qui proviennent d'observations de soixante ans sur des forêts perturbées et non perturbées. L'aménagement forestier par coupe partielle a résulté en une légère diminution de la présence du hêtre (4 %), tout en augmentant la proportion d'érable à sucre (1,5 %). Dans des secteurs non perturbés, ces auteurs ont remarqué aussi une augmentation progressive de la présence du hêtre et de la pruche du Canada.

Ces résultats démontrent une meilleure capacité du hêtre à se régénérer dans des conditions de faible luminosité. Les auteurs concluent sur la nécessité d'étudier des perturbations majeures comme les tempêtes de verglas pour soutenir la dominance de l'érable à sucre dans les communautés forestières du sud du Québec (Beaudet *et al.*, 1999)

4.2.2 Régime de perturbations naturelles

Le vent est la principale perturbation dans la forêt feuillue tempérée, causant de petites trouées (Runkle, 1981, 1982) ou de larges chablis (Bormann et Likens, 1979; Dunn *et al.*, 1983; Foster, 1988). L'intervalle de récurrence des feux et des chablis majeurs est estimé à 800 et 1150 ans respectivement, pour le nord est du Maine, USA (Lorimer, 1977). Cet intervalle est largement supérieur aux besoins de la succession pour atteindre le stade climacique.

Les tempêtes de verglas peuvent aussi être la cause de perturbations majeures dans les forêts feuillues tempérées. Les premiers résultats sur le suivi des effets de la tempête de verglas de 1998, ayant affecté en grande partie le sud québécois, ont déterminé que les tiges dans les classes intermédiaires et dominées ont subi moins de dommages que les tiges de classes dominantes et codominantes (Majcen *et al.*, 1999). Cet événement extraordinaire devrait amener la forêt vers une structure très irrégulière, comportant une cohorte équienne d'essences opportunistes, au travers des vestiges d'une forêt inéquienne très affaiblie.

Le hêtre accuse des pertes plus importantes de branches suite à une tempête de verglas que l'érable à sucre (Melançon et Lechowicz, 1987; Majcen *et al.*, 1999). Ce fait peut induire une dynamique permettant la présence simultanée de ces deux espèces aux caractéristiques semblables dans les forêts nordiques qui subissent fréquemment du verglas (récurrence de 20 à 100 ans) (Melançon et Lechowicz, 1987).

Cependant, le mode dominant de régénération dans ce type de forêt est la dynamique des trouées causées par la dégradation isolée du couvert (Fox, 1936; Runkle, 1982; Zimmerman, 1984). Une étude sur la création des trouées (Krasny et Whitmore, 1992) a permis de déterminer que 71,7 % des trouées étaient des trouées « graduelles », c'est-à-dire causées par : 1) des arbres avec plus de 50 % de mortalité des branches, ou 2) des arbres morts sur pied. Les trouées causées par la chute d'un arbre, appelées trouées « soudaines », constituent 9,7 % des trouées. Le hêtre à grandes feuilles, affaibli par la maladie corticale, est la première cause de création des trouées, représentant 52,4 % des trouées.

Ces trouées sont recouvertes soit par l'extension de la cime des arbres en bordure, ou bien par le développement de nouveaux individus à l'intérieur de la trouée. La régénération préétablie d'essences tolérantes à l'ombre et les recrues composées d'essences plus opportunistes se compétitionnent pour la lumière. Runkle (1989) a déterminé que la régénération préétablie a un avantage compétitif pour coloniser les trouées. McClure *et al.* (2000) confirment ces résultats pour l'érable à sucre et le hêtre à grandes feuilles (plus de 66 %), mais indiquent que la majorité des tiges de bouleau jaune s'établissent après la formation de la trouée (79 %). La régénération s'installe à l'intérieur d'une période de 4 ans (McClure *et al.*, 2000).

Après la formation de la trouée, l'érable à sucre croît plus rapidement que le hêtre à grandes feuilles (figure 8) (McClure *et al.*, 2000). Ces résultats confirment ceux de Canham (1988) et de Poulson et Platt (1996). La forte dominance apicale de l'érable permet une croissance rapide en hauteur dans le gradient vertical de lumière des trouées, alors que les longues branches latérales du hêtre permettent d'avoir un avantage sous le couvert, profitant du gradient de lumière horizontale des trouées (Poulson et Platt, 1996). La meilleure performance du hêtre sous couvert et celle de l'érable dans les trouées permet de prédire une augmentation de la présence de l'érable dans le couvert si le taux de chute des arbres augmente (Poulson et Platt, 1996). Ces résultats suggèrent que pour une vieille forêt dégradée, où la chute d'arbres est plus fréquente, l'érable parviendrait à établir de nouveau sa dominance dans le couvert, ou tout de moins à maintenir sa présence. Ce mécanisme pourrait expliquer la coexistence de ces deux espèces au stade climacique. Cependant, il n'y a pas dans la littérature de cas semblables documentés.

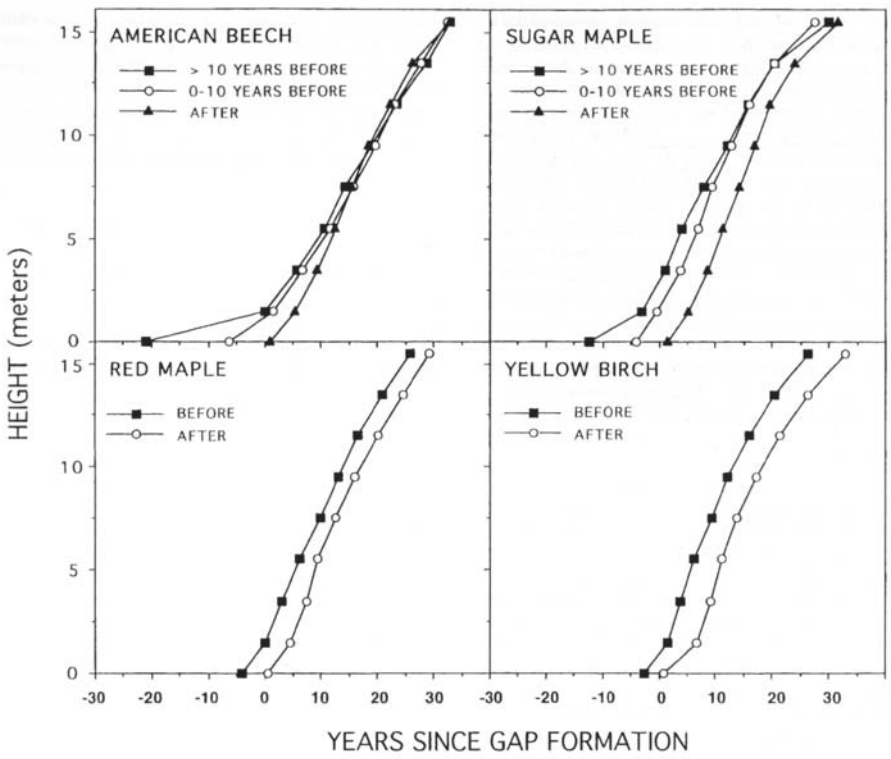

Figure 8 - Hauteur moyenne des tiges en fonction de l'intervalle de temps entre l'établissement des semis et la formation d'une trouée pour le hêtre à grandes feuilles, l'érable à sucre, l'érable rouge et le bouleau jaune, dans l'état du New Hampshire, É.-U. (tiré de McClure et al., 2000)

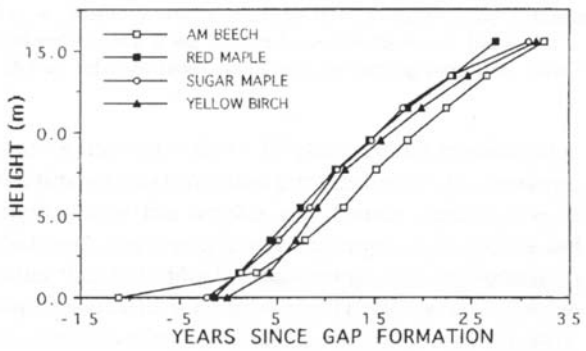

Figure 9 - Hauteur moyenne des tiges en fonction de l'âge depuis la formation de la trouée pour le hêtre à grandes feuilles, l'érable à sucre, l'érable rouge et le bouleau jaune, dans l'état du New Hampshire, É.-U. (tiré de McClure et al., 2000)

Lors d'un suivi à long terme (45 ans) de la succession au sein d'une trouée, la hauteur du bouleau jaune a toujours été supérieure à celle du hêtre, mais n'a pas dépassé les tiges d'érable à sucre préétablies (figure 8) (McClure *et al.*, 2000). En contraste, Hill (1987) a trouvé des tiges de bouleau jaune de hauteur supérieure à l'érable à sucre. Il semble que le patron de succession à l'intérieur des trouées soit très différent d'un site à l'autre, mais qu'il tend à s'uniformiser avec le temps (Kupfer *et al.*, 1996). Les dimensions, les conditions environnementales et les semenciers situés à proximité dans la bordure de la trouée expliquent cette divergence (Kupfer *et al.*, 1996).

L'étude dendrochronologique de la succession à l'intérieur de la trouée a permis de déterminer que le bouleau jaune a une croissance très rapide pour les 15 premières années, mais qu'elle ralentit quelque peu après 12 ans (McClure *et al.*, 2000). Ce ralentissement de croissance pourrait s'expliquer par l'augmentation graduelle de la compétition avec les autres tiges de la trouée ainsi que par l'extension des arbres de bordure. Les tiges préétablies de hêtre et d'érable à sucre ont un avantage compétitif lors de l'établissement de la trouée, mais les tiges établies après ont une croissance plus rapide, ce qui couvre l'écart à plus long terme (McClure *et al.*, 2000).

La maladie corticale du hêtre est un nouvel agent perturbateur susceptible de modifier la succession naturelle des forêts feuillues tempérées. L'observation du complexe insecte-champignon fut rapportée pour la première fois en Amérique du Nord en Nouvelle-Écosse en 1920 et la maladie fit son apparition au Québec en 1965 dans l'est de la province (Lavallée, 1985). La maladie est causée par le *Nectria coccinea var. faginata* Lohm. Wats. et Ayers, un champignon qui cause la mortalité de l'écorce. L'entrée du pathogène est facilitée par l'action de la cochenille du hêtre (*Cryptoccus fagisuga* Lind.) qui précède l'infection (Lavallée, 1985). Une infestation sévère entraîne la formation de plaques de mortalité sur l'écorce; une cime jaunie prématurément et un feuillage clairsemé sont des symptômes de la maladie (Lavallée, 1985). Des attaques plus limitées peuvent entraîner la mortalité locale de l'écorce et un dépérissement léger de la cime (Lavallée, 1985). Des observations d'arbres indemnes au centre d'infection et des travaux de recherche indiquent que certains individus seraient résistants naturellement à la maladie (Houston, 1982 dans Ostrofsky 1986; Lavallée, 1985).

Des observations dans le nord-est américain indiquent que dans certains peuplements, de 70 à 90 % des individus étaient affectés par le pathogène (Bjorkbom, 1959). En certains endroits, la mortalité peut dépasser 20 % des arbres en moins de 14 ans d'infestation (Lavallée, 1985). En dépit de la virulence de ce pathogène, pour les 60 dernières années (1931-1992), Leak et Smith (1996) n'ont pas observé de diminution de la présence du hêtre dans le couvert et la régénération d'une hêtraie non aménagée. À long terme, il ne semble pas que la maladie corticale du hêtre ait eu un quelconque impact sur la composition des forêts nord-américaines (Leak et Smith, 1996; Fain *et al.*, 1994; Twery et Patterson, 1984).

4.2.3 Succession secondaire (structure équienne)

La succession après feu, dans les érablières à bouleau jaune, serait un hybride entre le modèle dynamique de la composition floristique originale et le modèle classique de succession (Archambault *et al.*, 1997).

Le modèle dynamique de la composition floristique initiale (Egler 1954; Finegan, 1984) implique que toutes les espèces s'établissent rapidement après une perturbation et que les différences de structure et de composition des écosystèmes sont attribuables aux différences de croissance, de taille et de longévité entre les espèces (Archambault *et al.*, 1997). Le modèle classique de succession (Spurr et Barnes, 1980) suggère plutôt un recrutement graduel de chacune de ces dernières.

La succession forestière après feu diffère de celle après coupe par l'absence de régénération préétablie. Cependant, la succession dans une érablière à bouleau jaune a permis d'établir que toutes les espèces commerciales, y compris les espèces tolérantes, ont colonisé le site à l'intérieur d'un période de 10 ans (Archambault *et al.*, 1997). Ces auteurs ont trouvé que 64 ans après feu dans une érablière à bouleau jaune du domaine de la sapinière à bouleau jaune, le peuplement de succession comprenait en ordre décroissant de surface terrière les essences suivantes : bouleau à papier, érable rouge, érable à sucre, bouleau jaune et peuplier faux-tremble.

La régénération après un chablis important a été examinée par Peterson et Pickett (1991; 1995). La chute d'un arbre entraîne une perturbation du milieu, qui résulte par le soulèvement de roches, le mélange des horizons de sol, la création d'une micro-topographie et l'exposition des semences enfouies (Peterson et Pickett, 1991; Ruel *et al.*, 1988). Le hêtre fut la principale essence à drageonner dans un peuplement feuillu tempéré renversé par le vent. Une mortalité élevée des drageons a été observée et les auteurs suggèrent qu'elle s'explique par une part trop importante des ressources allouée à la respiration d'un système racinaire disproportionné, par rapport à l'appareil photosynthétique des drageons.

La régénération du hêtre était essentiellement assurée par des tiges établies avant la perturbation, alors que celle du bouleau jaune s'est installée immédiatement après la catastrophe (Peterson et Pickett, 1995). Ce patron de régénération a fait en sorte que le hêtre était l'espèce dominante lors des trois premières années, mais que le bouleau jaune l'a surpassé à partir de la cinquième année. Le bouleau jaune s'est établi en très grande densité, il a été supérieur en nombre pour l'ensemble des années, mais sa mortalité était plus élevée que celle du hêtre. Notons que 66 % des tiges de hêtre étaient des drageons, âgés en moyenne de 4,5 ans lors de la perturbation, et que 82 % de la régénération après 6 ans était déjà établie au moment de la perturbation.

5 SYLVICULTURE

5.1 RÉGÉNÉRATION APRÈS COUPE TOTALE

5.1.1 Développement initial

La coupe totale permet dans certains cas de bien régénérer les peuplements feuillus si une régénération préétablie abondante est présente (Walters, 1989; Wang et Nyland, 1993). La composition des espèces reflète généralement celle du peuplement précédent, avec la présence de quelques feuillus intolérants (Walters, 1989). Dans une érablière à bouleau jaune, 18 ans après la coupe totale des arbres et des gaules, le bouleau jaune était l'espèce dominante, suivie du hêtre et de l'érable en proportion variable selon les sites (Thurston *et al.*, 1992). Cependant, la proportion

de bouleau jaune peut varier d'un site à l'autre, comme le montrent les résultats de Nyland *et al.* (2000).

Le retour du hêtre après coupe à blanc est fortement influencé par la régénération préétablie. Marquis *et al.*, (1975) ont déterminé que lorsque la régénération du hêtre et de l'érable à épis sous couvert dépasse huit tiges dans plus de 30 % de parcelles de 1,83 m de rayon (10.5 m²), ces espèces dominent après la coupe. Par opposition, certaines études ont montré que des coupes sévères et totales résultent en une diminution de la présence du hêtre (USDA, 1965). Conséquence de la faible dispersion du hêtre, des coupes totales répétées sur un même site à un âge de révolution court peut pratiquement éliminer le hêtre (Tubbs et Houston, 2001).

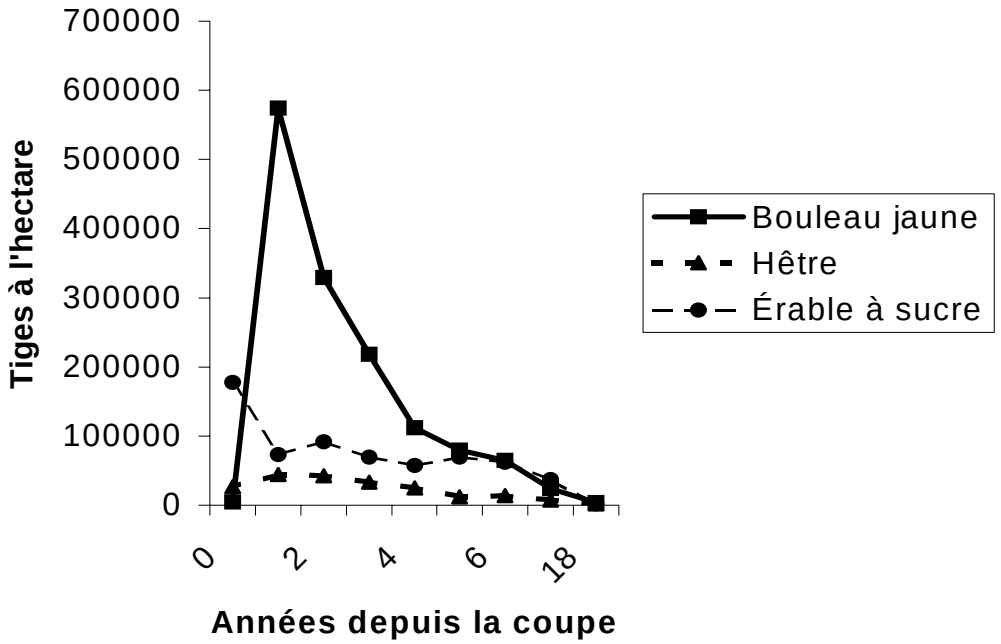

Figure 10 - Évolution du nombre de tiges à l'hectare après une coupe totale réalisée en 1970-1971, dans une érablière à bouleau jaune de Hubbard Brook, New York, É-U. (d'après Thurston et al., 1992)

La mortalité des semis établis après coupe à blanc est supérieure chez le bouleau jaune (elle diminue de moitié après 3,5 ans), par rapport à l'érable à sucre et le hêtre (qui diminuent respectivement de moitié après 4,5 et 5,5 ans) (figure 8) (Thurston *et al.*, 1992). La plus faible mortalité des essences tolérantes fait en sorte qu'après 18 ans, leur présence est corrélée à la composition des essences deux ans après la coupe.

Les opérations de récolte ont souvent pour résultat une scarification du sol, une hausse de la température et des niveaux de nitrate (Bormann et Likens, 1979; Bellefleur et Pétillon, 1983). Ces conditions sont favorables au développement d'espèces comme le bouleau jaune, le cerisier de Pennsylvanie et le framboisier, alors que les espèces de fin de succession comme l'érable à sucre

et le hêtre à grandes feuilles sont moins sensibles à ces caractéristiques environnementales (Thurston *et al.*, 1992). La domination rapide des espèces ligneuses non commerciales et des herbacées assure une fixation rapide des éléments après la perturbation du site (Mou *et al.*, 1993). L'augmentation de la disponibilité des nitrates après la coupe provoque la germination des semences enfouies du cerisier de Pennsylvanie et du framboisier (Smith *et al.*, 1968). L'intensité de la perturbation du sol influence la croissance et la composition du terrain. Sur des sites très perturbés (scalpage,), la croissance et l'accumulation de la biomasse est plus faible que sur un sol scarifié, où la densité et la croissance sont beaucoup plus intenses (Mou *et al.*, 1993).

Ces effets de microsites se reflètent dans la densité du bouleau jaune et du cerisier encore mieux après 18 ans que dans la seconde année après la coupe (Thurston *et al.*, 1992). La survie du bouleau jaune est restreinte aux sites scarifiés. En succession secondaire, la densité des semis et des rejets de l'érable à sucre et du hêtre de la 2ème année était le facteur le plus important qui influençait la densité de ces espèces 18 ans après la coupe.

Les travaux sur la régénération des feuillus tempérés ont indiqué les particularités suivantes concernant la végétation de compétition : le cerisier de Pennsylvanie et les autres essences pionnières au feuillage clair n'empêchent pas le développement des essences tolérantes, bien que leur croissance puisse être ralentie (Longwood, 1951; Messier et Bellefleur, 1988). Le stade pionnier transmet significativement plus d'énergie dans toutes les bandes du spectre lumineux que le stade climacique (Messier et Bellefleur, 1988). Cependant, des peuplements denses de cerisier de Pennsylvanie diminuent considérablement le nombre et la dimension des bouleaux jaune et blanc (Safford et Filip, 1974). Le dégagement de la compétition au stage du semis et de gaules augmente la croissance et la proportion de bouleaux libres de croître (Marquis 1965; 1969; Bellefleur et Pétillon, 1983).

Les semis de hêtre et d'érable à sucre après la coupe proviennent essentiellement de semences des arbres abattus plutôt que des arbres de bordure (Thurston *et al.*, 1992). La régénération de ces essences provient majoritairement des semis préétablis, des rejets et des drageons (Walters, 1989; Wang et Nyland, 1993; Thurston *et al.*, 1992; Grisez et Peace, 1973), mais elle ne démontre pas d'avantage compétitif sur la régénération nouvellement établie et n'empêche pas les feuillus intolérants de s'établir (Wang et Nyland, 1993; Thurston et al., 1992). Elle demeure une composante importante de la strate de retour, mais en proportion variable selon les sites.

L'impact du broutage par le chevreuil sur le succès d'un système de régénération équienne est très important (Horsley et Marquis, 1982). L'estimation de l'impact du chevreuil sur le succès de la régénération suggère que le broutage serait responsable de plus de 85 % des échecs de régénération dans certaines régions (Marquis, 1981). Ce phénomène a d'autant plus d'impact sur la régénération désirable que le broutage affecte moins le hêtre que les autres espèces (Kelty et Nyland, 1981).

Les tiges résiduelles d'érable à sucre et de hêtre à grandes feuilles survivent et croissent bien après le changement brutal des conditions environnementales suite à la coupe totale (Marquis, 1981). Ces tiges n'interfèrent pas avec la régénération des essences intolérantes et intermédiaires, mais elles peuvent affecter leur développement par la suite lorsqu'elles ont pris de l'expansion (Marquis, 1981).

5.1.2 Développement à long terme

La hiérarchie entre les espèces s'établit rapidement après la coupe totale (tableau 8). Les résultats de Bicknell (1982) démontrent qu'après 6 ans, sur un parterre de coupe totale par bandes, l'espèce ayant eu la plus grande croissance en hauteur était le cerisier de Pennsylvanie, suivie du peuplier faux-tremble et du bouleau jaune. La hauteur du bouleau jaune était largement supérieure à celle du hêtre à grandes feuilles. Chez ce dernier, les semis établis avant la coupe avaient une hauteur supérieure aux drageons initiés par la coupe, mais toujours inférieure au bouleau jaune. L'érable à sucre était inférieur à ces deux essences. Après 6 ans, les tiges qui étaient au départ les plus grandes, sont dominées par des essences qui n'étaient pas sur le site au moment de la coupe (Bicknell, 1982).

Tableau 8 - Croissance moyenne (cm) des tiges après une coupe totale réalisée en 1970-1971, dans une érablière à bouleau jaune de Hubbard Brook, New York, É-U. (d'après Bicknell, 1982). Les données incluent la hauteur avant la coupe et la hauteur cumulative pour les six années suivant la coupe.

	Année						
	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976
Érable à sucre	0	35	84	130	182	221	272
Érable de Pennsylvanie	0	43	109	184	238	283	338
Érable à épis	0	22	69	115	153	187	229
Bouleau jaune	0	24	74	146	207	269	335
Hêtre à grandes feuilles	0	28	59	89	124	155	188
- drageons	0	25	57	85	125	169	208
Peuplier faux-tremble	0	18	88	166	237	311	370
Cerisier de Pennsylvanie	0	52	151	289	419	516	613

Pour l'érable à sucre et le hêtre, la hiérarchisation des tiges se réalise à partir de l'âge de 20 ans, où certaines tiges commencent à être dominées (Zarnovican et Trencia, 1987). La distinction entre les classes supérieures s'accentue dans les années suivantes, pour se réaliser une dizaine d'années plus tard (Zarnovican et Trencia, 1987). En dépit de certains écarts de croissance observés au stade du semis et du gaulis, des études d'arbre à 30 ans n'ont pas démontré la dominance de l'une des deux espèces (Zarnovican et Trencia, 1988). Les individus dominés, avec un potentiel de croissance réduit, sacrifieraient leur croissance en diamètre au profit d'une place au soleil; les individus des classes inférieures acquerraient une forme plus élancée et donc, des rapports hauteur/diamètre supérieurs à ceux de leurs dominants (Zarnovican et Trencia, 1988).

5.2 RÉGÉNÉRATION APRÈS COUPE PARTIELLE

5.2.1 Coupe par bandes

Les résultats des essais de coupes par bandes réalisés dans l'érablière à bouleau jaune sont très diversifiés. Un suivi après 20 ans, dans une coupe par bande d'environ 25 mètres (80 pieds) de largeur, la régénération est essentiellement faite d'essences pionnières et intermédiaires comme les bouleaux (Smith et Ashton, 1993). La régénération en essences climaciques y fut très faible, même pour le hêtre qui a la capacité de drageonner agressivement après perturbation du sol. Le

bouleau jaune était dominant en bordure de la bande. La régénération de hêtre, essentiellement issue de drageons, était dominée en hauteur par les autres essences. Les résultats peuvent s'apparenter beaucoup à ceux de la coupe totale et il vont également varier en fonction de la qualité de la régénération préétablie et de la perturbation du sol.

Pour le Québec, de bons et de mauvais résultats ont été constatés. La compétition exercée par les espèces pionnières est souvent semblable à celle de la coupe totale, très vigoureuse, encouragée par une forte mise en lumière. Boivin (1975) a remarqué une abondante compétition par le framboisier, le cerisier de Pennsylvanie et l'érable à épis. Les bandes de 20 mètres renfermaient moins de cerisier de Pennsylvanie, mais l'érable à épis tout autant, sinon plus.

5.2.2 Coupe progressive par pieds d'arbre

La coupe progressive par pieds d'arbre, dite «régulière», peut être une méthode très efficace pour régénérer de façon équienne des peuplements de feuillus tolérants. La coupe d'ensemencement possède une très grande plasticité, que l'on peut moduler avec des traitements de préparation de terrain comme le débroussaillage et la scarification. Une coupe d'ensemencement réalisée avec succès permet le développement d'une massive cohorte de semis, d'où il sera plus facile de sélectionner de bonnes tiges d'avenir et de lutter contre les imprévus. Une comparaison entre la régénération par coupe à blanc et par coupe progressive (avec élimination de la végétation préétablie) a démontré que les semis se sont établis à des densités beaucoup plus élevées dans les sites ayant eu une coupe d'ensemencement (figure 11) (Nyland *et al.*, 2000).

Sans aucun doute, la coupe progressive procure un avantage indéniable pour le développement des jeunes peuplements, et plus spécifiquement pour les essences semi-tolérantes. Les termes « shelterwood » et « nurse trees » impliquent par définition une notion d'éducation. Le couvert protecteur permet de lutter efficacement contre les essences intolérantes en procurant un avantage compétitif lors de la coupe finale.

La coupe progressive peut aussi être une solution envisageable aux problèmes des bandes résiduelles à régénérer, ainsi que pour les peuplements de feuillus tolérants dégradés, qui ne correspondent pas aux exigences du jardinage traditionnel. Ruel et Pineault (1994) énoncent une série d'avantages et d'inconvénients à la coupe progressive, dont les suivants :

1. Il s'agit d'une méthode souple, qui s'applique à presque toutes les essences et les conditions;
2. Le peuplement résultant est de structure équienne;
3. Le moment de la récolte du futur peuplement est avancé du fait du chevauchement d'une révolution sur l'autre;
4. Elle diminue les impacts visuels d'une coupe totale et est plus acceptée du public;
5. La période de régénération est plus longue que la coupe totale;
6. Les opérations de récolte finale peuvent être rendues difficiles par la présence des jeunes tiges;
7. Il y a un risque de dépérissement des arbres semenciers.

5.2.2.1 Résultats

Ostrofsky et McCormack (1986) envisagent la coupe progressive par pieds d'arbres comme un moyen efficace pour régir la régénération de hêtre à grandes feuilles, dans un contexte de forêt dégradée par la maladie corticale du hêtre. Selon ces auteurs, limiter la régénération du hêtre par drageonnement et favoriser la reproduction végétative des parents naturellement résistants à la maladie corticale, devrait faire partie d'un système sylvicole qui veut améliorer la qualité des forêts feuillues.

Une étude de Kelty et Nyland (1981) documente les effets de la coupe progressive à 6 et 10 ans après la coupe d'ensemencement, dans une érablière à bouleau jaune et hêtre. Un traitement aux herbicides permet de réduire la régénération préétablie de hêtre et d'érable de Pennsylvanie, alors qu'il stimule la régénération en essences désirables et n'a pas d'impact sur la diversité des plantes ligneuses et herbacées (Horsley et Bjorkbom, 1983; Horsley, 1994). Le bouleau jaune domine en hauteur lorsque le hêtre a été préalablement éliminé.

Tableau 9 - Régénération après une coupe progressive par pieds d'arbres (millier de tiges/ha) avec un prétraitement à l'herbicide de la régénération préétablie de hêtre, dans une érablière à bouleau jaune de l'état de New York, É.-U. (tiré de Kelty et Nyland, 1981).

Années depuis la coupe	Classe de hauteur (cm)	Érable à sucre	Bouleau jaune	Hêtre à grandes feuilles	Frêne d'Amér-ique	Autres espèces	Total
2	0-60	100,8	2,5	2,5	4,3	2,8	112,8
	60-250	4,5	0,0	0,0	1,0	0,3	5,8
	> 250	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	Total	105,3	2,5	2,5	5,3	3,0	118,5
6	0-60	83,0	16,0	1,3	3,3	1,3	104,8
	60-250	2,3	9,8	2,8	4,0	1,0	19,8
	> 250	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
	Total	85,3	25,8	4,0	7,3	2,3	124,5
10	0-60	23,8	1,5	1,3	0,3	1,0	27,8
	60-250	66,0	8,8	3,5	0,8	1,5	80,5
	> 250	4,5	4,0	1,8	0,3	1,5	12,0
	Total	94,3	14,3	6,5	1,3	4,0	120,3

Il est recommandé de conserver le couvert protecteur jusqu'à ce que la régénération de 1 mètre de hauteur atteigne plus de 12 000 tiges par hectare (Kelty et Nyland, 1981). Selon les observations de Kelty et Nyland (1981), la régénération ne souffre pas du couvert résiduel d'une densité de 60 %, même après 10 ans. Les opérations forestières sont probablement plus stressantes pour une haute régénération que ne l'est le couvert résiduel.

Parmi les herbicides disponibles, le glyphosate et le 2,4,5-T ont été rapportés efficaces pour éliminer le hêtre et l'érable de Pennsylvanie avec succès (Horsley et Bjorkbom, 1983; Ostrofsky et McCormack, 1986; Horsley, 1994). La meilleure période de traitement contre le hêtre est de août à octobre (Horsley et Bjorkbom, 1983).

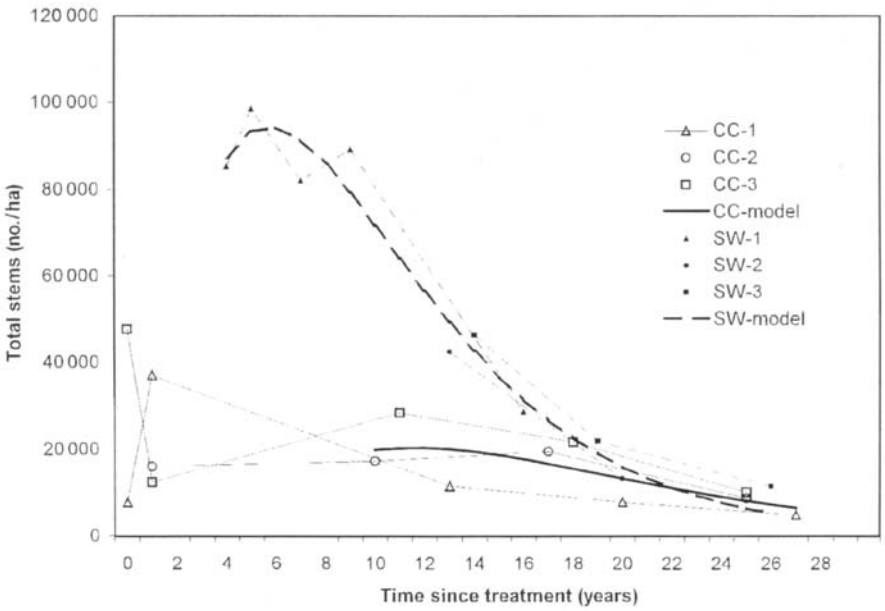

Figure 11 - Évolution du nombre total de tiges (>30 cm de hauteur) dans le temps, après des coupes totales et d'ensemencement, dans une érablière à bouleau jaune de l'état de New York, É.-U. (tiré de Nyland et al., 2000)

Tableau 10 - Nombre de tiges et distribution de la régénération après une coupe d'ensemencement et l'élimination des gaules sous couvert (tiré de Lessard et al., 1999).

	Scarifié		Non scarifié	
	Ti/ha	Distribution (%)	Ti/ha	Distribution (%)
Hêtre à grandes feuilles	219 722	96	116 429	96
Érable à sucre	71 180	92	73 930	93
Érable rouge	12 083	44	204 107	95
Érable de Pennsylvanie	32 222	83	18 333	76
Bouleau jaune	19 375	68	13 274	39
Chêne rouge	3 260	46	3 055	47
Cerisier tardif	1 460	13	715	10

La coupe progressive avec scarifiage et débroussaillage sous couvert, a été expérimenté au Québec par Lessard *et al.*, (1999), dans une érablière à chêne rouge, qui comportait une bonne proportion de hêtre à grandes feuilles. Les résultats démontrent une augmentation du nombre et de la distribution du bouleau jaune, avec pour prix à payer l'augmentation de près du double du nombre de drageons de hêtre (tableau 10). D'après ces résultats, il est certain qu'il faut prévoir une cohorte importante de hêtre pour accompagner les essences désirées et que le scarifiage doit être réalisé avec des précautions pour ne pas trop endommager les racines de hêtre. Les résultats ne permettent cependant pas d'isoler l'effet seul de la coupe, comparativement à celui de l'élimination des gaules.

5.2.2.2 Évolution de la régénération

Le développement à long terme de la régénération après une coupe progressive d'ensemencement ayant subi préalablement un traitement de répression chimique du hêtre, atteint un maximum de tiges vers 5 ans, pour décroître considérablement par la suite, en réponse à la fermeture du couvert (Ray *et al.*, 1999). Le délai de régénération par rapport à la coupe totale est attribuable à l'absence de régénération préétablie. Vers 19 ans, le nombre de gaules atteint son maximum et celui-ci décline de façon importante vers 26 ans (Ray *et al.*, 1999). La mortalité est reliée à la fermeture du couvert et le début d'une hiérarchisation (Ray *et al.*, 1999; Nyland *et al.*, 2000). Éventuellement, les différences entre les sites s'estompent et le nombre de gaules converge vers un niveau commun (Nyland *et al.*, 2000).

Un couvert résiduel de 35 et 60 % n'a pas limité la croissance en hauteur et la distribution de la régénération après plus de 15 ans (Ray *et al.*, 1999). Les essences moins tolérantes ont maintenu leur présence dans la cohorte de régénération. L'ombre des arbres semenciers résiduels n'a donc pas affecté la nouvelle cohorte.

5.2.2.3 Ouverture du couvert

Marquis (1979) a déterminé que la régénération dans un système de coupe progressive est maximale à une intensité de coupe de 30 % de la surface terrière. La croissance en hauteur de la majorité des semis était meilleure en coupe totale. Il a conclu que la coupe de régénération en 2 étapes était la meilleure façon de régénérer les forêts feuillues nordiques. Il semblerait qu'il y ait un seuil critique à l'ouverture du couvert, où une augmentation de l'ouverture n'engendre pas de différence significative dans les conditions de germination. Un prélèvement moyen de 41 % de la surface terrière a permis à Lessard *et al.* (1999) d'obtenir une ouverture du couvert d'approximativement 30 % (plus ou moins 8,9 %).

Les tableaux 11 et 12 présentent plusieurs intensités de prélèvement expérimentées par Ray *et al.* (1999). Il est cependant difficile d'établir une corrélation entre l'intensité de prélèvement et les résultats obtenus. Après 16 et 14 ans, pour les peuplements I et II, la surface terrière des tiges résiduelles était de 8 et 15 m²/ha respectivement.

La régénération en hêtre augmente avec la surface terrière résiduelle et l'inverse se produit pour le bouleau jaune (Richard et Farnsworth, 1971; Robitaille et Boivin, 1987). À plus de 80 % de surface terrière résiduelle, le hêtre domine la régénération (Richards et Farnsworth, 1971). Après une période de 10 à 12 ans, le nombre de gaules de hêtre varie peu entre les diverses intensités de coupe, alors que celui de bouleau jaune est largement supérieur sur les sites où la coupe est sévère (plus de 70% de la surface terrière récoltée) (Richards et Farnsworth, 1971; Robitaille et Boivin, 1987). L'érable à sucre, tout comme le hêtre, augmente avec la surface terrière résiduelle (Robitaille et Boivin, 1987).

Tableau 11 - Intensité de prélèvement exprimé par la densité du couvert résiduel et la densité des tiges (d'après Ray et al., 1999).

Peuplement	Couvert résiduel (%)	Densité des tiges (ti/ha) (espacement – m)	
		12 – 25 cm	> 25 cm
I	35	69 (12)	25 (20)
II	58	190 (7)	54 (13)
III	64	-	-

Tableau 12 - Surface terrière (m²/ha) des gaules sur trois sites, à des âges différents, dans une érablière à bouleau jaune de l'état de New York, É.-U. (d'après Ray et al., 1999).

Espèce	Peupl. I - 16 ans	Peupl II - 13 ans	Peupl. II - 20 ans	Peupl. III - 19 ans	Peupl. III - 26 ans
Hêtre à grandes feuilles	0.07	1.44	1.74	1.87	4.65
Érable à sucre	0.09	1.47	2.87	2.74	4.31
Frêne d'Amérique	0.06	0.80	1.59	0.36	0.96
Bouleau jaune	6.07	0.36	1.16	6.94	9.66
Autres	2.30	0.87	1.41	2.95	4.33
Total	8.59	4.94	8.77	14.86	23.91

Tableau 13 - Distribution des semis par espèce en fonction du prélèvement approximatif en surface terrière (d'après de Richards et Farnsworth, 1971)

	Surface terrière résiduelle (%)				
	0 - 15	**15 – 30**	**30 - 45**	**45- 60**	**60 +**
	Distribution (%)				
Érable à sucre	92	82	67	70	22
Bouleau jaune	75	91	67	80	11
Hêtre à grandes feuilles	58	56	78	80	78
Cerisier de Pennsylvanie	42	45	11	40	0

Dans une autre étude, la régénération est maximale suite à un prélèvement de 60 % de la surface terrière, dans les parcelles où la végétation du sous-couvert a été éliminée par un traitement d'herbicides (Richards et Farnsworth, 1971). Dans le tableau 13, on remarque que la présence du hêtre est inversement proportionnelle à l'intensité du prélèvement. Les auteurs mentionnent que dans les traitements les moins sévères, le hêtre était l'essence dominante après 12 ans, malgré un traitement préalable aux herbicides. La présence du bouleau jaune est irrégulière et pourrait s'expliquer par la variabilité des microsites favorables à sa germination.

Robitaille et Boivin (1987) ont observé après une coupe partielle, sans préparation de terrain et de débroussaillage, une augmentation de la proportion de hêtre dans les gaules. Quoique l'écart fut faible, le hêtre a performé au maximum à la suite d'une coupe de faible intensité et la différence s'exprimait toujours après 10 ans. Le bouleau jaune fut l'essence qui profita le plus de l'ouverture

du couvert et sa présence culmine là où il ne reste presque plus de tiges résiduelles. En conclusion à ces résultats, Robitaille et Boivin (1987) suggèrent que la coupe à blanc de petites superficies, du genre par groupes, trouées ou par bandes, donnerait une meilleure régénération du bouleau jaune que la coupe progressive d'une intensité de 50 % de la surface terrière. Leurs résultats suggèrent aussi que la régénération du bouleau jaune est condamnée à diminuer à l'intérieur d'une période de 10 ans si le couvert résiduel des coupes de plus faible intensité n'est pas récolté.

5.2.2.4 Système sylvicole

Il semble que le drageonnement soit proportionnel à la surface terrière résiduelle (Jones *et al.*, 1989). Une élimination massive des hêtres affaiblis lors d'une première coupe serait une façon efficace de manipuler la régénération du hêtre (Kelty et Nyland, 1981; Ostrowfksy et McCormack, 1986). Jones *et al.* (1989) ont prouvé que la dominance apicale du hêtre était faible, comparativement aux essences feuillues intolérantes. La coupe des arbres matures ne stimulerait pas le drageonnement du hêtre et affaiblirait les clones, ceux-ci nécessitant la connexion aux parents par le système racinaire (Jones et Raynal, 1986).

Ostrofsky et McCormack (1986) ont réussi avec succès à régénérer un peuplement feuillu dégradé par la maladie corticale du hêtre par un système de coupe progressive en quatre étapes. La première étape consistait en une application d'herbicide vaporisée sur la régénération de hêtre. La seconde est une application d'herbicide sur les tiges de hêtre atteintes par la maladie corticale, six semaines avant la coupe d'ensemencement. La troisième étape est la coupe d'ensemencement où les tiges malades sont éliminées. Les arbres recherchés sont laissés dans le peuplement, pour être éventuellement récoltés lors de la coupe finale Les applications d'herbicides ont eu un effet significatif sur le drageonnement après intervention.

Tableau 14 - Régénération préétablie avant (1983) et après (1984) traitements d'herbicide et de coupe d'ensemencement (d'après Ostrofsky et McCormack, 1986).

Traitement	No. de bloc	Nombre de tiges de hêtre 1983	Nombre de tiges de hêtre 1984	Pourcentage contrôlé
Tryclopyr	1	28	1	96
	2	45	4	91
Glyphosate	3	44	0	100
	4	22	0	100
Contrôle	5	66	57	14
	6	36	25	31

Les valeurs représentent le nombre total de tiges par grappe de 10 micro-placettes de 1/10 acre (≅ 4 m²).

La régénération en espèces désirables était aussi importante pour le peuplement traité aux herbicides que celui non traité (tableau 15). Ce système sylvicole est parvenu cependant à réduire considérablement la présence du hêtre en régénération. Dans les parcelles traitées aux herbicides, le hêtre représentait moins de 2 % de la régénération, alors que dans les parcelles témoins, la proportion de hêtre était supérieure à 30 %.

Dans un système à quatre étapes, après 20 ans, le coefficient de distribution des espèces désirées se situe au-delà de 95 % (Ray *et al.*, 1999). Dans ce système, sans la coupe finale, le bouleau jaune est l'espèce dominante, contribuant pour 70 % de la surface terrière du peuplement (Ray *et al.*, 1999). La distribution du bouleau jaune peut cependant être largement influencée par la perturbation du sol.

Tableau 15 - Coefficient de distribution des drageons un an (1984) et 2 ans (1985) après traitements, ainsi que régénération en espèces désirées avant et après traitement (d'après Ostrofsky et McCormack, 1986).

		Drageons de hêtre		Espèces désirables	
Traitement	No. de bloc	1984	1985	1983	1984
Tryclopyr	1	0	1	4	34
	2	3	7	12	41
Glyphosate	3	2	5	3	58
	4	4	4	1	110
Contrôle	5	15	42	0	47
	6	13	18	1	127

Les valeurs représentent le nombre total de tiges par grappe de 10 micro-placettes de 1/10 acre (≅ 4 m²)

5.2.3 Système inéquien

Le retour fréquent du hêtre à grandes feuilles en sous-étage par le drageonnement peut mener à une nouvelle composition après plusieurs rotations dans un système de jardinage. Une étude de Jones *et al.* (1989) documente la réponse du hêtre à une coupe de jardinage dans une forêt feuillue inéquienne. Le drageonnement est la source principale de nouvelles tiges de hêtre. La régénération en hêtre varie entre 700 et 1300 tiges/ha, 13 ans après la coupe.

L'établissement et la survie du hêtre après coupe sont influencés par la surface terrière résiduelle de cette espèce (Jones *et al.*, 1989). Le plus faible retour du hêtre a été remarqué sur le site où sa proportion était la plus élevée avant la coupe et plus faible après la coupe (tableau 16). Une coupe sévère (43 % de prélèvement en surface terrière) a résulté en un nombre inférieur de tiges de hêtre par rapport à une coupe légère (26 % de prélèvement). Ces résultats sont aussi valables en ce qui concerne la régénération présente avant la coupe. Aussi, la régénération du hêtre atteint un maximum environ 6 ans après la coupe (Jones *et al.*, 1989). Les auteurs nuancent cependant leurs résultats, en raison de possibles variations géographiques qui influenceraient la régénération du hêtre (Held, 1983).

Ces résultats confirment les résultats de Jones et Raynal (1986) sur la dépendance des drageons envers leur parent pour une période de plus de 10 ans. La coupe de l'arbre parent diminuerait la vigueur du drageon. Un plus faible drageonnement, suite à une coupe sévère (Jones *et al.*, 1989), confirme la faible dominance apicale du parent dans le processus de drageonnement des essences climaciques. La conservation des tiges de hêtre est propice à un drageonnement important et à la survie des clones (Jones *et al.*, 1989). Afin de réduire le drageonnement du hêtre après intervention, la coupe du plus grande nombre de hêtre serait nécessaire (Jones *et al.*, 1989).

Tableau 16 - Abondance, distribution et hauteur totale du hêtre en régénération (tiges de moins de 19 cm de DHP) dans des parcelles de 1/10 acre (≅4 m²), après coupe partielle (prélèvement de 26% et 43%) dans une érablière à bouleau jaune de l'état de New York (d'après de Jones et al., 1989).

		Cuyler Hill[a]			Northville[b]		
Établissement	Origine	ti. / ha	Coefficient distribution	Hauteur (cm)	ti. / ha	Coefficient distribution	Hauteur (cm)
Avant coupe	Semence	450	15,4	368,8	1250	25,8	417,3
	Drageon	375	10,1	281,4	900	20,8	423,2
	Incertain	100	3,2	621,3	100	4,4	527,8
	Total	925			2250		
Après coupe	Semence	300	9,6	50,0	225	9,4	100,1
	Drageon	1025	11,7	38,9	500	9,4	57,7
	Incertain	0	0,0	0,0	0	0,0	0,0
	Total	1325			725		
Incertain	Semence	50	2,1	163,6	625	18,9	166,1
	Drageon	125	5,3	161,5	675	15,7	128,8
	Incertain	25	0,5	350,0	0	0,0	0,0
	Total	200			1300		
Total	Semence	800	25,5	238,3	2125	39,6	225,6
	Drageon	1550	19,7	110,0	2100	32,7	230,6
	Incertain	100	3,7	587,5	100	4,4	323,6
	Total	2450			4325		

a : prélèvement du hêtre : 43 %; prélèvement total : 27 %
b : prélèvement du hêtre : 87 %; prélèvement total : 44 %

6 DISCUSSION

À la lumière de ces informations, il semble que le hêtre à grandes feuilles soit une essence particulièrement bien adaptée pour former une communauté de fin de succession, d'une grande stabilité, qui assure son renouvellement avec une très grande efficacité. Quoique la dynamique des forêts feuillues du sud québécois ait été passablement perturbée par la coupe, on assiste actuellement dans bien des forêts à une régénération très agressive, qui semble accélérer la succession vers une communauté à dominance de hêtre. Dans un contexte où l'on cherche le rapprochement de l'aménagement forestier à la dynamique naturelle de l'écosystème, il convient de mieux connaître la stratégie de cette espèce au sein de l'érablière.

Bien qu'on lui confère un rôle primordial dans les communautés climaciques des forêts feuillues tempérées, les études spécifiques à l'écologie du hêtre à grandes feuilles sont limitées; on connaît essentiellement la dynamique de cette espèce par l'étude des essences vedettes avec lesquelles il se trouve. Au sud du Québec, on constate actuellement un envahissement des érablières par une banque très imposante de jeunes tiges de hêtre en sous-étage, qui menace certainement les productions ligneuses. À l'inverse, si cette dynamique s'accentue, on verra certainement l'aménagement forestier menacer la dynamique de ces forêts.

En considérant les caractéristiques de la reproduction du hêtre, il est convenable de croire que le drageonnement est l'élément de connaissance à approfondir pour mieux comprendre l'envahissement par cette essence constaté dans ces érablières. Dans un contexte d'aménagement durable, en accord avec les principes de conservation de la biodiversité et des fonctions de la forêt, on doit voir à préciser la niche de cette espèce et la dynamique originale, pour un ensemble de conditions écologiques.

Cette section présente divers enjeux de recherche sur l'écologie du hêtre à grandes feuilles. Elle suggère une étude stratégique, composée d'une démarche en entonnoir et structurée sous trois volets : 1) la dynamique du hêtre dans le paysage et la station forestière, 2) la structure de la communauté et les relations interspécifiques et 3) trouver des pistes d'application des connaissances acquises à un aménagement écosystémique.

Volet 1 : Dynamique à l'échelle du paysage forestier

Pour ce volet, l'objectif est de caractériser la performance de la reproduction du hêtre dans les érablières du sud québécois, pour des conditions de forêts aménagées et non aménagées. Avant de conclure sur un envahissement par le hêtre dans les érablières québécoises, on doit voir à préciser ce phénomène. Certains éléments de base sont à isoler pour mieux définir le contexte de ce phénomène, tels l'historique et la relation entre l'homme et l'écosystème. Ainsi, il est proposé de travailler au sein de forêts vierges et de forêts aménagées sous un régime inéquien. Les forêts vierges devraient être distinguées selon qu'elles sont anciennes ou seulement non perturbées (forêt en succession secondaire active).

a) Paysage : déterminer la performance de la régénération sexuée et asexuée du hêtre à l'échelle régionale, pour le nord-est de son aire de distribution

Pour cette étude, les variables essentielles à distinguer seront les axes nord-sud et est-ouest. Les données climatiques sont implicitement sous-entendues, mais les performances régionales et inter-régionales seront distinguées également selon différents dépôts de surface. D'après certaines hypothèses véhiculées plus tôt, il est attendu d'observer une transition de la reproduction sexuée vers la reproduction asexuée en montant au nord de la distribution du hêtre, ainsi qu'une performance relative accrue du hêtre sur les dépôts acides. D'après ces connaissances, certains mythes pourront être confirmés ou niés et un portrait régional de l'envahissement du hêtre pourra être dressé.

Par performance de la reproduction, on entend plusieurs variables que sont : le ratio drageons : semis, le nombre de drageons par parents, l'étalement des drageons et la capacité de colonisation, la dimension et l'âge des drageons, ainsi que la densité des drageons et leur distribution spatiale.

b) <u>Station forestière</u> : déterminer la performance de la régénération sexuée et asexuée du hêtre à grandes feuilles le long de la sère physiographique, pour le domaine de l'érablière à bouleau jaune

À cette échelle, les variables discriminantes seront le type de dépôt et son épaisseur, les caractéristiques du sol, le drainage, la pente et l'exposition. Il est admis que pour l'érablière à bouleau jaune, le hêtre est généralement plus compétitif dans des conditions sèches et rocheuses, mais il est possible que sous un certain seuil de densité des drageons, l'érable ne parvienne plus à le compétitionner sur les sites mésiques. Aussi, isoler les conditions de stations permettra de comprendre les interactions entre le milieu et la production de drageons, notamment vérifier l'hypothèse que certains auteurs avancent, proposant que les versants froids et les dépôts grossiers seront plus favorables au drageonnement.

Volet 2 : la structure de la communauté et les relations interspécifiques

Cette démarche en entonnoir se précise par l'étude de la structure des communautés végétales associées au hêtre, ainsi qu'à la performance physiologique des drageons relativement aux semis et aux autres essences. L'objectif de ce volet est essentiellement de déterminer la performance des individus de hêtre devant les autres essences, afin d'en préciser la niche écologique et de pouvoir prédire la succession sous différentes conditions.

a) Modéliser la structure de la communauté de l'érablière à bouleau jaune et hêtre au stade climacique

La dynamique de l'érablière à bouleau jaune et hêtre est bien définie théoriquement par Forcier (1975). Les études suivantes sur cette association végétale, et principalement celles sur la théorie du remplacement par petites trouées, confirment également cette dynamique. Cependant, la modélisation du développement de la structure et de la cooccurrence de ces espèces climaciques, ne distingue pas l'importance du drageonnement au sein des communautés.

Par une étude dendrochronologique et une analyse de la diversité génétique, il serait possible de déterminer la dynamique d'établissement et de développement des drageons au sein de la communauté climacique. On doit voir à mieux modéliser la colonisation des différentes strates végétales par chaque essence, et particulièrement dans un contexte où le hêtre est très présent. On connaît l'aptitude du hêtre à envahir le sous-étage, mais la capacité du drageon à se développer au sein de la strate arborée demeure une connaissance très vague. Bref, il s'agit de vérifier la stabilité de l'écosystème, et selon le cas, vérifier les hypothèses de co-occurrence du hêtre et de l'érable.

b) <u>Écophysiologie</u> : qualifier la performance écophysiologique de la reproduction par semis et drageons pour le hêtre à grandes feuilles, comparativement à l'érable à sucre et le bouleau jaune

Les éléments de l'écophysiologie à étudier comprennent, dans un premier temps, une étude comparative entre le semis et le drageon du hêtre. Les études qui distinguent cette régénération sont très sporadiques et souvent incomplètes. On doit voir à préciser les éléments suivants :

- taux de croissance et de mortalité
- analyse foliaire
- échanges gazeux : différences de la réponse photosynthétique
- différences de tolérance à l'ombre
- limitation en eau

Également, il serait envisageable de préciser l'implication des hormones dans le développement des bourgeons adventifs menant au drageonnement. Par déduction, on doute que la dominance apicale est nulle, mais il n'y a pas d'étude qui précise les hormones de croissance associées au drageonnement des essences tolérantes à l'ombre.

Volet 3 : applications des connaissances écologiques à l'aménagement écosystémique

Comme l'envahissement des érablières par le hêtre est un problème écologique actuellement constaté, les connaissances acquises au travers des deux volets précédents seront riches pour des interprétations concrètes.

a) Simulation de l'envahissement actuel

Dans un premier temps, à la lumière des données récoltées, il devrait être possible d'effectuer une simulation à long terme de l'envahissement par le hêtre observé dans quelques érablières. Avant de conclure sur l'effet indésirable de cette régénération, on doit s'assurer de voir de quelle façon se déroulera la succession à long terme.

b) Détermination du seuil critique où la communauté « stable » est compromise

À l'aide d'outil de simulation, on devrait également être en mesure de déterminer un seuil où une régénération surabondante de hêtre devrait compromettre la communauté de l'érablière. Il semble qu'à partir d'une certaine densité de drageons, l'érable parvienne difficilement à établir sa banque de semis sous couvert. Cette analyse peut se rattacher à la question fondamentale de la cooccurrence du hêtre et de l'érable à sucre au sein de la communauté climacique.

c) Effets des pratiques forestières actuelles

Les pratiques forestières actuelles doivent être analysées spécifiquement par rapport au problème de l'envahissement du hêtre. La coupe forestière entraîne des perturbations sévères par la récolte de l'arbre parent, la perturbation du sol, une sélection artificielle des tiges et l'ouverture du couvert de façon brusque et régulière. Ces perturbations sont susceptibles de stimuler le drageonnement et le développement spontané de la régénération préétablie de hêtre.

Par l'analyse comparative entre une forêt perturbée et une forêt non perturbée, il serait intéressant de réaliser une simulation à long terme. Il faut voir en quoi les pratiques forestières actuelles diffèrent de l'écosystème original, et dans quelle mesure l'envahissement par le hêtre est une dynamique naturelle qui doit être respectée pour un aménagement forestier respectueux de l'écosystème.

d) Alternatives à l'aménagement traditionnel

Ces résultats devraient aboutir à des recommandations sur la gestion du hêtre dans un contexte d'aménagement écosystémique. Il est probable que les connaissances acquises commandent de travailler de concert avec cette essence et de développer des nouvelles techniques de sylviculture pour en améliorer la qualité. Il faut voir à trouver des pratiques forestières qui s'adaptent aux objectifs de production, mais qui s'intègrent à un aménagement de type « écosystémique ».

Dans un second temps, spécifiquement pour l'érablière, il faut voir à trouver des critères et des objectifs quant à la performance d'un aménagement écosystémique. Ceux-ci doivent considérer la position du hêtre dans cet écosystème et voir à maintenir sa niche écologique.

7 CONCLUSION

En tant que gestionnaires de l'écosystème forestier et principaux responsables de son évolution, on se doit de se poser un certain questionnement avant de conclure sur des pratiques d'éradication du hêtre. Il s'agit vraisemblablement d'une essence très importante des communautés de fin de succession qui est actuellement repoussée des forestiers. Il semble que les pratiques forestières du passé ont influencé négativement sa présence et que les écosystèmes feuillus sont de toute évidence dans un état d'instabilité. Il faut voir dans la forte résilience de cette essence un indicateur de pratiques forestières non respectueuses de la dynamique des forêts. Dans le cadre de la réflexion actuelle sur le développement durable, il est impératif de voir de quelle façon on doit orienter notre aménagement forestier pour qu'il s'adapte aux enjeux de conservation de la biodiversité et de l'intégrité des écosystèmes forestiers.

8 REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier, le CERFO ainsi que le CRSNG 1er cycle pour le financement de cette revue de littérature. Mes remerciements vont plus précisément à Guy Lessard et Donald Blouin du CERFO, qui m'ont d'abord soumis cet étrange problème écologique qu'est l'envahissement des érablières par le hêtre. Je voudrais également remercier Marilou Beaudet et Christian Messier pour leurs judicieux conseils à la suite de la première lecture de cette revue. Finalement, je voudrais remercier Alison Munson, professeure chargée de ce projet de fin d'étude à l'Université Laval, sans qui je n'aurais eu de financement de la part du CRSNG pour sa réalisation.

RÉFÉRENCES

Archambault, L., Morissette J. et Bernier-Cardou, M. 1997. Succession forestière après feu dans la sapinière à bouleau jaune du Bas-Saint-Laurent, Québec. For. Chr. 73: 702-710.

Baker, F.S., 1949. A revised tolerance table. Journal of Forestry 47 : 179-181.

Barnes, B.V. 1966. The cloal growth habit of American aspens. Ecology 47 : 439-447.

Beaudet, M., Messier, C., Hilbert, D.W., Lo, E., Wang, Z.M. et Lechowicz, M.J. 2000. Leaf- and plant-level carbon gain in yellow birch, sugar maple, and beech seedlings from contrasting forest light environments. Can. J. For. Res. 30: 390-404.

Beaudet,M., Messier,C., Paré, D., Brisson, J. et Bergeron, Y. 1999. Possible mechanisms of sugar maple regeneration failure and replacement by beech in the Boise-des-Muir old-growth forest, Quebec. Ecoscience 6: 264-271.

Beaudet. M. et Messier, C. 1998. Growth and morphological responses of yellow birch, sugar maple, and beech seedlings growing under a natural light gradient. Can. J. For. Res. 28: 1007-1015.

Bellefleur, P et Petillon, Y. 1983. Expérimentation sur la compétition interspécifique par élimination sélective d'espèces forestières. Can. J. For. Res. 13: 522-532.

Bellefleur, P, et LaRocque, G. 1983a. Comparaison de la croissance d'espèces ligneuses en milieu ouvert et sous couvert forestier. Can. J. For. Res. 13: 508-513.

Bellefleur, P., et LaRocque, G. 1983b. Compétition pour le rayonnement solaire en début de succession secondaire dans une érablière à bouleau jaune et hêtre. Can. J. For. Res. 13 : 514-521.

Bellefleur, P. et Villeneuve, M. 1984. Évolution des taux de croissance juvénile d'espèces forestières sous trois régimes expérimentaux de compétition. Ann. Sci. For. 41 : 427-437.

Bicknell, S.H. 1982. Development of canopy stratification during early succession in northern hardwoods. Forest Ecol. Manage. 4 : 41-51.

Bjorkbom J.C. 1959. Office report – 1958 beech scale spraying. Unpublished report on file at the USFS Forestry Sciences Lab., Durham, NH.

Bormann, F.H. et Likens, G.E. 1979. Catastrophic disturbance and the steady-state in northern hardwoods forests. Am. Sci. 67 : 660-669.

Bouliane, A. 1962. Étude de la transformation de l’érablière à sucre en hêtraie. Thèse M.Sc., Université Laval, Québec.

Breemen, N. V., Finzi, A.C et Canham, C.D. 1997. Canopy tree – soil interactions within temperate forests : effects of soil elemental composition and texture on species distributions. Can. J. Ror. Res. 27 : 1110 – 1116.

Brisson, J., Bergeron, Y., Bouchard, A. et Leduc, A. 1994. Beech-maple dynamics in an old-growth forest in southern Quebec, Canada. Ecoscience 1: 40-46.

Burt, A. et Bell, G. 1991. Seed reproduction is associated with a transient escape from parasite damage in American beech. Oikos 61: 145-148.

Canham, C.D. 1988. Growth and canopy architecture of shade-tolerant trees : Response to canopy gaps. Ecology 69 : 785-795.

Canham, C.D. 1989. Different responses to canopy gaps. Ecology 70 : 548-550.

Canham, C.D. 1990. Suppression and release during canopy recruitment in Fagus grandifolia. Bull. Torrey Bot. Club 117: 1-7.

Canham, C.D., Finzi, A.C., Pacala, S.W. et Burbank, D.H. 1994. Causes and consquences of ressource heterogeneity in forests : Interspecific variation in light transmission by canopy trees. Can. J. For. Res. 24 : 337-349.

Carmean, W.H. 1979. A comparison of site index curves for northern hardwood species. U.S.D.A. For. Serv. Res. paper NC-167.

Côté, B et Fyles, J.W. 1994. Nutrient concentration and acid-base status of leaf litter of tree species characteristic of the hardwwod forest of southern Quebec. Can. J. For. Res. 24 : 192-196.

Cypher, J. et Boucher, D.H. 1982. Beech-maple coexistence and seedling growth rates at Mont Saint Hilaire, Quebec. Can. J. Bot. 60: 1279-1281.

Dix, R.L. et Skrentny Jr, R.F. 1964. Reproduction of *Fagus grandifolia* Ehrh. by seed in Wisconsin. Can. J. Botany 43 : 757-763.

Doyon, F., Bouchard, A. et Gagnon, D. 1998. Tree productivity and successionnal status in Quebec northern hardwoods. Ecoscience 5 : 222-231.

Dunn, C.P., Guntenspergen, G.R. et Dorney, J.R. 1983. Catastrophic wind disturbance in an old-growth hemlock-hardwood forest, Wisconsin. Can. J. Bot. 61 : 211-217.

Egler, F.E. 1954. Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition – a factor in old field wegetation development. Vegetatio 4 : 412-417.

Elliott, W.M., Elliott, N.B. et Wyman, R.L. 1993. Relative effect of litter and forest type on rate of decomposition. Am. Mid. Nat. 129: 87-95.

Eyre. F.H., ed 1980. Forest cover types of the United states and Canada. Society of American Foresters, Washington, DC.

Fahey, T.J., Battles, J.J. et Wilson, G.F. 1998. Responses of early successional northern hardwood forests to changes in nutrient avaibility. Ecol. Mono. 2 : 183-212.

Fain, J.J., Volk, T.A. et Fahey, T.J. 1994. Fifty years of change in an upland forest in south-central New York: general patterns. Bull. Torrey Bot. Club 121 : 130-139.

Farrar, J.L. 1995. Les arbres du Canada. Fides et Serv. Can For.

Finegan, B. 1984. Forest succession. Nature 312 : 109-114.

Finzi, A.C. et Canham, C.D. 2000. Sapling growth in response to light and nitrogen availability in a southern New England forest. For. Ecol. and Manage. 131: 153-165.

Finzi, A.C., van Breemen, N. et Canham, C.D. 1998. Non-additive effects of litter mixtures on net N mineralization within species forests : species effects on carbon and nitrogen. Ecol. Appl. 8 : 440-446.

Forcier, L.K. 1973. Seedling pattern and population dynamics, and the reproductive strategies of Sugar Maple, Beech and Yellow Birch at Hubbard Brook. Ph.D. Diss. Yale Univ., New Haven.

Forcier. L.K. 1975. Reproductive strategies and the co-occurrence of climax tree species. Science 189 : 808-810.

Foster, D.R. 1988. Species and stand response to catastrophic wind in central New-England, USA. J. Ecol. 76 : 135-151.

Fowells, H.A. 1965. Silvics of forest trees of the United States. U.S.D.A. Agric. Handb. No 271.

Fox, J.F. 1977. 1977. Alternation and coexistence of tree species. Am. Nat. 111 : 69-89.

Gagnon, G. et Ansseau, C. 1995. Écosystèmes d'érablières. *dans* SCF, MRN et MAPAQ. L'érable à sucre : caractéristiques, écologie et aménagement. Publication du ministère des Ressources naturelles no RN95-3050 et du ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation no 95-0064.

Gagnon, G. et Marcotte, G. 1980. Description des types écologiques et de leur productivité dans la section forestière laurentiennne de Rowe (L-4a). Mémoire no 61. Service de la recherche forestière. Ministère de l'Énergie et des Ressources.

Givsnish, T.J. 1988. Adaptation to sun and shade : a whole plant perspective. Australian J. of Plant Phys. 15 : 63-92

Grisez, T.J. et Peace, M. 1973. Requirements for advance reproduction in Allegheny hardwoods – an interim guide. U.S.D.A. Note NE-180.

Hannah, P.R. 1988. The shelterwood Method on Northeastern Forest Types : A Literature Review. Notrh. J. Appl. For. 5 : 70-77.

Harcombe, P.A., White, B.D. et Glitzenstein, J.S. 1982. Factors influencing distribution and first-year survivorship of a cohort of beech (*Fagus grandifolia* Ehrh.). Castanea 47: 148-157.

Held, M.E. 1983. Patter of beech regeneration in the east-central United States. Bull. Torrey Bot. Club. 110 : 55-62.

Hepting, G.H. 1971. Diseases of forest and shade trees of the United States. U.S.D.A. Agr. Handbook 386.

Herr, D.G. et Peterson, R.L. 1996. Morphology, anatomy and histochemistry *of Fagus Grandifolia* Ehrh. (North American Beech) ectomycorrhyzas. Botanica-Acta. 109 : 64-71.

Hill, D.B. 1987. Stand dynamics and early growth of yellow birch and associates in the White Mountains. U.S.D.A. For. Serv. Gen. Tech. Report SE-46 : 20-26.

Horsley, S.B. 1994. Regeneration success and plant species diversity of Allegheny hardwood stands after Roundup application and shelterwood cutting. North. J. Appl. For. 11: 109-116.

Horsley, S.B. et Bjorkbom, J.C. 1983. Herbicide treatment of striped maple and beech in Allegheny hardwood stands. Forest Science 29: 103-112.

Horsley, S.B. et Marquis, D.A. 1983. Interference by weeds ans deer with Allegheny hardwood reproduction. Can. J. For. Res. 13 : 61-69.

Houle, G. 1992. Spatial relationship between seed and seedling abundance and mortality in a deciduous forest of north-eastern North America. J. Ecol. 80: 99-108.

Houle, G. 1994. Spatiotemporal patterns in the components of regeneration of four sympatric tree species – *Acer rubrum, A. saccharum, Betula alleghaniensis* and *Fagus grandifolia*. J. Ecol. 82 : 39-53.

Houston, D.R. 1982. American beech resistance to *Cryptococcus fagisuga*. P. 38-42 *dans* D.R. Houston, comp., Proc. IUFRO Beech Bark Desease Working Party Conference, U.S.D.A. For. Serv. Gn. Tech. Rep. WO-37.

Hughes, J.W. et Fahey, T.J. 1988. Seed dispersal and colonization in a disturbed northern hardwood forest. Bull. Torrey Bot. Club. 115: 2, 89-99.

Hughes, J.W., et Fahey, T.J. 1994. Litterfall dynamics and ecosystem recovery during forest development. For. Ecol. Manag. 63 : 181-198.

Johnson, W.C. et Adkinsson, C.S. 1985. Dispersal of beech nuts by bluejays in fragmented landscapes. Am. Mid. Nat. 113 : 319-324.

Johnson, W.C. et Adkinsson, C.S. 1986. Airlifting the oaks. Nat. Hist. (oct) : 41-46.

Jones R.H., Nyland, R.D. et Raynal D.J. 1989. Responses of American beech regeneration to selection cutting of northern hardwoods in New York. North. J. Appl. For. 6 : 34-36.

Jones, R.H. 1986. Initiation, spatial distribution, and demography of root sprouts in American beech (*Fagus grandifolia*, Ehrh.). Ph.D. Thesis. SUNY College of Environmental Science and Forestry. Syracuse, NY. 142 p.

Jones, R.H. et Raynal, D.J. 1986. Spatial distribution and development of root sprouts in Fagus grandifolia (Fagaceae). Am. J. Bot. 73: 1723-1731.

Jones, R.H. et Raynal, D.J. 1987. Root sprouting in American beech: production, survival, and the effect of parent tree vigor. Can. J. For. Res. 17: 539-544.

Jones, R.H. et Raynal, D.J. 1988. Root sprouting in American beech (Fagus grandifolia): effects of root injury, root exposure, and season. For. Ecol. Manag. 25: 79-90.

Kauppi, A., Kiviniitty, M., et Ferm, A. 1990. Leaf morphology and photosynthetic rate in birch seedlings and stump sprouts. Can. J. For. Res. 20 : 952-960.

Kauppi, A., Kiviniitty, M. et Ferm, A. 1988. Growth habits and crown architecture of *Betula pubescens* Ehrh. of seed and sprout origin. Can. J. For. Res. 18 : 1603-1613.

Kelty, M.J. et Nyland, R.D. 1981. Regenerating Adirondack northern hardwoods by shelterwood cutting and control of deer density. J. For. 79 : 22-26.

Kobe, R.K., Pacala, S.W. Silander, J.A. Jr. et Canham, C.D. 1995. Juvenile tree survivorship as a component of shade tolerance. Ecol. Appl. 5 : 517-532.

Krasny, M.E. et Whitmore, M.C. 1992. Gradual and sudden forest canopy gaps in Allegheny northern hardwood forests. Can. J. For. Res. 22 : 139-143.

Kupfer, J.A., Runkle, J.R., Bakker, J.P. (ed.), Willems, J.H. (ed.) et Zobel, M. 1996. Early gap successional pathways in a Fagus-Acer forest preserve: pattern and determinants. Special feature: long-term vegetation dynamics, based on contributions presented at the meeting of the Working Group on Long-term Vegetation Dynamics of the International Association for Vegetation Science held at the University of Groningen, the Netherlands, May 1994. J. Veg. Sci. 7: 247-256.

Lalumière, R. et Thibault, M. 1988. Études écologiques. Les forêts du parc national de la Mauricie, au Québec. Les Presses de l'Université Laval, Québec.

Lavallée, A. 1985. La maladie corticale du hêtre. Serv. Can. For. Feuillet d'information CRFL 12.

Leak, W. B. et Wilson, R.W. 1958. Regeneration after cutting of old-growth northern hardwoods in New England. U.S.D.A. For. Serv. Northeast. For. Exp. Stn., Stn. Pap. 103.

Leak, W.B. 1988. Effects of weed species on northern hardwood regeneration in New Hampshire. North. J. Appl. For. 5 : 235-237.

Leak, W.B. 1991. Secondary forest succession in New Hampshire, USA. For. Ecol. Manag. 43 : 69-86.

Leak, W.B. et Smith, M.L. 1996. Sixty years of management and natural disturbance in a New England forested landscape. For. Ecol. Manag. 81: 63-73.

Leak, W.B. et Smith, M.L. 1997. Long-term species and structural changes after cleaning young even-aged northern hardwoods in New Hampshire, USA. For. Ecol. Manag. 95: 11-20.

Lessard, G., Blouin, D., Desjardins, J., Zenaddochio, N. et Van der Kelen, G. 1999. Étude de l'impact de divers travaux sylvicoles sur la régénération de feuillus tolérants dans l'Outaouais. Rapport de recherche no. 3312. CERFO.

Loach, K. 1967. Shade tolerance in tree seedlings. I Leaf photosynthesis and respiration in plants raised under artificial shade. New Phtyol. 66 : 607-621.

Logan, K.T. 1965. Growth of tree seedlings as affected by light intensity. I. White birch, yellow birch, sugar maple and silver maple. Dep. For. Can. Publ. N° 1121.

Logan, K.T. 1973. Growth of tree seedlings as affected by light intensity. V. White ash, beech, eastern hemlock and general conclusions. Can. For. Serv. Publ. N°1323.

Logan, K.T., et Krotkov, G. 1969. Adaptations of the phtosynthetic mecanism of sugar maple (*Acer saccharum*) seedlings grown in various light intensities. Physiol. Plant. 22 : 104-116.

Longwood, F.R. 1951. Why release young maple from pin cherry ? U.S.D.A. For. Serv., Lake States For. Exp. Stn. Tech. Note 360.

Lorimer, C.G. The presttlement forest and natural disturbance cycle of northeastern Maine. Ecology 58 : 139-148.

Majcen, Z. 1971. Sères physiographiques et description de quelques groupements forestiers de la section Timigami (Rowe 1959), Gauthier, Poulin, Thériault Ltée., Québec, 72 p.

Majcen, Z., Bédard, S., Blais, L., Groleau, L., Hamel, J. et Boulay, P. 1999. Dommages causés par le verglas dans trois secteurs forestiers. Note de Rech. For., Dir., Rech. For. Qué. No. 95.

Majcen, Z., Richard, Y. et Ménard, M. 1984. Écologie et dendrométrie dans le sud-ouest du Québec. Étude de douze secteurs forestiers. Mémoire no 85. Ministère de l'Énergie et des Ressources. Terres et forêts. Service de la recherche.

Marks, P.L. 1975. On the relation between extension growth and successional status of deciduous trees of the northeastern United States. Bull. Torrey. Bot. Club 102 : 172-177.

Marquis, D.A. 1965. Regeneration of birch and associated harwoods after patch cutting. U.S.D.A. For. Serv. Res. Pap. NE-32.

Marquis, D.A. 1969. Thinning in young northern hardwoods : 5 year results. U.S.D.A. For. Serv. Res. Pap. NE-139.

Marquis, D.A. 1979. Shelterwood cutting in Allegheny harwoods. J. For. 77 : 140-144.

Marquis, D.A. 1981. Survival, growth, and quality of residual trees following clearcutting in Allegheny hardwood forests. U.S.D.A. For. Serv. Serv., Res. Pap. North. For. Exp. Stn. No. NE-477.

Marquis, D.A., Grisez, T.J., Bjorkbom, J.C. et Roach, B.A. 1975. Interim guide to regeneration of Allegheny hardwoods. U.S.D.A. For. Serv. Gen. Tech. Rep. NE-19.

McClure, J.W., Lee, T.D. et Leak, W.B. 2000. Gap capture in northern hardwoods: patterns of establishment and height growth in four species. For. Ecol. Manag. 127: 181-189.

Melançon, S. et Lechowicz, M.J. 1987. Difference in the damage caused by glaze ice on codominant *Acer saccharum* and *Fagus grandifolia*. Can. J. Bot. 65 : 1157-1159.

Melilo, J.M., Aber, J.D. et Muratore, J.M. 1982. Nitrogen and lignin control of hardwoods leaf litter decomposition dynamics. Ecology 63 : 621-626.

Messier, C. et Bellefleur, P. 1988. Light quantity and qualité on the forest floor of pionneer and climax stages in a birch-beech-sugar maple stand. Can. J. For. Res. 18 : 615-622.

Messier, C. et Nikinmaa, E. 2000. Effects of light availability and sapling size on the growth, biomass allocation, and crown morphology of understory sugar maple, yellow birch, and beech. Ecoscience 7: 345-356.

Millet, J., Bouchard, A. et Edelin, C. 1999. Relationship between architecture and successional status of trees in the temperate deciduous forest. Ecoscience 6 : 187-203.

Ministère des ressources naturelles du Québec. 1998. Manuel d'aménagement forestier. Document d'annexes. Gouvernement du Québec. Québec.

Ministère des terres et forêts. 1972. Échelle de tolérance à l'ombre des arbres indigènes du Québec. Normes techniques relatives aux coupes sylvicoles.

Mou, P., Fahey, T.J. et Hughes, J.W. 1993. Effects of soil distrubance o vegetation recovery and nutrient accumulation following whole-tree harvest of a northern harwood ecosystem. J. Appl. Ecol. 30 : 661-675.

Nyland, R.D., Ray, D.G., Yanai, R.D., Briggs, R.D., Zhang, L.J., Cymbala, R.J., et Twery-MJ. 2000. Early cohort development following even-aged reproduction method cuttings in New York northern hardwoods. Can. J. For. Res. 30: 67-75.

OIFQ. 1996. Manuel de foresterie. Presses de l'Université Laval. Québec.

Ostrofsky, W.D. et McCormack, M.L. Jr. 1986. Silvicultural management of beech and the beech bark disease. North. J. Appl. For. 3: 89-91.

Pacala, S.W., Canham, C.D., Silander, J.A. Jr. et Kobe, R.K. 1994. Sapling growth as a function of resources in a north temperate forest. Can. J. For. Res. 24: 2172-2183.

Peters, R. 1997. Beech Forests. Geobotany 24. Kluwer Academic Publishers.

Peterson, C.J. et Pickett, S.T.A. 1991. Treefall and resprouting following catastrophic windthrow in an old-growth hemlock-hardwoods forest. For. Ecol. Manag. 42: 205-217.

Peterson, C.J. et Pickett, S.T.A. 1995. Forest reorganization: a case study in an old-growth forest catastrophic blowdown. Ecology. 76: 763-774.

Poulson, t.L. et Platt, W.J. 1996. Replacement patterns of beech and sugar maple in Warren Woods, Michigan. Ecology. 77 : 1234-1253.

Ray, D.G., Nyland, R.D. et Yanai, R.D. 1999. Patterns of early cohort development following shelterwood cutting in three Adirondack northern hardwood stands. For. Ecol. Manag. 119: 1-11.

Richards, N.A. et Farnsworth, C.E. 1971. Effects of cutting level in regeneration of northern hardwoods protected from deer. J. For. 69 : 230-233.

Robitaille, L. et Boivin, J.L. 1987. Résultats, après 10 ans, d'une coupe à diamètre minium d'exploitation dans un peuplement feuillu. For. Chron. Feb. : 15-19.

Ruel, J.C. et Pineaul, M. 1994. La coupe à blanc par bandes et la coupe progressive : état actuel des connaissances. *dans* D'Aoust, L. et Doucet, R. La régénération de la zone de la forêt mixte : compte rendu du Colloque no 112 de l'ACFAS.

Ruel, J.C., Loustau, D. et Pineau, M. 1988. Relations entre la microtopographie, les caractéristiques de la couverture morte et la répartition des essences dans une érablière à Bouleau jaune. Can. J. For. Res. 18 : 1196-1202.

Runkle, J.R. 1981. Gap regeneration in some old-growth forests of the eastern United-States. Ecology 62 : 1041-1051.

Runkle, J.R. 1982. Patterns of disturbance in some old growth mesic forests of the estern United States. Ecology 63 : 1533-1546.

Runkle. J.R. 1989. Synchrony of regeneration, gaps, and latitudinal differences in three species diversity. Ecology 70: 546-547.

Russel, E.W.B., Davis, R.B., Anderson, R.S., Rhodes, T.E. et Anderson, D.S. 1993. Recent centuries of vegetational change in the glaciated north-eastern United-States. J. Ecol. 81 : 647-664.

Safford, L.O. et Filip, S.M. 1974. Biomass and nutrient content of 4-year-old fertilized and unfertilized northern hardwood stands. Can. J. For. Res. 4 : 549-554.

Simard, H. et Bouchard, A. 1996. The precolonial 19th-century forest of the upper St.Lawrence region of Quebec – A record of its exploitation and transformation through notary deeds of wood sales. Can. J. For. Res. 26 : 1670-1676.

Smith, D.M. et Ashton, P.M.S. 1993. Early dominance of pioneer hardwood after clearcutting and removal of advanced regeneration. North. J. Appl. For. 10: 14-19.

Smith, M.L. 1995. Community and edaphic analysis of upland northern hardwood communities, central Vermont, USA. For. Ecol. Manag. 72: 235-249.

Smith, W.H., Borman, F.H. et Likens, G.E. 1968. Response of chmoautrotrophic nitrifers to forest cuttings. Soil Sci. 106 : 41-473.

Spurr, S.H. et Barnes, B.V. 1980. Forest ecology. Third edition. John Wiley ans Sons, New York, NY.

Thibault, M. 1995. Notions d'écosystème. *dans* SCF, MRN et MAPAQ. L'érable à sucre : caractéristiques, écologie et aménagement. Publication du ministère des Ressources naturelles no RN95-3050 et du Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation no 95-0064.

Thurston, S.W., Krasny, M.E., Martin, C.W. et Fahey, T.J. 1992. Effect of site characteristics and 1st- and 2nd-year seedling densities on forest development in a northern hardwood forest. Can. J. For. Res. 22: 1860-1868.

Tubbs, C.H. 1978. Northern hardwood ecology. d*ans* Proceedings, 1978 Joint Concention of the society of American Foresters and the Canadian Institute of Forestry. P. 329-333.

Tubbs, C.H. et Houston, D.R. 2001. *Fagus grandifolia* Ehrh. d*ans* U.S.D.A.. Sylvics of North America. Volume 2. Hardwoods. Document en ligne.
http://www.na.fs.fed.us/spfo/pubs/sylvics_manual/volume _2/fagus/grandifolia.htm

Twery, M.J. et Patterson, W.A. 1984. Variations in beech bark desease and its effect on species composition and structure of northern hardwood stands in central New England. Can.é J. For. Res. 14 : 565-574.

U.S.D.A. Forest Service. 1980. Rooting habits of selected commercial tree species of the eastern United States-a bibliography. Penninah Smith and Leanna Every, comp. Bibliographies and Literature of Agriculture 10. Washington, DC.

U.S.D.A., Forest Service. 1965. Sylvics of forest trees of the United States. H.A. Fowells, comp. U.S.D.A., Agric. Handbook 271. Washington, D.C.

U.S.D.A., Forest Service. 1974. Seeds of woody plants in the United States.. Schopmeyer, C.S, tech. coord. U.S.D.A., Agric. Handbook 450. Washington, D.C.

U.S.D.A., Forest Service. 1980. Rooting habits of selected commercial tree species of the eastern United States – a bibliography. Penninah Smith and Leanna Every, comp. Bibliographies and Litterature of Agriculture 10. Washington, D.C.

Vasek, F.C. 1980. Creosote bush : long-lived clones in the Mojave desert. Am. J. Bot. 67 : 246-255.

Volk, T.A. et Fahey, T.J. 1994. Fifty-three years of change in an upland forest in south-central New York: growth, mortality and recruitment. Bull. Torrey Bot. Club. 121: 140-147.

Walters, M.B., Kruger, E.L. et Reich, P.B. 1993. Growth, biomass distribution and CO_2 exchange of horthern hardwood seedlings in high and low light : relationships with successional status and shade tolerance. Oecologia 94 : 7-16.

Walters, R.S. 1989. Clearcutting central New York northern hardwood stands. North. J. Appl. For. 6 : 75-78.

Wang, Z.Y. et Nyland, R.Y. 1993. Tree species richness increased by clearcutting of northern hardwoods in central New York. For. Ecol. Manag. 57 : 71-84.

Ward, R. T. 1961. Some aspects of regeneration habits of the American beech. Ecology 42:828-832.

Watt, A.S. 1947. Pattern and process in the plant community. J. Ecol. 35 : 1-22.

White, P.S. 1983. Corner's rules in eastern deciduous trees : allometry and its implications for the adaptative architecture of trees. Bull. Torrey Bot. Club 110 : 203-212.

Woods, K.D. Reciprocal replacement and the maintenance of codominance in a beech-maple forest. OIKOS33 : 31-39.

Zarnovican, R et Trencia, J. 1987. Croissance de l'érable à sucre et du hêtre à grandes feuilles selon la position sociale dans le peuplement. Annales-des-Sciences-Forestières 44: 211-225.

Zimmerman, G.L. 1984. Analysis of arboreal vegetation and a test of species alternation between hemlock and beech at the Tionesta Natural Area in northwestern Pennsylvania. Ph.D. Thesis, Rutgers university, New Brunswick.